

CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 072

***FELIS CATUS* : DOMESTICATION, HISTOIRE, EVOLUTION
GENOMIQUE**

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 21 octobre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

GAGNON Constance

CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 072

***FELIS CATUS* : DOMESTICATION, HISTOIRE, EVOLUTION
GENOMIQUE**

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 21 octobre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

GAGNON Constance

Liste des Enseignants du Campus Vétérinaire de Lyon (20-05-2021)

ABITBOL	Marie	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
ALVES - DE - OLIVEIRA	Laurent	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI	Marie-Anne	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur
AYRAL	Florence	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
BECKER	Claire	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
BELLUCO	Sara	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
BENAMOU - SMITH	Agnès	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
BENOIT	Etienne	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
BERNY	Philippe	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
BONNET - GARIN	Jeanne-Marie	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
BOULOCHE	Caroline	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU	Gilles	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur émérite
BOURGOIN	Gilles	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
BRUYERE	Pierre	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
BUFF	Samuel	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
BURONFOSSE	Thierry	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
CACHON	Thibaut	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
CADORÉ	Jean-Luc	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
CALLAIT - CARDINAL	Marie-Pierre	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
CAROZZO	Claude	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
CHABANNE	Luc	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
CHALVET - MONFRAY	Karine	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES	Alice	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE - MULLER	Marie-Laure	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
DJELOUADJI	Zorée	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
ESCRIOU	Catherine	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
FRIKHA	Mohamed-Ridha	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
GALIA	Wessam	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
GILOT - FROMONT	Emmanuelle	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur
GONTHIER	Alain	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
GRANCHER	Denis	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL	Delphine	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD	Marine	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
JUNOT	Stéphane	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
KODJO	Angell	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur
KRAFFT	Emilie	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
LAABERKI	Maria-Halima	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
LAMBERT	Véronique	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND	Dominique	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur
LEBLOND	Agnès	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
LEDOUX	Dorothée	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE	Sébastien	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC - POHL	Anne-Cécile	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS	Vincent	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
LEPAGE	Olivier	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
LOUZIER	Vanessa	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
MARCHAL	Thierry	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
MOISSONNIER	Pierre	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
MOSCA	Marion	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
MOUNIER	Luc	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur
PEPIN	Michel	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
PIN	Didier	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
PONCE	Frédérique	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
PORTIER	Karine	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
POUZOT - NEVORET	Céline	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC	Caroline	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
REMY	Denise	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
RENE MARTELLET	Magalie	DEPT - ELEVAGE - SPV	Maître de conférences
ROGER	Thierry	DEPT - BASIC - SCIENCES	Professeur
SAWAYA	Serge	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME	Michael	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
SERGEANT ET	Delphine	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur
THIEBAULT	Jean-Jacques	DEPT - BASIC - SCIENCES	Maître de conférences
TORTEREAU	Antonin	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Maître de conférences
VIGIER	Eric	DEPT - AC - LOISIR - SPORT	Professeur
ZENNER	Lionel	DEPT - ELEVAGE - SPV	Professeur

Remerciements

J'adresse mes plus sincères remerciements à l'ensemble des membres du jury :

A Monsieur le Professeur Jean Christophe SOUQUET,

De la Faculté de Médecine de Lyon,

Président du jury,

Qui me fait l'honneur de présider ce jury de thèse. Qu'il reçoive l'expression de ma gratitude et mes hommages respectueux.

A Madame la professeure Marie ABITBOL,

Du campus vétérinaire de VetAgro Sup,

Premier assesseur,

Qui a accepté d'encadrer cette thèse. Pour son aide précieuse et ses corrections avisées,
Mes sincères remerciements.

A Madame la professeure Véronique LAMBERT,

Du campus vétérinaire de VetAgro Sup,

Deuxième assesseur,

Pour me faire l'honneur de participer à ce jury et de juger ce travail,
Mes sincères remerciements.

Table des matières

Table des figures	17
Table des tableaux	21
Liste des abréviations	23
Introduction	25
<u>Partie 1</u> : Les origines de Felis catus	27
I- La préhistoire du chat domestique	27
1) Le chat préhistorique.....	27
2) Le périple félin	30
A - Comment explique-t-on la présence de « chats » dans le monde entier ?	30
A1 - 1 ^{ère} vague.....	30
A2 - 2 ^{ème} vague	32
A3 - 3 ^{ème} vague	32
A4 – Le moteur des migrations.....	32
B – Une ébauche de phylogénie	33
B1 – Séquençage NGS et génotypage SNP de l’ADN ancien	34
B2 - ADNmt.....	34
B3 - STR.....	35
B4- Répartition des espèces en clades.....	35
3) Lien entre phylogénie et répartition géographique des espèces du clade du chat domestique	40
4) Survie des chats sauvages pendant les périodes glaciaires	41
II- Contexte favorisant la domestication.....	42
1) Des découvertes	42
A- Génétiques : identification de l’ancêtre du chat domestique.....	42
A1 – Découverte d’un ancêtre commun	42
A2 – Des hypothèses de scénarii de domestication	43
A3 – Conclusions des analyses génétiques	43
B- Découvertes archéozoologiques : vers une datation de la domestication	43
B1 - Découvertes en Egypte : la captivité des chats.....	43
a. Le site archéologique d’Hierakonpolis	43
b. Des traces de détention en captivité	44
i. Découvertes dans le cimetière HK6	44
ii. Signes de fractures osseuses	45
iii. Lien avec l’Homme.....	46

c.	Nouvelles découvertes récentes.....	46
i.	Nouvelle zone de fouille	46
ii.	Identification des squelettes.....	46
iii.	Lien entre les chats	49
iv.	Lien avec l'Homme.....	49
B2-	découvertes dans le croissant Fertile (Chypre) : des chats de statuts différents.....	50
a.	Chypre : une île isolée.....	50
b.	Le site de Shillourokambos	50
c.	Plusieurs découvertes de chats.....	51
d.	Identification	52
e.	Statut des chats	53
B3-	Conclusion des découvertes archéozoologiques.....	54
C-	Explication Historique.....	54
D-	Limites	56
D1-	Méthode de classification ostéo-morphologique du chat domestique à partir de restes	56
D2-	Limites de ces méthodes.....	60
D3-	Premières preuves indubitables de domestication	60
III-	Le maintien de la domestication et la dispersion	61
1)	Un candidat improbable à la domestication ?	61
2)	Notions théoriques d'évolution.....	61
A-	Arrivée des chats dans un nouvel environnement	61
A1-	Effet fondateur.....	61
A2-	Variations d'effectif d'une population	61
B-	Adaptation à un nouvel environnement.....	62
C-	Influence des pressions évolutives	62
D-	Evolution.....	63
3)	Dispersion de la domestication dans l'Histoire.....	64
A-	Extension aux pourtours du Croissant Fertile (dans l'ordre chronologique).....	64
A1 –	Découvertes culturelles à Chypre	64
A2 –	Anatolie et Israël	64
a.	Découvertes culturelles	64
b.	Découvertes génétiques	64
c.	Conclusions.....	65
B-	Egypte.....	65
B1-	Le chat dans les représentations égyptiennes.....	65

B2- L'utilisation des chats en Egypte	66
a. Le chat un animal sacré	66
b. Les momies	67
i. Les momies d'animaux de compagnie	67
ii. Les momies d'animaux sacrés	68
iii. Les momies d'offrande alimentaire	68
iv. Les momies votives	68
v. Le processus de momification	69
B3- Analyse génétique des momies	69
C- Europe	71
C1- L'Antiquité grecque : un choc des cultures.....	71
a. Le chat dans l'art grec antique : un témoin culturel	71
b. Le chat comme modèle d'observation.....	72
C2 – L'implication romaine	72
a. Le chat dans la civilisation romaine	72
i. Présence du chat domestique dans la civilisation romaine	72
ii. Vision du chat par les Romains	74
b. Dispersion dans l'Empire romain	74
C3 – L'implication viking	75
D- Le reste du monde	75
D1- Asie	75
D2 - Amérique	76
D3 - Océanie	76
E- L'haplotype dispersé.....	76
<u>Partie 2</u> : Influence de la domestication sur le génome félin	79
I- Le comportement : un caractère de domestication primitif.....	79
1) Sélection naturelle des chats les plus dociles	79
2) Génétique du comportement.....	79
A- Ecologie du comportement	79
B- Déterminisme génétique du comportement docile	80
B1- Des QTL pour la docilité chez le rat	80
B2- Un modèle de référence : la domestication du renard argenté	80
B3 - Des gènes candidats pour la docilité chez le chat ?	82
II- L'enjeu de la génomique du chat domestique.....	83
1) Pourquoi étudier le génome félin.....	83
A- Comprendre la domestication	83

B-	Améliorer la médecine humaine	84
B1-	Un modèle pour des maladies infectieuses.....	84
a.	FIV et VIH	84
b.	FCoV et SARS	85
c.	FelV et cancers	85
d.	Helicobacter.....	85
e.	Autres agents infectieux	85
B2 –	Un modèle pour des maladies héréditaires	86
B3 –	Un modèle pour l'étude de la reproduction	86
C-	Faire progresser la génomique comparée	87
C1 –	Génomique comparée chat domestique-Homme	87
C2 –	Génomique comparée chat domestique – espèces sauvages.....	87
D-	Améliorer la santé et le bien être des chats domestiques	88
2)	Développement d'outils d'étude du génome félin	88
A-	Caryotype	89
B-	Cartographie.....	90
B1 –	Cartes d'hybrides somatiques.....	90
B2 -	Cartes de liaison	90
B3 -	Cartes d'hybrides d'irradiation	90
B4 –	Cartes intégrées.....	91
C-	Séquençage du génome félin.....	91
C1-	Premiers séquençages et assemblage d'un génome félin	91
C2 –	Découvertes issues du premier séquençage.....	92
C3-	Amélioration du séquençage et de l'annotation : la version 6.2 du génome félin	93
a.	Felis catus 6.2	93
b.	Etude des CNV (copy number variant) félins	93
c.	Identification de SNP et développement d'une puce de génotypage	94
C4 –	Felis_catus 8.0	94
C5-	Felis_catus 9.0	95
III-	Domestication et sélection des chats	96
1)	Les races de chats	96
A-	La sélection artificielle	96
B-	Sélection de races.....	97
B1-	Apparition des premières races.....	97
B2 –	Origine des races	98
a.	Quatre stratégies pour créer des races.....	98

i.	Races dites naturelles	98
ii.	Sélection d'un caractère unique	99
iii.	Métissage.....	99
vi.	Hybridation	100
b.	Parenté et histoire évolutive des races.....	101
B3 –	Divergences autres que morphologiques entre les races	106
2)	Les caractères esthétiques félines, des marqueurs de domestication	108
A-	Les gants blancs du Sacré de Birmanie, signature de sélection forte	115
B-	Une signature de sélection spécifique de la race Persan	116
3)	Autres marqueurs de domestication présents dans le génome félin	116
A-	Concept du syndrome de domestication	116
B-	Origines possibles du syndrome de domestication	117
C-	Syndrome de domestication chez le chat	117
C1 -	Pigmentation	117
C2 –	Morphologie faciale.....	118
C3 -	Docilité	118
C4 -	Reproduction.....	120
<u>Partie 3</u> :	Effets délétères de la domestication.....	121
I-	Mutations, affections et prédispositions.....	121
1)	Influence de la domestication sur la nutrition du chat	121
A-	Régimes conventionnels.....	121
A1-	Métabolisme du chat	121
A2 -	Alimentation industrielle.....	123
A3 –	Changements des mentalités	123
B-	Nouveaux régimes alimentaires et risque pour la santé du chat.....	124
B1 -	Ration ménagère	124
B2 -	Régimes végétariens.....	125
B3 -	Régimes crus	125
2)	Maladies héréditaires et prédispositions raciales.....	126
A-	Maladies héréditaires sélectionnées involontairement.....	126
A1 –	Caractéristiques et origine.....	126
A2 –	Ressources pour l'élevage félin	126
A3 –	De nouveaux outils génomiques pour l'élevage félin	127
B-	Caractéristiques anatomiques sélectionnées volontairement.....	127
B1 –	Races brachycéphales.....	127
a.	Persan et Exotic shorthair.....	127

b.	Burmese contemporain et Bombay	132
	B2 – Races à queue courte ou absente.....	133
	B3 – Caractère Fold	135
II-	L'hybridation chat domestique/chat sauvage européen : actualités, préoccupations et enjeux	138
1)	Qu'est-ce que l'hybridation	138
A-	Définition de l'hybridation.....	138
B-	Circonstances de l'hybridation	138
C-	Différentes catégories d'hybridation	140
D-	Fréquence de l'hybridation.....	141
E-	Conséquences de l'hybridation	142
2)	Facteurs favorisant l'hybridation.....	143
A-	Réchauffement climatique	143
B-	Modification des habitats	143
C-	Diminution de la densité de population d'un taxon	144
D-	Introduction d'espèces non-natives	144
3)	Exemple de l'hybridation entre le Chat forestier (<i>Felis silvestris silvestris</i>) et le Chat domestique (<i>Felis catus</i>).....	145
A-	Aire de répartition	145
B-	Hybridation entre le chat sauvage et le chat domestique	147
C-	Difficultés de distinction entre les chats sauvages, les chats domestiques et les hybrides	147
D-	Coexistence entre le chat sauvage, le chat domestique et leurs hybrides	151
D1 -	Reproduction	151
D2-	Répartition géographique actuelle.....	152
D3 -	Exigences écologiques des chats forestiers et des hybrides.....	153
D4 –	Régime alimentaire	153
E-	Une hybridation à sens unique majoritaire ?.....	154
F-	Discrimination des chats entre eux.....	154
4)	Importance de la conservation des espèces de chat sauvage	155
A-	Scenarii d'évolution de l'introggression	155
B-	Conservation de l'animal	158
B1-	Conservation du chat sauvage.....	158
B2 –	Modèle du chat sauvage écossais.....	159
C-	Conservation de l'habitat	160
D-	Limitation des populations de chats domestiques et sensibilisation des propriétaires ..	161
E-	Réintroduction de chats forestiers	162

F- La place et le rôle des populations hybrides.....	163
5) Vers la naissance de nouvelles espèces ? Exemple du chat renard Corse	163
Conclusion.....	165
Bibliographie	167

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Frise chronologique illustrant l'apparition de certaines espèces.	27
Figure 2 : Comparaison des crânes de « faux chats à dents de sabre » et de chat domestique en vue latérale.	28
Figure 3 : Arbre phylogénétique des Nimravidae.....	29
Figure 4 : Représentation et crâne d'individus du genre <i>Proailurus</i>	30
Figure 5 : Représentation d'hémimandibules d'individus du genre <i>Pseudaelurus</i> en vue médio-latérale.	30
Figure 6 : Schéma des vagues de migration des Félidés.....	31
Figure 7 : Résumé des vagues de migration en rapport avec le niveau des océans.	33
Figure 8 : Arbre phylogénétique des Félidés.	36
Figure 9 : Arbre phylogénétique des relations entre les membres de la famille des Felidae basé sur des génomes mitochondriaux entiers.	37
Figure 10 : Arbre phylogénétique des Félidés classant <i>catus</i> comme issu de la branche de <i>Felis silvestris</i> et estimation des dates de divergence.	38
Figure 11 : Arbre phylogénétique du genre <i>Felis</i> classant <i>catus</i> comme issu de la branche de <i>Felis lybica</i> et regroupant les différentes sous espèces <i>catus</i> , <i>lybica</i> , <i>cafra</i> , <i>ornata</i> , <i>bieti</i> et <i>silvestris</i> dans la même espèce polytypique <i>Felis silvestris</i>	39
Figure 12 : Phénogramme du genre <i>Felis</i>	41
Figure 13 : Répartition géographique des sous-espèces de <i>Felis silvestris</i>	42
Figure 14 : Schéma de la localisation de Hierakonpolis en Haute Egypte.	44
Figure 15 : Photographie du squelette du chat de HK6 à Hierakonpolis en Haute Egypte.	45
Figure 16 : Photographie de la fosse contenant les ossements des six chats retrouvés en mars 2008 en Haute Egypte.	47
Figure 17 : Mandibule droite des chats n°5 (à gauche) et n°1 (à droite) retrouvés en Haute Egypte. .	48
Figure 18 : Comparaison des calcanéus et astragales (a) et des humérus (b) de <i>Felis silvestris</i> et <i>Felis chaus</i> (spécimen de la tombe 12).....	49
Figure 19 : Schéma de la localisation de Shillourokambos à Chypre.	51
Figure 20 : Photographie et dessin de la sépulture 283 découverte à Chypre et contenant un squelette de chat.	52
Figure 21 : Carte du Croissant Fertile à l'époque Néolithique.....	55
Figure 22 : Schéma de la notation des cinq caractéristiques anatomiques du crâne.	57
Figure 23 : Variables crâniennes et mandibulaires mesurées.	58
Figure 24 : Photographies de <i>Felis chaus</i> (A), <i>Felis margarita</i> (B) et <i>Felis silvestris lybica</i> (C).....	59
Figure 25 : Représentation des crânes de <i>Felis chaus</i> (A), <i>Felis silvestris lybica</i> (B) et <i>Felis margarita</i> (C) en vue latérale, ventrale et dorsale.....	59
Figure 26 : Représentation spatio-temporelle des généalogies maternelles félines.	65
Figure 27 : Photographies de momie de chats.	67
Figure 28 : Radiographies de momie de chats.....	69
Figure 29 : Arbre phylogénétique de différents spécimens anciens et modernes de l'espèce <i>Felis silvestris</i>	70
Figure 30 : Mosaïque représentant un chat au pied d'une vasque, Pompéi.	73
Figure 31 : Mosaïque représentant un chat attrapant un oiseau dans un jardin, Pompéi.	73
Figure 32 : Différentes réponses comportementales des renards argentés à la présence de l'Homme.	81
Figure 33 : Modèle de lissencéphalie chez le chat.	86
Figure 34 : Premier clone de chat domestique.....	87

Figure 35 : Caryotype du chat domestique (individu femelle).	89
Figure 36 : Chat sauvage <i>Felis silvestris lybica</i>	96
Figure 37 : Photographies de chats Persan illustrant l'évolution morphologique de la tête au cours du temps.	97
Figure 38 : Photographies de deux races de chats dites naturelles, à poils mi-longs.	98
Figure 39 : Création d'une race féline par métissage.....	99
Figure 40 : Races différentes ou variétés d'une même race.....	100
Figure 41 : Analyse bayésienne de la structure de la population de chats de différents pays.	102
Figure 42 : Analyse bayésienne de la structure de la population de 22 races félines.....	103
Figure 43 : Arbre phylogénétique de chats de race et de chats sans pedigree issus de différentes régions du monde.	104
Figure 44 : Analyse bayésienne de la structure de la population de 29 races de chat réalisée à l'aide de STR.	105
Figure 45 : Arbre des personnalités des races de chats.	108
Figure 46 : Pelages noir et marron représentant la série allélique du locus B.....	111
Figure 47 : Phénotypes associés à la série allélique du locus C.	111
Figure 48 : Phénotype ambre chez un même chat des forêts norvégiennes à huit semaines (A) et à neuf mois (B).	112
Figure 49 : Phénotype carnelian chez un même chat Kurilian bobtail à deux semaines (A) et un an (B).	112
Figure 50 : Chats Selkirk Rex à poil bouclé.	112
Figure 51 : Photographies de trois races à poil bouclé : Cornish Rex (A), Devon Rex (B), Selkirk Rex (C).	113
Figure 52 : Chat nu de race Sphynx.	113
Figure 53 : Pelage argenté et comparaison de poils argentés, fumés et sauvages.....	113
Figure 54 : Phénotypes orange dus à un locus lié à l'X (locus O) et épistasie avec l'agouti (locus A).	114
Figure 55 : Motifs de pelage Tabby.	114
Figure 56 : Phénotypes des marques blanches.	115
Figure 57 : Phénotypes des gants blancs chez un chat Sacré de Birmanie.	116
Figure 58 : Catégories de brachycéphalie chez le chat.....	128
Figure 59 : Comparaison des crânes de chats brachycéphales de catégories de sévérité II et IV.....	129
Figure 60 : Modèles en trois dimensions comparant le trajet du système de drainage lacrymo-nasal chez des chats mésocéphale et brachycéphales de catégorie II et IV (vues dorsoventrales et latérales).	130
Figure 61 : Vue dorsomédiale de l'os nasal ventral d'un chat mésocéphale et d'un chat brachycéphale de catégorie II.....	131
Figure 62 : Comparaison des images scanner transversales chez des chats brachycéphales de catégorie II et IV.	131
Figure 63 : Variation de la structure crâniofaciale chez des chats Burmese contemporains.....	132
Figure 64 : Phénotypes de tailles de queue chez des chats Manx.....	133
Figure 65 : Coupes transversales de moelle épinière de chats Manx mettant en évidence différents degrés de lésions.....	134
Figure 66 : Chat Scottish fold avec le phénotype des oreilles pliées vers l'avant.	135
Figure 67 : Images radiographiques de chats Scottish fold atteints d'ostéochondrodysplasie.	136
Figure 68 : Schéma illustrant les différentes étapes conduisant à l'hybridation et à la disparition d'une population.....	139
Figure 69 : Schéma des différents types d'hybridation.	141
Figure 70 : Aire de répartition globale du chat forestier <i>Felis silvestris silvestris</i> en Europe.....	146

Figure 71 : Aire de répartition du chat forestier <i>Felis silvestris silvestris</i> en France entre 1990 et 2006.	146
Figure 72 : Phénotypique typique du chat sauvage européen <i>Felis silvestris silvestris</i>	148
Figure 73 : Variations phénotypiques chez des chats sauvages européens <i>Felis silvestris silvestris</i> . .	148
Figure 74 : Diagrammes des mesures d'indice crânien, d'indice intestinal et des scores morpho- anatomiques selon les catégories de chat.	150
Figure 75 : Méthode de mesure de l'indice crânien.	150
Figure 76 : Niveaux d'introgession simulés au fil du temps chez les chats sauvages européens selon différents scenarii.	157

TABLE DES TABLEAUX

Tableau I : Répartition des races selon des caractères comportementaux d'interaction.	106
Tableau II : Répartition des races selon divers caractères comportementaux.....	107
Tableau III : Gènes gouvernant des caractères esthétiques identifiés chez le chat domestique.	109
Tableau IV : Comparaison entre la répartition des chats dans les différentes catégories selon les méthodes morpho-anatomiques et génétiques.....	149

LISTE DES ABREVIATIONS

ADN : acide désoxyribonucléique

ADNmt : ADN mitochondrial

ARN : Acide ribonucléique

BARF : *Biologically Appropriate Raw Food* (signifiant « Aliments crus biologiquement appropriés »)

CCN : cellules de la crête neurale

cM : centimorgan

CNV : *copy number variant*

enFeLV : virus endogène de la leucémie féline

exFeLV : virus exogène de la leucémie féline

FEDIAF : *European Pet Food Industry Federation*

FeLV : *feline leukemia virus*

Gb : giga base

GC : glucocorticoïdes

GWAS : *genome-wide association study*

Mb : mégabase

NHGRI : *National Human Genome Research Institute*

Numt : ADN nucléaire mitochondrial

Pb : paire de base

Kb : kilobase

QTL : locus de caractère quantitatif

SD : syndrome de domestication

SNP : *single nucleotide polymorphism*

SNV : *single nucleotide variant*

STR : *short tandem repeat*

SV : variants structurels

VSI : Variants de Signification Inconnue

INTRODUCTION

Avec environ 600 millions d'individus répartis dans le monde, le chat domestique, *Felis catus*, fait partie des animaux domestiques les plus répandus (Montague *et al.*, 2014). Le nombre exact de chats, en constante augmentation, est difficile à estimer avec précision, notamment en raison de la présence de chats domestiques dits féraux, c'est-à-dire vivant en liberté. Mais celui que l'on connaît le plus est le chat de compagnie qui occupe une place importante au sein des foyers humains. De ses variations de pelage à son ronronnement caractéristique, la popularité du chat domestique attire irrémédiablement l'Homme. Pourtant, le chat domestique est aussi décrit comme étant un animal solitaire ayant conservé des instincts de chasseur lui venant de ses ancêtres sauvages. Animal indépendant ou compagnie affectueuse, le chat domestique a toujours suscité l'intérêt.

Au sein du monde scientifique également, le chat domestique a, depuis longtemps, attiré l'attention. Comme pour le chien, les chercheurs ont essayé de déchiffrer les processus qui ont mené les chats à devenir ce qu'ils sont aujourd'hui. Pendant de longues décennies, leur domestication est apparue comme une interrogation floue. Cela s'est expliqué, premièrement, par la complexité du concept de domestication en lui-même. En effet, la domestication est un processus évolutif qui s'étale sur plusieurs milliers d'années et qui continue de se produire jour après jour. Bien qu'elle implique une intention humaine de manière obligatoire, la domestication se met en place de manière progressive le long d'un continuum de relations entre l'Homme et l'animal. Ces relations représentent une forme de mutualisme qui apporte des avantages sélectifs aux deux partenaires. A force d'accumulation d'avantages, les deux espèces se trouvent progressivement changées et interdépendantes (Zeder *et al.*, 2006 ; Larson et Burger, 2013 ; Larson *et al.*, 2014 ; Thomas *et al.*, 2016).

On retrouve souvent les termes « sauvage » et « domestique » comme des antonymes stricts, représentant des états relatifs à la domestication. Cependant, étant donné le fait que la domestication n'est pas un événement instantané au cours duquel un animal sauvage se transforme soudainement en animal domestique, les termes « sauvages » et « domestique » devraient plutôt décrire des moments gradables dans le temps, sur l'échelle du processus évolutif, et non une simple dichotomie (Zeder *et al.*, 2006).

Cette gradation est un des éléments qui rendent difficile la compréhension de la domestication du chat car différentes étapes de domestication ont pu se produire dans le temps, rendant plus floues les limites de la domestication. Par exemple, il existe une différence entre l'appivoisement et la domestication. Si l'appivoisement consiste en une modification comportementale conditionnée à l'échelle de l'individu, la domestication, elle, implique une modification génétique permanente résultant en une transmission héréditaire de la prédisposition à la relation avec l'Homme (Driscoll *et al.*, 2009a).

Dans la première partie de ce travail, nous avons suivi les traces des chats à partir des plus anciens indices félins retrouvés, jusqu'à aujourd'hui. Le croisement des disciplines, archéozoologie, biologie, iconographie, géologie et génétique, a été essentiel afin de comprendre, avec le plus de précision possible, l'évolution du chat et l'histoire de sa domestication.

Puis nous avons exposé qu'à ce jour, la phylogénie de la famille des félidés est complexe et ne fait pas encore consensus au sein de la communauté scientifique. Cependant, cela n'a pas empêché des découvertes majeures marquant l'évolution du chat dans le temps, et fournissant des indices sur le parcours qui l'a mené à devenir le chat domestique que nous connaissons actuellement.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous nous sommes intéressés aux marques de domestication que l'on peut observer aujourd'hui. Le comportement a été la première source d'étude de la domestication du chat, afin de comprendre les caractéristiques qui lui permettent de rester auprès de l'Homme et de communiquer avec lui.

De plus, pendant de nombreuses années, les chercheurs ont été limité d'un point de vue technique dans leurs études sur la compréhension de la domestication du chat. Cependant, les progrès dans le domaine de la génétique ont ouvert de nouvelles portes et permis l'avancée sur des voies encore inexplorées que sont celles du génome du chat domestique. Nous avons donc passé en revue les étapes majeures de l'évolution des avancées sur la connaissance du génome félin.

Enfin, les progrès de la génomique féline ont permis aux chercheurs d'explorer le marqueur le plus visible de la domestication chez nos chats domestiques : la variation de la couleur et la texture de la robe. Nous avons donc consacré une partie synthétique aux gènes et locus responsables des variations de la robe du chat, qui ont été identifiés à ce jour.

Dans une troisième partie, ce travail s'est intéressé aux conséquences négatives de la domestication dans différents domaines. Tout d'abord, nous nous sommes concentrés sur la sélection artificielle opérée par l'Homme, qui a permis à de nombreuses mutations de se maintenir dans des lignées de chats. Certaines mutations ont été délibérément favorisées par l'Homme qui y a vu l'opportunité de nouveaux phénotypes permettant de développer des races. D'autres mutations, en revanche, n'ont pas été délibérément sélectionnées, mais les pratiques d'élevage les ont involontairement maintenues.

En plus des maladies héréditaires, certains soins apportés aux chats domestiques ne sont pas toujours adaptés de manière précise à leurs besoins, du fait d'une méconnaissance du processus de domestication. C'est notamment le cas dans le domaine de la nutrition, ce que nous présentons.

Finalement, nous avons terminé cet exposé en présentant une troisième conséquence néfaste de la domestication qui préoccupe les scientifiques depuis plusieurs années : l'hybridation entre le chat domestique et le chat sauvage. En effet, ce phénomène menace les populations de chats sauvages et des réflexions sur leur conservation sont au centre de certains débats scientifiques actuels.

PARTIE 1 : LES ORIGINES DE FELIS CATUS

I- La préhistoire du chat domestique

1) Le chat préhistorique

Les premières traces de chats remonteraient à environ 35 millions d'années. Les Nimravidae, une famille de carnivores éteints, ont existé de la fin de l'Eocène à la fin de l'Oligocène – il y a environ 35,5 à 23,0 millions d'années (Figure 1).

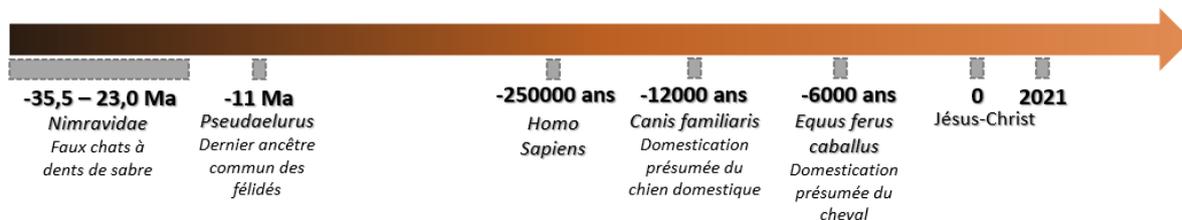


Figure 1 : Frise chronologique illustrant l'apparition de certaines espèces.

Ma : millions d'années. La domestication reste controversée car certains auteurs ont suggéré une divergence entre le chien et le loup il y a au moins 27000 ans. La domestication du cheval est également controversée car il pourrait avoir été apprivoisé. Les plus vieilles preuves archéologiques de sa domestication datent de -3500 ans avant Jésus-Christ. Sources : d'après Péigné 2003 ; Jouventin, 2014 ; Barrett, 2016

Le premier spécimen de cette famille a été étudié en 1851 (Barrett, 2016). Ils ont été appelés « faux chats à dents de sabre » (Bryant, 1991 ; Barrett, 2016 ; Averianov *et al.*, 2016). En effet, certaines de leurs caractéristiques morphologiques les faisaient ressembler à des chats : un crâne et un palais courts, des dentelures sur les canines, une réduction des prémolaires antérieures ainsi qu'une absence de molaires postérieures M2 et M3.

L'une de leurs particularités les plus notables était leur morphologie à dents de sabre, datée du début du Cénozoïque (Figure 2). Cela en faisait les principaux prédateurs de la fin de l'Eocène et de l'Oligocène, dans l'hémisphère Nord. De nombreux ossements ont été retrouvés en Amérique du Nord, en Europe et en Asie (Barrett, 2016 ; Averianov *et al.*, 2016). Cela a ainsi permis des études phylogénétiques qui ont séparé le groupe des Nimravidae en six genres monophylétiques, regroupant douze espèces (Barrett, 2016 ; Figure 3).

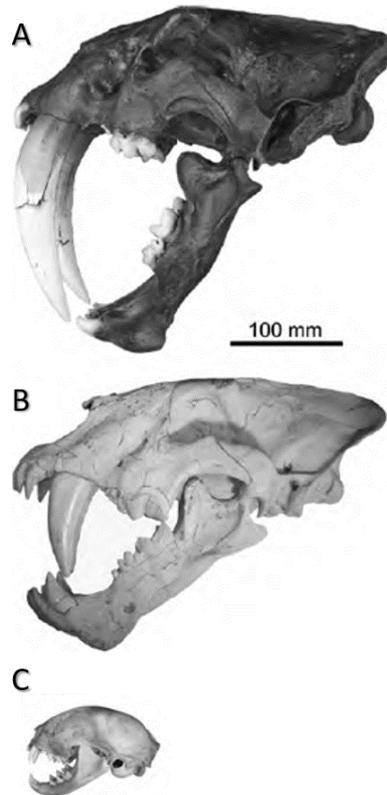


Figure 2 : Comparaison des crânes de « faux chats à dents de sabre » et de chat domestique en vue latérale.

A : Crâne de *Smilodon fatalis* trouvé en Californie, Etats-Unis ; B : Crâne de *Homotherium sp.* trouvé en Chine ; C : Crâne de *Felis catus*. Source : d'après Werdelin et al., 2010

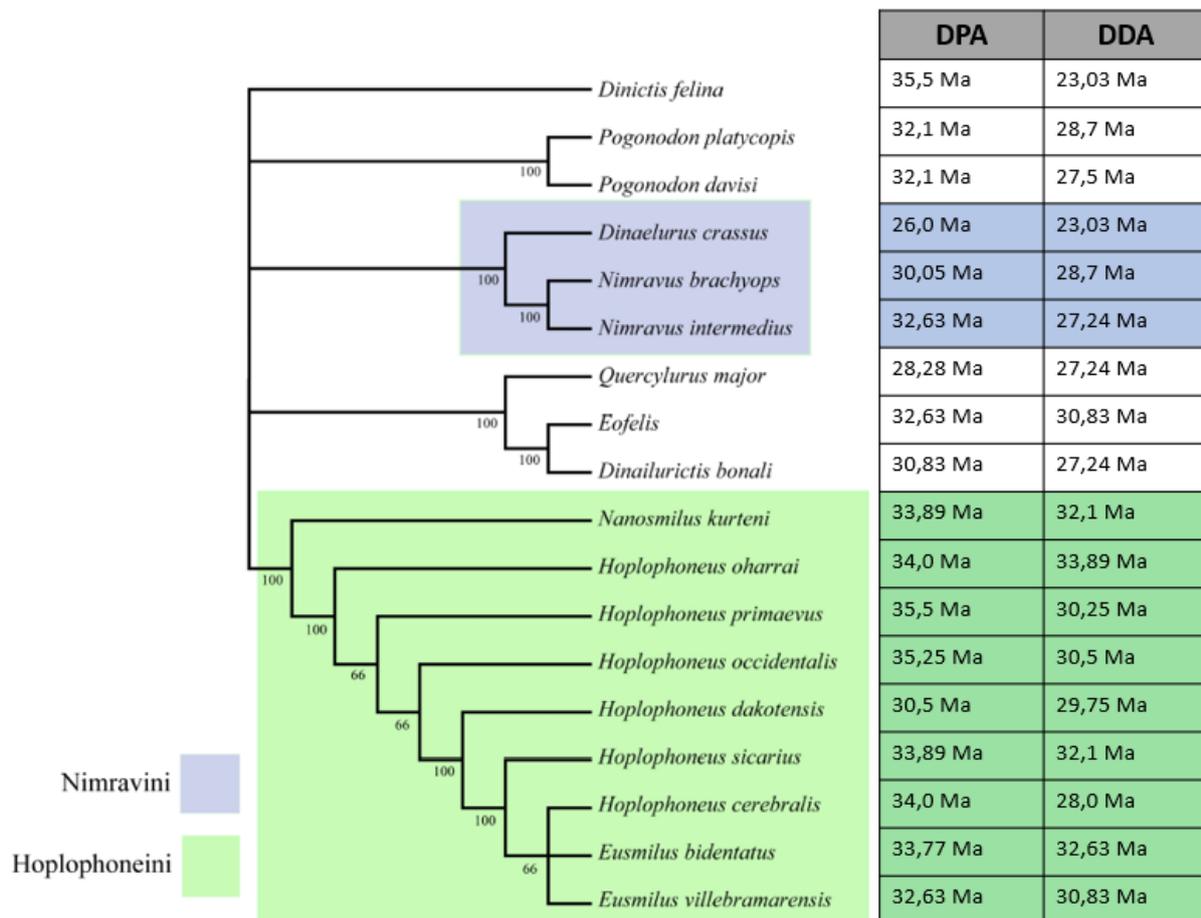


Figure 3 : Arbre phylogénétique des Nimravidae

Analyse cladistique de parcimonie basée sur le consensus de 222 arbres. Les valeurs de consensus sont annotées sous les nœuds. La date de première apparition (DPA) et la date de dernière apparition (DDA) de chaque taxon, utilisé dans les analyses phylogénétiques sont exprimés en Ma : millions d'années (à droite). Surlignage en bleu : les Nimravini. Surlignage en vert : les Hoplophoneini. Source : d'après Barrett, 2016

Les hypothèses sur leur mode de vie ont suggéré qu'ils habitaient des habitats forestiers. Leur déclin à la fin de l'Oligocène en Amérique du Nord pourrait être associé à la propagation d'écosystèmes de prairies (Averianov *et al.*, 2016).

Plusieurs théories se sont succédées à propos du lien éventuel entre les Nimravidae et les Felidae. Au 19^{ème} siècle, Cope considérait les Nimravidae comme étant les ancêtres directs des chats modernes et ce point de vue a été adopté au cours du 19^{ème} et du 20^{ème} siècle. En 1931, Piveteau pensait que les deux taxons étaient frères. Actuellement, le consensus est que les Nimravidae correspondraient à une branche des Aeluroidea, clade de carnivores félifformes, non directement liés aux félidés (Averianov *et al.*, 2016). Les genres *Proailurus* (Figure 4) et *Pseudaelurus* (Figure 5) seraient des formes de transition entre les Nimravidae et les ancêtres des félins que nous connaissons aujourd'hui (Peigné, 2003).

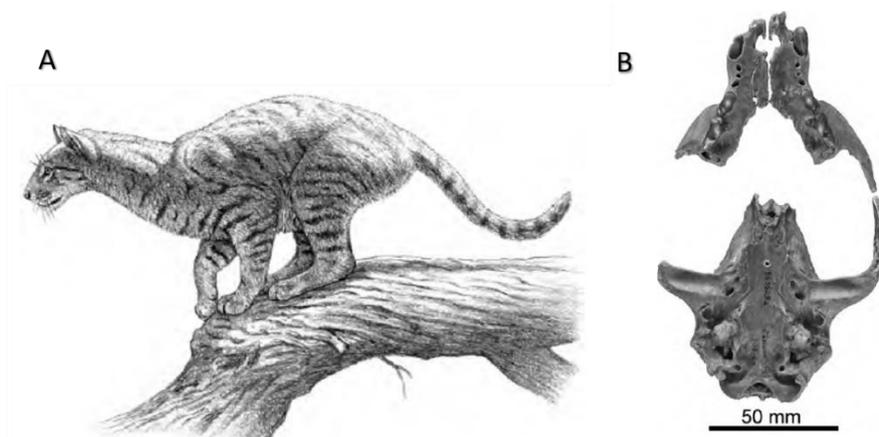


Figure 4 : Représentation et crâne d'individus du genre Proailurus.

A : Dessin de reconstruction de *Proailurus lemanensis* par M. Antón ; B : Vue ventrale d'un crâne partiel de *Proailurus lemanensis*, trouvé à Saint-Gérard-le-Puy, France (photographie de S. Peigné). Source : d'après Werdelin et al., 2010

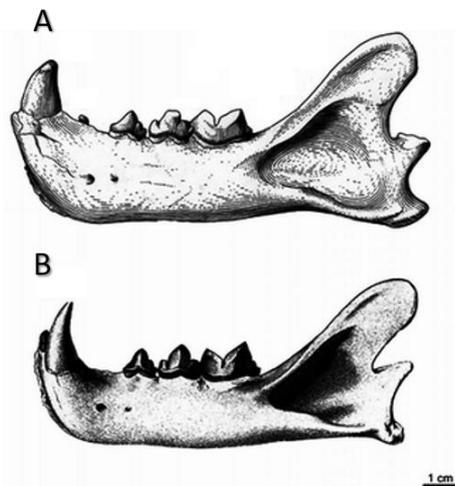


Figure 5 : Représentation d'hémimandibules d'individus du genre Pseudaelurus en vue médio-latérale.

A : Hémimandibule gauche de *Pseudaelurus pedionomus*, trouvé dans le Nebraska. B : Hémimandibule gauche de *Pseudaelurus intrepidus*, trouvée au Nebraska. Source : Antón et al., 2013

2) Le périple félin

A - Comment explique-t-on la présence de « chats » dans le monde entier ?

Afin de comprendre la distribution actuelle de chaque espèce de félin dans le monde, les chercheurs se sont basés sur les découvertes des restes paléontologiques de leurs ancêtres. En parallèle de cela, ils se sont intéressés à la géologie passée, qui a eu un rôle majeur dans le scénario de spéciation (O'Brien et Johnson, 2007).

A1 - 1^{ère} vague

Les chercheurs ont découvert un chat appelé *Pseudaelurus*, qui vivaient en Asie il y a environ onze millions d'années. Grâce à des enquêtes génétiques, ce « chat » asiatique a été accepté comme étant le dernier ancêtre commun des félins modernes. Il serait, selon les chercheurs, un genre transitionnel entre les Nimravidae et les ancêtres des félins actuels. En effet, à partir de cet ancêtre, plusieurs groupes de félinés se seraient séparés, donnant naissance à d'autres lignées, notamment celle des Felinae (Peigné, 2003 ; O'Brien et Johnson, 2007 ; Robles *et al.*, 2013).

Une première séparation aurait eu lieu il y a 10,8 millions d'années, donnant naissance à la lignée des panthères, comprenant les actuels grands félins rugissants et les deux espèces de panthères nébuleuses.

Le deuxième groupe se serait éloigné il y a environ 9,4 millions d'années et serait resté en Asie pour donner la lignée des chats de la baie de Bornéo. Aujourd'hui, cette lignée serait représentée par trois chats de petite taille présents en Asie du Sud-Est.

La division suivante serait la première ayant donné lieu à une migration intercontinentale. Celle-ci se serait produite il y a huit à dix millions d'années, avec la traversée de l'Afrique par les ancêtres de la lignée des caracals. Cette migration a été expliquée par des données géologiques. En effet, à cette période, le niveau de la mer a baissé, tombant à soixante mètres en dessous des niveaux marins modernes. Cette diminution aurait ainsi créé des passages terrestres au sein de la mer Rouge, reliant l'Afrique et la péninsule arabique (O'Brien et Johnson, 2007).

En plus de ce début de migration vers un nouveau continent, les félinés auraient continué à se disperser à travers toutes l'Asie. Cela leur aurait permis de trouver de nouveaux ponts terrestres, notamment celui entre Béring et l'Alaska (Figure 6).

Les chats se seraient alors disséminés dans plusieurs endroits, colonisant ainsi l'Asie, l'Europe, l'Afrique et l'Amérique du Nord (Johnson *et al.*, 2006 ; O'Brien et Johnson, 2007).

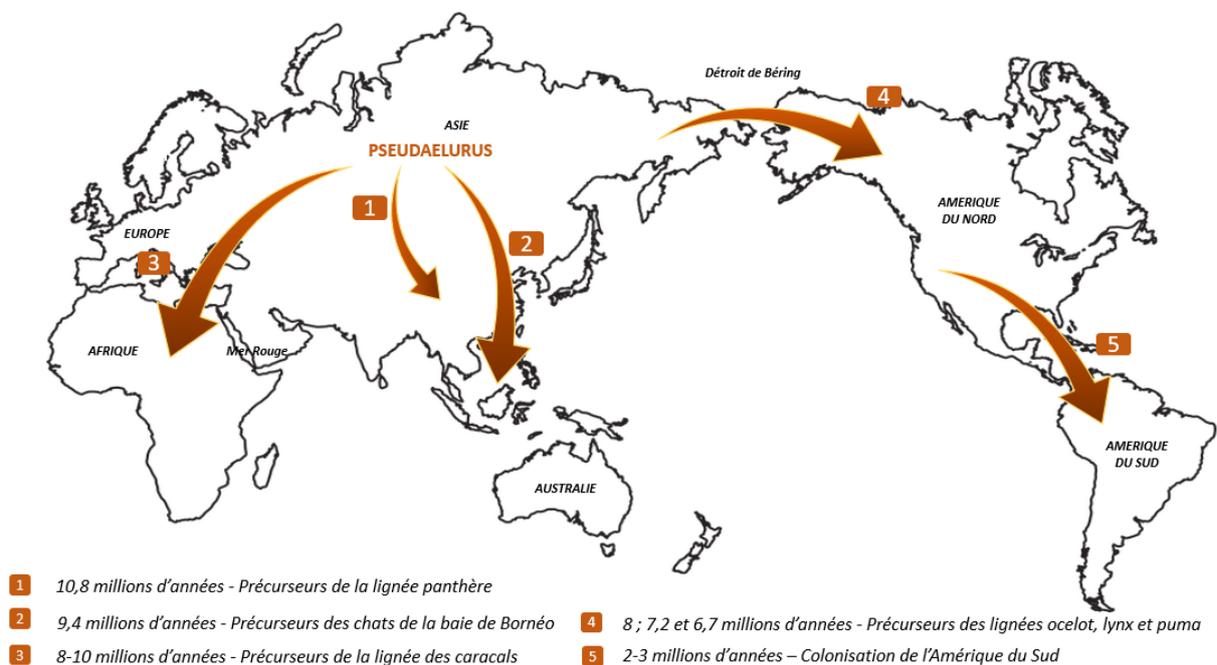


Figure 6 : Schéma des vagues de migration des Félinés.

1 : Première séparation qui aurait eu lieu il y a 10,8 millions d'années, donnant naissance à la lignée des panthères. 2 : Deuxième séparation qui aurait eu lieu il y a environ 9,4 millions d'années, donnant naissance en Asie à la lignée des chats de la baie de Bornéo. 3 : Troisième séparation et première migration intercontinentale qui aurait eu lieu il y a huit à dix millions d'années, avec la traversée de l'Afrique par les ancêtres de la lignée des caracals grâce à une baisse du niveau de la mer. 4 : Quatrième séparation provoquée par une montée des eaux qui aurait eu lieu il y a huit millions, 7,2 et 6,7 millions d'années en Amérique du Nord, donnant naissance aux lignées ocelot, lynx et puma respectivement. 5

: Cinquième étape de séparation qui aurait eu lieu suite à une nouvelle ère glaciaire il y a deux à trois millions d'années, provoquant le recul des océans et ainsi les deux continents américains se seraient trouvés reliés via l'isthme de Panama permettant la migration de quelques félidés vers l'Amérique du Sud. Source : d'après O'Brien et Johnson, 2007

A2 - 2^{ème} vague

Un nouveau changement du niveau des eaux se serait ensuite produit. Cette fois, le niveau de la mer aurait augmenté, séparant les continents. Cela aurait ainsi provoqué l'isolement de toutes les populations s'étant dispersées, favorisant le phénomène de spéciation. Une vingtaine de nouvelles espèces aurait évolué grâce aux habitats changeants. En effet, une population qui s'est séparée génétiquement parce qu'isolée géographiquement, ne peut plus ensuite se reproduire avec les descendants contemporains de ses anciens parents.

Il y a huit millions et 7,2 millions d'années, c'est en Amérique du Nord que les lignées ocelot et lynx se seraient séparées des migrants d'origine, produisant ensuite plusieurs espèces. C'est ensuite la lignée des pumas qui se serait divisée, il y a 6,7 millions d'années (Johnson *et al.*, 2006 ; O'Brien et Johnson, 2007) (Figure 6).

A3 - 3^{ème} vague

Un troisième évènement géologique serait à l'origine d'une nouvelle vague de migration. Une nouvelle ère glaciaire se serait produite il y a deux à trois millions d'années, provoquant à nouveau le recul des océans. Avec un déplacement des masses continentales surajouté, les deux continents américains se seraient trouvés reliés via l'isthme de Panama. Cela aurait permis à quelques félidés de migrer vers le Sud. Remarquons que l'Amérique du Sud n'était à cette époque peuplée par aucune espèce placentaire car elle avait été isolée, pendant des dizaines de millions d'années (Johnson *et al.*, 2006 ; O'Brien et Johnson, 2007, Figure 6).

A4 – Le moteur des migrations

Les phénomènes géologiques auraient permis aux félidés de se déplacer à travers les continents. Cependant ce sont des caractères comportementaux qui seraient le véritable moteur de ces migrations.

Chaque génération exigeait une dispersion des individus. En effet, à l'adolescence, les jeunes animaux se retrouvaient obligés de quitter leur zone natale. Les générations se suivant toujours plus nombreuses, de plus en plus de territoires ont été nécessaires.

Associé à ce comportement, leur caractère de prédateur a fait que les félins ont suivi leurs proies, des espèces elles aussi migratrices. C'est probablement cette motivation qui les a menés à voyager loin.

Leur habileté et leur capacité à explorer rapidement un nouveau milieu, à mesure que les opportunités se sont présentées, auraient fait qu'il leur a été relativement aisé de se déplacer vite et avec succès vers des régions inexploitées (Johnson *et al.*, 2006 ; O'Brien et Johnson, 2007).

Un résumé des différentes vagues de migrations en rapport avec le niveau des océans est présenté en figure 7.

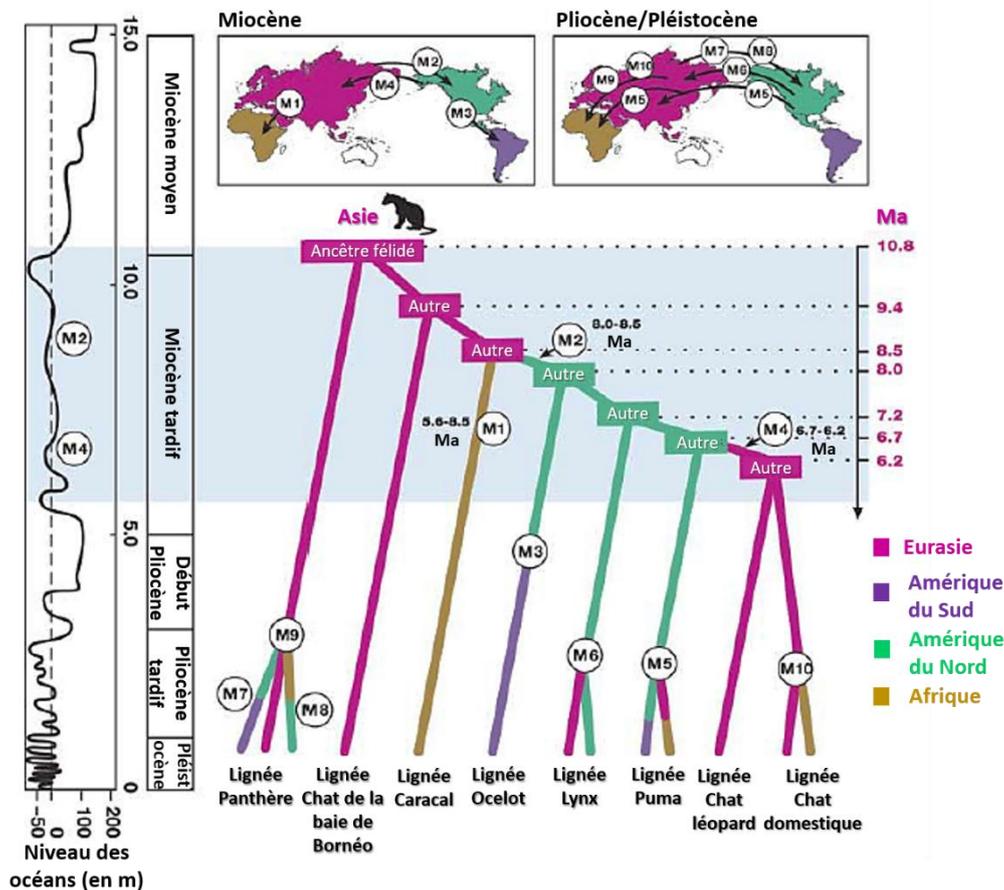


Figure 7 : Résumé des vagues de migration en rapport avec le niveau des océans. Représentation de la divergence hiérarchique, des dates estimées (en Ma : millions d'années) et des migrations intercontinentales (en rose : Eurasie ; en violet : Amérique du Sud ; en vert : Amérique du Nord ; en ocre : Afrique) des différentes lignées (à droite). Les migrations intercontinentales sont annotées de M1 à M10. La correspondance avec les changements majeurs du niveau mondial des océans est représentée par une courbe eustatique du niveau des océans (à gauche). Source : Johnson *et al.*, 2006

B – Une ébauche de phylogénie

Les espèces de chats vivants appartiennent à la sous-famille des Felinae (Carnivora : Felidae). Il a été déterminé que cette sous-famille était originaire du Miocène tardif, il y a 5,3 à 11,6 millions d'années (Mattern et McLennan, 2000 ; Zhang et Zhang, 2013 ; Holbourn *et al.*, 2018).

Comprendre l'évolution de leur histoire a été compliqué pour les chercheurs, en raison d'évènements de spéciation récents et d'un manque de distinction des caractéristiques squelettiques ou dentaires (Johnson *et al.*, 2006). De manière traditionnelle, les chercheurs se sont d'abord intéressés aux caractéristiques morphologiques, par exemple la forme du crâne et de la mandibule, afin de les répartir en clades. Ces critères n'étant pas suffisant, ils ont profité du développement des techniques de biologie et génétique moléculaires pour aller plus loin, en utilisant notamment la cytogénétique comparative, la détermination de la distance immunologique de l'albumine, l'hybridation ADN-ADN, l'identification des isoenzymes par électrophorèse, l'analyse de la ségrégation de séquences rétrovirales intégrées au génome, l'identification de gènes situés sur les chromosomes sexuels, ou encore l'analyse de l'ADN mitochondrial et le génotypage de marqueurs génétiques (Zhang et Zhang, 2013). Nous allons présenter succinctement les différentes analyses génétiques utilisables en phylogénie avant de résumer les résultats obtenus par différentes équipes à travers le Monde.

B1 – Séquençage NGS et génotypage SNP de l'ADN ancien

Le premier séquençage d'ADN ancien a été réalisé en 1984 à partir d'un prélèvement de tissu de spécimen de musée d'un zèbre aujourd'hui éteint (*Equus quagga quagga*) (MacHugh *et al.*, 2016). Les premières études utilisaient la technique de clonage moléculaire qui consiste à insérer des petites séquences génomiques dans des plasmides et de les répliquer dans des bactéries. Peu de temps après s'est développée la réaction en chaîne par polymérase (PCR : *polymerase chain reaction*) qui permettait d'amplifier des régions ciblées pour ensuite pouvoir les séquencer. Cependant, cette méthode a montré des limites notamment à cause de la présence de plusieurs composés chimiques présents conjointement à l'ADN ancien qui inhibent les ADN polymérases et empêchent l'amplification. L'ADN ancien en lui-même présente également des modifications chimiques formées post-mortem qui peuvent entraîner de fausses mutations. Malgré les dégradations de l'ADN ancien, de nouvelles méthodes ont vu le jour permettant d'accéder à des molécules d'ADN très courtes et endommagées, d'identifier et de supprimer les erreurs de séquençage provoquées par les dommages chimiques post-mortem (par exemple la méthode « U sélection » qui est une méthode de sélection des uraciles permettant d'estimer la proportion de séquences dérivées de molécules contenant de l'uracile d'un génome de référence) (Gansauge et Meyer, 2014 ; MacHugh *et al.*, 2016 ; Irving-Pease *et al.*, 2018). De plus, le développement du séquençage d'ADN à haut débit (séquençage de nouvelle génération ou NGS : *next generation sequencing*) a considérablement augmenté la quantité de séquences potentiellement exploitables en partant de prélèvements anciens, en réduisant la quantité d'ADN de départ nécessaire, augmentant la vitesse de séquençage et réduisant les coûts (MacHugh *et al.*, 2016). Des méthodes moléculaires ont également été développées pour cibler des régions d'intérêt. Actuellement, ces dernières approches permettent de générer des génotypes pour jusqu'à quelques millions de polymorphismes nucléotidiques (SNP : *single nucleotide polymorphism*) présélectionnés sur l'ensemble du génome. Les polymorphismes de type SNP sont devenus en quelques années des marqueurs de choix pour les études génétiques (MacHugh *et al.*, 2016).

B2 - ADNmt

La mitochondrie est un organite générant 90% de l'énergie cellulaire des mammifères. Ces organites contiennent leur propre matériel génétique appelé ADN mitochondrial (ADNmt). Il s'agit d'une petite molécule d'ADN circulaire de quinze à vingt kilobases, formé par un brin sens et un brin anti-sens, présente dans le cytoplasme. Chez le chat, cet ADN contient 37 gènes comprenant 13 gènes codant des protéines, 22 gènes codant des ARN (acide ribonucléique) de transfert (ARNt), deux gènes codant des ARN ribosomique et une région régulatrice (boucle D) (Zhang et Zhang, 2013 ; Yan *et al.*, 2019). L'une des caractéristiques de cet ADN est son hérédité maternelle, cela signifie que c'est la mère qui transmet son ADNmt à ses petits et que les mitochondries paternelles sont dégradées, par un mécanisme n'est pas encore totalement élucidé (Yan *et al.*, 2019). L'intérêt de l'utilisation de ce matériel génétique est qu'il est préservé grâce à la résistance importante de la mitochondrie. De plus, il est présent en de nombreux exemplaires et il présente un taux d'évolution rapide. Cela permet donc d'analyser des tissus anciens ou fortement dégradés dans lesquels l'ADN nucléaire ne serait plus exploitable. Comme l'ADNmt est très variable en termes de structure, de contenu génétique, d'organisation et de mode d'expression dans les différents organismes, il a été montré qu'il s'agissait d'un marqueur de choix pour les constructions phylogénétiques entre les espèces (Zhang et Zhang, 2013). Il a été montré que l'utilisation de l'ADNmt pouvait cependant ne pas refléter l'histoire évolutive complète d'une espèce étant donné que, contrairement à l'ADN nucléaire, il n'est hérité que de l'un des deux parents – la mère en l'occurrence. Des différences ont pu être notées entre l'ADNmt et l'ADN nucléaire lors de processus de remplacements de populations, de processus sexués ou de flux géniques se produisant dans les populations animales (Irving-Pease *et al.*, 2018).

B3 - STR

Les génomes contiennent les gènes, unités de structure et de fonction de l'information génétique. Cependant, les chercheurs ont mis en évidence que chez de nombreuses espèces, la majeure partie du génome est constitué de séquences non codantes qui ne sont pas des gènes. Cela signifie que la plus grande partie de l'ADN est constituée de matériel génétique qui ne permet aucune synthèse protéique. Chez les mammifères, il a été montré que les séquences non codantes étaient quatre à cinq fois plus nombreuses que les régions codantes. Parmi les nombreuses séquences non codantes, des séquences dites répétées ont été identifiées. Certaines sont constituées de la répétition en tandem d'unités de base, elles-mêmes constituées de deux à plusieurs dizaines de nucléotides. La taille de ces séquences répétées varie en fonction du nombre répétitions (Thomas *et al.*, 2016).

Deux types de séquences répétées en tandem ont été identifiées dans les génomes mammifères :

- les minisatellites ou VNTR (*variable number of tandem repeat*). Il s'agit de séquences de quelques dizaines à centaines de paires de bases (pb) dont le motif principal de quelques dizaines de pb est répété en tandem. Ils sont présents dans tout le génome. Le nombre de répétitions varie d'un individu à un autre. Les minisatellites ont été utilisés dans le domaine médico-légal mais ont été abandonnés au profit d'autres séquences (Ruvinsky et Marshall Graves, 2005 ; Monget et Veitia, 2014).
- les microsatellites ou STR (*short tandem repeat*). Il s'agit d'unités répétitives de deux à six pb dont le motif très court est répété plusieurs fois. Le motif le plus fréquent est la répétition (CA)_n. Comme pour les minisatellites, leur polymorphisme tient au nombre de répétition de la séquence de base. Les microsatellites sont présents en plusieurs milliers d'exemplaires dans les génomes, répartis toutes les deux à 30 kilobases (kb) environ chez les mammifères. Chaque motif répété est entouré par des séquences spécifiques du locus qui sont utilisées comme site d'ancrage pour des amorces de PCR. Cela permet ainsi d'amplifier le fragment d'ADN d'intérêt et de déterminer sa taille, et ses différents allèles, c'est à dire son polymorphisme (Ruvinsky et Marshall Graves, 2005 ; Monget et Veitia, 2014).

Dans les études génétiques actuelles, ce sont majoritairement les STR qui sont utilisés. Mais ils ont tendance à être supplantés par les marqueurs de type SNP (voir paragraphe B1 précédent).

B4- Répartition des espèces en clades

Johnson (1997) ainsi que Mattern et McLennan (2000) sont les premiers à avoir répartis les trente-sept espèces félines en huit clades. En utilisant des séquences d'ARN 16S, de NADH-5 (nicotinamide adénine dinucléotide), d'ARN 12S, du gène du cytochrome b ainsi que dix caractéristiques cytologiques et cinquante-huit caractéristiques morphologiques, Mattern et McLennan ont distingué la lignée caracale, la lignée léopard, la lignée du chat de la Baie, la lignée lynx, la lignée puma, la lignée ocelot, la lignée panthère et la lignée du chat domestique contenant notre chat domestique actuel : *Felis catus* (Mattern et McLennan, 2000) (Figure 8).

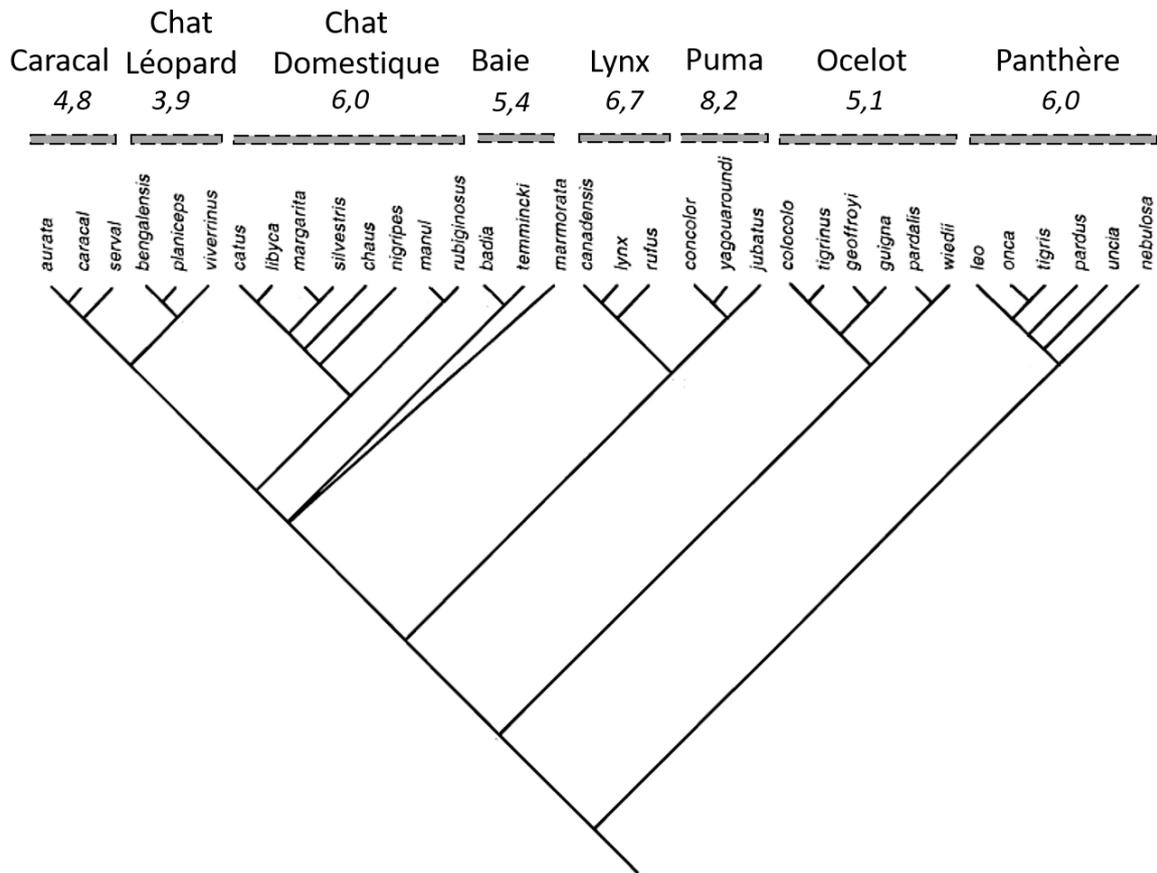


Figure 8 : Arbre phylogénétique des Félidés.

Arbre de consensus de deux arbres phylogénétiques parcimonieux pour les Felidés. Les noms des lignées monophylétiques (lignée Caracal, lignée Chat Léopard, lignée Chat domestique, lignée Chat de la baie de Bornéo, Lignée Lynx, lignée Puma, lignée Ocelot, lignée Panthère) et les âges putatifs de chaque lignée (en millions d'années) sont écrits au-dessus de l'arbre. Les noms d'espèces sont indiqués en haut de l'arbre. Source : d'après Mattern et McLennan, 2000

En utilisant l'ADN mitochondrial, Zhang et Zhang (2013) ont distingué la lignée des Pantherinae (panthères et tigres) de la lignée des Felinae (pumas, lynx, guépards, chats léopards du Bengale, chat domestique) (Figure 9).

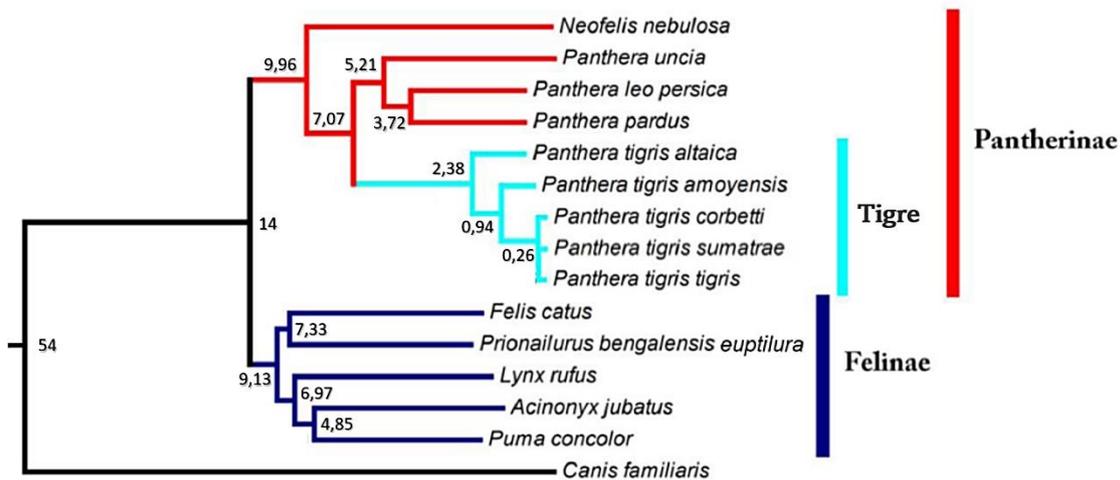


Figure 9 : Arbre phylogénétique des relations entre les membres de la famille des Felidae basé sur des génomes mitochondriaux entiers.

Distinction entre la lignée des Pantherinae (panthères et tigres) de la lignée des Felinae (pumas, lynx, guépards, chats léopards du Bengale, chat domestique). Les temps de divergence ont été estimés par la méthode bayésienne, et ils sont indiqués au niveau des nœuds. *Canis familiaris* a servi d'exogroupe. Source : d'après Zhang et Zhang, 2013

La diversité des espèces utilisées dans les différentes études et la diversité des caractères utilisés (morphologie, protéines, ADN...) permet d'expliquer que les résultats des différentes équipes ne soient pas tous identiques. Notons cependant que les différentes études ont toutes identifiées les mêmes branches principales dans les arbres phylogénétiques.

Parmi le clade du chat domestique, ont d'abord été regroupées huit espèces : *Otocolobus manul*, *Prionailurus rubiginosus*, *Felis nigripes*, *Felis chaus*, *Felis silvestris*, *Felis margarita*, *Felis lybica* et *Felis catus* (Mattern et McLennan, 2000). En 2007, Driscoll et collaborateurs ont également groupé *Felis bieti* dans le clade du chat domestique (Driscoll et al., 2007).

Cependant, étant donné la diversité des études et notamment des différentes méthodes utilisées, il reste certaines questions controversées qui se manifestent principalement dans les positions phylogénétiques relatives de certaines espèces, comme par exemple *Felis nigripes*, *Felis margarita* et *Felis chaus* au sein du clade du chat domestique (Mattern et McLennan, 2000).

De plus, une étude a classé *catus* comme issu de la branche de *Felis silvestris* (Johnson et al., 2006 ; Figure 10), alors qu'une autre étude l'avait classé comme issu de la branche de *Felis lybica* (Driscoll et al., 2007 ; Figure 11). Cette même étude avait par ailleurs regroupé les différentes sous espèces *catus*, *lybica*, *cafra*, *ornata*, *bieti* et *silvestris* dans la même espèce polytypique *Felis silvestris* (Driscoll et al., 2007).

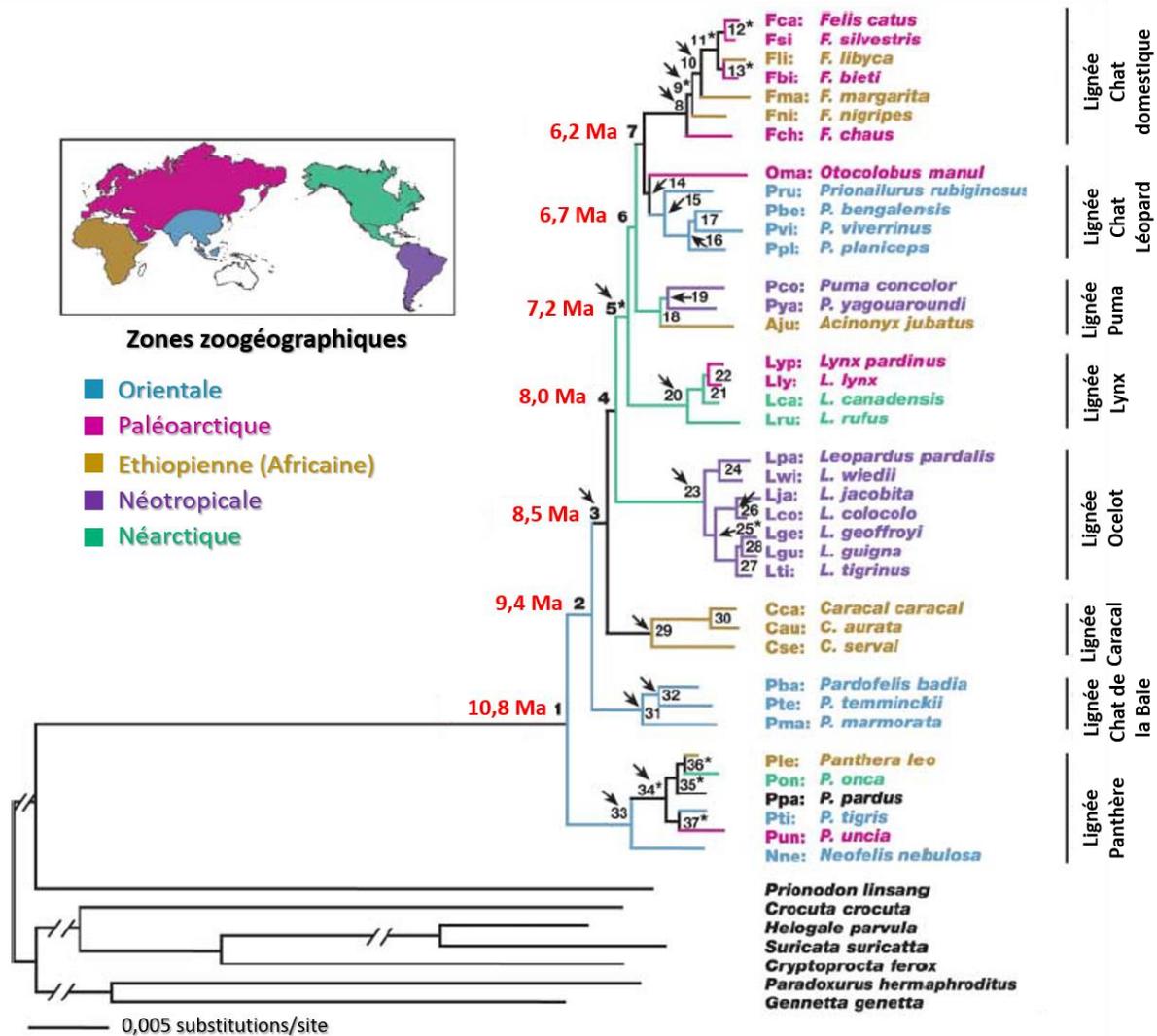


Figure 10 : Arbre phylogénétique des Félidés classant *catus* comme issu de la branche de *Felis silvestris* et estimation des dates de divergence.

Relations phylogénétiques entre les espèces de félidés et les taxons externes représentées dans un arbre réalisé avec la méthode du maximum de vraisemblance. Les nœuds terminaux sont étiquetés avec des codes à trois lettres, un nom scientifique et un nom commun, et les espèces de félidés sont regroupées en huit lignées principales (Chat domestique, Chat Léopard, Puma, Lynx, Ocelot, Caracal, Chat de la Baie de Bornéo, Panthère). Les noms et les branches scientifiques sont codés par couleur pour décrire les régions zoogéographiques récentes et historiques (orientale, paléarctique, éthiopienne, néotropicale et néoarctique), telles que déduites des distributions actuelles, des archives fossiles et des analyses phylogénétiques. Les branches en noir reflètent soit des interprétations historiques moins certaines, soit des distributions géographiques au-delà d'une zone zoogéographique. Un exogroupe a été représenté en bas de l'arbre.

Les nœuds 1 à 37 sont numérotés et un astérisque indique une résolution relativement faible. Les dates de divergence estimées des nœuds définissant la lignée (1-7) sont en rouge. Les rares insertions/suppressions soutenant des lignées en tant que caractères cladistiques dérivés partagés sont indiquées par une flèche. Source : d'après Johnson et al., 2006

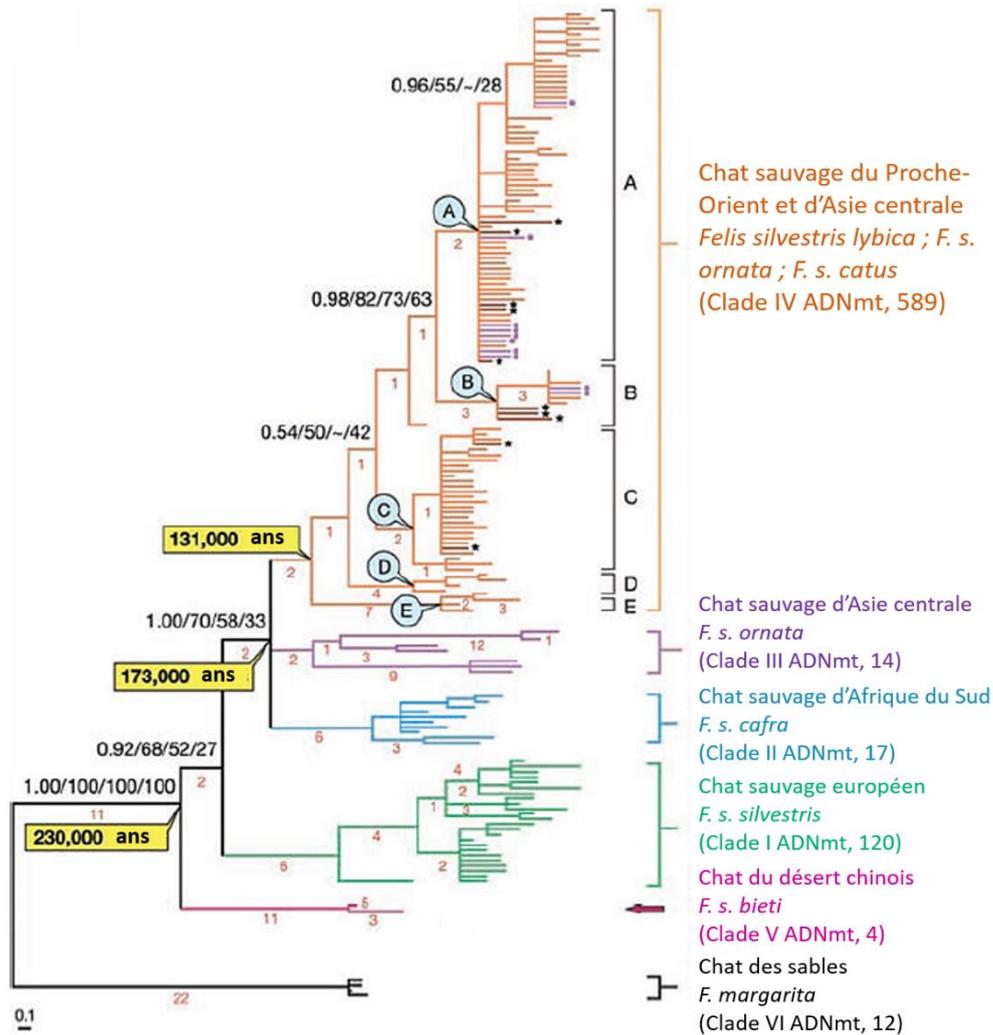


Figure 11 : Arbre phylogénétique du genre *Felis* classant *catus* comme issu de la branche de *Felis lybica* et regroupant les différentes sous espèces *catus*, *lybica*, *cafra*, *ornata*, *bieti* et *silvestris* dans la même espèce polytypique *Felis silvestris*.

Arbre phylogénétique construit à partir d'une séquence d'ADN mitochondrial de 2604 pb (formant 176 haplotypes) et de 742 chats échantillonnés dans l'aire de répartition du chat domestique, chat sauvage européen, chat sauvage du Proche-Orient, chat sauvage d'Asie centrale, chat sauvage d'Afrique australe, chat du désert chinois et chat des sables. Les valeurs des analyses statistiques de type bootstrap sont inscrites en noir au-dessus des nœuds (de gauche à droite : Bayes/parcimonie maximale/vraisemblance maximale/évolution minimale). Le nombre de différences mononucléotidiques est indiqué en rouge sous la branche correspondante. Les désignations de clade et le nombre d'individus sont indiqués entre parenthèses après le nom commun et le nom taxonomique correspondants. A à E désignent les lignées au sein du clade IV. Les valeurs des analyses statistiques pour ces nœuds sont les suivantes : A : 1,00/87/71/54 ; B : 1,00/82/80/80 ; C : 0,97/63/59/42 ; D : 1,00/98/99/88 ; E : 1,00/100/100/82. Les branches d'arbre violettes et brunes associées aux astérisques au sein du clade IV indiquent des individus issus de deux localités qui portent des génotypes d'ADNmt discordants par rapport aux STR (voir Figure 12). Le Clade IV regroupe des chats domestiques ; des individus issus de populations sauvages potentiellement mélangées d'Europe, d'Asie et d'Afrique ; et des chats sauvages du Proche-Orient. Source : d'après Driscoll et al., 2007

Ainsi, dans le clade du chat domestique, la place exacte de *Felis catus* (sous espèce de *silvestris* ? espèce distincte issue de *silvestris* ? issu de *lybica* ?) restait sujet à controverse [voir chapitre II, 1) A et A1 pour la suite des recherches concernant la phylogénie de *Felis catus*].

3) Lien entre phylogénie et répartition géographique des espèces du clade du chat domestique

Le clade du chat domestique (*Felis catus*) selon Mattern et McLennan comprenait l'espèce *Felis silvestris catus*. Mais au fil du temps, de nombreuses controverses sur l'origine phylogénétique du chat domestique sont apparues. Pour essayer de comprendre comment était apparu le chat domestique que l'on connaît, il a été nécessaire d'étudier les aires de répartition des différentes espèces appartenant au même clade que lui (Mattern et McLennan, 2000). Pour se faire, les chercheurs ont utilisé les techniques moléculaires à leur disposition.

Le chat sauvage *Felis silvestris* (Schreber, 1777) semble être apparu pour la première fois dans des gisements fossilifères de l'Interglaciaire holsteinien (il y a 424.000 à 374.000 ans) (Sommer et Benecke, 2005). Driscoll *et al.*, (2007, 2009a) ont réalisé une étude génétique à partir d'échantillons recueillis sur des chats sauvages et domestiques, y compris des chats de races reconnues par les fédérations félines et de races non reconnues. Ils ont utilisé 36 STR et 2604 pb séquencées de gènes d'ADNmt (Driscoll *et al.*, 2007).

Ces analyses phylogénétiques ont permis de spécifier cinq sous-espèces de chats sauvages *Felis silvestris* génétiquement distinctes, remodelant la phylogénie du clade « chat domestique » établie précédemment par Mattern et McLennan (2000) :

- *Felis silvestris silvestris*, chat sauvage d'Europe (sous-clade I) ;
- *Felis silvestris cafra*, chat sauvage d'Afrique australe (sous-clade II) ;
- *Felis silvestris ornata*, chat sauvage d'Asie centrale à l'est de la mer Caspienne (sous-clade III) ;
- *Felis silvestris lybica*, chat sauvage du Proche-Orient (sous-clade IV) ;
- *Felis silvestris bieti*, chat du désert chinois (sous-clade V).

Les populations locales de chats sauvages semblaient ainsi avoir conservé la signature génétique qui les liait à leurs régions d'origine respectives.

L'analyse des séquences d'ADNmt a également mis en évidence des résultats identiques, permettant ainsi de confirmer à la fois les origines géographiques mais aussi les désignations de clades établies par l'analyse des géotypes STR (Driscoll *et al.*, 2007 ; Figure 12).

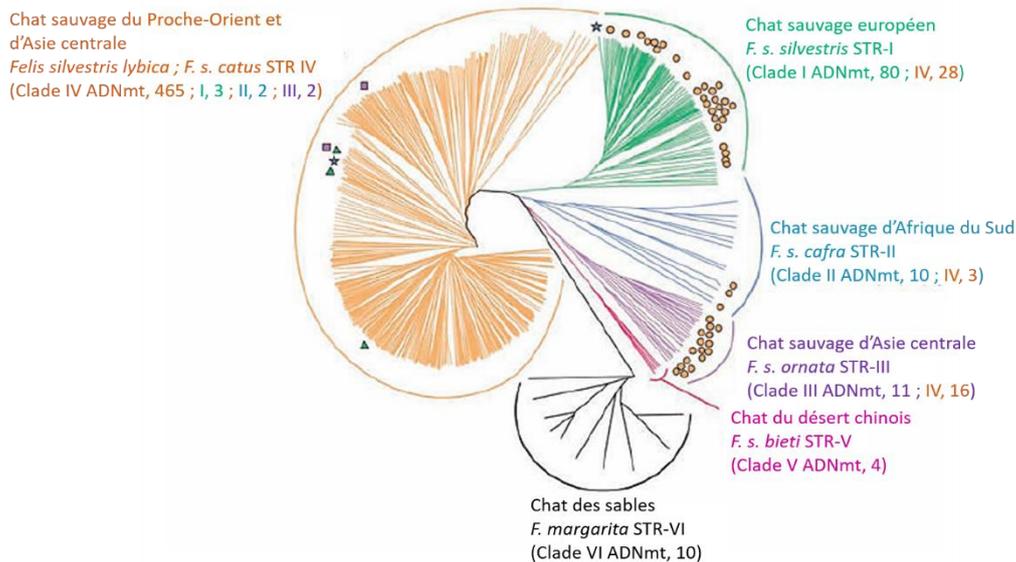


Figure 12 : Phénogramme du genre *Felis*.

Phénogramme de 851 spécimens domestiques et sauvages basé sur les génotypes pour 36 marqueurs STR nucléaires. Les groupes de couleurs correspondent aux zones géographiques (saumon : chat sauvage du Proche-Orient et d'Asie centrale ; vert : chat sauvage européen ; bleu : chat sauvage d'Afrique australe ; violet : chat sauvage d'Asie centrale ; rose : chat du désert chinois ; noir : chat des sables). Les symboles colorés indiquent les individus discordants pour l'analyse réalisée par les STR et l'ADNmt (voir Figure 11). Entre parenthèses sont inscrits le nombre de chats dans chaque clade STR qui portent divers haplotypes de clade d'ADNmt. Source : d'après Driscoll et al., 2007

4) Survie des chats sauvages pendant les périodes glaciaires

De nombreux changements climatiques majeurs se sont produits et ont façonné la distribution des espèces.

Mattuci et al. (2015) ont utilisé le chat sauvage européen comme modèle d'étude.

L'étude a montré que les populations de chats européens ont survécu aux périodes glaciaires du Pléistocène moyen et de l'Holocène grâce à trois refuges glaciaires : dans les péninsules sud de la péninsule ibérique, italienne et balkanique (Mattuci et al., 2015).

En effet, des restes de squelette de chat sauvage *Felis silvestris* ont été retrouvés en Espagne, à la Cueva de Urutiaga, et datés du Pléistocène supérieur (18533 +/- 238 avant Jésus-Christ) montrant que la péninsule ibérique avait été un refuge glaciaire pour le chat. De la même manière, des restes de chats sauvages ont été retrouvés en Italie, dans la grotte Paglicci, datant de 22239 +/- 418 avant Jésus-Christ, montrant que la péninsule italienne avait aussi été un refuge glaciaire. Enfin, des ossements ont été retrouvés sur le site de Kastritsa, en Grèce, datés de la même époque, désignant la région des Balkans comme une troisième zone de refuge glaciaire (Sommer et Benecke, 2005).

Ces trois refuges différents seraient à l'origine d'un isolement et d'une diversification génétique des populations de chats sauvages européens pendant le Pléistocène supérieur (Mattuci et al., 2015). Mattuci et al. (2013) ont proposé une explication en décrivant des conditions climatiques plus douces dans ces refuges, en raison des basses altitudes et des effets de tampons de la mer Méditerranée, qui ont ainsi permis la persistance de forêts tempérées, habitat privilégié pour les populations de chats sauvages (Mattuci et al., 2013).

Ces changements climatiques pourraient ainsi expliquer la distinction entre les sous-clades identifiées précédemment par Driscoll et collaborateurs (Driscoll et al., 2007).

II- Contexte favorisant la domestication

1) Des découvertes

A- Génétiques : identification de l'ancêtre du chat domestique

A1 – Découverte d'un ancêtre commun

Ainsi que nous l'avons évoqué précédemment, Driscoll *et al.* (2007,2009a) ont réalisé une étude génétique comparative entre 979 chats domestiques et des individus des cinq sous espèces de *Felis silvestris* : *F. s. silvestris*, *F. s. lybica*, *F. s. ornata*, *F. s. cafra* et *F. s. bieti*. Pour cela, ils ont utilisé des ADN de chats sauvages présumés, de chats domestiques féraux, de chats de races et de chats des sables (*Felis margarita*). Ils ont analysé 36 STR et 2604 pb séquencées de gènes d'ADNmt (Driscoll *et al.*, 2007).

L'analyse des génotypes a montré que les chats de race et les chats domestiques féraux appartenaient tous au clade IV comprenant également, comme vu précédemment, les chats sauvages du Proche Orient *Felis silvestris lybica* (Figures 11 et 12).

Si les chats sauvages avaient conservé la signature génétique qui les lie à leurs régions respectives, les chats domestiques du monde portaient eux, des génotypes qui les différenciaient de tous les chats sauvages locaux, à l'exception de ceux du Proche-Orient.

Les différentes analyses génétiques réalisées ont donc produit des résultats concordants. Il a été possible de retracer les origines maternelles (grâce à l'ADNmt) de la domestication des chats à au moins cinq lignées de chats sauvages originaires du Proche-Orient. Le clade IV étant monophylétique, c'est-à-dire qu'il regroupait une espèce et tous ses descendants, cela suggérait que la domestication se serait produite dans la zone géographique du Proche Orient.

Le chat domestique est aujourd'hui considéré comme une sixième sous-espèce, *Felis silvestris catus*, même s'il dérive vraisemblablement du chat sauvage vivant au Proche-Orient, *Felis silvestris lybica* (Driscoll *et al.*, 2007 ; Driscoll *et al.*, 2009a ; Driscoll *et al.*, 2009b ; Faure et Kitchener, 2009, Figure 13).

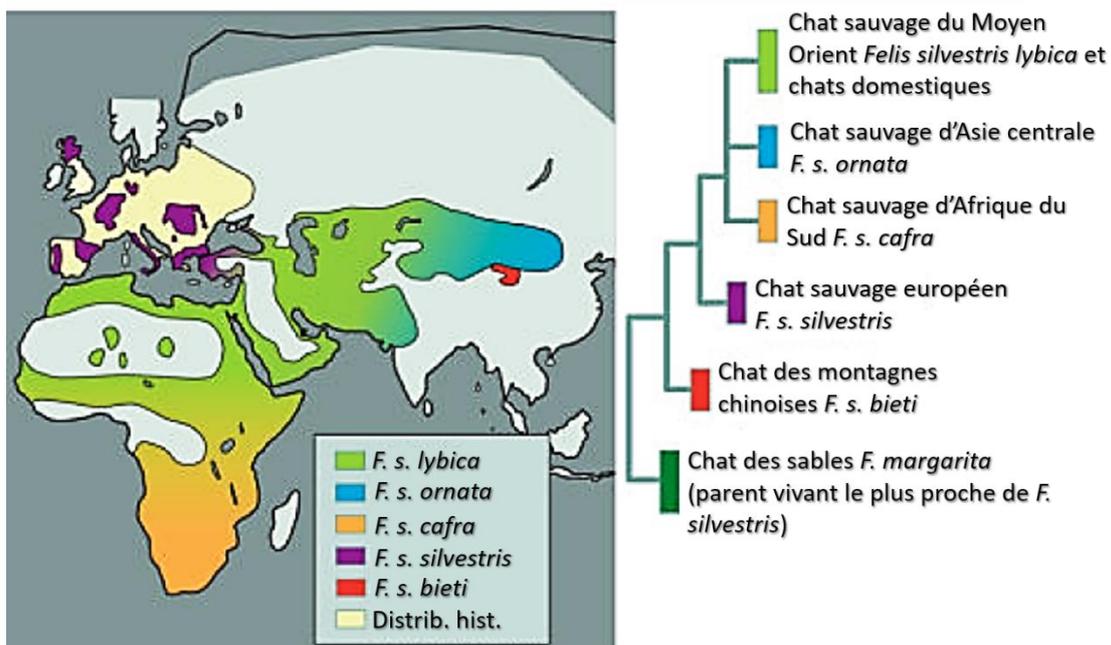


Figure 13 : Répartition géographique des sous-espèces de *Felis silvestris*.

Les couleurs sur la carte représentent les zones géographiques où sont répartis majoritairement les différentes sous-espèces *Felis silvestris* (*F. s. spp.*) étudiées (*F. s. lybica*, *F. s. oranta*, *F. s. cafra*, *F. s. silvestris*, *F. s. bieti*). Les chercheurs ont découvert que le chat domestique *Felis catus* provenait de la même zone géographique que *F. s. lybica* (en vert clair). Source : Driscoll et al., 2009b

A2 – Des hypothèses de scénarii de domestication

Driscoll et al., (2007) ont donc soulevé deux hypothèses possibles concernant la domestication du chat :

- soit la domestication résulterait d'un seul événement prolongé incorporant plusieurs matrignes (lignées femelles) de chats sauvages, intervenu au Proche-Orient ;
- soit la domestication résulterait de multiples événements de domestication indépendants.

Cette deuxième hypothèse semblait peu probable, étant donné que la majorité des chats domestiques génotypés avaient été groupés dans le même clade d'ADNmt (Driscoll et al., 2007 ; Driscoll et al., 2009a).

A3 – Conclusions des analyses génétiques

L'étude de Driscoll et al., (2007), qui semble à ce jour faire consensus, a permis d'identifier l'ancêtre sauvage du chat domestique comme appartenant à l'espèce *Felis silvestris lybica*.

L'origine des échantillons analysés a également permis de déterminer que cet ancêtre vivait au Proche-Orient.

Par la suite, les chercheurs se sont intéressés à déterminer à quel moment s'était déroulée la domestication et comment elle s'était produite (Driscoll et al., 2007 ; Driscoll et al., 2009a).

B- Découvertes archéozoologiques : vers une datation de la domestication

B1 - Découvertes en Egypte : la captivité des chats

a. Le site archéologique d'Hierakonpolis

Il a été mis en évidence que le site de fouilles archéologiques d'Hierakonpolis, situé en Haute Egypte entre les villes d'Esna et d'Edfou (Figure 14), était occupé par nos ancêtres égyptiens à partir d'au moins 4000 ans avant Jésus Christ. Les fouilles ont notamment permis de découvrir une grande variété de taxons d'animaux, à la fois des animaux domestiques et des espèces sauvages (telles que le babouin, l'éléphant, l'âne, et l'hippopotame). Ces animaux ont été retrouvés enterrés entiers de manière délibérée et soignée, soit individuellement, soit en groupes. Toutes les découvertes du site datent des périodes Naqada IC-IIIB (vers 3800-3650 avant Jésus-Christ), Naqada IIIA2-IIIC1 (vers 3200-3000 avant Jésus-Christ) et de la 1^{ère} Dynastie (vers 3050-2890 avant Jésus-Christ) (Linseele et al., 2007).

Le site a été séparé en différentes zones de recherches numérotées. Il était composé de quartiers d'habitations, de zones industrielles, de centres cérémoniels ainsi que de cimetières pour les différentes échelles sociales (Linseele et al., 2007 ; Hierakonpolis online 2012-2019).

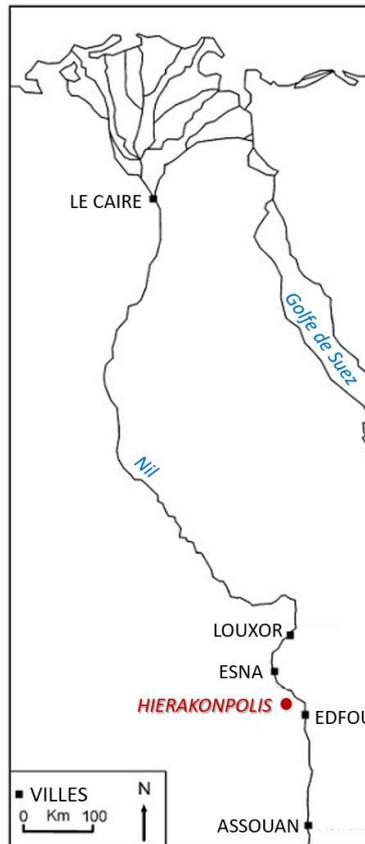


Figure 14 : Schéma de la localisation de Hierakonpolis en Haute Egypte.

Le site de fouilles archéologiques d’Hierakonpolis (indiqué en rouge sur la carte) est situé en Haute Egypte entre les villes d’Esna et d’Edfou à environ 630 kilomètres du Caire. Source : d’après Linseele et al., 2007.

b. Des traces de détention en captivité

i. Découvertes dans le cimetière HK6

Les fouilles d’un cimetière au niveau de la zone numérotée HK6 du site ont commencé en 1979 et sont toujours en cours. Au cours d’un réexamen du tombeau 12 du cimetière HK6, les chercheurs ont découvert les restes d’un félin de petite taille (Figure 15) accompagné d’os d’autres animaux : sept babouins et un hippopotame âgé de quelques jours seulement au moment de sa mort. Le tombeau 12, fouillé pour la première fois en 1982 est une tombe rectangulaire, de 1,5 mètres sur 1,0 mètre ; profonde de 90 centimètres. Selon les plans de fouille, les sépultures n’étaient pas intactes. Le tombeau ne contenait aucun corps humain. Un tesson et des fragments de vaisselle rouge polie ont été récupéré, permettant de dater les découvertes aux alentours de 3700 avant Jésus-Christ (période Naqada IC-IIA).



Figure 15 : Photographie du squelette du chat de HK6 à Hierakonpolis en Haute Égypte. La barre d'échelle mesure 10 centimètres. Source : Linseele et al., 2007

Aujourd'hui, on retrouve trois espèces de chats sauvages en Égypte : *Felis chaus*, *Felis silvestris lybica* et *Felis margarita*. Les restes squelettiques pouvaient donc probablement appartenir à l'une de ces trois espèces. Étant donné la mauvaise conservation du crâne du spécimen trouvé à Hierakonpolis, les chercheurs se sont basés sur la taille du squelette post-crânien pour attribuer le squelette à l'une des trois espèces.

En comparant la fusion des os longs du squelette avec les données de fusion pour le chat domestique, les chercheurs ont estimé que le chat avait six à huit mois au moment de son décès (Linseele et al., 2007).

Dans un premier temps, ils se sont accordés pour dire que *Felis chaus* était le plus grand des trois avec une longueur de la tête et du corps de 67 centimètres. Le chat retrouvé à Hierakonpolis semblait trop petit pour appartenir à l'espèce *Felis chaus*. Le plus petit est *Felis margarita* qui mesurerait en moyenne 45 à 57 centimètres contre 55 à 65 pour *Felis silvestris lybica*. Les mesures sur le squelette du félin retrouvé semblaient donc entrer dans les gammes de tailles enregistrées pour les squelettes récents de *Felis silvestris lybica*. De plus, la répartition de *Felis margarita* est principalement limitée aux zones désertiques sablonneuses ou rocheuses donc plus en périphérie de l'Égypte. Cependant, lors d'une réexamination de la tombe 12 (Linseele et al., 2008), les chercheurs ont retrouvé des fragments de prémaxillaire droit et d'os maxillaire. Cela leur a permis de réaliser des mesures alvéolaires et en les comparant avec des données de mesures crâniennes de spécimens égyptiens de *Felis chaus* et *Felis silvestris* (Osborn et Helmy, 1980), ils ont identifié l'individu de HK6 comme un *Felis chaus* (Linseele et al., 2008).

ii. Signes de fractures osseuses

Le chat présentait des signes de fractures cicatrisées sur l'humérus gauche et le fémur droit. Sur l'humérus, une cicatrice et un cal osseux lisse étaient présents dans le tiers supérieur de la diaphyse.

La consolidation oblique qui s'était faite avait provoqué un raccourcissement de l'humérus gauche par rapport à l'humérus droit (d'environ 7%).

Etant donné que les babouins présentaient également des traces de fractures osseuses (au niveau des mains, des pieds ou de la mandibule), cela a été interprété par les chercheurs comme une tentative de dompter ces animaux. Le chat de HK6 aurait donc été capturé pour vivre en captivité, car ses blessures suggèrent qu'elles n'ont pas été causées par un accident pendant sa vie à l'état sauvage, mais qu'elles seraient plutôt le résultat d'actions humaines pendant la capture de l'animal, ou peut-être pendant la période de captivité. Il n'y certainement eu aucune intervention directe ayant permis la guérison des fractures, mais sans protection contre les prédateurs et sans *nursing*, le chat n'aurait probablement pas survécu. Compte tenu de la durée de la période de cicatrisation, l'animal devait avoir été détenu en captivité pendant au moins quatre à six semaines (Linseele *et al.*, 2007).

iii. Lien avec l'Homme

Cependant, aucune preuve ne permet de dire que ce chat ait eu un lien particulier avec l'un des humains de Hierakonpolis. Le chat de HK6 à Hierakonpolis, comme les autres animaux trouvés au cimetière, pourrait avoir eu une signification symbolique ou religieuse. Néanmoins, les chercheurs ont pensé que les animaux ont pu être enterrés au profit des occupants humains du cimetière, plutôt que par vénération ou par respect pour les animaux eux-mêmes. L'absence de représentation animale dans l'iconographie prédynastique et dynastique précoce, en combinaison avec la rareté des vestiges archéozoologiques, semblent indiquer que le chat avait peu d'importance dans la vie quotidienne des hommes de l'époque, ce qui impliquerait que la domestication animale n'avait pas encore eu lieu à Hierakonpolis. Cependant, en replaçant la découverte de ce chat HK6 dans le contexte du grand nombre des animaux sauvages et domestiques trouvés dans le cimetière d'élite HK6, il semblait évident que beaucoup de temps et d'efforts avaient été consacrés à réunir les animaux et à les garder en captivité (Linseele *et al.*, 2007).

c. *Nouvelles découvertes récentes*

i. Nouvelle zone de fouille

De nouvelles fouilles ont été réalisées en mars 2008, le long d'un mur de poteaux de bois couvrant la bordure est du cimetière HK6. A cet endroit, des squelettes d'un babouin, de neuf chiens et de six chats ont été découverts. Avec l'association du mur d'enceinte, daté du début de la période Naqada II, a été estimé probable que l'enterrement des animaux se soit produit à une date similaire (Van Neer *et al.*, 2014).

ii. Identification des squelettes

Les sépultures des six chats, toutes intactes, avaient été trouvées dans une fosse circulaire d'environ 50 centimètres de diamètre, profonde de 25 centimètres. Les animaux étaient entièrement articulés et drapés dans le fond de la fosse (Figure 16).



Figure 16 : Photographie de la fosse contenant les ossements des six chats retrouvés en mars 2008 en Haute Egypte.

Les restes intacts des six chats ont été trouvés entièrement articulés et drapés dans le fond d'une fosse circulaire d'environ 50 cm de diamètre et 25 cm de profondeur sous la surface du sol. Source : Van Neer et al., 2014

Pour déterminer leur âge, les chercheurs s'étaient basés sur des mesures de dentition et sur des données de fusion épiphysaire. Deux des chats (chats n°3 et n°6) présentaient une dentition complète ce qui signifiait qu'ils avaient au moins sept mois au moment de leur mort. De plus, l'un des deux chats (chat n°6) avait également toutes ses épiphyses fusionnées. Selon les données, les dernières épiphyses se ferment vers 11,5 mois chez le chat domestique et celles des chats sauvages pourraient se fermer quelques mois plus tard. En outre, aucune trace d'usure n'était visible sur les dents et il n'y avait pas de signes liés à l'âge. Ce chat (chat n°6) devait donc avoir un an ou un peu plus au moment de sa mort. Le second individu adulte (chat n°3) était légèrement plus jeune selon les données de fusion épiphysaire. Même si une estimation précise de son âge n'avait pas été possible, le chat devait avoir entre sept mois et un an.

Les quatre autres chats trouvés avaient toujours leurs dents déciduales. Pour deux d'entre eux (chats n°1 et n°2), la première molaire avait presque percé la crypte tandis que pour les deux autres (chats n°4 et n°5) il n'y avait qu'une petite ouverture visible (Figure 17). Sachant que chez le chat domestique les molaires inférieures éclosent entre 123 et 141 jours (entre quatre et cinq mois), les quatre chatons devaient avoir à peu près cet âge-là au moment de leur décès. La petite différence d'âge entre les quatre chats avait été retrouvée au niveau de la taille des mandibules et des éléments post-crâniens. Les chercheurs en ont déduit que les quatre chatons ne faisaient pas partie de la même portée mais probablement de deux portées différentes.



Figure 17 : Mandibule droite des chats n°5 (à gauche) et n°1 (à droite) retrouvés en Haute Egypte. Une petite ouverture est présente en arrière des prémolaires sur la mandibule du chat n°5. Cette ouverture est plus large chez le chat n°1 et laisse apparaître la première molaire. Source : d'après Van Neer et al., 2014

Les deux individus adultes présentaient une nette différence de taille qui pouvait être attribuée au dimorphisme sexuel. En comparant leur taille aux données métriques et au spécimen *Felis chaus* trouvé dans la tombe 12, les chercheurs en ont déduit que ces nouveaux individus, qui étaient plus petits, pouvaient être identifiés comme des chats sauvages *Felis silvestris*. En effet, en comparaison, le chat des sables *Felis margarita* était encore plus petit (45 à 57cm) et était extrêmement rare en Egypte (Van Neer et al., 2014) (Figure 18).

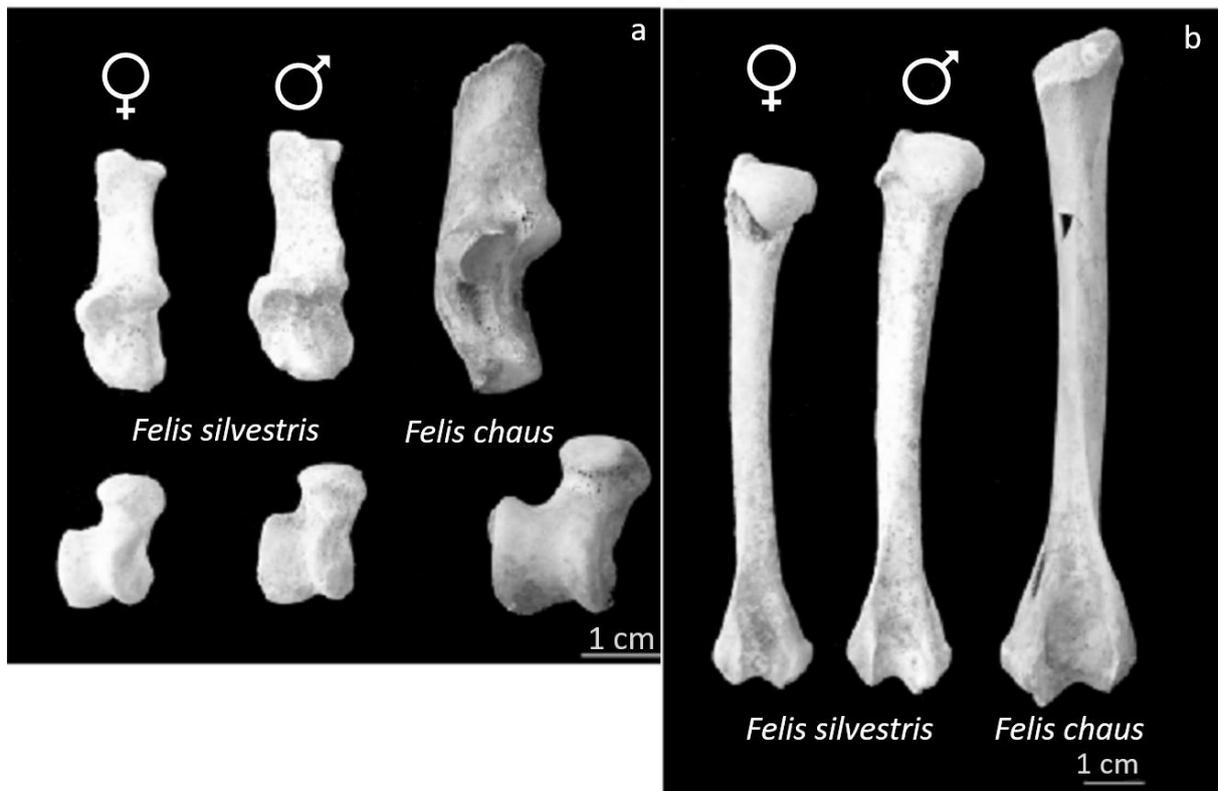


Figure 18 : Comparaison des calcanés et astragales (a) et des humérus (b) de *Felis silvestris* et *Felis chaus* (spécimen de la tombe 12).

Felis chaus présente une taille de calcanés et d'astragales plus grande que ceux de *Felis silvestris*.
 Source : d'après Van Neer et al., 2014

iii. Lien entre les chats

Concernant le lien entre les six chats trouvés, les chercheurs ont montré que les quatre chatons n'étaient pas issus d'une seule portée. Il apparaissait en outre que la chatte trouvée avec eux, âgée de moins d'un an, ne pouvait pas être leur mère car elle était trop jeune. En effet, les chats sauvages sont sexuellement matures entre neuf et dix mois et la gestation dure de 56 à 60 jours en moyenne. Les chatons ayant entre quatre et cinq mois, leur mère devait avoir au moins seize mois. La relation de l'individu mâle avec les chatons n'a pas pu être établie (Van Neer et al., 2014).

iv. Lien avec l'Homme

Le fait qu'aucune relation n'ait pu être prouvée entre les six individus signifiait que l'investissement nécessaire pour se procurer ces animaux devait être considérable, car il impliquait probablement quatre captures différentes (le mâle, la femelle et chaque paire de chatons). Il était difficile d'établir dans quelle mesure les animaux trouvés sur ce site étaient en liberté ou apprivoisés et détenus en captivité. Cependant, il semblait clair qu'il y avait une relation étroite entre ces animaux et les humains de Hierakonpolis pendant la période prédynastique. De plus, la découverte précédente du *Felis chaus* dans la tombe 12 semblait prouver le fait que de petits félins (parmi d'autres animaux) étaient gardés en captivité à Hierakonpolis.

Pour le moment, les résultats de Hierakonpolis ne permettent pas de distinguer la forme sauvage *Felis silvestris silvestris* et l'ancêtre de la forme domestique *Felis silvestris lybica*. Il faudrait analyser d'un point de vue morphologique et ostéométrique des *Felis silvestris lybica* d'Afrique du Nord pour valider

le fait que les critères de différence entre les sous-espèces *silvestris* et *lybica* pourraient permettre de distinguer la forme sauvage de la forme domestique de *Felis silvestris lybica* (Van Neer *et al.*, 2014).

B2- découvertes dans le croissant Fertile (Chypre) : des chats de statuts différents

a. Chypre : une île isolée

Chypre fait partie des plus grandes îles de la Méditerranée et a constitué au fil du temps un modèle intéressant pour l'étude des effets de l'anthropisation sur la faune locale. Depuis sa formation, l'île est restée isolée du continent de soixante à quatre-vingts kilomètres. Lors du dernier épisode de glaciation, l'île était habitée par une faune endémique constituée, entre autres, de cerfs, d'éléphants et d'hippopotames nains (Vigne, 1998). Cependant, aucune preuve de l'existence d'un félin natif de l'île n'avait été trouvée (Vigne *et al.*, 2004). L'Homme avait dû, quant à lui, traverser la mer pour peupler l'île (Vigne, 1998).

Des découvertes à Khirokitia (7000-4000 avant Jésus Christ) ont mis en évidence la présence sur l'île de chiens et de chats. Cela semblait donc signifier qu'il y avait eu une introduction volontaire de ces espèces de la part de l'Homme. Cela pourrait témoigner d'une relation particulière avec l'Homme ou tout au moins d'une appropriation de ces espèces.

On ne pouvait cependant pas considérer ce fait comme étant une preuve claire de domestication, puisque les populations du Mésolithique tardif et du Néolithique avaient introduit des animaux sauvages sur plusieurs autres îles, par exemple le renard qui avait été retrouvé à Khirokitia (Vigne *et al.*, 2004).

b. Le site de Shillourokambos

Shillourokambos était un village du Néolithique habité de la fin du neuvième à la fin du huitième millénaire avant Jésus-Christ et situé dans la plaine côtière de Prekklissha (Figure 19). La fondation de l'établissement humain se serait déroulée aux environs de 8400-8300 avant Jésus-Christ (Vigne *et al.*, 2004, Vigne et Guilaine, 2004 ; Guilaine et Briois, 2005). Aujourd'hui, il ne reste que quelques constructions en terre crue et en pierre : des fossés, des trous de poteaux, des fosses et des puits. Il a été mis en évidence que le matériel archéologique qui a été retrouvé (silex, vaisselle en pierre, figurines, etc) datait d'une culture proche du Néolithique précéramique (9000-7000 avant Jésus-Christ) et de la culture insulaire de Khirokitia (7000-4000 avant Jésus-Christ).

Les chercheurs ont ainsi pu définir une phase ancienne A (8300 à 7900 avant Jésus-Christ), une phase ancienne B (7900-7600 avant Jésus-Christ), une phase ancienne C (7600-7500 avant Jésus-Christ), une phase moyenne (7500-7200 avant Jésus-Christ) et une phase récente (7 200-6 900 avant Jésus-Christ). Plusieurs centaines de milliers d'ossements ont été retrouvés. Les ongulés représentaient une part importante de ces trouvailles. On a retrouvé également des restes d'hippopotames et d'éléphants nains. L'analyse des vestiges des phases anciennes suggérait que les Hommes de cette époque pratiquait l'élevage mais également la chasse (daims, sangliers) (Vigne *et al.*, 2004 ; Vigne et Guilaine, 2004).



Figure 19 : Schéma de la localisation de Shillourokambos à Chypre.

Le site de Shillourokambos (annoté en rouge sur la carte) est situé dans la Sud de Chypre, dans la plaine côtière de Prekklisha. Source : d'après Guilaine et Briois, 2005

c. Plusieurs découvertes de chats

De 1992 à 1999, les fouilles du secteur 1 ont livré une diaphyse d'humérus de chat (appelée Hum1) que les chercheurs ont pu attribuer à l'espèce *Felis* malgré sa mauvaise conservation. Cet os a été daté de manière assez large entre la phase moyenne et la phase récente.

Depuis 1999, les fouilles se sont poursuivies, notamment sur le secteur 3, ce qui a permis de faire la découverte d'une série de trois mandibules de chats, associées à des restes postcrâniens (mand 2, 3, 4) ainsi que d'un squelette presque complet d'un chat en 2001, associé à une sépulture humaine (structure 283) (Figure 20). A l'heure actuelle, les chercheurs sont restés prudents sur la datation de ces découvertes et les ont attribués aux phases moyenne ou récente.

Toutes les autres découvertes chypriotes de chat en contexte Néolithique ont été datées de périodes plus récentes, contemporaines de Khirokitia ou du Néolithique céramique. Dans l'état actuel des données, les chercheurs ont donc situé l'introduction du chat à Chypre au début ou dans le courant de la seconde moitié du huitième millénaire avant Jésus Christ, durant le Néolithique précéramique récent du Levant (Vigne *et al.*, 2004 ; Vigne et Guilaine, 2004).

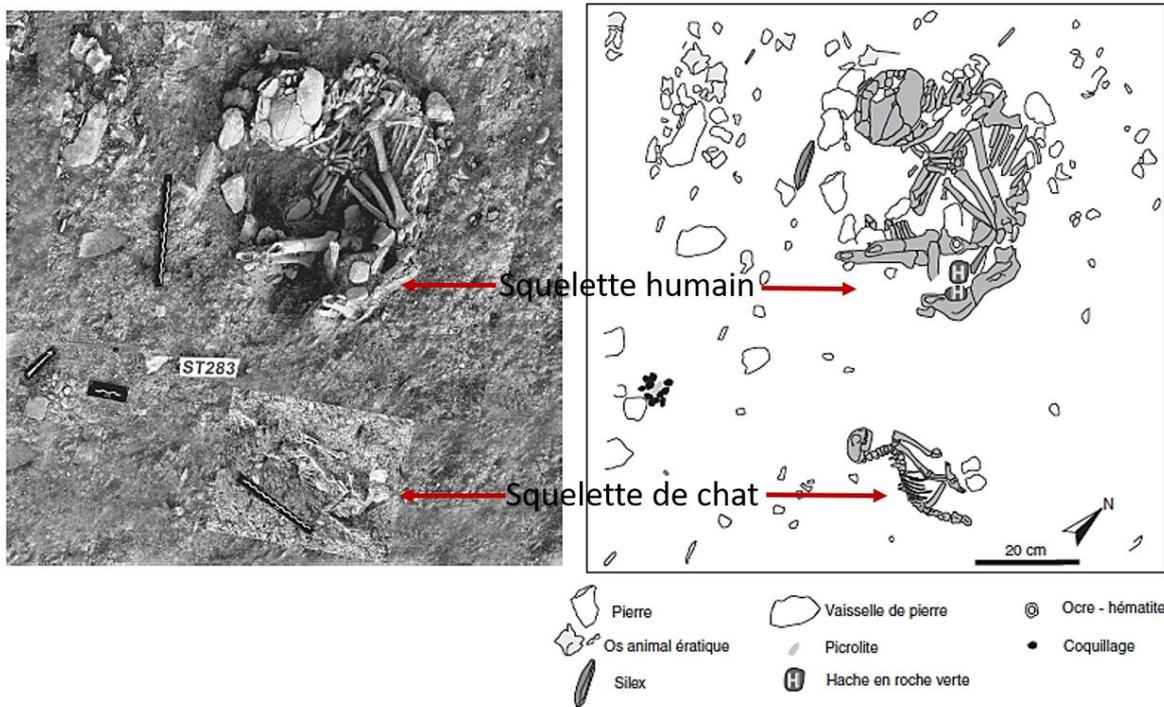


Figure 20 : Photographie et dessin de la sépulture 283 découverte à Chypre et contenant un squelette de chat.

Le squelette presque complet d'un chat a été retrouvé en 2001 (en bas de l'image), associé à une sépulture humaine (en haut de l'image). La sépulture 283 a été découverte dans le secteur 3, dans une tombe composée de trois cuvettes de tailles inégales situées à moins de 40 centimètres les unes des autres : la première (55 x 60 centimètres) contenait le squelette humain adulte accompagné d'une dizaine d'objets manifestement déposés à titre d'offrande (petites haches polies, pendentif en roche noire, coquillage, grattoir discoïdal, lames et lamelles de silex brutes, lame appointée en silex, pierre ponce, fragment d'ocre) ; la deuxième (à gauche de l'image), (huit centimètres de diamètre, peu profonde) contenait 24 coquilles de gastéropodes marins groupés autour d'un fragment de picrolithe brute ; la troisième fosse (43 x 25 x 15 centimètres) contenait des restes de chat. Source : d'après Vigne et Guilaine, 2004 : clichés réalisés et assemblés par P. Gérard, Coll. France ; infographie J.-D. Vigne)

d. Identification

En comparant les trois mandibules mand 2, 3, 4 et la mandibule du chat 283, les chercheurs ont remarqué que les mesures dentaires du chat 283 étaient systématiquement plus importantes, notamment en ce qui concernait la largeur des dents : la longueur de la première molaire M1 (10,3 millimètres) était 24 % plus grande que la moyenne des molaires des autres mandibules de chat (8,33 millimètres) et la largeur de la quatrième prémolaire P4 (4,45 millimètres) l'était de 40 %. Cette différence relative se retrouvait au niveau de la taille des éléments postcrâniens, pour lesquelles le chat 283 apparaissait sensiblement plus grand que les autres, sans qu'il fût possible de l'objectiver par des mesures, en raison de l'échantillon réduit et de la fragmentation des restes. Il était dès lors légitime de se demander si tous ces chats renvoyaient bien à l'espèce *Felis silvestris*.

Le chat 283 présentait une taille réduite de la bulle tympanique et du trou auditif, ainsi qu'une absence de crête postérieure sur la canine. Ces éléments permettaient d'éliminer *Felis margarita* qui avait au contraire un appareil auditif très développé et qui était, en outre, de taille plus petite. La taille de la sépulture 283 ne correspondait pas non plus aux dimensions du caracal (*Caracal caracal*). Le chat des marais, *Felis chaus*, présentait des dimensions plus importantes qui auraient pu correspondre aux plus

grands individus de chat sauvage. Cependant, le chat 283 présentait des caractéristiques anatomiques qui l'excluaient également :

- son crâne présentait un profil fronto-nasal qui plongeait de manière abrupte, de façon similaire à *Felis silvestris* (plus de 45°) alors que le profil fronto-nasal de *Felis chaus* forme un angle plus ouvert (moins de 25°). Il s'agissait d'un critère discriminant entre les deux espèces ;
- le bord inférieur de l'orbite du chat 283 était aplati, élargi et déporté médialement, comme chez *Felis silvestris lybica*, alors qu'il était épaissi par un bourrelet chez *Felis chaus*. Il s'agissait d'un autre critère discriminant entre les deux espèces. Le troisième critère était la présence chez *Felis chaus* d'une fosse ptérygoïde externe. Ce caractère n'avait pas pu être observé sur le crâne 283 (Mattern et McLennan, 2000) ;
- la longueur du crâne du chat 283 avait été estimée par régression avec huit crânes actuels de *Felis silvestris* de 91,5 à 93 millimètres (en mesurant une longueur condylobasale du crâne de 83 à 85 millimètres). D'après les études, la longueur du crâne de *Felis chaus* doit varier entre 95,5 et 139 millimètres. Ces valeurs étaient donc bien au-dessus de celles estimées pour la sépulture 283.

Les chercheurs en ont donc conclu que le chat 283 appartenait, comme les autres spécimens retrouvés sur le site, à l'espèce *Felis silvestris*. Sa taille entrant dans la norme supérieure des variations de taille de *Felis silvestris*, ils ont pu souligner la variabilité de *Felis silvestris* au Proche-Orient, qui pourrait résulter d'un dimorphisme sexuel important ou d'une pression de compétition interspécifique, voire intraspécifique, en considérant que « l'anomalie » pourrait avoir résulté d'une alimentation riche, par rapport aux formes sauvages (Vigne et Guilaine, 2004).

e. Statut des chats

Les mandibules et les restes postcrâniens (mand 2, 3, 4) ont été trouvés fragmentés dans des fosses domestiques, mêlés aux ossements d'autres espèces. Certaines de ces pièces présentaient de plus des traces de découpe au silex.

De même la diaphyse d'humérus (hum 1) présentait une série de traces parallèles autour de la crête épicondylaire latérale, ce qui semblait témoigner d'une désarticulation au silex.

Une mandibule portait une fine trace sur le pont osseux qui sépare la canine de la première molaire, résultat possible de l'écorchage. La pointe de la canine de cette même mandibule présentait en outre une brûlure d'extrémité caractéristique de la cuisson de la tête de l'animal : l'émail de la face latérale était finement fendillé sur toute la longueur de la couronne (chauffage) et la dentine de la pointe, mise à nu par l'éclatement de l'émail, montrait une coloration brun foncé, bien différente de celle de la dentine qui apparaissait sur la facette d'usure de la carnassière.

Ces éléments permettaient donc de déduire que durant les phases moyennes ou récentes, certains chats de Shillourokambos avaient été tués pour leur peau ou leur viande.

La sépulture 283 a été découverte dans le secteur 3, dans une tombe composée de trois cuvettes de tailles inégales situées à moins de 40 centimètres les unes des autres.

La plus grande (55 x 60 centimètres) contenait un squelette humain adulte accompagné d'une dizaine d'objets manifestement déposés à titre d'offrande (petites haches polies, pendentif en roche noire, coquillage, grattoir discoïdal, lames et lamelles de silex brutes, lame appointée en silex, pierre ponce, fragment d'ocre).

La deuxième, très petite mesurait huit centimètres de diamètre et était peu profonde. Elle contenait 24 coquilles de gastéropodes marins groupés autour d'un fragment de picrolithe brute, pierre verte utilisée essentiellement pour la parure dans la période Néolithique. Ce dépôt avait certainement une valeur symbolique.

La troisième fosse (43 x 25 x 15 centimètres) contenait des restes de chat. La dimension de cette cuvette était telle que les chercheurs n'ont pas douté qu'elle avait été creusée intentionnellement afin d'y déposer le corps du chat (Figure 20).

Contrairement aux autres restes retrouvés, le squelette 283 ne présentait aucune trace de brûlure ni de découpe et rien ne permettait de diagnostiquer la cause de la mort.

Le squelette n'étant pas complet, le sexe du chat n'avait pas pu être déterminé. En revanche, les chercheurs ont pu estimer que le chat avait environ huit mois au moment de sa mort, grâce à l'usure peu avancée des dents et l'absence de soudure des épiphyses distales du fémur et du tibia.

De ces observations, il a été mis en évidence que le corps intact d'un chat subadulte de grande taille avait été volontairement enterré dans une petite fosse creusée à cet effet, à quelques centimètres d'une tombe humaine particulièrement remarquable par la quantité d'offrandes associées. La disposition du corps du chat, parallèle et presque symétrique à celle de l'humain, renforçait l'association étroite entre les deux corps. De plus, ce squelette presque complet de chat était le seul animal à avoir été retrouvé en association avec un humain durant les onze années de fouilles sur le site.

Comme pour un Homme, les chercheurs ont supposé que l'inhumation d'un animal intact et individuellement était sensée préserver l'intégrité de la forme du corps au-delà de la mort. Le statut de ce chat était indubitablement différent de celui de ses congénères dont on avait trouvé les mandibules cassées, découpées et cuites dans les dépôts domestiques. L'association entre cette tombe humaine et l'inhumation volontaire du chat 283 pouvait donc être comprise comme la matérialisation, par l'association dans la mort et dans l'au-delà, d'une relation forte entre deux individus, homme et chat. Association d'autant plus forte que les chercheurs ont imaginé que le chat avait dû être tué pour être inhumé au cours de la même cérémonie que l'homme.

En termes de valeur de preuve, ils ont relié cette inhumation à celles des chiens dans les tombes natoufiennes (il y a environ 12500 ans) retrouvés enterrés auprès d'Hommes au Nord d'Israël (Tchernov et Valla, 1997). De la même manière, cela semblait traduire une certaine forme de proximité entre l'animal – que ce soit chien ou chat à des époques différentes - même si on ne pouvait pas encore forcément parler de domestication (Vigne et Guilaine, 2004).

B3- Conclusion des découvertes archéozoologiques

Les trouvailles archéozoologiques en Egypte ont permis de mettre en évidence l'effort réalisé par les Hommes, il y a 4000 ans, pour garder en captivité des chats sauvages. Les Égyptiens avaient donc commencé à trouver un profit à garder ces félins avec eux.

Les découvertes de Chypre ont mis en lumière différentes utilisations antérieures de ces félins. S'ils étaient en grande partie gardés pour leur nourriture ou leur peau, le squelette de chat retrouvé aux côtés d'un humain enterré est, à ce jour, la preuve la plus ancienne d'un lien nouveau entre l'Homme et le chat. Cela a été notamment appuyé par les analyses génétiques qui ont montré *Felis silvestris lybica* comme étant l'ancêtre du chat domestique. Si à ce stade il est impossible d'affirmer que le chat de Shillourokambos était domestiqué, cela semble être une étape très importante du processus de domestication. Les chercheurs ont donc pu affirmer qu'il y a environ 9500 ans, une étape précoce de domestication avait eu lieu à Chypre. C'est en de telles occasions que les possibilités de domestication des chats sont devenues apparentes. Le processus de domestication des chats a probablement été très progressif, conduisant au statut domestique que bien plus tard (Linseele *et al.*, 2007 ; Vigne *et al.*, 2004 ; Vigne et Guilaine, 2004).

C- Explication Historique

D'après les découvertes archéozoologiques et génétiques, la domestication du chat aurait pour origine le Croissant Fertile pendant le Pléistocène terminal, il y a environ 9500 ans.

James Henry Breasted a décrit le Croissant Fertile au début du vingtième siècle comme étant la zone s'étendant des plaines mésopotamiennes jusqu'au Levant, en passant à travers les monts Taurus (Sud de l'Anatolie, actuelle Turquie) et le long de la côte méditerranéennes (Figure 21).

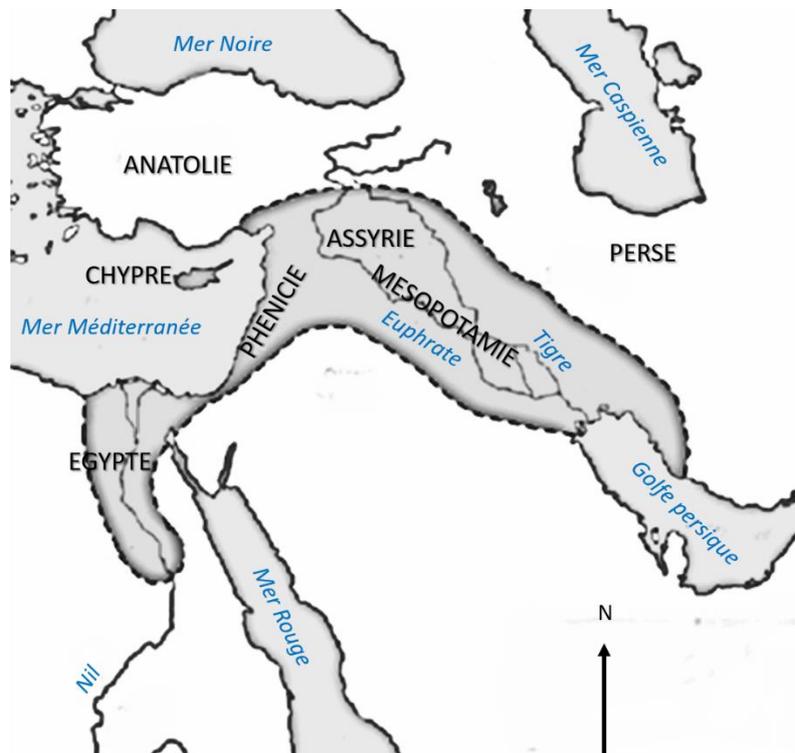


Figure 21 : Carte du Croissant Fertile à l'époque Néolithique.

Etendue du Croissant Fertile telle que décrit par James Henry Breasted au début du vingtième siècle. Il s'étend des plaines mésopotamiennes jusqu'au Levant, en passant à travers les monts Taurus (Sud de l'Anatolie, actuelle Turquie) et le long de la côte méditerranéenne. Source : d'après Chebli, 2016.

C'était dans cette région caractérisée par des particularités culturelles et écologiques que les chasseurs-cueilleurs sont devenus sédentaires, il y a 12000 ans. Ils ont développé l'agriculture et construit des villages. En effet, le croissant fertile, pendant le Pléistocène, regorgeait de ressources. De nombreux animaux y vivaient (cerf, sanglier, chevaux, chèvres, moutons) et de nombreuses espèces végétales, notamment des céréales, étaient présentes. Les habitants du Croissant fertile, qui étaient capables de chasser et de rassembler tout ce dont ils avaient besoin, se sont donc installés et ont continué à se développer. Ils ont notamment commencé à changer leurs campements mobiles en fosses semi-souterraines permanentes où ils stockaient probablement des céréales sauvages pour une utilisation répartie sur l'année.

Puis entre 10800 et 9500 avant Jésus-Christ, le Dryas récent est survenu. Cette période froide et sèche a détruit une grande partie des ressources végétales sauvages. Cela a obligé les Hommes à intensifier les cultures d'herbes et de légumineuses, produisant ainsi un changement vers une nouvelle agriculture. Au fil du temps, ces techniques se sont développées et sont devenues une source de nourriture fiable. Les chercheurs ont appelé cela la révolution néolithique.

Cela n'a pas été profitable qu'aux humains. En effet, de nombreux animaux opportunistes se sont aventurés dans ce nouvel environnement de villages, riche en nourriture et exempt de la plupart des prédateurs. Ces villages constituaient de nouvelles niches écologiques. Des espèces telles que la souris (*Mus musculus*) ou le rat (*Rattus rattus*) se sont ainsi adaptées à la proximité humaine, attirées par les sources de nourriture. Les archéologues ont trouvé des restes de la souris domestique, originaire du sous-continent indien, parmi les premiers stocks humains de céréales sauvages d'Israël, qui datent

d'environ 10 000 ans. En s'attaquant aux réserves de céréales, elles endommageaient ces dernières et propageaient des maladies zoonotiques aux populations humaines.

Les chats sauvages indigènes de l'époque ont eux aussi été attirés, les caches de céréales et les rongeurs péri-domestiques étant des sources de nourritures faciles pour eux. Ils sont ainsi devenus, eux-aussi, des commensaux humains péri-domestiques. Pour les humains, ces chats sauvages pouvaient avoir différents rôles : ils limitaient la croissance des populations de rongeurs et réduisaient ainsi la perte de céréales et la propagation des zoonoses (Driscoll *et al.*, 2009a, 2009b ; Faure et Kitchener, 2009)

D- Limites

D1- Méthode de classification ostéo-morphologique du chat domestique à partir de restes

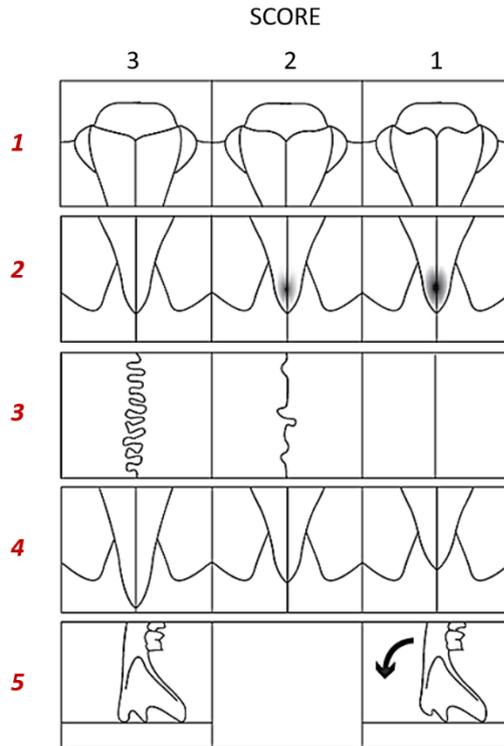
Afin d'identifier les restes squelettiques retrouvés sur les différents sites archéologiques, les chercheurs se sont basés au fil du temps sur des caractéristiques ostéo-morphologiques distinctives des différentes espèces de chats.

Des chercheurs ont établi cinq caractéristiques anatomiques du crâne utilisées par la suite dans différentes études pour distinguer les chats sauvages des chats domestiques (Yamaguchi *et al.*, 2004a)

:

- la forme de la partie dorsale du museau ;
- l'étendue d'un creux sur la face ventrale du nez ;
- la forme de la suture pariétale ;
- la longueur du museau par rapport aux maxillaires ;
- le basculement des mandibules par rapport à une surface horizontale.

Chaque critère est évalué sur trois et un score total est donné pour chaque crâne (Figure 22).



- 1** : Forme de la partie dorsale du museau
2 : Etendue du creux sur la face ventrale du nez
3 : Forme de la suture pariétale
4 : Longueur du museau par rapport aux maxillaires
5 : Basculement des mandibules par rapport à une surface horizontale

Figure 22 : Schéma de la notation des cinq caractéristiques anatomiques du crâne.

Source : d'après Yamaguchi et al., 2004a

D'autres caractéristiques dérivées de celles-ci ont également été utilisées :

- l'indice crânien divisant la plus grande longueur du crâne par son volume ;
- la largeur du museau en divisant la distance entre les foramens infraorbitaires par la largeur du museau ;
- le rapport entre la largeur palatine et la longueur entre Pm2 et M1 (deuxième prémolaire et première molaire respectivement) ;
- le rapport de la constriction post-orbitaire à la largeur interorbitaire ;
- le rapport de la distance entre le pogonion (c'est-à-dire la zone de la mâchoire inférieure située le plus en avant dans le plan sagittal) et le processus coronoïde (zone dorso-caudale de la mandibule) par rapport à celle entre le pogonion et le processus angulaire (zone ventrale de la mandibule) (Yamaguchi et al., 2004a, Figure 23).

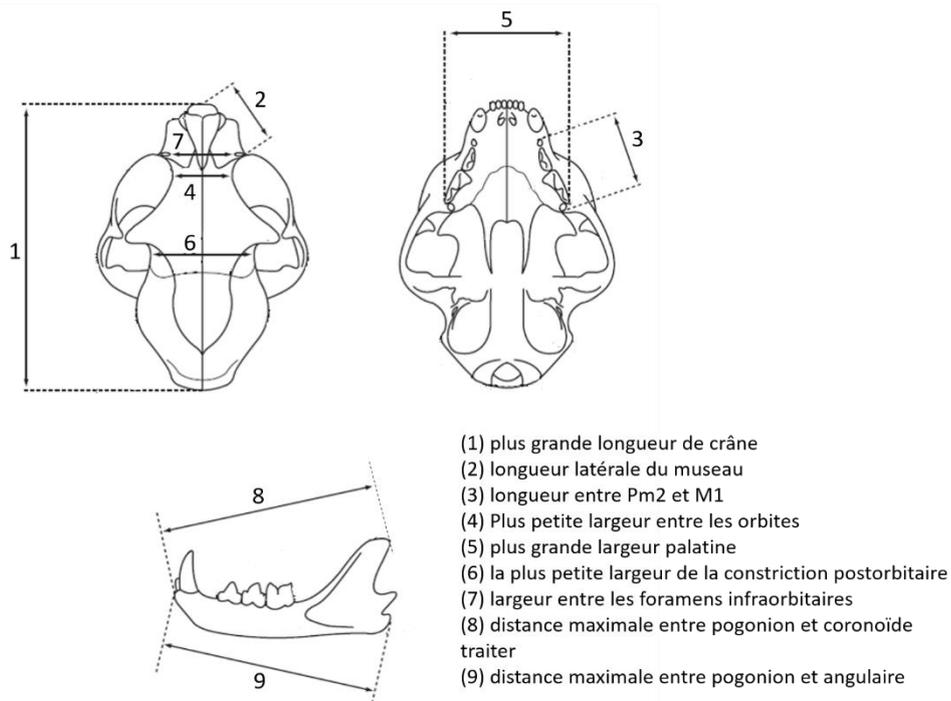


Figure 23 : Variables crâniennes et mandibulaires mesurées.

Chaque longueur mesurée est annotée par un numéro de 1 à 28. Source : Yamaguchi et al., 2004a

En 1980, Osborn et al. ont réalisé une étude pour déterminer des critères phénotypiques de différenciation entre *Felis chaus*, *Felis silvestris lybica* et *Felis margarita*. Ils ont observé que *Felis chaus* était similaire à *Felis silvestris lybica* avec toutefois des marques sur la tête et le corps moins présentes, une queue plus courte, un crâne plus allongé et une taille plus grande (Figures 24 et 25).

Felis margarita aurait été facilement identifiable des autres espèces par sa couleur plus pâle, des marques visibles sur la tête et les antérieurs, de grandes oreilles larges dépourvues d'épi aux extrémités, un rostre arrondi et court, une bulle tympanique relativement grande, ainsi que sa taille plus petite (Osborn et Helmy, 1980).

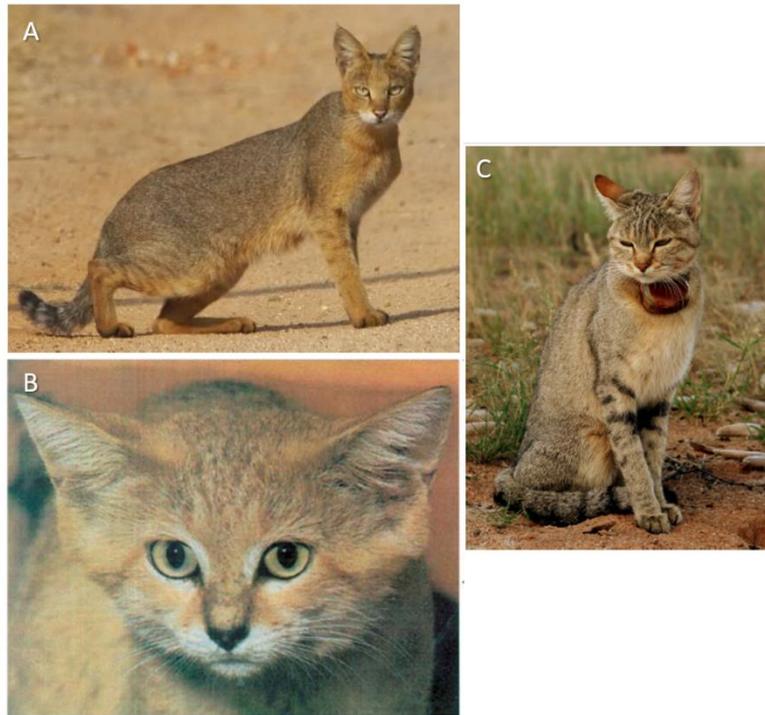


Figure 24 : Photographies de *Felis chaus* (A), *Felis margarita* (B) et *Felis silvestris lybica* (C). Le plus grand des trois est *Felis chaus* et le plus petit est *Felis margarita*. *Felis chaus* présente des marques sur la tête et le corps moins présentes que *Felis silvestris lybica* ainsi qu'une queue plus courte. *Felis margarita* présente une couleur plus pâle, des marques visibles sur la tête, de grandes oreilles larges dépourvues d'épi aux extrémités et un rostre arrondi et court. Sources : d'après Huang et al., 2002 ; Brassard, 2013 ; Le Roux et al., 2014

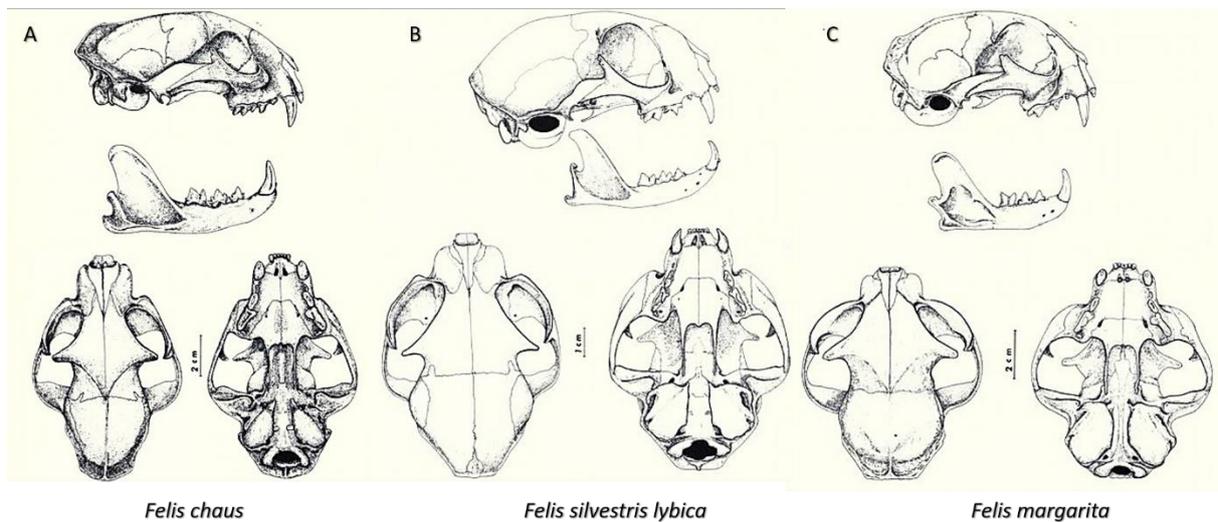


Figure 25 : Représentation des crânes de *Felis chaus* (A), *Felis silvestris lybica* (B) et *Felis margarita* (C) en vue latérale, ventrale et dorsale. L'échelle en centimètres (cm) est indiquée pour chaque figure. Source : d'après Osborn et Helmy, 1980

D2- Limites de ces méthodes

Si les critères ostéologiques et morphologiques présentaient l'avantage d'être relativement applicables sur des restes squelettiques, ils n'étaient cependant pas infaillibles.

En effet, dans une étude réalisée en 2004, Yamaguchi *et al.*, (2004a) ont utilisé les cinq critères crâniens décrits précédemment et deux observateurs différents ont donné un score global à dix crânes choisis au hasard. S'ils étaient d'accord sur certains critères (la forme de la suture pariétale et le basculement des mandibules par rapport à une surface horizontale), ils ont cependant attribué des scores différents pour d'autres critères. Cela montrait donc que l'attribution des scores était observateur-dépendant et son manque de répétabilité était une limite à l'identification de restes archéozoologiques.

De plus, en étudiant des spécimens actuels des différentes espèces, on émet l'hypothèse que ceux-ci n'ont pas ou peu subi de changements morphologiques par rapport à leurs ancêtres.

Pour avoir une comparaison la plus fiable possible, un grand nombre d'échantillons représentatifs est donc nécessaire (Yamaguchi *et al.*, 2004a).

D3- Premières preuves indubitables de domestication

Les premières preuves d'une vraie domestication proviennent de périodes postérieures aux découvertes de Chypre.

Une statuette de chat en ivoire datée d'il y a 3700 ans a été trouvée en Israël. Cette découverte montrait la proximité des chats par rapport aux Hommes qui semblait les côtoyer de près et de manière courante à cette époque-là.

Ce sont cependant des peintures égyptiennes du Nouvel Empire, il y a 3600 ans, qui représentent pour la première fois des scènes de domestication du chat. Sur ces peintures, on pouvait observer des chats assis sous des chaises, certains portant un collier, d'autres étaient attachés. D'autres encore étaient représentés en train de manger dans des contenants de fabrication humaine. Les nombreuses peintures retrouvées témoignent de la présence des chats devenue commune, dans les maisons égyptiennes de l'époque.

A cause de ces représentations, les chercheurs ont longtemps pensé que l'Égypte ancienne était le lieu de la domestication des chats. Cependant, ces preuves iconographiques de domestication sont bien plus récentes que les traces de domestication, à minima précoce, trouvées à Chypre. Même les représentations de chats sauvages égyptiens, datant d'il y a 5000 à 6000 ans, restent postérieures d'au moins trois millénaires (Driscoll *et al.*, 2009b).

III- Le maintien de la domestication et la dispersion

1) Un candidat improbable à la domestication ?

Contrairement aux ancêtres du chien qui vivaient déjà en meutes avec une hiérarchie claire avant leur domestication, les félidés étaient des chasseurs solitaires habitués à défendre leur territoire. En plus de ce côté solitaire les rendant peu coopératifs à l'entente inter-espèce, ce sont des carnivores stricts, c'est-à-dire que leur organisme était conçu avec une capacité très limitée à digérer autre chose que de la viande. Tous ces éléments rendaient leur domestication peu probable. Les chats et les humains sont d'ailleurs restés pendant des milliers d'années à distance, avant la sédentarisation dans le Croissant Fertile. C'est à partir de ce moment que les ancêtres de nos chats domestiques ont trouvé des opportunités et un intérêt à vivre à proximité des humains, comme on l'a vu précédemment (Driscoll *et al.*, 2009b ; Ottoni *et al.*, 2017).

2) Notions théoriques d'évolution

A- *Arrivée des chats dans un nouvel environnement*

A1- Effet fondateur

Comme nous l'avons vu précédemment, la première preuve d'un rapprochement semblable, à minima, à un épisode de pré-domestication, a été située sur Chypre il y a 9500 ans. Les chats n'étant pas natifs des îles méditerranéennes, à l'exception de la Sicile, ils ont très certainement été importés par bateau vers les premiers établissements humains. Cela a ainsi créé un environnement nouveau pour les populations de chats (Driscoll *et al.*, 2009b).

Ces changements ont été la source d'un effet fondateur, c'est-à-dire d'une sélection d'allèles et d'une dérive génétique causée par une séparation d'une petite partie de la population d'origine (sélection d'un petit nombre d'individus qui vont contribuer à l'élaboration de la future population séparée). Il y a eu une diminution du nombre de reproducteurs qui ont, de fait, transmis uniquement une partie de la diversité génétique initiale à leurs descendants (Thomas *et al.* 2016).

De plus, en arrivant dans un nouveau milieu, les populations de chats ont fait face à de nouvelles contraintes environnementales qui ont pu avoir un impact drastique sur la population.

A2- Variations d'effectif d'une population

Plusieurs facteurs peuvent influencer l'effectif d'une population. Il y a tout d'abord les facteurs abiotiques, c'est-à-dire les facteurs physico-chimiques inhérent à un écosystème donné, tels que les facteurs climatiques ou les maladies contagieuses. La densité de la population en elle-même peut être un facteur limitant en termes de compétition intraspécifique pour les ressources ou le territoire. En effet, en termes de besoin de l'espèce, la recherche de nourriture est non négligeable. Ces ressources peuvent varier en termes de quantité, de disponibilité, de qualité, ainsi qu'en termes de coût énergétique nécessaire à leur exploitation. Une compétition interspécifique peut également apparaître en cas de coexistence de deux espèces utilisant la même ressource, dont la disponibilité est limitée. Enfin, des maladies contagieuses peuvent se répandre, plus ou moins vite selon la densité de la population.

De nouveaux risques apparaissent donc dans un nouveau milieu. Les populations les plus menacées sont en général les populations les plus petites. Le choix de l'habitat est donc primordial pour la survie

de ces populations. C'est pourquoi les populations de chats ont probablement dû trouver de nouvelles stratégies pour s'adapter à leur nouveau milieu (Thomas *et al.*, 2016).

B- Adaptation à un nouvel environnement

Dans ce nouvel environnement, les chats ont dû chercher de nouvelles ressources, notamment pour se nourrir. Les établissements humains nouvellement installés offraient alors deux nouvelles ressources : les rongeurs à proximité des stocks de graines et les débris ménagers. Les chats ont donc trouvé un intérêt à rester proche géographiquement des zones de villages.

Plusieurs auteurs ont décrit le cadre proposé par Zeder (Zeder, 2006) consistant en trois approches possibles de la relation débutante entre les animaux et les groupes humains : la voie des proies, la voie commensale et la voie dirigée (Larson et Fuller, 2014 ; Irving-Pease *et al.*, 2018).

La voie commensale serait celle suivie par les chats. Cette voie commencerait sans aucune intentionnalité humaine. Les animaux seraient attirés par quelque chose dans la niche urbaine, ici la disponibilité de nourriture, et en retireraient un bénéfice. Tant que cette relation est bénéfique et que l'association entre les deux espèces est non destructrice, elle se maintiendrait. Cette relation aurait donc une évolution lente. Il s'agirait ainsi d'un phénomène coévolutif dans lequel les populations de chats auraient trouvé une solution à une pression sélective, en s'adaptant à une nouvelle niche écologique comprenant une autre espèce, ici l'Homme (Larson et Fuller, 2014 ; Irving-Pease *et al.*, 2018).

Bien que cette voie soit décrite comme une relation commensale, les chercheurs ont plutôt décrit une relation mutualiste, dont les deux espèces auraient retiré un bénéfice, plutôt qu'un commensalisme au sens propre qui se définit comme une interaction dans laquelle l'hôte fournit une partie des ressources au commensal, sans en tirer aucune contrepartie, donc un bénéfice non réciproque. Les chats avaient en effet accès à la nourriture mais, en contrepartie, les humains voyaient une diminution des populations de rongeurs qui détruisaient leurs stocks et propageaient des maladies (Zeder, 2006 ; Thomas *et al.*, 2016).

Cette vision de la relation entre l'Homme et le chat pouvait être vue comme un prémisses à la domestication telle qu'on la connaît. Elle s'opposait à la définition plus anthropocentrique donnée par certains chercheurs qui ont décrit le processus global dans lequel les animaux n'auraient eu aucun poids et n'en auraient tiré aucun avantage (Zeder, 2006).

C- Influence des pressions évolutives

Pour que cette relation débutante entre le chat et l'Homme se mette en place, les chercheurs ont émis l'hypothèse que seuls les chats les plus dociles se sont aventurés à proximité des établissements humains. On avait donc la mise en place d'une différence entre ces chats se rapprochant des humains et les autres chats restés à distance.

A partir de là, les différentes forces évolutives se seraient appliquées sur les deux catégories de chats et auraient favorisé la différenciation entre les deux catégories (Larson et Fuller, 2014).

La base de la variabilité génétique est la mutation. Elle se définit comme l'apparition d'un nouvel allèle à une position donnée du génome d'un individu, créant ainsi un polymorphisme le différenciant de ses ancêtres. Au départ, dans une population, la mutation présente une fréquence faible. Elle peut alors soit disparaître, si son porteur ne se reproduit pas, soit persister et se fixer dans la population. Dans le cas des premiers chats en relation mutualiste avec les humains, la variation de la fréquence allélique était dépendante de deux processus : la dérive génétique et la sélection naturelle.

La dérive génétique désigne les fluctuations aléatoires des fréquences alléliques que subissent les petites populations. Il s'agit d'un processus stochastique, c'est-à-dire lié au hasard : on ne peut pas

prédire avec certitude les fréquences alléliques futures. Elle est donc liée au hasard de la reproduction et s'applique sur des locus dont les variations n'ont pas d'influence sur le succès reproducteur.

La sélection naturelle s'applique sur des variations qui créent un avantage ou un inconvénient pour son porteur. Le caractère avantageux ou non d'un nouveau caractère est déterminé par l'environnement du porteur : un caractère peut être avantageux dans un endroit donné et désavantageux dans un autre. Les allèles gouvernant des caractères avantageux seront plus souvent transmis aux générations suivantes que ceux gouvernant des caractères moins avantageux, en raison de la reproduction différentielle des individus qui les possèdent (Driscoll *et al.*, 2009a ; Thomas *et al.*, 2016). Dans notre cas, la sélection naturelle aurait favorisé les chats sauvages qui pouvaient cohabiter avec les humains et ainsi accéder aux déchets et aux rongeurs (Driscoll *et al.*, 2009b).

De nombreux auteurs ont soutenu qu'il faudrait prendre en compte un plus large panel de mécanismes pouvant jouer un rôle dans les changements phénotypiques des animaux, tels que l'épigénétique, la plasticité phénotypique ou encore les interactions gène-environnement (Larson *et al.*, 2014).

L'épigénétique désigne l'ensemble des processus susceptibles de modifier l'expression phénotypique sans altérer la séquence génétique, qui se transmettent d'une génération à une autre (Ruvinsky et Marshall Graves, 2005).

La plasticité phénotypique désigne les variations phénotypiques que peut prendre un génotype sous l'effet de l'environnement, par adaptation ou par des contraintes environnementales ou développementales. Certains auteurs ont illustré cela en se basant sur le comportement qui répond dans beaucoup de cas à un changement environnemental (Thomas *et al.*, 2016).

D- Evolution

La voie commensale suivie par les chats tels que celui de Shillourokambos, pouvait donc correspondre à une voie de pré-domestication, sans intentionnalité humaine, dont l'évolution a pu durer plusieurs milliers d'années.

La troisième voie décrite par Zeder est la voie dirigée. Cette voie commence par une intention de la part de l'Homme de domestiquer une espèce (Larson et Fuller, 2014 ; Irving-Pease *et al.*, 2018). Dans cette voie, les Hommes ont une expérience passée avec les animaux et leur compréhension mutuelle s'est améliorée, menant à une intention de capture des espèces sauvages à une fin d'élevage. Cependant, le passage de la voie commensale à la voie dirigée se faisait très certainement en plusieurs étapes, au fil de l'intensification de la relation entre l'Homme et l'animal. Vigne (2011) a proposé un modèle de cette domestication progressive des animaux en plusieurs phases : (1) anthropophilie, (2) commensalisme, (3) contrôle à l'état sauvage, (4) contrôle d'animaux captifs, (5) élevage extensif, (6) élevage intensif et finalement (7) élevage d'animaux de compagnie. Ce modèle est néanmoins nuancé pour les animaux domestiques qui ne sont pas tous passés par l'ensemble de ces étapes. Ce modèle permettait cependant de comprendre le côté progressif de la domestication (Vigne, 2011 ; Irving-Pease *et al.*, 2018).

Les humains sont ainsi devenus une nouvelle source de sélection, artificielle cette fois, pour les animaux. La sélection artificielle se définit comme un processus conscient impliquant un contrôle élevé sur un organisme. Il s'agit d'un processus homologue de la sélection naturelle mais généré par l'homme, sur les populations animales et végétales, ayant pour objectif de favoriser les phénotypes (les génotypes) intéressants pour « l'économie humaine » (Driscoll *et al.*, 2009a ; Thomas *et al.*, 2016). La différenciation génétique entre les populations de chats s'est donc intensifiée avec l'intervention humaine, dans le cadre de la domestication. Des auteurs ont cependant mis en avant une distinction entre les caractères de domestication primitifs, qui ont été nécessaires dans les étapes de pré-domestication (par exemple la docilité chez le chat), et les caractères d'amélioration qui sont apparus après, sous l'influence des différentes sélections. Les caractères primaires de domestication sont décrits comme étant fixés chez tous les individus domestiqués de l'espèce, tandis que les caractères d'amélioration ne sont présents que chez certains individus domestiqués (Larson et Fuller, 2014).

L'Homme aurait donc eu un rôle de vecteur de sélection (consciente ou inconsciente), de vecteur de dispersion (par sa mobilité) et de vecteur de modification de l'environnement pour les animaux (Larson *et al.*, 2014).

3) Dispersion de la domestication dans l'Histoire

A- Extension aux pourtours du Croissant Fertile (dans l'ordre chronologique)

Les chercheurs ont mis en évidence des preuves d'une phase de domestication précoce sur l'île chypriote de Shillourokambos (Vigne *et al.*, 2004 ; Vigne et Guilaine, 2004). Par les progrès des techniques génétiques, ils ont décrit *Felis silvestris lybica* comme étant l'ancêtre commun des chats domestiques et ont confirmé son origine probable au Proche-Orient (Driscoll *et al.*, 2007, 2009a). A partir de là, les chercheurs ont essayé de retracer le parcours de dispersion du chat domestique, au fil du temps et dans l'espace.

A1 – Découvertes culturelles à Chypre

En plus des restes de squelette de chats, les archéologues ont découvert d'autres traces de la présence de chats au Néolithique sur le site de Shillourokambos. Une sculpture avec un faciès félin ou mi-félin mi-humain, datant de la phase ancienne A (8300 à 7900 avant Jésus-Christ) a été découverte dans l'un des puits du site (puit 66).

Une autre statuette de félin a été trouvée sur un second site chypriote dans la vallée de Kalavastos. Elle a été datée de la période précéramique (Guilaine et Briois, 2005).

A2– Anatolie et Israël

a. *Découvertes culturelles*

Des figurines évoquant des chats ont été retrouvées sur différents sites en Turquie, en Syrie et en Israël.

Sur le site Haçilar (Anatolie), des figures en céramique datées de 8000 ans, représentaient des femmes portant des animaux ressemblant à des chats dans leur bras. Cette découverte a cependant fait débat entre les chercheurs, certains arguant qu'il pouvait s'agir de mangoustes. D'autres ont rejeté l'hypothèse des chats car Haçilar est en dehors de l'aire de répartition géographique de *Felis silvestris lybica*. Mais cela pouvait être au contraire une preuve d'importation du chat domestique en Anatolie. Des statuettes de chats en ivoire sculpté ont également été retrouvées en Israël. Ces sculptures datant d'il y a 3700 ans, suggèrent que les chats étaient courants autour des établissements humains en Israël, à cette époque (Vigne *et al.*, 2004 ; Faure et Kitchener, 2009).

b. *Découvertes génétiques*

Le clade génétique IV des chats, identifié par Driscoll et collaborateurs (Figure 11, Driscoll *et al.*, 2007), et comprenant la sous-espèce *Felis silvestris lybica*, a été lui-même divisé en sous-clades par les chercheurs. En Anatolie, il a été montré que c'était le sous-clade IV-A qui était prédominant à partir du Néolithique, environ 8000 ans avant Jésus Christ.

Les chercheurs ont trouvé deux mitotypes IV-A distincts : le mitotype IV-A* en Anatolie et le mitotype IV-A1 dans le sud-est de l'Europe, 8000 ans avant Jésus-Christ. Cela signifiait que *Felis silvestris lybica* s'était dispersé à travers l'Anatolie, avant l'extension de la mer Noire, donc au début de l'Holocène ou avant (Figure 26, Ottoni *et al.*, 2017).

Cette distinction entre les deux mitotypes pourrait s'expliquer par une scission dans une population ancestrale de chats anatoliens, à la fin du Pléistocène. Cela s'est probablement produit pendant le dernier maximum glaciaire, qui aurait conduit à une différenciation locale ou à une dérive par effet fondateur (Ottoni *et al.*, 2017).

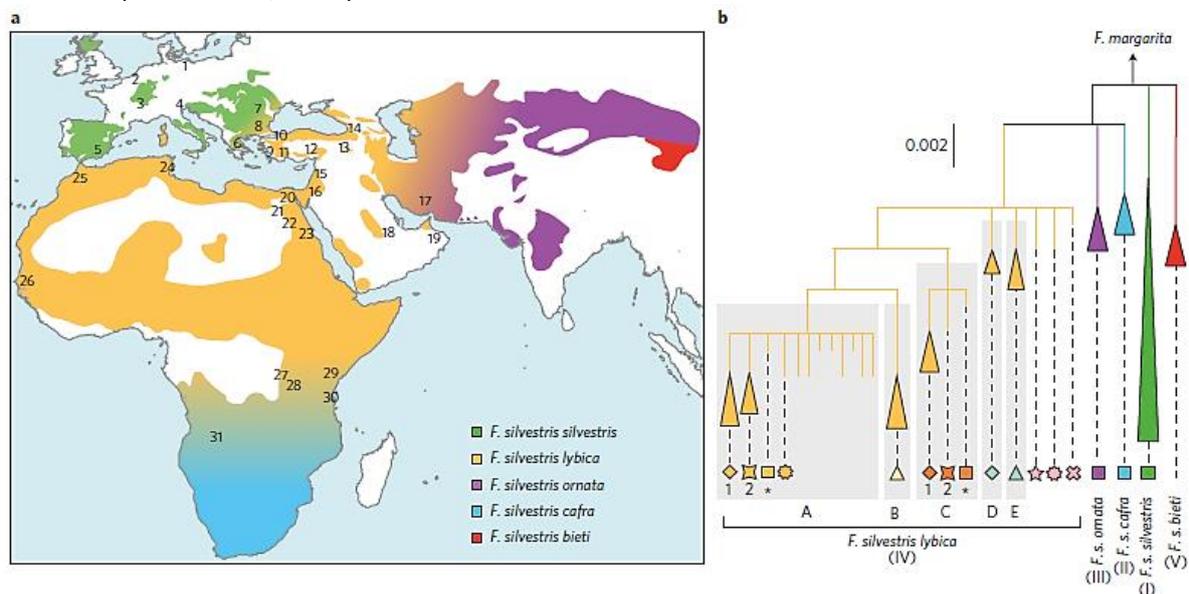


Figure 26 : Représentation spatio-temporelle des généalogies maternelles félines.

(a) : Carte montrant la répartition actuelle des sous-espèces de *Felis silvestris* (*F. s. lybica*, *F. s. silvestris*, *F. s. ornata*, *F. s. cafra*, *F. s. bieti*). Les nombres annotés représentent les emplacements géographiques approximatifs des sites à partir desquels les échantillons sont dérivés. (b) : Arbre de lignées d'ADNmt observé dans des échantillons anciens et chez des chats sauvages et domestiques modernes. Chaque lignée d'ADNmt est représentée par un symbole différent. Les nombres en chiffres romains représentent les clades mitotypiques (numérotés de I à V). Au sein du clade IV, des sous-clades ont été annotés : A (A1, A2, A*), B, C (C1, C2, C*), D et E. Source : Ottoni *et al.*, 2017

c. Conclusions

Les figurines datant d'il y a 8000 ans, même si contestées quant à l'animal qu'elles représentent, semblent en accord avec la répartition phylogénétique de *Felis silvestris lybica*.

Celui-ci, après s'être rapproché des campements humains du croissant fertile, se serait donc dispersé vers les territoires voisins notamment en Israël et en Anatolie. Cette extension pourrait avoir été aidée par les humains ou par le comportement de compétition territoriale du chat.

B- Egypte

B1- Le chat dans les représentations égyptiennes

Dans le lexique égyptien, il a été identifié un seul vocable pour désigner le petit félin, sans distinction entre la forme sauvage et la forme domestique : *miw*  (masculin) et *myt*  (féminin) qui auraient été inspirés du miaulement du chat (Bouvier-Closse, 2003).

La rareté des vestiges au-delà d'il y a 5000 ans ont suggéré que les chats n'étaient pas encore arrivés en Egypte à cette période, ou au moins qu'ils n'avaient pas encore une grande importance (Faure et Kitchener, 2009). Comme on l'a vu précédemment, les premières représentations égyptiennes de chats domestiques remontent à il y a environ 3600 ans, avec des peintures montrant des chats assis sous des chaises, parfois avec un collier ou attachés, et mangeant dans des bols (Driscoll *et al.*, 2009b). Ces représentations sont devenues de plus en plus importantes, avec notamment le motif de « chat sous la chaise » que l'on a souvent retrouvé dans l'iconographie égyptienne (Ottoni *et al.*, 2017). Par exemple, une peinture de Thèbes datant de 1250 avant Jésus-Christ montrait un chat assis en-dessous d'une chaise, portant un collier et rongant un os. Cette iconographie égyptienne constitue un ensemble d'informations important quant à la relation de plus en plus proche de l'Homme avec le chat, qui serait alors devenu un élément commun des ménages égyptiens (Morrison-Scott, 1951 ; Driscoll *et al.*, 2009b).

B2- L'utilisation des chats en Egypte

a. Le chat un animal sacré

En plus d'être devenu un animal domestique, le chat était considéré comme l'une des figures divines d'Egypte, sous la forme de la déesse Bastet. De nombreuses peintures et statues représentant la déesse Bastet ont été retrouvées, la plupart étant aujourd'hui conservées dans des musées (Le Louvre, Musée Royal de Mariemont). La majorité des représentations de Bastet lui prête des traits anthropomorphes, avec un corps longiligne aux formes féminines, et une tête de chat aux grandes oreilles pointues, dressées en signe de vigilance. On retrouve aussi parfois le caractère félin de la déesse renforcé par la présence d'une queue de chat ou par le remplacement des pieds par des pattes de chat.

Elle était également représentée avec des attributs constants :

- un sistre dans la main droite levée. Il s'agit d'un instrument de musique également utilisé pour le culte, dont le son aurait eu pour rôle de calmer et charmer la déesse ;
- une égide à tête féline dans la main gauche. Il s'agit d'une sorte de large collier dont la tête féline est coiffée d'un disque solaire.

Souvent, un petit panier est attaché au bras gauche, Enfin, la déesse peut être accompagnée par un nombre variable de chatons assis, signe de ses qualités maternelles (Musée du Louvre ; Derriks et Delvaux, 2009).

Les deux attributs principaux, le sistre et l'égide, faisaient référence à deux caractères opposés de la déesse Bastet, à la fois lionne dangereuse et chatte protectrice.

En effet, à l'origine, Bastet était une déesse lionne, fille du dieu solaire Rê, dont elle incarne la puissance destructrice et incontrôlable. Puis, au début du 1er millénaire avant Jésus Christ, elle a été remplacée, par sa forme féline adoucie de chatte, déesse de la joie, maîtresse de la fécondité et protectrice du foyer.

Le culte de la déesse Bastet a connu un essor considérable lors de l'installation de la résidence principale des rois de la 22^{ème} dynastie, au dixième siècle avant Jésus-Christ, dans la ville du Delta Bubastis, signifiant littéralement « la maison de Bastet ». Par la suite, des fêtes somptueuses ont été organisées dans cette ville, en l'honneur de la déesse. Les experts ont donc émis l'hypothèse que les statuettes et figurines retrouvées aujourd'hui, étaient fabriquées et vendues aux fidèles, notamment lors des fêtes de Bastet (Musée du Louvre).

b. Les momies

Étant donné la représentation féline de la déesse Bastet, le chat était considéré dans l'Égypte antique comme un animal sacré. Par ce statut, de nombreux chats ont été sacrifiés et momifiés (Driscoll *et al.*, 2009b).

On a retrouvé des millions de momies de chats datant de la Basse Époque (Figure 27). Comme les momies de différentes espèces animales en Égypte, des momies de chats ont pu être classées dans l'une des cinq catégories identifiées : les animaux de compagnie, les animaux sacrés, les offrandes alimentaires, les offrandes votives et les autres momies dont l'origine est à ce jour incertaine (Kurushima *et al.*, 2012 ; Ikram, 2012).



Figure 27 : Photographies de momie de chats.

A gauche : bandages à motif complexe de losanges à caissons, avec les traits de la tête modelés en lin et rehaussés de peinture ; au milieu : bandages élaborés à motifs linéaires (tête manquante) ; à droite : bandage simple avec tête peinte. Sources : Ikram, 2012 (a) ; Armitage et Clutton-Brock, 1981 (b, c)

i. Les momies d'animaux de compagnie

Il a été montré que les chats de compagnie constituaient une catégorie de momies à part entière. En effet, on a retrouvé dans les écrits d'Hérodote que, lorsque le chat de la famille mourait, toute la famille accomplissait des manifestations de deuil. Hérodote a de plus écrit que lorsqu'un chat mourait dans une maison, les propriétaires se rasaient les sourcils (Armitage et Clutton-Brock, 1981).

ii. Les momies d'animaux sacrés

Certains chats ont été vénérés au cours de leur vie comme des animaux sacrés. Ils constitueraient la deuxième catégorie de momies. Les Égyptiens anciens croyaient que certains dieux envoyaient leur âme dans le corps d'un animal choisi qui se distinguait par son motif ou sa couleur d'une manière spécifique. Après la mort de l'animal, l'esprit du dieu pénétrait dans le corps d'un autre animal marqué de la même manière, avec ainsi l'idée d'une âme éternelle. Au cours de sa vie, l'animal désigné avait alors été adoré et traité comme un dieu, et après sa mort, il avait été momifié et enterré (Ikram, 2012).

iii. Les momies d'offrande alimentaire

La troisième catégorie de momies serait celle des offrandes de nature alimentaire. Il s'agit d'aliments momifiés ou de vivres, tels que des côtes de bœuf, des canards et des oies, qui ont été placés dans des tombes afin que les propriétaires de tombes n'aient jamais faim. Par exemple, Toutankhamon avait plus de vingt-cinq cercueils de momies de viande enterrés avec lui. Cependant, aucune preuve de l'utilisation des chats n'a été rapportée dans cette catégorie de momies (Ikram, 2012).

iv. Les momies votives

Les momies animales votives, quatrième catégorie, constitueraient la part la plus importante des momies retrouvées. Dans l'Égypte ancienne, chaque dieu avait un animal symbole. Les momies votives de chat étaient donc dédiées à la déesse Bastet. Lors de grandes fêtes, ces momies étaient consacrées puis emmenées en procession et enterrées dans des catacombes regroupant de nombreuses autres momies. Dans cette catégorie de momies, les animaux étaient pour la grande majorité, délibérément tués, comme en témoignent les radios de momie réalisées de nos jours et montrant des fractures crâniennes ou des luxations vertébrales (Figure 28). Les animaux étaient considérés comme des sacrifices pour les dieux, allant ensuite vers une vie meilleure et éternelle. Le rôle de ces momies était alors de présenter les prières des fidèles aux dieux pendant l'éternité (Kurushima *et al.*, 2012, Ikram, 2012). Ainsi, l'objectif de la momification était de préserver le corps afin que l'âme puisse rejoindre les dieux.

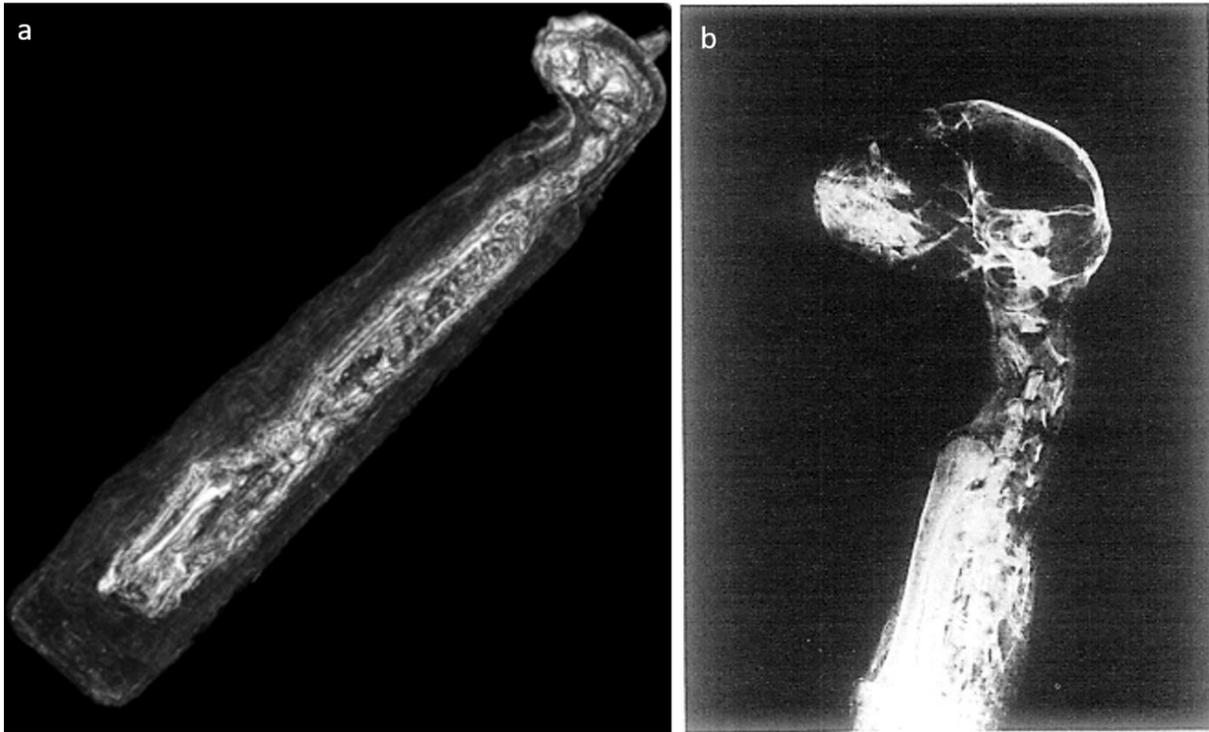


Figure 28 : Radiographies de momie de chats.

A gauche : jeune chat ayant pu être tué par strangulation ; à droite : luxation des vertèbres cervicales.
Sources : Ikram, 2012 (a) ; Armitage et Clutton-Brock, 1981 (b)

v. Le processus de momification

Le processus d'embaumement consistait en la déshydratation et au dégraissage des corps. Les embaumeurs égyptiens utilisaient du natron, un mélange de carbonate de sodium et de bicarbonate de sodium. Le corps était éviscéré par une incision ventrale et la cavité abdominale était remplie de natron enveloppé dans du lin. Les animaux étaient recouverts de poudre de natron et au bout de plusieurs jours, ils étaient recouverts d'huiles sacrées et parfois de résine. Enfin, les animaux étaient entourés de lin, avec des techniques parfois très élaborées, permettant de donner aux bandages de la momie des formes particulières (Figure 27). Certaines momies de chats ont également été retrouvées avec un masque fait d'une sorte de papier mâché recouvrant leur tête (Ikram, 2012).

B3- Analyse génétique des momies

Des analyses morphologiques et génétiques ont été réalisées sur certaines momies de chats. Les chercheurs ont ainsi trouvé des restes des différentes sous-espèces de *Felis silvestris*, notamment *Felis silvestris lybica*, ainsi que des spécimens de *Felis chaus* (Armitage et Clutton-Brock, 1981 ; Kurushima *et al.*, 2012).

Otoni *et al.*, (2017) ont montré que le chat domestique actuel appartenait au clade IV-C. Ils ont également mis en évidence la première preuve de l'origine africaine d'une des lignées mitochondriales du clade IV-C. Ils ont en effet trouvé des lignées de ce clade – lignées C1 et C* - dans la majorité des momies de chats égyptiens (Figure 29, Otoni *et al.*, 2017).

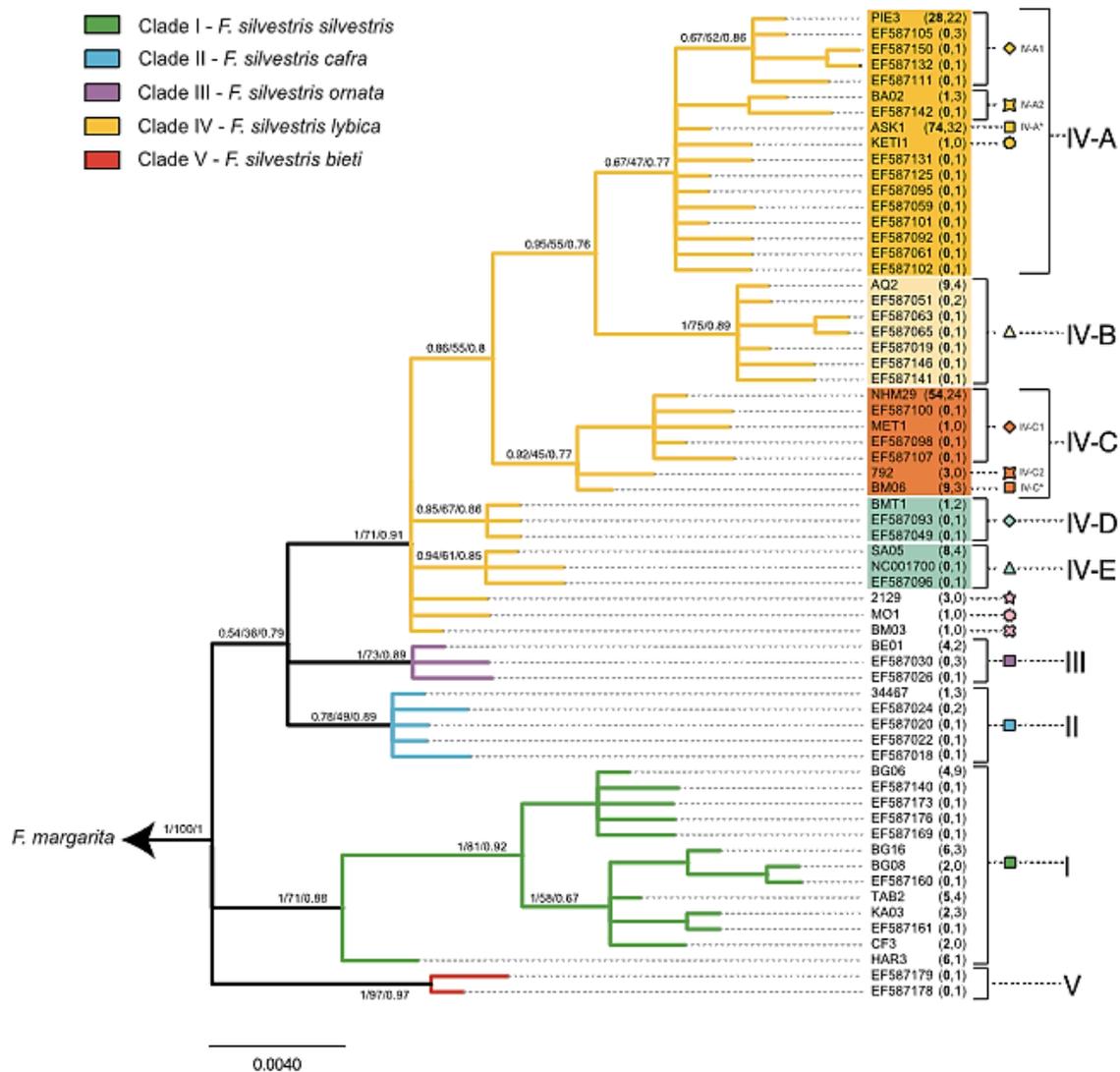


Figure 29 : Arbre phylogénétique de différents spécimens anciens et modernes de l'espèce *Felis silvestris*.

Arbre obtenu avec une analyse bayésienne et un séquençage de 286 pb. Les couleurs des branches correspondent aux cinq sous-espèces de *Felis silvestris* (*F. s. lybica*, *F. s. silvestris*, *F. s. ornata*, *F. s. cafra*, *F. s. bieti*). Les valeurs statistiques ont été obtenues par trois méthodes différentes (Bayes, PHYML3.0, PHYML3.0, de gauche à droite). Chaque haplotype est indiqué par le nom d'un spécimen dont le numéro est annoté dans la colonne de droite. Pour chaque haplotype, le nombre de séquences de cette étude (en gras) est indiqué entre parenthèses. Les nombres en chiffres romains (à droite de l'image) représentent les clades mitotypiques (numérotés de I à V). Au sein du clade IV, des sous-clades ont été annotés : A (A1, A2, A*), B, C (C1, C2, C*), D et E. Source : Ottoni et al., 2017.

Vers les années 1700 avant Jésus-Christ, une interdiction locale du commerce des chats a été imposée en Egypte. Malgré cela, des traces de chats avec un ADNmt du clade IV-C ont été retrouvées dans la plupart des pays de l'Ancien Monde, notamment en Anatolie et dans le Croissant Fertile. Au cours du premier millénaire après Jésus-Christ, ce sont les lignées IV-C1 et IV-C* qui étaient devenues majoritaires dans le Croissant Fertile, représentant ainsi une production deux fois plus importante que le mitotype autochtone IV-A (Figure 26).

Pour le justifier, les chercheurs ont émis l'hypothèse que le chat qui était arrivé en Egypte plus tôt a changé, et que les caractéristiques qui le rendaient attrayant pour les Egyptiens ont été conservées et

ont renforcé la relation de plus en plus étroite existant entre l'Homme et le chat (Ottoni *et al.*, 2017). Cela suggérerait que les chats qui étaient arrivés du Croissant Fertile étaient bien dans une phase précoce de domestication, on parlerait alors d'apprivoisement, et qu'en Egypte, ils ont été élevés dans des conditions contrôlées, favorisant la sélection artificielle de certains caractères comportementaux et physiques. L'Egypte ancienne pourrait ainsi être considérée comme le berceau de la domestication complète des chats (Faure et Kitchener, 2009).

C- Europe

C1- L'Antiquité grecque : un choc des cultures

a. Le chat dans l'art grec antique : un témoin culturel

En Grèce, les premières traces iconographiques de chats apparaissent à partir d'il y a 3000 ans. Les experts ne savent pas exactement quand le chat domestique serait arrivé sur le territoire grec, mais les preuves suggèrent que son arrivée se serait faite par la mer depuis l'Egypte (Faure et Kitchener, 2009 ; Luce, 2015).

On a identifié des figures de chats sur des objets trouvés en Grèce datant pour les plus anciens du seizième siècle avant Jésus-Christ. Plus tardive, une base de statue datée des années 510 avant Jésus Christ et se trouvant au Musée national d'Athènes, témoigne d'une scène de la vie quotidienne en représentant deux personnes tenant en laisse un chat et un chien (Luce, 2015).

Les chats ont par la suite été très présents dans les écrits grecs. Le poète athénien Anaxandride (quatrième siècle avant Jésus-Christ) a écrit dans la comédie *Les Cités* : « *Si tu vois un chat mal en point tu pleures, moi, je le tue et je l'écorche avec un grand plaisir* », en prêtant ses paroles à un personnage grec s'adressant à un interlocuteur égyptien. Cette réplique est le parfait témoignage de la différence de perception du chat entre les deux civilisations. Par la suite, de nombreux auteurs ont, à leur tour, témoigné de cette opposition de mœurs entre les Grecs et les Egyptiens à travers l'Antiquité.

Ils ont témoigné, par exemple, du choc que ressentait le peuple grec à l'évocation des dieux à tête d'animaux que vénéraient les Egyptiens.

Un texte rédigé par Diodore de Sicile a témoigné de l'attachement des Egyptiens pour leurs chats et illustre cela en expliquant que ceux qui tuaient des animaux sacrés risquaient la mort : « *Comme un Romain avait tué un chat, la masse des gens courut à la maison du coupable et ni les archontes envoyés par le roi pour là obtenir le pardon pour lui, ni la peur pourtant très partagée qu'inspirait Rome ne les retinrent de soumettre l'homme au châtement, alors qu'il n'avait pas agi volontairement. Et cela, nous ne le racontons pas d'après des récits que nous aurions entendus, mais nous l'avons vu nous-même pendant un séjour que nous avons fait en Égypte.* »

Ces différents textes grecs ont mis en évidence l'incompréhension des Grecs face aux consciences égyptiennes. Cela suggérerait que les Grecs avaient plus un rapport de chasseur vis-à-vis des chats, comparé aux Egyptiens qui élevaient les chats dans leurs propres maisons. Cela est illustré par Esope, dont les textes du sixième siècle avant Jésus-Christ ont mis en scène les chats comme des prédateurs rusés, s'attaquant aux oiseaux et aux souris : « *Dans une maison, il y avait beaucoup de souris. Un chat l'apprit et se rendit sur les lieux ; il les attrapait les unes après les autres et les mangeait. Mais les souris, qui se faisaient prendre continuellement, s'enfoncèrent dans des trous, et le chat, qui ne pouvait plus les atteindre, comprit qu'il devait les amener à en sortir par la ruse. C'est pourquoi il monta sur un clou, s'y suspendit, et fit le mort. Mais une des souris qui l'avait observé attentivement le reconnut et dit : "Eh toi ! Tu as beau être devenu un sac, je ne m'approcherai pas de toi* » (fable 81). Cela montre ici que le chat était revenu à son rôle « primitif » de chasseur de rongeurs, évoluant quand même dans un écosystème domestique en relation avec l'Homme. Le chat a ainsi eu un rôle culturel majeur en Grèce (Luce, 2015).

b. Le chat comme modèle d'observation

Contrairement à ce qui avait été observé en Egypte, le chat était relativement peu répandu en Grèce. C'est pour cela qu'il était une source d'intérêt, tant pour les observateurs savants, que pour le développement de l'imaginaire.

Les savants de l'époque se sont penchés sur sa particularité d'animal nocturne. Diverses théories se sont confrontées, par exemple celle reliant la forme des yeux du chat et le cycle de la lune. Plutarque a ainsi écrit : « *On dit que les yeux des chats et les entrailles de toutes les souris diminuent quand la lune décroît, et croissent lorsqu'elle atteint sa plénitude* ».

Un autre sujet d'observation s'est porté sur la reproduction du chat. Au troisième siècle après Jésus-Christ, Elien a écrit : « *Chez les chats, le mâle est très porté sur le sexe, tandis que la femelle aime les petits, et évite les relations intimes avec le mâle. En effet, le mâle émet une semence très chaude qui s'apparente au feu, et elle brûle la matrice de la femelle. Et donc, le sachant, le mâle utilise les petits de la communauté, et la femelle, par désir des enfants des autres, s'offre au mâle qui veut s'accoupler* ». Ces citations étaient basées sur des observations réelles de l'époque mais réinterprétées. Il est cependant intéressant de replacer ces observations dans notre contexte de connaissances actuelles.

En ce qui concerne la description des yeux du chat, on pouvait supposer que les Grecs avaient observé le changement de forme de la pupille des yeux du chats dans un endroit sombre ou la nuit. En ce qui concerne la reproduction du chat, les biologistes ont démontré que la femelle refusait en effet le coït pendant la phase du pro-œstrus et qu'elle l'acceptait pendant l'œstrus, déclenchant ainsi le pic d'hormone lutéinisante et l'ovulation. Le sperme était décrit par Elien comme une « *semence très chaude (...) [qui] brûle la matrice de la femelle* ». Cela pouvait s'expliquer d'un point de vue anatomique par la présence de spicules sur le pénis présentes pour provoquer l'ovulation, irritant la matrice vaginale.

Ces témoignages ont montré que les observations n'empêchaient pas l'interprétation à la limite de l'imaginaire, générant parfois des croyances qui se transmettaient au fil du temps (Luce, 2015).

C2 – L'implication romaine

Malgré les interdictions de commerce et d'exportations érigées par l'Égypte, les navires à grains ont voyagé depuis Alexandrie avec, à leur bord, des chats domestiqués, vers des destinations telles que la Grèce ou l'ensemble de l'Empire romain. Les chats étaient certainement à bord afin de tenir les rongeurs à l'écart. Ainsi, les chats ont voyagé vers toutes les destinations et se sont dispersés à travers l'Europe à partir de là (Driscoll *et al.*, 2009b).

a. Le chat dans la civilisation romaine

i. Présence du chat domestique dans la civilisation romaine

Des traces de chats domestiques ont été retrouvées à Rome, montrant qu'ils étaient bien connus des romains au premier siècle avant Jésus-Christ (Faure et Kitchener, 2009).

Les chercheurs ont supposé que le chat était arrivé en Italie au cours du cinquième siècle avant Jésus-Christ, accompagnant les marchands grecs. En effet, les premières représentations retrouvées au Sud de l'Italie datent des cinquième et quatrième siècles avant Jésus-Christ. Ces trouvailles étaient des pièces en argent de facture grecque trouvées dans la région de Reghium et de Tarente. Des vases de Tarente mettant en scène des chats dans la vie quotidienne ont également été retrouvés.

Les représentations de chats les plus connues du monde romain sont deux mosaïques de Pompéi datant d'avant 79 après Jésus Christ, sur lesquelles on pouvait observer un chat attrapant un oiseau sur la première et un chat observant des oiseaux au pied d'une vasque sur la deuxième (Figures 30 et

31). La précision des représentations et la présence des chats dans des jardins suggère le caractère domestique de ces deux félins.

Des trouvailles archéozoologiques constituent des preuves plus directes de la présence du chat domestique dans l'empire romain, bien que ces quelques preuves aient été incomplètes. Des ossements de chats domestiques datant de la période entre le cinquième et le troisième siècle avant Jésus-Christ ont notamment été trouvés sur les sites d'Ostie et de Selle (Cattelain, 2015).



Figure 30 : Mosaïque représentant un chat au pied d'une vasque, Pompéi.
Source : Cattelain, 2015

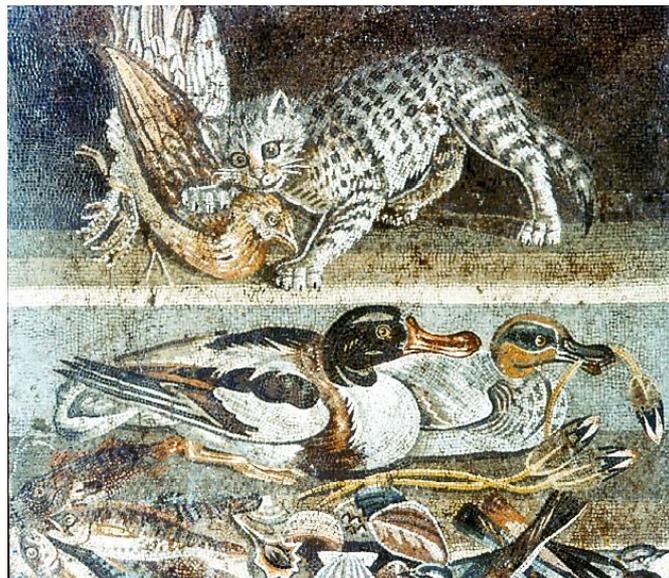


Figure 31 : Mosaïque représentant un chat attrapant un oiseau dans un jardin, Pompéi.
Source : Cattelain, 2015

ii. Vision du chat par les Romains

Au cours du premier siècle après Jésus-Christ, les Romains nommaient les chats *mustela*, qui était aussi le nom latin pour désigner une belette. Cela suggérerait que les chats n'étaient pas encore assez populaires pour avoir leur propre dénomination (Faure et Kitchener, 2009). En effet, les Romains ne voyaient pas le chat comme un compagnon souhaitable au départ. Quand il a acquis un nom, *feles*, qui signifiait en latin « voleur », cela ne désignait que le chat dans sa forme sauvage. Cela venait de la méfiance des humains pour son activité nocturne, ainsi que de sa réputation à chasser la volaille et les oiseaux sauvages qui étaient, à l'époque, gardés comme animaux de compagnie. Le mot *cattus*, dont les chercheurs ont supposé une origine celte, n'est apparu qu'à la fin du quatrième siècle après Jésus-Christ, dans les écrits de Palladius (*De Re Rustica*, IV, 9) (Edme, 2017).

Comme pour les Grecs, le chat pouvait éventuellement avoir un rôle de chasseurs de rongeurs. Cependant, dans la Rome antique, le chat n'était pas la seule espèce utilisée à cette fin. Palladius a par exemple écrit : « *Contre les taupes, il est utile de mettre souvent des chats au milieu des plans d'artichauts ; mais la plupart des gens ont des belettes apprivoisées* » (Luce, 2015). Selon Pline l'Ancien (23-79 après Jésus-Christ), les chats domestiques n'ont remplacé les mustélidés qu'au début de l'ère chrétienne.

Les chats domestiques étaient peut-être occasionnellement élevés dans certains foyers comme animal domestique. Cependant, contrairement à d'autres animaux, aucun texte relatant des soins vétérinaires prodigués aux chats n'a été retrouvé. De même, les enfants romains jouaient avec des figurines représentant de nombreux animaux de compagnie, mais aucun ne représentant de chat n'a été retrouvé à l'heure actuelle (Faure et Kitchener, 2009).

b. *Dispersion dans l'Empire romain*

Lorsque les Romains ont étendu leur empire, les chats ont, eux aussi, été dispersés dans tout l'empire à travers l'Europe. Différentes preuves ont été apportées pour soutenir cette dispersion. Avant l'extension de l'empire romain, les traces de chats étaient rares dans le reste de l'Europe.

En Allemagne, des traces datant du quatrième au dixième siècle après Jésus-Christ ont été retrouvées sur le site de Tofting dans le Schleswig (Driscoll *et al.*, 2009b).

Dans la majorité des zones de l'empire romain, les restes de chats ont été retrouvés majoritairement sur des sites de camps romains, confirmant ainsi la dispersion romaine des chats en Europe. On a retrouvé par exemple des ossements d'au moins quatorze chats dans une villa romaine de Pannonie, en Hongrie. Des exemples similaires ont été retrouvés en Belgique, aux Pays-Bas et en Suisse (Faure et Kitchener, 2009).

En ce qui concerne la Gaule, les chats s'y seraient dispersés de la même manière, à partir de Massilia (actuelle Marseille, Driscoll *et al.*, 2009b).

La dispersion des chats s'est accélérée à l'époque romaine, lorsque l'Égypte est tombée sous la domination de Rome, dissociant ainsi les chats et la religion (Faure et Kitchener, 2009).

Cependant, certaines découvertes font encore actuellement débat, notamment la découverte de restes de chats datant du cinquième au huitième siècle après Jésus-Christ, dans les îles Orcades du Nord de l'Écosse, zone s'étendant au-delà de l'empire romain. Les chats ne sont donc pas arrivés là-bas grâce aux Romains (Faure et Kitchener, 2009). Au Royaume-Uni, des squelettes de sept chats datés du troisième siècle avant Jésus-Christ ont été retrouvés sur le site de Gussage All Saints (Cattelain, 2015). Tous ces exemples suggéreraient que des chats domestiques étaient présents dans différents endroits du Monde, en dehors de la conquête romaine.

En Gaule, on n'a trouvé que peu de représentations du chat dans l'art funéraire, sauf sur quatre sites gaulois situés dans l'Est (Lyon, Entrains-sur-Nohains, Montceau-les-Mines et Dijon). Les chercheurs ont donc émis l'hypothèse d'une autre voie d'entrée des chats en Gaule que celle de la dispersion romaine, par la vallée du Rhône et de la Saône (Edme, 2017).

C3 – L'implication viking

Todd (1977) s'est intéressé à la répartition de différents phénotypes de chats, notamment la couleur orange liée au sexe, qui est aujourd'hui répandue en Europe, en Afrique du Nord, au Proche Orient ainsi que dans les pays scandinaves. Jusqu'aux onzième et douzième siècles, les restes d'ossements de chats sont peu nombreux au-delà des frontières de l'empire romain, excepté dans les pays nordiques correspondant aux aires de répartitions des localisations vikings (Todd, 1977 ; Faure et Kitchener, 2009).

A l'époque médiévale, de nombreuses données archéozoologiques et génétiques ont montré une dispersion importante de rongeurs tels que le rat noir (*Rattus rattus*) et la souris domestique (*Mus musculus*) par voie maritime (Ottoni *et al.*, 2017). Cela aurait donc rendu nécessaire la présence des chats sur les bateaux, favorisant ainsi leur dispersion via les trajets maritimes des Vikings qui les auraient emmenés dans leurs raids, à la période du huitième au neuvième siècle après Jésus-Christ (Faure et Kitchener, 2009).

Les chercheurs ont par exemple retrouvé une trace de la lignée égyptienne IV-C1 au port viking de Ralswiek (qui a existé du septième au onzième siècle après Jésus-Christ).

En parallèle de cela, l'Europe médiévale avait diversifié l'utilisation du chat, dont l'intérêt était devenu économique avec le commerce des peaux de chat en tant que pièces de tissus.

Le chat se serait donc dispersé à l'époque médiévale par les voies maritimes, comme compagnie sur des navires marchands ou par l'intermédiaire des guerres nordiques (Ottoni *et al.*, 2017).

D- Le reste du monde

D1- Asie

Diverses trouvailles archéozoologiques ont été faites en Asie, notamment des dents de chats datées d'il y a environ 6000 ans, dans la vallée de l'Indus. Plusieurs études se sont penchées sur l'analyse de ces divers ossements (Bar-Oz *et al.*, 2014 ; Hu *et al.*, 2014) mettant en avant les similitudes de la domestication dans le Croissant Fertile et les trouvailles asiatiques, certains suggérant qu'il y avait pu y avoir deux centres de domestication du chat.

Cependant, les études phylogénétiques récentes ont montré que les chats domestiques actuels descendent tous d'un unique événement de domestication, celui des chats du Proche Orient. Il est possible que certains aient été domestiqués localement dans la région de l'Indus mais ces lignées n'ont pas été retrouvées aujourd'hui.

Des écrits d'Inde ont décrit de petits chats, il y a environ 5000 ans. Cependant les premières traces archéologiques de chats domestiques en Inde, remontent seulement à il y a 2200 ans environ. Ils se seraient, par la suite, dispersés en Asie orientale.

En Chine, les preuves directes archéozoologiques sont rares. La première preuve de chats domestiques en Chine daterait de la période Han (deuxième siècle avant Jésus-Christ - troisième siècle après Jésus-Christ). Cependant, les preuves indirectes culturelles ont semblé indiquer une présence plus précoce des chats domestiques, il y a environ 4000 ans, qui auraient pu provenir d'autres pays via l'une des nombreuses routes commerciales, par exemple de Mésopotamie (Faure et Kitchener, 2009 ; Driscoll *et al.*, 2009b).

Cette colonisation asiatique pouvait s'expliquer par les trafics de caravanes sur la route de la soie, avec pour point d'arrivée la Perse, et datés d'il y a 2200 ans. Les chats domestiques ont donc pu être introduits en Chine via ces caravanes, depuis la Perse (Faure et Kitchener, 2009).

L'expansion de l'aire de répartition est devenue plus évidente entre le cinquième et le treizième siècle après Jésus-Christ, lorsque les deux lignées mitotypiques IV-C trouvées chez les chats égyptiens antiques ont été retrouvées de manière plus fréquente dans le Sud-Ouest Asiatique (Ottoni *et al.*, 2017).

D2 - Amérique

Ce n'est pas avant la découverte du Nouveau Monde par Christophe Colomb que les chats domestiques ont fait leur apparition sur le continent américain. Le moment précis de leur arrivée en Amérique n'est pas déterminé. Cependant, les chercheurs ont émis l'hypothèse que les chats domestiques ont en effet été amenés par voie maritime sur ce nouveau continent, entre 1500 et 1700 (Faure et Kitchener, 2009 ; Driscoll *et al.*, 2009b).

D3 - Océanie

Différentes hypothèses ont été avancées sur l'arrivée probable des chats en Australie. Pour certains, ils seraient arrivés en même temps que les peuples autochtones, il y a 50000 ans ; pour d'autres, les chats domestiques seraient arrivés avec les *trepangers* de Macassar, c'est-à-dire des pêcheurs de concombre de mer Indonésiens, dans les années 1600 ; ou encore, ils auraient été introduits sur plusieurs îles par des voiliers espagnols dès le seizième siècle. Bien qu'il soit possible que différents petits groupes de chats soient arrivés à différents moments, ils n'ont probablement pas été un nombre suffisant pour se reproduire avant l'arrivée des colons européens, au cours de la période 1824-1886 (Faure et Kitchener, 2009 ; Buckmaster, 2011).

Il se sont ensuite répandus de manière assez lente à travers l'Australie à partir des différents points d'entrée le long des côtes. Les premiers explorateurs ont en effet constaté une faible présence des chats au-delà des colonies, pendant les premières étapes de la colonisation européenne. La dispersion s'est accélérée, en lien avec l'introduction d'une autre espèce amenée par les colons : le lapin européen (*Oryctolagus cuniculus*). La propagation extrêmement rapide du lapin a fourni une source de nourriture pour les chats. De plus, les Hommes avaient trouvé un intérêt à vendre et relâcher les chats comme moyen de lutte pour limiter la propagation des lapins endémiques. C'est pourquoi on a constaté qu'aujourd'hui, les chats domestiques féraux sont répandus à travers l'Australie et dans les nombreuses îles d'Océanie (Buckmaster, 2011).

E- L'haplotype dispersé

Comme on l'a vu précédemment, les chercheurs ont identifié le mitotype initial de *Felis silvestris lybica* au Proche Orient, comme étant le mitotype IV-A. Cependant, l'influence égyptienne aurait sélectionné et favorisé les lignées mitochondriales IV-C. C'est de ce sous-clade que l'on retrouve aujourd'hui des traces dans l'ADNmt de nos chats domestiques (Figures 11, 26 et 29 ; Ottoni *et al.*, 2017 ; Driscoll *et al.*, 2007). La détermination de ce sous-clade a permis de suivre la dispersion du chat domestique à travers les pays et les continents.

Cependant, dans beaucoup de zones géographiques, les chats domestiqués n'étaient pas les seuls présents à leur arrivée, puisque des chats sauvages pouvaient être déjà installés. Leur arrivée dans ces nouveaux emplacements a ainsi provoqué des mélanges et des transferts de lignées mitochondriales entre les chats sauvages locaux et les chats domestiques. Les données génétiques actuelles ont montré que ce mélange se produit encore aujourd'hui, rendant plus floue la limite génétique entre le chat sauvage et le chat domestique, ce qui complique la comparaison avec les trouvailles archéologiques anciennes (Ottoni *et al.*, 2017).

L'arrivée dans de nouveaux environnements a également engendré une dérive génétique et une sélection différente selon les endroits. Par exemple, en Extrême-Orient, les chats domestiques arrivés là-bas ont rapidement évolué, et grâce au processus de dérive génétique, ils ont peu à peu fixé de nouvelles couleurs de pelage par exemple, conduisant à l'émergence de « nouvelles races » telles que le Korat (de couleur bleue unie). On a en effet retrouvé dans des écritures bouddhistes remontant aux

alentours de 1350, des descriptions de ces « nouvelles races » (livre bouddhiste thaïlandais intitulé « Tamara Maew ») (Driscoll *et al.*, 2009b).

PARTIE 2 : INFLUENCE DE LA DOMESTICATION SUR LE GENOME FELIN

I- Le comportement : un caractère de domestication primitif

1) Sélection naturelle des chats les plus dociles

A partir du moment où les chats ont trouvé un intérêt à vivre à proximité des établissements agricoles humains à la révolution néolithique, les chercheurs ont identifié que différentes forces évolutives se sont mises en place pour sélectionner les individus capables d'une telle proximité. En plus de leur capacité à éliminer les populations de rongeurs, un autre élément a dû être primordial dans les étapes de pré-domestication chez les chats : leur docilité.

Un comportement se définit comme étant une action, indépendante des activités physiologiques, effectuée par un individu, en réponse à son environnement, biotique ou abiotique. Le caractère comportemental de la docilité a dû permettre aux individus en étant le plus pourvu de s'approcher des zones urbaines, de se nourrir et ainsi de survivre. Cela illustre bien la finalité d'interaction et d'adaptation à l'environnement. Les individus peu dociles ne sont probablement pas arrivés à s'approcher des humains pour se nourrir et ainsi la sélection naturelle aurait favorisé le caractère de comportement de la docilité. Au fil du temps, plus cette sélection s'est effectuée, plus les différences comportementales entre les deux populations se seraient creusées. Il s'agit là d'un caractère de domestication primitif qui se serait retrouvé ainsi fixé dans la population des chats domestiques jusqu'à aujourd'hui (Driscoll *et al.*, 2009a ; Driscoll *et al.*, 2009b ; Faure et Kitchener, 2009 ; Larson et Fuller, 2014).

2) Génétique du comportement

A- *Ecologie du comportement*

Un comportement donné est le résultat de l'influence du génotype d'un organisme et de son environnement façonnant son expérience passée et présente par apprentissage et plasticité comportementale. Pour connaître l'origine d'un comportement, il est nécessaire d'analyser les forces évolutives qui se sont exercées sur ce comportement mais aussi d'analyser sa variation génétique. Cette variation génétique du caractère comportemental est plus quantitative que qualitative. Par exemple pour le caractère de la docilité chez le chat, il est nécessaire de pouvoir classer les individus en fonction de leur caractère docile/agressif. Il faut donc disposer d'indices mesurables / évaluables / quantifiables afin de pouvoir obtenir un phénotype chiffré pour chaque individu. On se base sur une observation phénotypique et les méthodes d'analyses génétiques sont celles de la génétique quantitative. Identifier des gènes impliqués dans un caractère comportemental donné est à l'heure actuelle très difficile chez le chat, du fait du développement récent des outils de génomique féline (Larson et Fuller, 2014). Deux types d'approches existent : les études pangénomiques qui utilisent un criblage de tout le génome à l'aide de marqueurs génétique (de type SNP : *single nucleotide polymorphism*), pour rechercher des locus (appelés QTL pour *quantitative trait locus*), sans faire d'hypothèse sur le/les gènes en cause ; et les approches gène-candidat où l'on fait l'hypothèse qu'un gène particulier, du fait de son rôle connu dans une autre espèce par exemple, peut-être un bon candidat pour le phénotype étudié (Gandolfi *et al.*, 2015).

B- Déterminisme génétique du comportement docile

B1- Des QTL pour la docilité chez le rat

Des études chez différentes espèces ont identifié des gènes qui influencent le comportement. En particulier, des études pangénomiques ont été utilisées chez le rat.

Albert *et al.*, (2009, 2011) ont réalisé une étude sur deux lignées de rats (*Rattus norvegicus*) qu'ils ont sélectionnées sur soixante générations d'un côté pour leur docilité et de l'autre pour leur comportement agressif envers l'Homme. En comparant les deux lignées, ils ont mis en évidence deux locus de caractères quantitatifs (QTL) pour la docilité. Le premier, *Tame-1*, situé sur le chromosome 1, était un locus majeur d'influence de la docilité. Le second, *Tame-2*, sur le chromosome 8, semblait plus agir comme un amplificateur d'autres locus (Albert *et al.*, 2009).

En regardant plus précisément au niveau des gènes, les chercheurs ont identifié 14 *indels* (insertion ou délétion au niveau de la séquence ADN) dont sept variants situés dans six gènes différents pouvant être des candidats pour la docilité. Des études antérieures avaient déjà pointé quatre de ces gènes pour le caractère agressif. Parmi ceux-là, deux se trouvaient à proximité des régions mis en évidence chez les lignées de rats : *Tph1* (*Tryptophan Hydroxylase 1*) et *Gabra5* (*Gamma-Aminobutyric Acid Type A Receptor Subunit Alpha5*). *Tph1* est un gène codant la protéine tryptophane hydroxylase qui permet la production de la sérotonine, un neurotransmetteur cérébral intervenant dans le comportement agressif. Les rats dociles avaient des niveaux de sérotonine plus faibles que les rats agressifs. *Gabra5* est un gène codant une sous-unité d'un récepteur à l'acide γ -aminobutyrique, un neurotransmetteur cérébral influençant également le comportement. Les chercheurs ont montré que les rats dociles avaient des niveaux plus faibles d'acide γ -aminobutyrique que les rats agressifs (Albert *et al.*, 2011).

B2- Un modèle de référence : la domestication du renard argenté

Afin d'étudier la domestication, des chercheurs russes ont réalisé une expérience à long terme dont le but était de concevoir expérimentalement le processus de domestication. Pour cela, ils ont étudié le comportement du renard argenté (*Vulpes vulpes*) depuis environ 60 ans.

Le test comportemental de base des chercheurs consistait à s'approcher de la cage du renard, de l'ouvrir et d'observer la réponse de l'animal. Les observations réalisées sur les renardeaux étaient basées sur leurs réactions lors des soins et lorsque les chercheurs tentaient de les caresser (Figure 32). Les renards présentant les réponses les moins agressives, voire non agressives, étaient sélectionnés pour la reproduction. Les générations parentales se sont ainsi succédées sur ce modèle de sélection. Les premiers résultats ont montré qu'environ 10 % des animaux présentaient des réponses de tolérance à l'Homme. A partir de la quatrième génération, les renardeaux ont présenté des comportements similaires au chien comme le fait de remuer la queue en présence de l'Homme. Dès la sixième génération, les petits recherchaient le contact de l'Homme et cherchaient à attirer son attention en gémissant et en léchant les mains. Les renardeaux présentant ce type de comportements représentaient 1,8 % des renards à la sixième génération, puis leur proportion a augmenté : 17,9 % à la dixième génération, 35 % à la vingtième génération, 49 % à la trentième génération et presque tous présentaient ce comportement au bout de 50 ans.

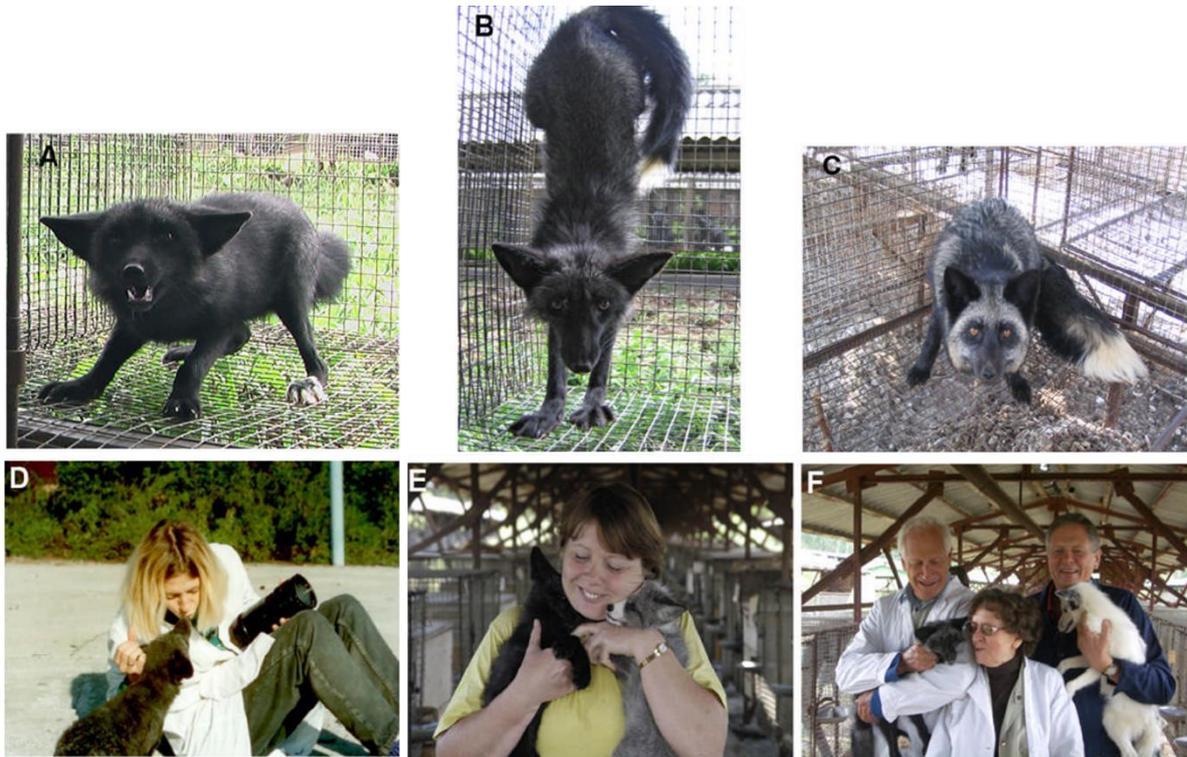


Figure 32 : Différentes réponses comportementales des renards argentés à la présence de l'Homme. A : renard montrant une réponse agressive à l'Homme. B : renard montrant une réponse d'évitement à l'Homme. C : renard montrant une réponse mixte d'évitement et d'agression envers l'Homme. D-F : renards les plus dociles sélectionnés pour la reproduction. Source : Trut et al., 2009

Les chercheurs ont noté qu'au fil des générations, les renards semblaient capables d'interpréter les indices sociaux donnés par l'Homme, par exemple les regards ou les gestes, à l'instar des chiens. Cela pouvait être dû à un enrichissement des interactions entre l'Homme et le renard pendant la période sensible du renardeau. Dans l'étude, les renards non sélectionnés, donc avec des réponses moins dociles, avaient une période sensible d'environ 45 jours (mesuré sur la base de l'activité exploratoire) tandis que les renards les plus dociles avaient une période sensible allant jusqu'à quatre mois.

Les chercheurs ont émis l'hypothèse que le comportement des renards pouvait avoir un lien avec la production de glucocorticoïdes produits par les glandes surrénales dans un contexte de peur. Ils ont observé que la fin de la période sensible survenait parallèlement à une augmentation de la concentration plasmatique en cortisol. Dès la dixième génération, les taux de glucocorticoïdes des renards dociles étaient plus faibles que ceux des renards sauvages. A la vingtième génération, ces taux étaient deux fois plus faibles chez les renards dociles. A la quarante-cinquième génération, les taux étaient trois fois plus faibles chez les renards dociles.

Les chercheurs ont également observé que le taux plasmatique de glucocorticoïdes était significativement plus faible lors de la gestation et de la lactation des renards les plus dociles, permettant un développement embryonnaire puis néonatal dans un contexte de taux de glucocorticoïdes maternels plus faible (Trut et al., 2009).

En parallèle du développement de lignées dociles (domestiquées) de renards, les chercheurs ont conservé des lignées de renards non dociles (agressifs envers l'Homme). Les deux types de lignées sont actuellement utilisées pour rechercher des locus impliqués dans le caractère docile envers l'homme (Johnson et al., 2015).

B3 - Des gènes candidats pour la docilité chez le chat ?

Comme indiqué précédemment, les études pangénomiques sur le comportement (grâce à l'utilisation des outils de la génétique quantitative) sont à l'heure actuelle très difficiles chez le chat (voir également la partie II ci-dessous). Des approches gène-candidat ont ainsi pu être effectuées pour commencer à étudier les bases génétiques du comportement félin.

Ainsi, Arahori *et al.*, (2016) se sont intéressés au gène du récepteur de l'ocytocine (OXTR) chez le chat. En effet, des études chez l'Homme ont mis en évidence le lien entre l'ocytocine, une hormone peptidique, et différents comportements tels que les relations de couple, le soin aux enfants et la gestion du stress. Le gène OXTR a également été relié à des facteurs comportementaux tels que l'empathie et les troubles psychiatriques chez l'Homme. En comparaison avec le modèle humain, Arahori *et al.*, (2016) ont donc recherché des polymorphismes du gène OXTR chez le chat. Ils ont ainsi découvert trois polymorphismes mono-nucléotidiques non-synonymes (SNP appelés C474T, G723A et G738A) situés dans l'exon 1 du gène. Pour chaque chat, ils ont comparé leurs génotypes pour le SNP G738A avec le score obtenu pour un questionnaire complété par les propriétaires, ayant permis de dégager, après analyse statistique, quatre facteurs comportementaux principaux : « *Openness* » (comportement joueur et curieux), « *Friendliness* » (comportement calme et amical), « *Roughness* » (comportement brutal et irritable) et « *Neuroticism* » (comportement nerveux et effrayé).

L'allèle A du SNP G738A a été associé aux scores les plus élevés de « *Roughness* » (Arahori *et al.*, 2016). Le gène OXTR pourrait ainsi constituer une première voie d'approche des bases génétiques du comportement d'agressivité chez le chat. Afin d'aller plus loin dans l'étude, il pourrait être utile de réaliser une analyse du gène OXTR chez des chats sauvages *Felis silvestris lybica*.

II- L'enjeu de la génomique du chat domestique

Ces quinze dernières années, la génétique et la génomique féline ont fait d'immenses progrès. La génomique est le domaine d'étude génétique se concentrant sur l'organisation et la formulation de la séquence ADN des individus d'une espèce, ainsi que sur l'ordre, la distance et la structure des gènes dans les chromosomes (Lyons, 2012a).

1) Pourquoi étudier le génome félin

Au fil des progrès technologiques, les possibilités de compréhension de la génomique se sont multipliées. Certaines espèces ont été sélectionnées relativement tôt pour le séquençage de leur génome (Homme, souris, rat, vache, chimpanzé, macaque, opossum et ornithorynque). Au fil des découvertes il est devenu intéressant de s'intéresser à d'autres espèces afin de pouvoir étudier la diversité, notamment au sein des mammifères. Nous allons développer ici les multiples raisons qui ont motivé les chercheurs à s'intéresser au génome félin (O'Brien, 2004).

A- *Comprendre la domestication*

Comme on l'a vu précédemment, différents outils génétiques ont permis d'élucider certains mystères de l'Histoire de la domestication du chat.

L'ADNmt, ayant un taux d'évolution cinq à dix fois supérieur à celui du génome nucléaire, permet d'étudier la divergence entre les différentes populations, notamment entre les populations sauvages et les populations domestiques.

Les généticiens se sont aussi mis à la recherche de gènes caractéristiques de la domestication. S'ils ont fait des découvertes importantes chez les plantes, les recherches chez les animaux semblent plus ardues. Plusieurs raisons à cela ont été évoquées. Le processus est relativement facile et peu coûteux chez les plantes en comparaison avec les animaux. De plus, chez les animaux, les chercheurs se sont beaucoup intéressés au comportement et à la reproduction qui ont des déterminismes génétiques plus complexes que les caractéristiques morphologiques des plantes. Plusieurs hypothèses étaient possibles : peu de locus de domestication ayant des effets majeurs sur les animaux ou bien un flux génétique continu entre les animaux domestiques et les individus sauvages, rendant difficile l'interprétation des modèles. Etant donné ces flux de gènes, les chercheurs ont mis en avant l'importance de réserver le terme de « domestication » au processus initial et non aux éventuels processus ultérieurs (Zeder *et al.*, 2006 ; Larson *et al.*, 2014).

Les études ont d'abord montré une diversité génétique réduite (étudiée grâce au polymorphisme de l'ADN) chez les populations domestiques. Deux causes ont été mentionnées : une réduction de la diversité à l'échelle du génome due à un goulot d'étranglement provoqué par la domestication en elle-même du fait de la taille réduite de l'échantillon de population initialement domestiquée ; ainsi qu'une diversité réduite en lien avec les sites du génome ayant été préférentiellement sélectionnés par la domestication. Ce sont ces marques de domestication (régions du génome sous pression de sélection par la domestication) qui intéressent particulièrement des généticiens pour comprendre l'origine de la domestication (Zeder *et al.*, 2006).

Au-delà de ces sélections primitives fonctionnelles, les chercheurs ont également mis en évidence certains effets délétères provoqués par la domestication qui, associée aux goulots d'étranglements uniques ou successifs, ont réduit l'efficacité de la sélection négative dont le rôle est normalement d'éliminer les variants génétiques délétères. De ce fait, le génome des animaux domestiques et

notamment celui du chat, contient donc, en moyenne, plus de mutations délétères que celui des espèces sauvages (MacHugh *et al.*, 2017).

En 2011, des chercheurs de différents domaines (archéologie, génétique, archéobotanique, zooarchéologie, géoarchéologie) se sont rassemblés afin de discuter des progrès de la recherche sur la domestication. Les avancées sur la domestication du chat sont notamment venues illustrer le débat. Des questions sont apparues en lien avec l'épigénétique, la plasticité des génomes, les interactions gènes-environnement par exemple. L'un des objectifs des recherches sur la domestication était de combler les lacunes en génomique féline. A l'inverse, la recherche en génétique devrait permettre de fournir des outils pour comprendre la domestication (O'Brien *et al.*, 2008 ; Larson *et al.*, 2014).

B- Améliorer la médecine humaine

Pendant des siècles, les chats ont été l'objet d'étude des anatomistes, comportementalistes, physiologistes et plus récemment des généticiens. La mise en évidence de leurs caractéristiques biologiques et l'étude de la physiopathologie en ont fait des modèles d'intérêt particulier notamment dans les domaines de la neurologie expérimentale, l'ophtalmologie (par la taille des yeux comparable à celle des humains et pour la tolérance de la chirurgie oculaire), la reproduction, les maladies héréditaires et les maladies infectieuses. De plus, les études comparées ont mis peu à peu au jour de nombreuses homologues entre l'Homme et le chat.

Les avantages médicaux à la fois pour le chat mais aussi pour l'Homme constituent un argument solide en faveur du développement de la recherche sur le génome du chat. Dans certains domaines, le modèle félin est devenu pertinent et parfois même plus intéressant que les modèles de rongeurs, notamment pour la balance bénéfique/coût, pour l'étude des dosages thérapeutiques (plus facilement adaptables à l'Homme), la durée de vie plus longue des chats par rapport à celle des rongeurs (intérêt par exemple pour les maladies neurodégénératives), ou les homologues génomiques (Griffin et Baker, 2002 ; O'Brien *et al.*, 2002a ; Lyons, 2012a ; Larson *et al.*, 2014).

B1- Un modèle pour des maladies infectieuses

Certaines maladies infectieuses félines sont devenues d'intéressants modèles naturels pour des maladies humaines homologues. Le chat a notamment joué un rôle essentiel pour la compréhension de l'interaction et de l'adaptation hôte-pathogène (O'Brien *et al.*, 2002a ; 2008). Dans les paragraphes suivants nous avons résumé quelques affections pour lesquelles le chat constitue un modèle d'étude.

a. FIV et VIH

Des études ont mis en évidence que le virus de l'immunodéficience féline (FIV : *feline immunodeficiency virus*) était un cousin génétique du virus de l'immunodéficience humaine (VIH) responsable du SIDA (syndrome d'immunodéficience acquise) chez l'Homme qui n'a, à l'heure actuelle aucun vaccin ni traitement réellement curatif. Chez le chat, le FIV est responsable en première intention d'un épuisement des lymphocytes T CD4 puis de l'effondrement du système immunitaire. Ce processus est un modèle naturel de la pathologie immunodéprimante du SIDA.

De plus, des études ont montré que des espèces félines sauvages (dont les lions, les guépards, les ocelots) étaient infectées avec chacune leur propre souche monophylétique de FIV. Cependant, contrairement au chat domestique, ces souches de FIV en circulation ne semblaient pas provoquer d'immunodéficience aiguë, peut-être par un phénomène d'adaptation génomique de l'hôte, ouvrant ainsi un domaine de recherche supplémentaire (O'Brien, 2004 ; O'Brien *et al.*, 2002a ; 2008).

b. FCoV et SARS

Il a été mis en évidence que le coronavirus félin (FCoV : *feline coronavirus*) pouvait provoquer un syndrome mortel incurable de péritonite infectieuse féline (PIF) chez le chat domestique.

Bien avant la pandémie mondiale de la COVID 19 provoquée par le SARS-CoV-2 (syndrome respiratoire aigu sévère dû au coronavirus n°2), il avait été mis en évidence que les coronavirus félins avaient des homologues humains provoquant des troubles respiratoires (O'Brien, 2004 ; O'Brien *et al.*, 2002a ; 2008).

Avec la pandémie, il y a eu un regain de l'intérêt de l'étude des coronavirus chez les animaux et notamment chez le chat. En effet, des études ont rapporté quelques cas positifs félin au SARS-CoV-2. Cependant, différentes études ont suggéré que les animaux de compagnie étaient très certainement des culs-de-sac épidémiologiques ayant ainsi un faible risque de transmission à l'Homme (Sailleau *et al.*, 2020 ; Villar *et al.*, 2020).

c. FeLV et cancers

Le virus de la leucémie féline (FeLV : *feline leukemia virus*) a été découvert en 1964. Sa découverte a permis la caractérisation d'une centaine d'oncogènes responsables de cancers chez l'Homme. En effet, à la fin des années 1960 et au début des années 1970, des recherches approfondies étaient portées sur le rôle des virus dans l'étiologie de certains cancers humains et le chat faisait partie de ces études. Les chercheurs ont montré que la leucémie féline était causée par un oncornavirus (virus oncogène à ARN : acide ribonucléique) et à partir de là, le chat est devenu un modèle important d'étude pour la carcinogénèse virale.

Le FeLV peut provoquer chez le chat un lymphosarcome, une leucémie et une anémie aplasique. Après infection, il a été mis en évidence que les chats présentaient une virémie persistante et une excrétion du virus dans la salive ou les sécrétions nasales. Cette affection est un modèle pour d'autres infections à virus tels que les rétrovirus par exemple (Griffin et Baker, 2002 ; O'Brien, 2004 ; O'Brien *et al.*, 2002a, 2008 ; Lyons, 2012a).

d. *Helicobacter*

Helicobacter pylori est un agent bactérien responsable d'une affection humaine importante et répandue provoquant une dégénération de la muqueuse gastrique commençant par une gastrite puis des ulcères gastro-duodénaux et enfin un carcinome gastrique. Les modèles animaux se sont donc trouvés être d'une importance primordiale pour comprendre cette maladie. *Helicobacter felis*, bactérie Gram négative, était l'une des souches les plus intéressantes en raison de sa large gamme d'hôtes et de sa capacité à provoquer la plupart si ce n'est toutes les lésions présentes chez l'Homme (notons que les ulcères ont été peu rapportés). De plus, il a été montré que les chats semblaient également pouvoir être infectés par *Helicobacter pylori* (Griffin et Baker, 2002).

e. Autres agents infectieux

De nombreuses autres maladies infectieuses se sont avérées utiles pour la recherche biomédicale en lien avec la connaissance du système immunitaire des chats : herpès-virose alpha (le virus en cause est proche de l'herpès virus simplex humain), toxoplasmose, cryptococcose, peste, fièvre Q, chlamydie, infections à rotavirus, ehrlichiose, infection à calicivirus, infection à poxvirus, mycobactériose, anthrax par exemple (O'Brien *et al.*, 2002a ; O'Brien, 2004).

B2 – Un modèle pour des maladies héréditaires

A ce jour, 367 caractères héréditaires ont été répertoriés chez le chat, dont 236 seraient des modèles pour un caractère homologue de l'Homme (OMIA : <https://omia.org/home/>). Ces dernières années l'identification de gènes et de mutations responsables d'affection héréditaires félines s'est accélérée et a montré l'intérêt du chat en génétique médicale comparée.

Par exemple, l'identification d'une mutation dans le gène *PEA15* (*Prolifération and Apoptosis Adaptor Protein 15*), chez des chats atteints spontanément d'anomalies du développement cérébral (Figure 33), a montré que le modèle félin était parfois plus pertinent que le modèle murin. Il a été mis en évidence que les souris invalidées dans *PEA15* ne présentaient pas de symptômes particuliers. Le modèle souris n'était donc d'aucune utilité pour comprendre l'implication du gène *PEA15* dans le développement cérébral. Mais le chat a permis de fournir un nouveau gène candidat pour les lissencéphalies humaines (Lyons, 2020).

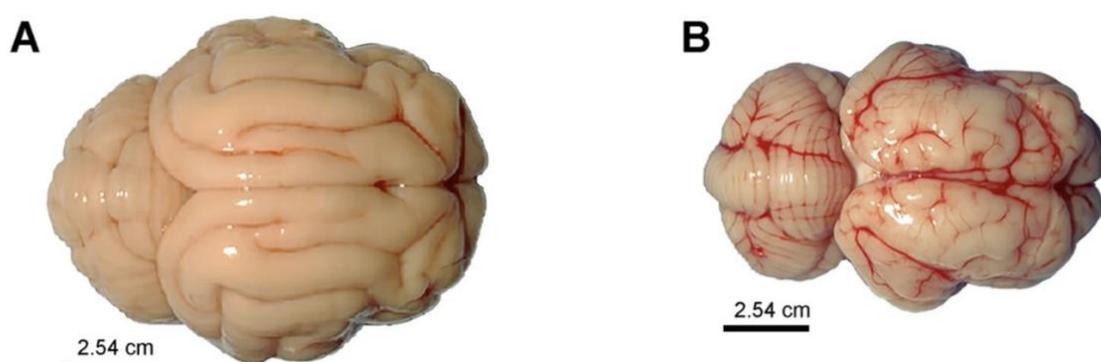


Figure 33 : Modèle de lissencéphalie chez le chat.

L'encéphale d'un chat indemne est présenté en A alors qu'en B l'encéphale d'un chat homozygote muté *PEA15* présente une réduction de taille et une réduction importante des sillons. Source : Graff *et al.*, 2020.

B3 – Un modèle pour l'étude de la reproduction

L'étude du modèle félin a permis des progrès dans le domaine de la procréation assistée comme l'insémination artificielle, la cryoconservation, le transfert d'embryons, la fécondation *in vitro*. Les études chez le chat ont également permis d'identifier de nouveaux mécanismes associés à l'infertilité, notamment concernant la tératospermie (production anormalement élevée de spermatozoïdes mal formés) qui est l'une des principales causes d'infertilité chez l'homme (O'Brien *et al.*, 2002a ; O'Brien, 2004).

Hormis ces avancées pour la médecine humaine, notons qu'en 2002, des chercheurs ont réalisé le premier clonage de chat domestique par transfert nucléaire (Figure 34 ; Shin *et al.*, 2002 ; Zhou *et al.*, 2016) ouvrant des perspectives pour la conservation des espèces félines en danger (Gomez *et al.*, 2009)



Figure 34 : Premier clone de chat domestique.

A : Femelle ayant fourni le noyau (animal à cloner) ; B : Mère porteuse (à gauche) et chaton cloné (à droite). Source : Shin et al., 2002

Enfin, les progrès du clonage par transfert nucléaire et de la modification ciblée du génome (édition du génome via le système *CRISP/Cas9* par exemple) permettront également peut-être de générer des modèles félines pertinents d'affections héréditaires, comme c'est déjà le cas pour différentes espèces (rongeurs, porc, lapin par exemple ; Leonova et Gainetdinov, 2020).

C- Faire progresser la génomique comparée

C1 – Génomique comparée chat domestique-Homme

Avant même le séquençage complet du génome du chat domestique, l'espèce féline avait suscité de l'intérêt de la part des généticiens (O'Brien *et al.*, 2002a).

Au fil des études, il s'est avéré que le chat présentait des homologies génomiques avec l'Homme, bien plus que d'autres espèces étudiées jusque-là telles que la souris ou le rat. Il a ainsi été montré que le génome félin était trois à quatre fois moins réarrangé par rapport au génome humain que les génomes d'espèces de rongeurs. En effet, de nombreux gènes félines ont été identifiés groupés sur des portions de chromosomes que l'on a retrouvées conservées en blocs dans des chromosomes humaines ; on parle de synténies conservées. De plus la conservation de synténies entre l'Homme et le chat est parmi les plus élevées entre les différents mammifères, hormis les primates. Ces similitudes génomiques chat-Homme sont alors devenues une base pour étudier l'organisation génomique de l'ensemble des mammifères placentaires. Elles peuvent également faciliter l'étude des maladies héréditaires humaines, la structure génomique des chats des races étant beaucoup plus simple que celle des populations humaines (Rettenberger *et al.*, 1995 ; Lyons, 2012a, O'Brien *et al.*, 2002a, 2002b). Notons cependant que concernant ce dernier point, le chien s'est avéré un modèle incomparable (Lequarré *et al.*, 2011).

C2 – Génomique comparée chat domestique – espèces sauvages

Les progrès dans le domaine de la génomique ont permis l'assemblage de génome de nombreuses espèces de félinés. Ces avancées ont été d'une grande importance pour la conservation des espèces mais aussi pour l'étude de la phylogénie et de l'évolution des liens entre les membres des Félinés. Le génome du chat domestique a servi de base de comparaison pour l'assemblage du génome des autres félinés (Abascal *et al.*, 2016 ; Mittal *et al.*, 2019 ; Armonstrong *et al.*, 2020 ; Bredemeyer *et al.*, 2021).

Dans le domaine de la génétique comparative, certaines caractéristiques et valeurs sont intéressantes, telles que la colinéarité chromosomique et les taux de recombinaison méiotique (Bredemeyer *et al.*, 2021).

Grâce à ces caractéristiques et valeurs, des ressemblances ont été mises en évidence entre le génome du chat et celui d'autres espèces félines. Par exemple, Bredemeyer *et al.*, (2021) ont montré que le chat domestique (*Felis catus*) et le chat léopard d'Asie (*Prionailurus bengalensis*) avaient des génomes colinéaires. Leurs caryotypes sont différents mais pas à cause de réarrangements chromosomiques (Bredemeyer *et al.*, 2021).

De la même manière, Armstrong *et al.*, (2020) ont montré la même conservation de synténies (blocs chromosomiques où l'ordre des gènes est conservé) entre les génomes du chat domestique et celui du lion (*Panthera leo*), ainsi qu'avec les génomes des autres membres du groupe Panthera, en ne mettant en évidence que très peu de réarrangements chromosomiques dans le caryotype de ces espèces (Armstrong *et al.*, 2020).

Ces résultats ont suggéré un niveau très élevé de conservation cytogénétique et génomique au sein de la famille des Félidés.

Abascal *et al.*, (2016) ont montré qu'au sein du groupe Lynx, des différences marquées ont été observées avec le chat domestique. Les chercheurs ont en effet mis en évidence des réarrangements intra et interchromosomiques ainsi que des inversions entre les génomes du lynx ibérique (*Lynx pardinus*) et du chat domestique. Ces deux espèces avaient cependant le même caryotype avec 38 chromosomes ainsi que le même nombre de bandes G par marquage en bande des chromosomes (Abascal *et al.*, 2016).

D- Améliorer la santé et le bien être des chats domestiques

Les progrès de la génomique féline bénéficient bien sûr en premier lieu au chat lui-même, en tant qu'animal de compagnie.

La découverte facilitée de gènes et mutations impliqués dans des affections héréditaires permet de mettre au point et commercialiser des tests ADN de diagnostic et dépistage ou de prédisposition pour ces affections héréditaires. Ces tests peuvent être utilisés par les vétérinaires, les propriétaires et les éleveurs. Il devient possible d'éviter les mariages et risque et la naissance de chatons prédisposés (Lyons, 2015 ; Gandolfi *et al.*, 2015).

La mise en évidence de mutations impliquées dans des caractères d'intérêt (couleur et texture du pelage, morphologie) permet également aux éleveurs félines de sélectionner leurs reproducteurs afin d'optimiser les mariages (Lyons, 2015).

Enfin, l'identification de marqueurs génétiques de type microsatellites (STR : *short tandem repeat*) et SNP (*single nucleotide polymorphism*), a permis de proposer aux éleveurs des outils pour identifier génétiquement leurs animaux et vérifier les filiations (De Groot *et al.*, 2021).

Tous ces progrès génomiques et génétiques participent à l'amélioration de la santé et du bien-être des chats. Notons cependant qu'ils s'adressent essentiellement aux chats de race (Lyons, 2015).

2) Développement d'outils d'étude du génome félin

Le développement d'outils pour la génétique féline a commencé par des efforts de cartographie et l'identification de marqueurs génétiques. Au fil des décennies, des outils biologiques, technologiques et informatiques ont ensuite vu le jour et ont permis de faire avancer la recherche en génétique chez le chat. Nous allons ici passer en revue les évolutions majeures qui ont permis d'en découvrir toujours plus sur le génome du chat domestique (O'Brien *et al.*, 2008).

A- Caryotype

Le caryotype du chat est composé de 19 paires de chromosomes dont 18 paires de chromosomes autosomes et une paire de chromosomes sexuels X et Y. Ceux-ci sont facilement reconnaissables par leur taille, la position de leur centromère, les bandes G qui apparaissent sur un caryotype effectué avec la technique de giemsa, bien que quelques chromosomes acrocentriques soient difficiles à distinguer (Figure 35) (O'Brien *et al.*, 2002a, 2002b ; Lyons, 2012a).

De manière historique, une classification morphologique des chromosomes a été établie et conservée jusqu'à aujourd'hui. On distingue trois chromosomes métacentriques de grande taille (paires A1, A2, A3), quatre chromosomes subtélomériques de grande taille (paires B1, B2, B3, B4), deux chromosomes métacentriques de taille moyenne (paires C1 et C2), quatre chromosomes subtélomériques de petite taille (paires D1, D2, D3, D4), trois chromosomes métacentriques de petite taille (paires E1, E2, E3), deux chromosomes acrocentriques de petite taille (paires F1 et F2) et un chromosome X subtélomérique de taille moyenne semblable au chromosome B4. Le chromosome Y, présent chez les chats mâles, est petit et possède peu de gènes comme chez la plupart des mammifères (Lyons, 2012a, 2015).

Globalement, les chats domestiques ont un caryotype représentatif de tous les félidés avec cependant quelques modifications qui ont été mises en évidence, comme la translocation robertsonienne de F1 et F2 qui a formé un chromosome C3 dans la lignée ocelot d'Amérique du Sud, ou encore l'inversion péracentrique de F1 qui a produit un chromosome centromérique plus petit chez de nombreuses espèces félines (Lyons, 2012a).

Comme on l'a vu précédemment, une grande conservation de blocs de synténie a été mise en évidence entre le génome humain et celui du chat domestique (Rettenberger *et al.*, 1995 ; Menotti-Raymond *et al.*, 1999 ; O'Brien *et al.*, 2002a, 2002b ; Lyons, 2012a).

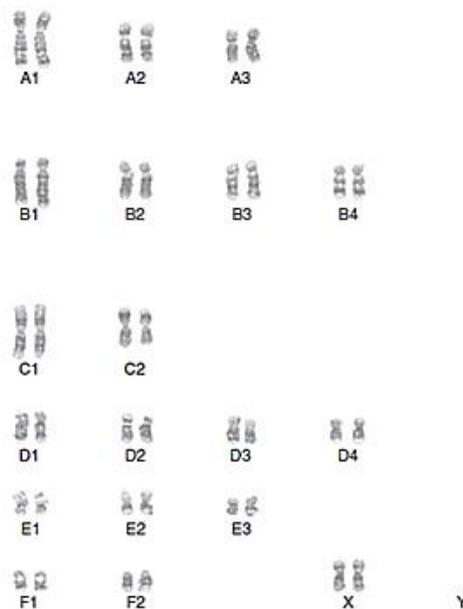


Figure 35 : Caryotype du chat domestique (individu femelle).

Le chat domestique a 18 paires de chromosomes autosomes (numérotés de A1 à F2) et une paire de chromosomes sexuels (ici XX car il s'agit d'une femelle) ce qui fait un total de 38 chromosomes. Source : Lyons, 2012a

B- Cartographie

B1 – Cartes d'hybrides somatiques

Une première étape dans la cartographie du génome félin a consisté à créer des cartes à l'aide de lignées hybrides de cellules somatiques de chat et de cellules de rongeurs (souris ou hamster). Pour ce faire, des cellules de chat ont été fusionnées avec une lignée établie de cellules de rongeur. Au fur et à mesure des divisions cellulaires *in vitro*, les cellules hybrides perdent des chromosomes de chat jusqu'à se stabiliser et compter quelques chromosomes de chat présents parmi les chromosomes de rongeurs. On crée ainsi des panels d'hybrides, chaque lignée hybride contenant certains chromosomes de chat, qui sont différents des chromosomes de chat retenus par les autres lignées hybrides constituant le panel. La cartographie consiste à mettre en évidence la présence conjointe d'un marqueur génétique ou d'un gène et d'un chromosome particulier, à l'aide d'un panel d'une certaine d'hybrides, ce qui permet d'assigner le marqueur ou le gène à un chromosome. Cette cartographie était rudimentaire.

Chez le chat, cette technique a été utilisée pour générer les premières cartes et identifier les premiers gènes (O'Brien et Nash, 1982 ; O'Brien *et al.*, 1986 ; Menotti-Raymond *et al.*, 1999 ; O'Brien *et al.*, 2002b ; Lyons, 2012a ; Montague *et al.*, 2014).

B2 - Cartes de liaison

Les cartes génétiques basées sur la recombinaison génétique (due aux *crossing over* apparaissant lors de la méiose) ont constitué une amélioration par rapport aux cartes d'hybrides somatiques car elles ont permis d'estimer l'ordre des gènes sur les chromosomes ainsi que la distance les séparant. Des croisements interspécifiques ont notamment été beaucoup utilisés, entre des chats domestiques (*Felis catus*) et des petits chats léopards du Bengale (*Prionailurus bengalensis*). Les millions d'années d'évolution entre les deux espèces ont rendu les séquences d'ADN plus différentes qu'entre deux chats domestiques (augmentation du polymorphisme, ce qui est précieux pour la cartographie génétique à l'aide de marqueurs, notamment de type microsatellites = STR : *short tandem repeat*).

Des pedigrees expérimentaux de chats domestiques ont également été utilisés.

La première carte de liaison de première génération du chat domestique a été réalisée par Menotti-Raymond *et al.*, (1999). Il s'agissait d'une carte de locus microsatellites contenant 253 locus microsatellites (246 marqueurs autosomiques et sept marqueurs liés à l'X) contenus dans 16 des 19 chromosomes du chat (Menotti-Raymond *et al.*, 1999).

Plusieurs cartes, dont la résolution n'a fait que s'accroître, ont ensuite été développées entre 1999 et 2016, dont certaines ont été combinées avec d'autres types de cartes (voir paragraphes suivants et Menotti-Raymond *et al.*, 1999 ; Sun *et al.*, 2001 ; Menotti-Raymond *et al.*, 2003 ; Menotti-Raymond *et al.*, 2009a ; Lyons, 2012a ; Li *et al.*, 2016).

B3 - Cartes d'hybrides d'irradiation

Les cartes hybrides d'irradiation ont été créées avec une variante de la technique des hybrides somatiques. Avant fusion avec des cellules de rongeur, les cellules de chat étaient irradiées, ce qui fragmentait les chromosomes. Après fusion et culture *in vitro*, chaque lignée a retenu des petits morceaux de chromosomes de chats qui sont intégrés de manière stable dans les chromosomes de rongeurs. Le principe d'utilisation est le suivant : on constitue des panels d'hybrides et on teste la présence conjointe de deux locus (deux gènes, deux marqueurs, un marqueur et un gène) dans les

différents hybrides du panel. Plus les deux locus étaient proches au départ sur le chromosome de chat, plus la probabilité de les retrouver conjointement dans un grand nombre d'hybrides est grande. Grâce à une analyse statistique, les hybrides d'irradiation permettent, en plus d'assigner des locus à un même segment de chromosome, de déterminer la distance qui sépare ces deux locus. Cette distance est exprimée dans une unité qui s'appelle le centiRay et qui dépend de la dose de rayons utilisée initialement pour irradier les cellules de chats. Plus la dose est élevée, plus les cassures sont fréquentes et plus la cartographie sera résolutive (Page et Murphy, 2008). En 1999, une trentaine de locus ont été cartographiés (Murphy *et al.*, 1999), puis des cartes de plus en plus denses et résolutes ont été créées (Murphy *et al.*, 2000 ; Murphy *et al.*, 2007 ; Davis *et al.*, 2009), pour aboutir, en 2012, à la création d'une carte possédant une résolution d'un marqueur tous les 40 kilobases (Bach *et al.*, 2012).

B4 – Cartes intégrées

L'intégration des différents types de cartes, où étaient positionnés des gènes et des marqueurs communs et différents à ces cartes, a permis de créer des cartes intégrées du génome du chat (Menotti-Raymond *et al.*, 2003), avant le début des efforts de séquençage de ce génome (voir partie suivante). Finalement, l'intégration de données d'hybrides d'irradiation, de liaison et de séquençage à basse résolution a permis de générer une carte du génome félin intégrée et comparée avec l'homme et le chien, qui a été publiée en 2009 (Menotti-Raymond *et al.*, 2009a).

C- Séquençage du génome félin

L'importance du modèle félin pour la pathologie et la génomique comparatives et les études évolutives a permis de soutenir un projet de séquençage du génome du chat domestique. En effet, en 2004, le *National Human Genome Research Institute* (NHGRI), aux Etats-Unis, a annoncé les projets de séquençage du génome de huit espèces : l'éléphant, le tatou, le tenrec, la musaraigne commune, le cobaye, le hérisson, le lapin et le chat domestique. Les principaux critères de sélection étaient d'avoir un aperçu de l'évolution du génome des mammifères en fournissant une plate-forme pour la reconstruction des génomes ancestraux qui ont précédé les nœuds de divergence des mammifères, de découvrir de courtes séquences conservées parmi les mammifères qui incluraient des motifs de régulation génique, d'améliorer la médecine vétérinaire et de stimuler le développement et l'application de nouveaux modèles animaux pour la médecine et la biologie humaines (O'Brien, 2004 ; O'Brien *et al.*, 2002b, 2008 ; Lyons, 2012a).

C1- Premiers séquençages et assemblage d'un génome félin

Le NHGRI a soutenu la décision de produire un séquençage du génome entier d'un chat à faible couverture (2X, c'est-à-dire deux fois la quantité totale d'ADN d'un génome). Bien que cette faible couverture n'ait pu fournir qu'une représentation limitée de la séquence (< 80% du génome), elle permettait néanmoins d'atteindre l'objectif d'identification de régions hautement conservées mettant en avant des modèles de conservation et de divergence lors de séparation des différentes branches des mammifères.

Pontius *et al.*, (2007) ont ainsi réalisé le premier séquençage du génome du chat avec une couverture de 1,9X à partir de l'ADN d'une chatte Abyssin nommée Cinnamon. Ils ont séquençé, assemblé, cartographié et annoté la séquence génomique en utilisant une méthode comparative à partir des séquençages précédents obtenus chez six autres mammifères (Homme, chimpanzé, souris, rat, chien et vache).

Le séquençage a permis la définition, l'assemblage et la cartographie de plus d'un million d'alignements réciproques entre le chat et les six autres génomes de mammifères, en identifiant 133 499 régions de conservation entre eux. Il a également permis l'identification de 20 285 gènes du chat qui avaient des homologues dans le génome humain. Les chercheurs ont aussi découvert des sites d'insertion supplémentaires de rétrovirus endogènes. Enfin, ils ont identifié 327 000 nouveaux SNP (*single nucleotide polymorphism*), 208 177 nouveaux STR (*short tandem repeat*), ainsi que séquences *Numt* (ADN nucléaire mitochondrial) encore inconnues (voir après). Pontius *et al.*, ont alors créé un navigateur génomique dynamique en ligne appelé GARFIELD (*Genome Annotation Resource Field*) qui permettait de naviguer facilement dans la séquence et l'annotation du génome félin. Cette version initiale du génome félin était très imparfaite, du fait de la faible couverture et était très fragmentée. De nombreuses séquences n'avaient pas pu être assemblées et assignées à un chromosome. Les chercheurs ont estimé la taille du génome félin à 2,7 Gb (giga bases) en extrapolant par rapport aux tailles supposées des génomes de l'Homme et du chien qui étaient de 2,8 et 2,4 Gb respectivement (Pontius *et al.*, 2007 ; O'Brien *et al.*, 2008 ; Lyons, 2012a).

C2 – Découvertes issues du premier séquençage

Comme on l'a vu, Pontius *et al.*, (2007) ont découvert des sites d'insertion supplémentaires de rétrovirus endogènes. Il a été mis en évidence que les chats domestiques étaient porteurs de séquences génomiques rétrovirales endogènes provenant d'infections ancestrales ayant permis l'intégration de ces séquences dans la lignée germinale. Il a été montré que les séquences rétrovirales représentaient environ 4% des séquences du génome du chat domestique.

De plus, le chat possédait environ 20 copies du rétrovirus endogène RD114 qui est apparenté à celui du babouin.

Le virus endogène de la leucémie féline (enFeLV) faisait partie d'un deuxième groupe de rétrovirus endogènes. Le génome du chat en contenait neuf à seize copies dont un certain nombre étaient tronqués et polymorphes, avec des séquences issues du virus exogène de la leucémie féline (exFeLV). Il a été montré que les enFeLV ne provoquaient pas de maladie mais pouvaient se recombiner avec des virus exogènes créant ainsi des sous-types de virus pouvant augmenter la pathogénicité du exFeLV. Certains cas ont cependant été rapportés où la traduction partielle de l'enveloppe de la protéine d'enFeLV avait permis la protection contre l'infection de certains exFeLV.

L'analyse phylogénétique de certaines séquences FeLV dans le génome félin a mis en évidence deux lignées distinctes qui suggéraient qu'au moins deux infections ancestrales au FeLV dans la lignée germinale avaient eu lieu dans l'histoire évolutive du chat.

Le premier séquençage du génome félin a de plus révélé cinq nouvelles lignées FERVs (*Feline endogenous retrovirus-like sequences*) distinctes qui étaient plus abondantes que RD114 et enFeLV (Pontius *et al.*, 2007).

Les mitochondries, comme les chloroplastes végétaux, proviendraient d'ancêtres procaryotes qui vivaient librement. L'information génétique contenue dans l'ADNmt se serait progressivement transférée au sein du génome nucléaire.

Lopez *et al.*, (1994) ont été les premiers à réaliser des analyses qui ont permis de repérer dans le génome nucléaire félin un locus d'ADNmt d'environ 7,9 kb (kilo bases) situé sur le chromosome D2.

Ils ont cherché à placer ce fragment *Numt* (ADN nucléaire mitochondrial) au sein de la phylogénie des félins afin de rechercher son origine. Ils ont déterminé approximativement son origine au moment de la divergence des ancêtres de *Felis nigripes* et de l'ancêtre commun de *Felis silvestris* et *Felis margarita* car le fragment *Numt* était présent chez *Felis s. catus*, *Felis s. lybica*, *Felis s. silvestris* et *Felis margarita* mais pas chez *Felis nigripes*, *Felis chaus* et *Otocolobus manul*. Le transfert de *Numt* aurait donc eu lieu

avant la divergence du chat domestique mais après celle entre *Felis nigripes* et *Felis silvestris*, il y a donc environ 1,8 million d'années.

Ce transfert du locus *Numt* sous-entend qu'il y a eu recombinaison et amplification génique. Il a été montré que les gènes *Numt* ne sont pas fonctionnels chez le chat mais combinent les propriétés des minisatellites nucléaires et des pseudogènes (Lopez *et al.*, 1994).

Plus de dix ans plus tard, le premier séquençage du génome félin a permis d'avoir un meilleur aperçu de l'étendue des transferts d'ADNmt.

Les recherches ont mis en évidence une grande variété de *Numts* d'un total de 298 320 pb, dont la répétition en tandem de 7,9 kb trouvée par Lopez *et al.*, (1994). Les *Numts* restants avaient probablement dérivé de plusieurs insertions indépendantes comme en témoignaient les analyses phylogénétiques qui placèrent ces différentes insertions dans l'histoire des Felidés depuis le début de leur radiation, il y a environ 10,8 millions d'années.

Ces découvertes de *Numts* dans le génome du chat domestique sont importantes car elles sont une ressource permettant de connaître les sources de contamination *Numt* dans la génétique des populations et les études phylogénétiques au sein de la lignée des Félidés (Antunes *et al.*, 2007 ; Pontius *et al.*, 2007).

Le séquençage du génome félin a également permis l'haplotypage du chromosome Y, basé sur des marqueurs microsatellites et des SNP. Luo *et al.*, (2007) ont pu identifier de nouveaux SNP spécifiques aux mâles chez le chat domestique.

Chez les mammifères, le chromosome Y est composé d'une région pseudo-autosomique (commune au X et au Y) de petite taille ainsi que d'une grande région spécifique au Y.

Certaines séquences du chromosome Y qui ont été identifiées ont été utilisées dans le domaine de la phylogénétique chez les félidés, fournissant un point de vue patrilinéaire différent des autres approches, notamment l'approche matrilinéaire par l'ADNmt (Luo *et al.*, 2007).

C3- Amélioration du séquençage et de l'annotation : la version 6.2 du génome félin

a. *Felis catus* 6.2

En 2014, un nouveau séquençage du génome félin a été réalisé. Le nouveau génome appelé version 6.2 était issu à nouveau de Cinnamon mais a été complété grâce au séquençage du génome de Boris un chat sans pedigree, mâle, vivant en Russie et de celui de Sylvester, un *Felis silvestris silvestris*. La couverture du séquençage était d'environ 12X. L'assemblage comprenant 2,35 Gb répartis sur tous les chromosomes était basé sur les cartes physiques et de liaison établies auparavant (voir chapitre précédent). Il a été mis en évidence 21 865 gènes codant des protéines, identifiés par une approche comparative entre huit cartes génétiques de mammifères de référence (humain, chimpanzé, macaque, chien, vache, cheval, rat et souris), 217 loci d'éléments endogènes de type rétrovirus, des éléments répétitifs qui représentaient environ 55,7 % du total du génome, avec plus de 25 nouvelles familles d'éléments répétés en tandem et complexes, 99 494 nouveaux SNV (*single nucleotide variant*), 8 355 nouveaux indels, 743 326 éléments contraints évolutifs et 3 182 homologues de microARN.

La version 6.2 du génome félin constituait un progrès par rapport à la version antérieure, mais elle était toujours fragmentée et incomplète dans certaines régions du génome. Le navigateur GARFIELD a été complété pour rassembler les nouvelles données du génome félin, qui a été appelé *Felis_catus* 6.2 ou Fca-6.2 (Montague *et al.*, 2014 ; Tamazian *et al.*, 2014).

b. Etude des CNV (*copy number variant*) félines

Les variantes structurelles telles que les SNP ou les répétitions en tandem courtes (marqueurs de type microsatellites) ont été utilisées et sont toujours utilisées pour étudier la diversité des génomes et les maladies héréditaires, dans de nombreuses espèces. Cependant, les progrès des technologies génomiques et notamment le séquençage de nouvelle génération ont permis la détection et l'analyse plus globale d'autres variants structurels plus complexes, telles que les variations du nombre de copies (CNV pour *copy number variant*). Il s'agit de modifications du nombre de copies de séquences d'ADN par rapport à un génome de référence, telles que des duplications ou des suppressions. Leur taille moyenne varie de 1 kb à plusieurs Mb de longueur, les rendant ainsi très différentes des autres variations structurelles plus petites comme les indels (courtes insertions et délétions).

Les CNV peuvent avoir un impact sur le phénotype (en étant responsables de maladies héréditaires ou de caractères d'intérêt) et sont également liés à l'évolution du génome. Chez le chien, des chercheurs ont mis en évidence leur responsabilité dans certaines affections héréditaires comme le syndrome de fièvre familiale du Shar Pei ou des caractères esthétiques comme la crête dorsale chez le Rhodesian Ridgeback. L'analyse de l'assemblage du génome dans sa version améliorée 6.2 a permis la détection de 592 CNV chez le chat domestique (Genova *et al.*, 2018).

c. Identification de SNP et développement d'une puce de génotypage

Le séquençage du génome de Cinnamon et le séquençage basse densité de plusieurs autres chats (American shorthair, Cornish rex, Burmese, Persan, Siamois, Ragdoll) et d'un félin sauvage (*Felis silvestris cafra*) a permis l'identification des SNP ainsi que leur positionnement sur le génome félin. Ces SNP pouvaient être spécifique à une race ou communs à plusieurs races (Mullikin *et al.*, 2010).

Un outil appelé puce à ADN ou puce à marqueurs SNP a été développée grâce à l'identification de ces SNP. La puce féline qui a été développée, et est toujours à ce jour commercialisée, permet de génotyper un chat pour environ 63 000 marqueurs SNP répartis sur tous les chromosomes félines (Gandolfi *et al.*, 2018).

Leur principal avantage est la possibilité d'évaluation de l'ensemble du génome dans des études d'association pangénomique (*genome-wide association study* : GWAS) facilitée par le fait que les SNP sont à une densité relativement élevée. Le génotypage de deux cohortes d'individus, une cohorte présentant le caractère délétère ou d'intérêt à étudier et une cohorte d'individus contrôles avec la puce permet ensuite de comparer les génotypes des cas et des contrôles et de rechercher des régions du génomes associées au caractère étudié (Lyons, 2012a ; Gandolfi *et al.*, 2018 ; Longeri *et al.*, 2019). Cette stratégie s'est révélée particulièrement efficace pour identifier des gènes et mutations impliquées dans des maladies héréditaires et des caractères d'intérêt (Gandolfi *et al.*, 2018). La puce à marqueurs SNP féline est commercialisée par la société Illumina et est appelée *63K Illumina Infinium iSelect® DNA array* (www.illumina.com).

C4 – Felis catus 8.0

Une nouvelle amélioration du séquençage et de l'assemblage du génome félin a été publiée en 2014. Elle comprenait des données issues du séquençage de nouvelle génération (NGS : *next generation sequencing*) d'un panel de chats de différentes races et de félins sauvages. La couverture du séquençage était de 20 X et des données concernant le polymorphisme entre races avaient été ajoutées (Mullikin *et al.*, 2010). Cependant, cette nouvelle version du génome, appelée Felis_catus_8.0, était toujours fragmentée et comportait encore plus de 300 000 lacunes, des inversions, des segments mal assignés ou non assignés à un chromosome (www.ensembl.org).

Li *et al.*, (2016) ont ensuite réalisé une carte de liaison à haute résolution en se basant sur le génotypage d'un pedigree de 453 chats domestiques. La carte contenait 58 055 marqueurs SNP répartis sur tous les chromosomes avec un espacement d'environ un SNP tous les 50 kb, fournissant ainsi une amélioration plus de vingt fois supérieure en termes de densité de marqueurs par rapport

aux études précédentes. Cette carte de liaison avait pour rôle d'ordonner et d'orienter les grands fragments chromosomiques assemblés et issu du séquençage (version 8.0 du génome), améliorant ainsi sa qualité.

Le génome 8.0 présentait environ 2,56 Gb de séquences réparties sur les 18 autosomes et le chromosome X. Au niveau des autosomes, la longueur totale moyenne était de 4464 cM (centiMorgan, l'unité de distance de la carte de liaison), la plus grande longueur décrite parmi tous les mammifères. La contiguïté et la précision de la séquence obtenue étaient bien meilleures comparées à celles des assemblages précédents. Le génome incorporait 280 Mb de nouvelles données de séquences.

La longueur des grands fragments ordonnés grâce à l'assemblage des courts fragments séquencés était 2,1 fois plus importante que dans la version 6.2. Le génome 8.0 a confirmé l'ordre des marqueurs de l'assemblage 6.2 et a identifié en plus de cela plusieurs différences structurales : cinq inversions (une sur les chromosomes A1, A3, D3, et deux sur le chromosome B1) et deux translocations (sur les chromosomes D3 et E2) (Li *et al.*, 2016).

Notons qu'en 2018, les coordonnées génomiques des 63 000 SNP de la puce féline ont été mise à jour sur la version 8.0 du génome félin (Gandolfi *et al.*, 2018).

C5- *Felis catus* 9.0

La dernière version du génome félin, *Felis_catus_9.0*, a été publiée en 2020. Cette version a intégré des données de séquence NGS de troisième génération, qui permettent de générer des séquences très longues : taille de 12 kb en moyenne, contre 150 à 900 paires pb auparavant pour le NGS de deuxième génération et le séquençage classique utilisés pour la version 8.0. Les erreurs d'assignation ont été réduites et le génome a gagné en continuité. La couverture a atteint 72 X (Buckley *et al.*, 2000). A ce puissant outil est venu s'ajouter les données des génomes quasi complets (sans lacune au niveau de la séquence) d'un chat domestique *Felis catus* et d'un *Prionailurus bengalensis*, produits à l'aide des dernières générations de séquenceurs (Bredemeyer *et al.*, 2020).

Buckley *et al.*, (2020) ont pu analyser à partir de la version 9.0, l'étendue de la variabilité génomique de 54 chats. Leur objectif était d'identifier les variants nucléotides uniques (SNV) et les variants structurels (SV).

Les chats avaient 36,6 millions de SNV bialléliques avec environ 9,6 millions de SNV par individus. En comparaison, l'Homme en contient quatre à cinq millions. Parmi les SNV du chat, les chercheurs ont identifié 16 SNV prédits pour avoir des effets délétères comme étant des candidats hautement prioritaires pour des mutations causales. Les résultats ont montré que les SNV étaient distribués de manière non aléatoire chez le chat, en fonction de la contrainte génétique (régions sous pression de sélection), mais aussi que les différences de distribution de ces SNV entre les régions sous contrainte étaient significatives.

La densité des SV autosomiques était constante, avec la plus grande densité qui était située sur le chromosome E1 (96,95 SV par Mb). La majorité des SV qui ont été identifiés étaient communs chez les chats. Cela suggérait que leurs impacts étaient majoritairement tolérés (pas d'effet délétère sévère).

Cette version du génome a permis de combler les 300 000 lacunes de la version 8.0. Environ 376 nouveaux gènes codant des protéines ont été identifiés dans le génome 9.0 qui n'avaient pas été identifiés dans la version précédente. La longueur des assemblages sans discontinuité de séquence de *Felis_catus* 9.0 était la plus importante de tous les assemblages de génomes de carnivores, dépassant notamment de 1000 fois la longueur de celle de la version *Felis_catus* 8.0.

Felis_catus 9.0 est à ce jour le génome de référence du chat domestique, avec une grande précision et une annotation génique améliorée, qui sert de point de référence pour rechercher les gènes et mutations associés à de nombreux caractères félins (Buckley *et al.*, 2020). Afin de faciliter cette recherche de gènes et mutations, les coordonnées génomiques des 63 000 SNP de la puce féline ont été mise à jour sur la version 9.0 du génome félin (Buckley *et al.*, 2020).

III- Domestication et sélection des chats

1) Les races de chats

A- *La sélection artificielle*

Le chat sauvage *Felis silvestris lybica* est un chat au pelage tigré (*mackerel tabby*) dont la conformation faciale et corporelle est moyenne : profil de tête rectiligne avec un stop (dépression entre le front et le nez) présent mais peu marqué et proportions générales de type médioligne (Figure 36). Avec la sélection naturelle et les migrations, le type sauvage s'est trouvé peu à peu modifié. Puis la sélection artificielle engendrée par l'Homme a volontairement ou involontairement sélectionné et fixé des mutations gouvernant des caractères anatomiques, comportementaux et physiologiques.



Figure 36 : Chat sauvage *Felis silvestris lybica*.
Source : d'après Menotti-Raymond et al., 2009b

Le Persan en est un exemple car, actuellement, sa morphologie typique est caractérisée par une morphologie de tête de type brachycéphale (Figure 37). Cependant, il y a une centaine d'année, les chats Persan étaient des chats à poils longs dont la conformation faciale était dans la moyenne, ce qui serait aujourd'hui vu comme un phénotype hors-standard (Lyons, 2015).

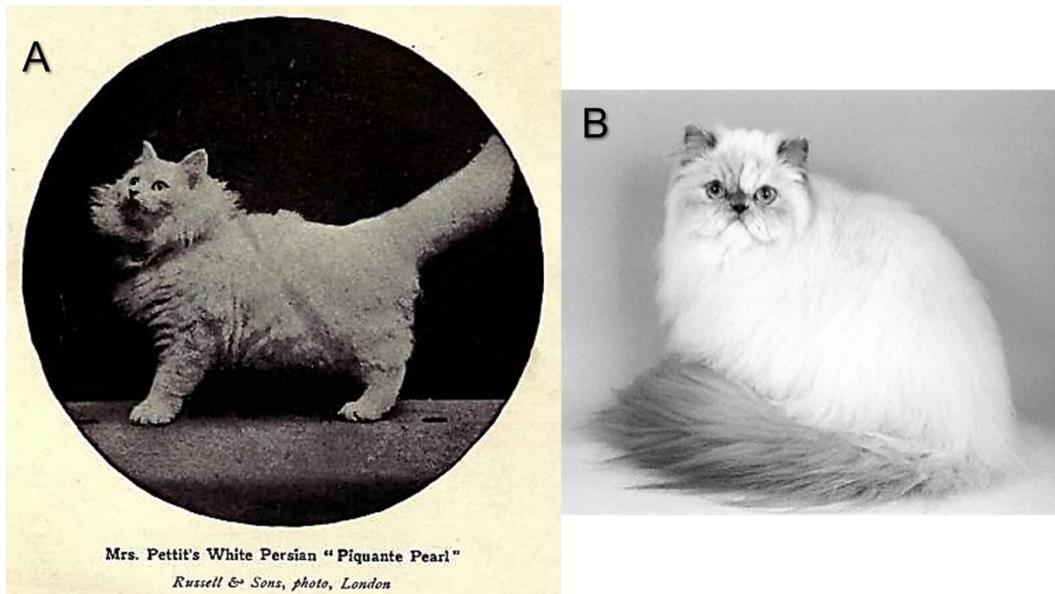


Figure 37 : Photographies de chats Persan illustrant l'évolution morphologique de la tête au cours du temps.

A : chat Persan photographié lors de l'exposition de Londres en 1902. B : Chat Persan photographié dans les années 2010. Sources photographies : d'après Lyons, 2015 ; <http://chat-persan.over-blog.fr/article-41630092.html>

B- Sélection de races

B1- Apparition des premières races

Le chat constitue une exception parmi les mammifères domestiqués car, la plupart des races félines sont apparues récemment, dans les 150 dernières années, et ont été principalement développée en Europe et aux Etats-Unis. Une autre particularité des chats est qu'ils n'ont pas été sélectionnés pour des caractères de production (lait, viande, laine...) mais pour leurs différentes caractéristiques esthétiques (Lipinski *et al.*, 2008 ; Montague *et al.*, 2014).

La première exposition féline s'est tenue à Londres en 1871 et ne présentait que cinq races de chats (Persan – qui était nommé Angora alors, Siamois, Manx, British shorthair – qui était nommé *English cat*, Français à poil long – qui était nommé *French-African cat*). Le Persan faisait partie des races occidentales les plus anciennes et sa popularité était très grande (Alhaddad *et al.*, 2013 ; Kurushima *et al.*, 2013).

A la fin du dix-huitième siècle et au début du dix-neuvième siècle, les propriétaires de chats européens et américains ont commencé à produire des chats originaux en utilisant des chats rapportés de différentes régions du monde, en accouplant sélectivement ces chats entre eux ou en accouplant leurs chats de maison/de ferme avec ces chats ou avec d'autres chats de maison.de ferme, donnant ainsi naissance aux premières races sélectionnées : Siamois, Persan, British, Manx, Abyssin, Angora Turc. Certaines des races modernes dérivent de ces premières races (qui ont parfois changé de nom ou se sont scindées) alors que d'autres races ont été créées bien plus récemment (O'Brien *et al.*, 2008).

Plusieurs fédérations ou livres des origines officiels existent dans le monde, qui répertorient les différentes races, œuvrent pour leur sélection et gèrent des documents généalogiques : par exemple l'*American Cat Fanciers Association* (ACFA, www.acfakat.com) ou l'*International Cat Association* (TICA, <https://tica.org>) aux Etats-Unis, le *Governing Council of the Cat Fancy* (GCCF, www.gccfcats.org) en

Grande-Bretagne ou le Livre Officiel des Origines Félines (LOOF, www.loof.asso.fr) en France. Selon l'organisme, le nombre de races reconnu n'est pas le même. Par exemple, aujourd'hui, le LOOF présente 54 races reconnues sur son site alors que la TICA présente 73 races ayant accès au championnat (pouvant être primées en expositions) et six races en cours de reconnaissance. Ces différences proviennent du fait que chaque registre de race possède des standards différents (les standards définissent les caractéristiques idéales qu'un chat de la race devrait posséder). Malgré cela, la majorité des races reconnues par les différents organismes sont des races répandues à travers le monde (O'Brien *et al.*, 2008 ; Lipinski *et al.*, 2008 ; Kurushima *et al.*, 2013).

Plus de 120 races ont été reconnues dans l'histoire des chats mais parmi elles, beaucoup se sont éteintes ou ont été non entretenues (Lipinski *et al.*, 2008 ; Menotti-Raymond *et al.*, 2008 ; Salonen *et al.*, 2019).

B2 – Origine des races

a. Quatre stratégies pour créer des races

Alhaddad *et al.*, (2013) ont décrit quatre stratégies différentes qui ont été utilisées (et sont toujours utilisées) pour développer des races de chats : le travail de sélection à partir d'un sous-ensemble d'une population naturelle (races dites naturelles), la sélection d'un caractère unique, le croisement de lignées ou métissage et le croisement interspécifique ou hybridation (Alhaddad *et al.*, 2013).

i. Races dites naturelles

La plus ancienne et plus fréquente stratégie qui a été utilisée pour créer des races félines fut de sélectionner un petit nombre d'individus issus d'une population naturelle et de dériver, par croisements et sélection, des chats issus de ces individus fondateurs. Les registres de chats ont ainsi reconnu certaines races comme étant naturelles, lorsqu'elles avaient été créées avec cette stratégie. C'est par exemple le cas du Korat, du Siamois ou du Turc du lac de Van.

L'Angora Turc, le chat des forêts norvégiennes, le Maine coon, ou encore le Sibérien sont aussi issus de populations naturelles et considérés comme des races naturelles. Dans ces races, on a de plus sélectionné le caractère poils mi-longs (Figure 38).

(Menotti-Raymond *et al.*, 2008 ; Alhaddad *et al.*, 2013 ; Kurushima *et al.*, 2013)

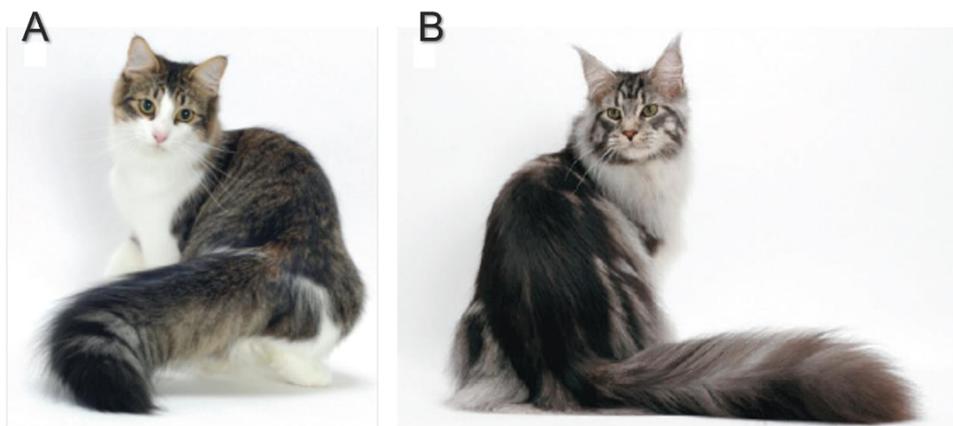


Figure 38 : Photographies de deux races de chats dites naturelles, à poils mi-longs.
A : Chat des forêts norvégiennes ; B : Maine coon. Source : d'après Lyons, 2015

ii. Sélection d'un caractère unique

La deuxième stratégie a consisté à sélectionner une nouvelle mutation spontanée à l'origine d'un caractère phénotypique considéré comme désirable. Cette mutation, apparue chez un seul individu à l'origine a été conservée pour constituer la caractéristique distinctive de la race. Ce caractère engendré par la mutation a été sélectionné par les éleveurs qui ont réalisé des accouplements sélectifs afin de fixer ce caractère et d'ainsi définir la race. Très souvent la mutation sélectionnée était apparue chez un chat de maison, des rues ou de ferme qui avait suscité l'intérêt ou la pitié d'une personne ayant recueilli le chat.

L'un des premiers exemples associés à cette stratégie est celui de la mutation rexoïde du Devon rex qui date d'il y a un peu plus de cinquante ans. Les effets de cette mutation qui engendre un poil cranté particulier ont été observés pour la première fois au Royaume-Uni dans la région du Devonshire, chez un chat errant mâle dont les descendants ont été recueillis et sont à l'origine de la race. Cette stratégie a été utilisée pour de nombreuses races telles que le Scottish fold (qui possède une mutation provoquant la pliure vers l'avant des oreilles), l'American curl (dont les oreilles sont à l'inverse pliées vers l'arrière), le Sphynx et le Donskoy (deux races caractérisées par leur quasi absence de pelage), le Munchkin (race caractérisée par un nanisme disproportionné) ou très récemment le Lykoï (au pelage poivre et sel) (Menotti-Raymond *et al.*, 2008 ; Alhaddad *et al.*, 2013).

Cette stratégie est favorisée par le fait qu'un caractère gouverné par une mutation mendélienne (unique). Notons que certaines races qui sont apparues par la sélection d'un caractère unique ont joué ou jouent un rôle culturel. Le Bobtail Japonais par exemple, dont la particularité est la queue très courte repliée en une petite rosette est considéré comme porte-bonheur dans différentes cultures asiatiques (Pollard *et al.*, 2015).

iii. Métissage

La troisième stratégie de développement de races a consisté et consiste à créer des métisses en mélangeant des races ou des lignées de chats. Certaines races de chats ont ainsi été développées en croisant des individus issus de différentes races plus anciennes.

L'Ocicat est un exemple de mélange car il est issu de croisements délibérés entre Abyssin et Siamois (Figure 39). Le Burmilla est issu de croisements entre Burmese et Persan, le Tonkinois de croisements entre Siamois et Burmese (Lipinski *et al.*, 2007 ; Alhaddad *et al.*, 2013 ; Kurushima *et al.*, 2013).

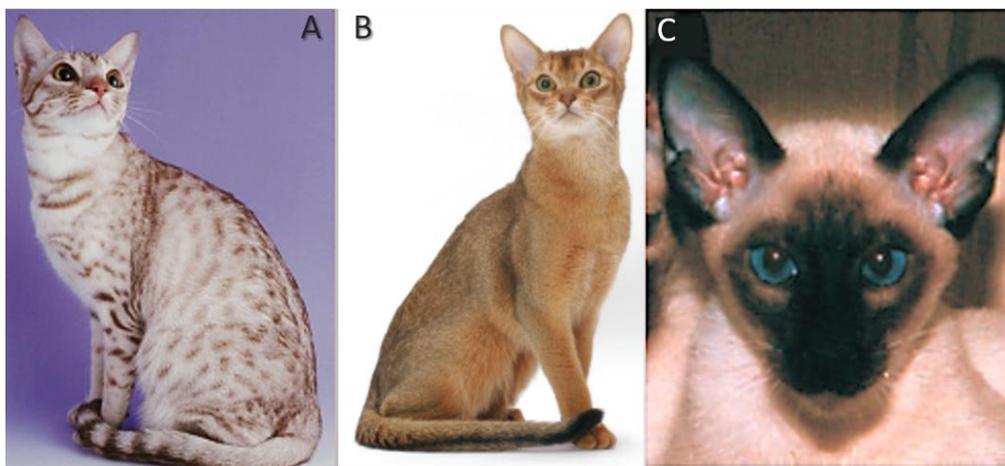


Figure 39 : Création d'une race féline par métissage.

Chat de race Ocicat (A) : un mélange entre la race Abyssin (B) et Siamois (C). Source : d'après Lyons et al., 2015 et Lyons, 2015

vi. Hybridation

La dernière voie pour créer une race féline est celle de l'hybridation (croisements interspécifiques). Certaines races de chat sont en effet issues de croisements entre des races ou des chats sans pedigree et des espèces de petits félinés sauvages telles que les petits chats léopards du Bengale (*Prionailurus bengalensis*), les servals (*Leptailurus serval*) ou encore les chats de jungle ou des marais (*Felis chaus*). Un exemple bien connu est le chat de race Bengal qui est une race issue d'un programme d'hybridation entre le chat léopard du Bengale et des chats domestiques issus de différentes races comme l'American shorthair, l'Abyssin, le Siamois, le Burmese ou le Mau égyptien. Le Bengal est ainsi devenu une race unique en termes de morphologie, de couleurs et de tempérament.

Le Chausie est issu du croisement de chats domestiques et de chats de la jungle. Le Savannah est issu du mélange entre chats domestiques et servals (Lipinski *et al.*, 2007 ; Lyons, 2012b ; Alhaddad *et al.*, 2013 ; Genova *et al.*, 2018).

Enfin, notons que certaines races ont été scindées en deux ou plusieurs races, que l'on peut plutôt appeler des variétés, sur la base de couleurs ou longueurs de pelage par exemple. Citons le Somali et l'Abyssin, le Persan et l'Exotic shorthair ou encore les Siamois, Oriental, Balinais et Mandarin (Figure 40).

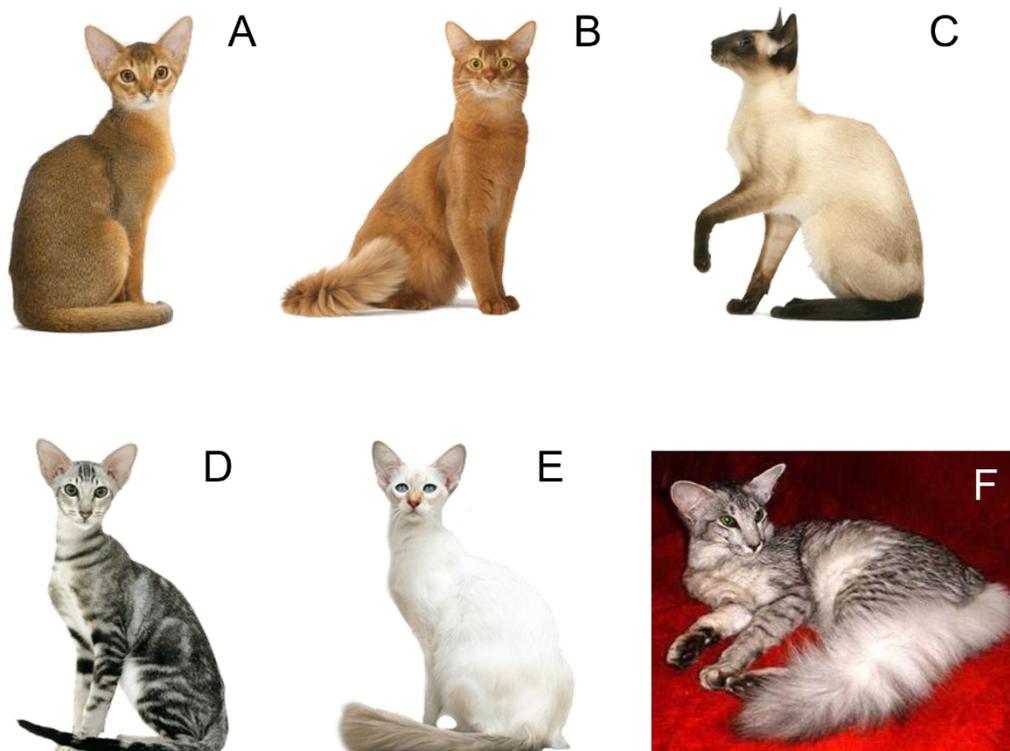


Figure 40 : Races différentes ou variétés d'une même race.

L'Abyssin (A, poil court) et le Somali (B, poil mi-long) peuvent être considérés comme deux variétés d'une même race. De même, Siamois (C, poil court, patron de robe colorpoint), Oriental (D, poil court, patron non colorpoint), Balinais (E, poil mi-long, patron colorpoint) et Mandarin (F, poil mi-long, patron non colorpoint) peuvent être considérés comme les quatre variétés d'une même race. Sources photographies : LOOF (www.loof.asso.fr) et <https://petit-chat01.skyrock.com>.

b. Parenté et histoire évolutive des races

Comme on l'a vu à travers les différentes stratégies qui ont mené à leur création, certaines races sont très liées historiquement et donc génétiquement les unes aux autres.

Par rapport au chien, les races de chats ont la particularité d'être plutôt définies par des caractères monogéniques (caractères esthétiques) que par des caractères complexes (comportement, aptitude, morphologie). De plus, leur sélection est assez récente (Lipinski *et al.*, 2007).

Plusieurs études se sont intéressées à la variabilité génétique et à la parenté des races de chats.

Menotti-Raymond *et al.*, (2008) ont été les premiers à l'évaluer, à l'aide de 11 marqueurs STR génotypés chez 1040 chats de 38 races, de 284 SNP génotypés chez 74 chats de 24 races et d'une analyse de la structure de la population. En utilisant uniquement les marqueurs STR, 1040 individus ont pu être regroupés en 27 races ou groupes de races. Les races qui ont été groupées par l'analyse étaient :

- Abyssin et Somali ;
- American shorthair et American wirehair ;
- Siamois, Oriental, Balinais, Mandarin et Thai ;
- British shorthair et Scottish fold ;
- Burmese et Tonkinois ;
- Persan, Exotic shorthair et Himalayen (= Persan colorpoint).

Ces races étaient de plus regroupées en neuf ensembles de races partageant une proximité génétique, dont il s'est avéré qu'elle recoupait la proximité historique connue de ces races. Les auteurs ont également pu regrouper certaines races en fonction de leur origine géographique qui transparaissait dans les résultats génétiques. Ils ont ainsi pu séparer les populations dérivées d'ancêtres issus d'Asie du Sud-Est (Tonkinois, Havana brown, Bombay, Singapura, Oriental, Thai, Mandarin, Balinais, Burmese, Korat, Siamois, Birman) et celle dérivées d'ancêtres occidentaux comme les Mau Egyptien, Chartreux, Maine coon, Persan, Chat des forêts Norvégiennes, Bleu Russe, Manx, Angora Turc, Sibérien, Cornish rex, Turc du lac de Van, Bobtail Japonais (Menotti-Raymond *et al.*, 2008).

Peu de temps après, Lipinski *et al.*, (2008) ont eux aussi étudié la variabilité et la parenté génétiques des races de chat en utilisant 38 marqueurs microsatellites (= STR) et 1176 individus représentant 22 races et 17 populations de chats de maison/des rues sans pedigree. Ils ont utilisé une analyse bayésienne de structure de population en faisant varier le nombre (appelé K) de groupes ancestraux. A K = 2, ils ont obtenu une séparation entre les chats originaires d'Asie et d'Afrique, avec le reste des autres chats. A K = 3, les populations du bassin méditerranéen et d'Orient ont été distinguées des populations issues d'Asie du Sud-Est et des populations européennes. Enfin, à K = 4, ce sont les chats d'Afrique qui se sont distingués des trois autres groupes précédents, délimitant ainsi quatre groupes géographiques séparés : Asie du Sud-Est, Afrique, Europe et Orient-bassin méditerranéen. Les auteurs ont également pu remarquer que les chats du continent Américain étaient regroupés avec les chats européens (Figure 41).

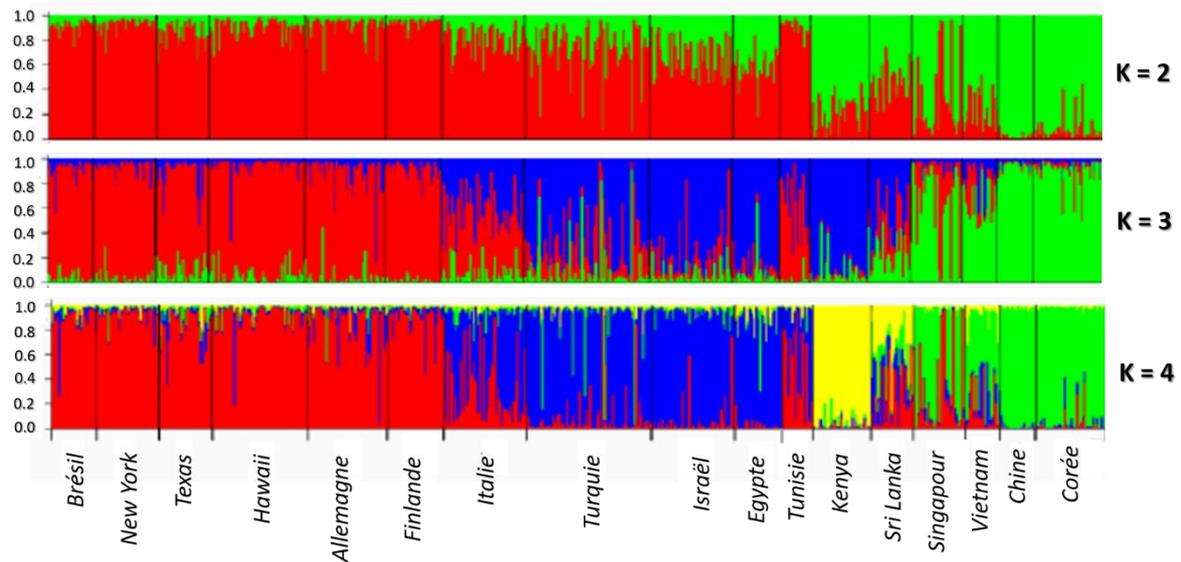


Figure 41 : Analyse bayésienne de la structure de la population de chats de différents pays. Chaque ligne correspond à un nombre de groupes ancestraux défini (K). Chaque colonne représente un chat individuel. L'axe Y représente la proportion de génome d'un individu attribué à la population, dans le cluster donné. Les couleurs correspondent aux origines prédites : Europe (rouge), bassin méditerranéen (bleu), Asie / Asie du Sud-Est (vert) et Afrique (jaune). Source : d'après Lipinski et al., 2008

Une fois ces origines géographiques déterminées, les chercheurs y ont inclus les races pour déterminer leurs relations. En faisant varier K , les chercheurs ont cherché à déterminer combien de races pouvaient être distinguées. Vingt races sont ainsi apparues distinctement (chacune distinguable des autres avec une précision de 95 %) et quatre races n'ont pas pu être distinguées de manière individuelle. Les Havana brown et Siamois ; les Persan et Exotic shorthair ; les Burmese et Singapura n'étaient pas génétiquement différenciés. Enfin, les Burmese partageaient des origines avec les Siamois et les Korat avec lesquels ils semblaient étroitement liés.

Les Persan, Norvégien et Sibérien ont montré une forte hétérogénéité intraraciales (Figure 42). Concernant le Persan et l'Exotic shorthair, leur regroupement en un même groupe n'est pas étonnant car l'Exotic shorthair est la variété à poil court du Persan. De la même manière, le Siamois a été utilisé pour créer de nombreuses races, dont le Havana brown.

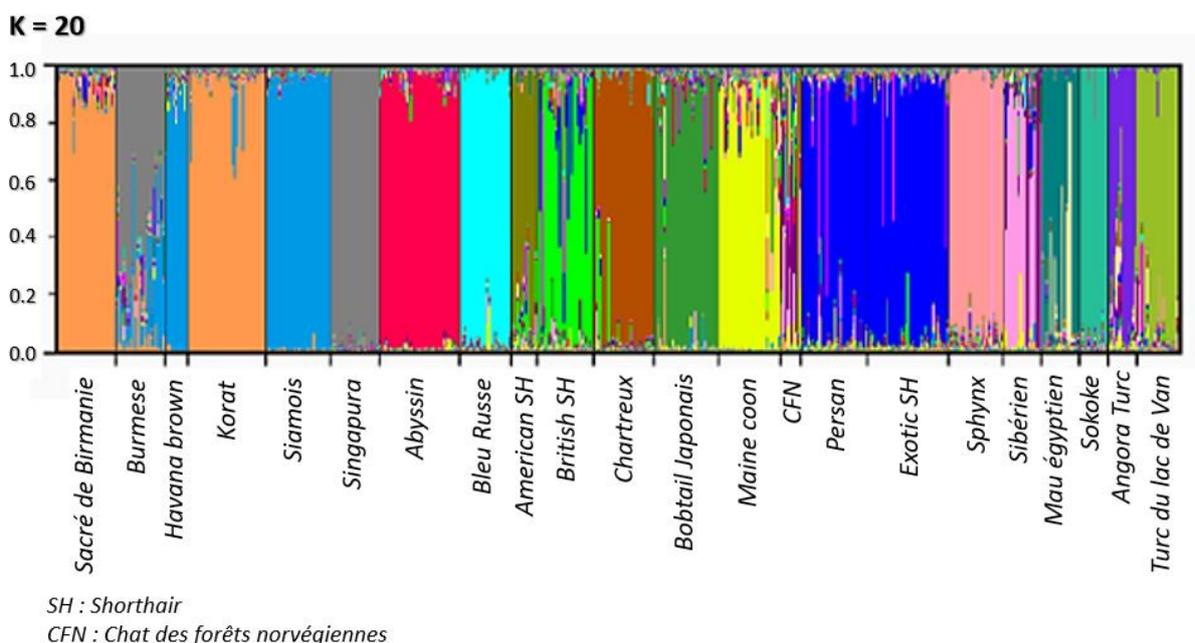


Figure 42 : Analyse bayésienne de la structure de la population de 22 races félines. L'analyse a été réalisée pour un nombre de groupes ancestraux K défini à $K = 20$, chaque K est associé à une couleur. Chaque colonne représente un chat individuel. L'axe Y représente la proportion de génome attribuée à la population, pour un individu. Les Havana brown et Siamois (en bleu), les Persan et Exotic shorthair (en bleu roi), les Burmese et les Singapura (en gris) n'étaient pas génétiquement différenciés. Les Birmans semblaient partager des origines avec les Korat (même couleur orange). Les Norvégien (CFN) et les Sibérien montrent une hétérogénéité intraraciale. Source : d'après Lipinski et al., 2008

Les chats des différentes populations et races ont pu être répartis en quatre groupes distincts correspondant aux groupes géographiques précédemment établis à $K = 4$: Asie du Sud-Est, Afrique, Europe occidentale et bassin méditerranéen. Comme on l'a vu, les chats américains ont systématiquement été regroupés avec les chats d'Europe occidentale. Cela a été interprété par les auteurs par le fait que les colons européens ont probablement amené des chats dans le Nouveau Monde et que le temps des chats en Amérique a été trop bref pour pouvoir observer une différenciation génétique significative.

La plupart des races semblaient dérivées de chats indigènes associés à leurs régions d'origine, en accord avec leur histoire supposée. Une exception a été notée par les auteurs : les Bobtail Japonais et les Persan étaient plus apparentés au groupe européen et américain qu'à celui du bassin méditerranéen (origine supposée du Persan) ou qu'au groupe asiatique (origine supposée du Bobtail Japonais).

La différence la plus notable concernait le groupe asiatique, qui était génétiquement distinct des trois autres groupes de chats : bassin méditerranéen, Europe occidentale et Afrique. Le modèle de structure de la population féline mis en évidence a indiqué que les premiers chats domestiques auraient atteint l'Extrême-Orient relativement tôt puis auraient subi une longue période d'isolement. Les auteurs ont émis l'hypothèse que cet isolement pouvait avoir été causé par les fluctuations du commerce au fil des successions de grands empires antiques. L'analyse génétique de la population a également révélé que la population asiatique était également structurée en son sein. En effet, les populations de chats de différentes régions d'Asie (de race ou sans pedigree) étaient génétiquement plus divergentes les unes des autres que les populations locales du bassin méditerranéen ou les populations d'Europe occidentale. Ces résultats ont donc mis en évidence que non seulement la population asiatique était

relativement isolée des trois autres groupes régionaux, mais aussi que les chats des diverses régions d'Asie étaient également distincts les uns des autres (Figure 43) (Lipinski *et al.*, 2008).

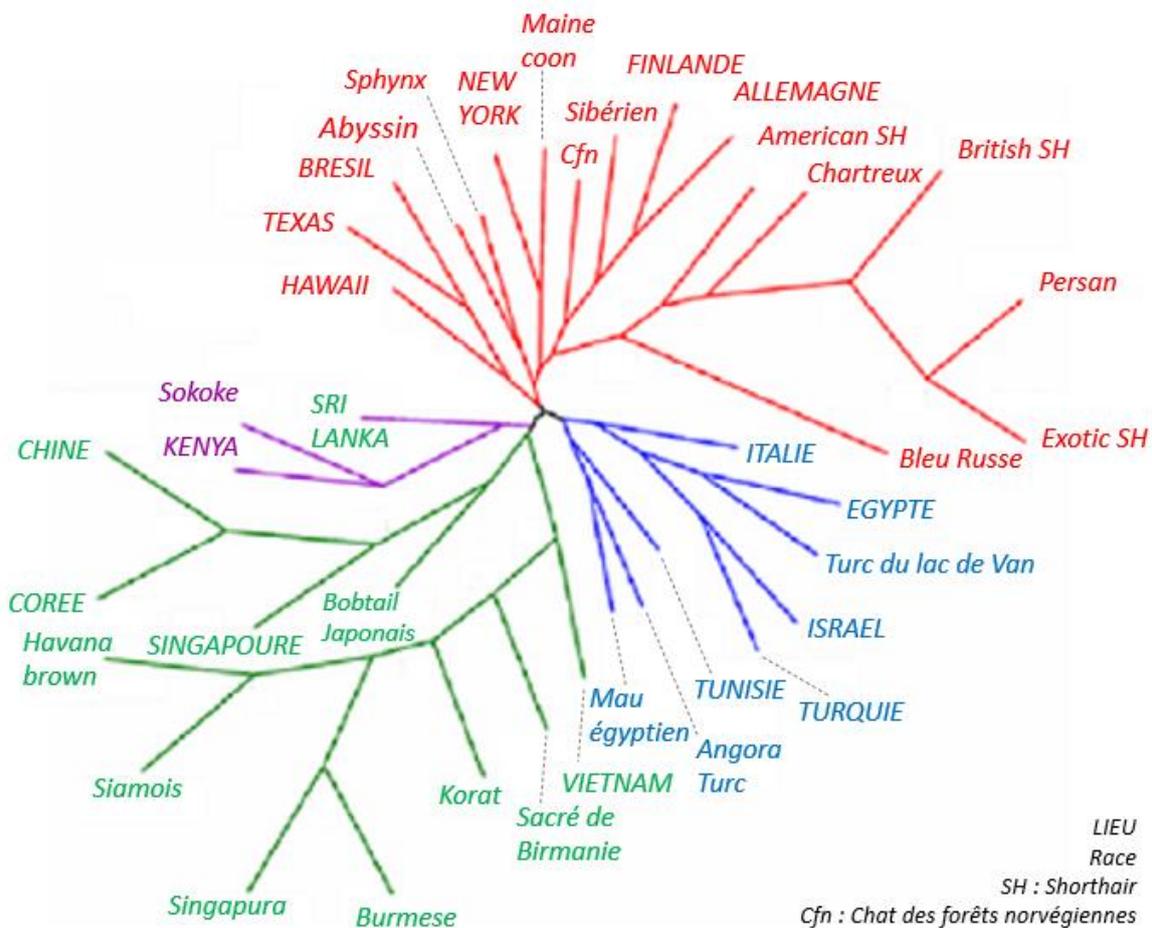


Figure 43 : Arbre phylogénétique de chats de race et de chats sans pedigree issus de différentes régions du monde.

Chaque zone géographique est représentée par une couleur : Asie (vert), Europe occidentale (rouge), Afrique de l'Est (violet) et bassin méditerranéen (bleu). Source : d'après Lipinski *et al.*, 2008

Quelques années plus tard, Kurushima *et al.*, (2013) ont confirmé ce que les deux études précédentes étaient parvenues à montrer : les populations et les races de chats pouvaient être génétiquement distinguées et regroupées selon leur origine géographique. Cependant ils ont aussi mis en évidence le fait que les outils utilisés n'étaient pas assez précis pour permettre de différencier toutes les races, notamment à cause de l'apparement étroit de certaines races. Ils ont comparé l'utilisation des STR et des SNP. Ils ont analysé 477 chats de 29 races à l'aide de 38 STR et 153 SNP. Si les SNP semblaient résoudre plus facilement les races Birman et Singapura, les STR ont permis à $K > 24$ de différencier différentes lignées au sein de certaines races, par exemple au sein du Chat des forêts norvégiennes ou dans l'Angora Turc, avant même que certains groupes de races ne puissent être distingués (Persan et Exotic shorthair par exemple). Cette étude a également renforcé les résultats de regroupement de races établis par Lipinski *et al.*, (2008), en mettant en évidence le groupement génétique de races supplémentaires étroitement liées. Notamment, le Persan semblait avoir fortement influencé génétiquement l'Exotic shorthair mais aussi le duo British shorthair et Scottish fold (Figure 44) (Kurushima *et al.*, 2013 ; Buckley *et al.*, 2020).

K = 21

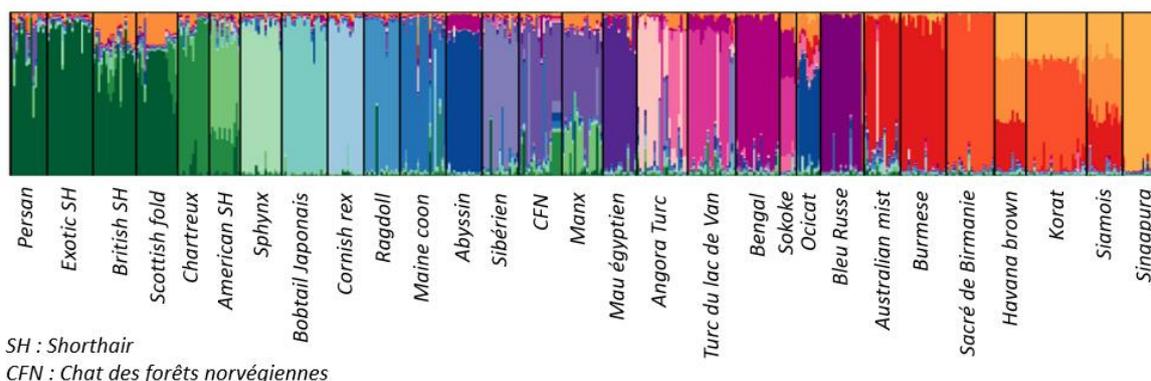


Figure 44 : Analyse bayésienne de la structure de la population de 29 races de chat réalisée à l'aide de STR.

Le nombre de groupes ancestraux K est défini à $K = 21$, chaque K est associé à une couleur. Chaque colonne représente un chat individuel. L'axe Y représente l'estimation proportionnelle de l'appartenance génétique à un groupe donné (K). Source : d'après Kurushima *et al.*, 2013

L'analyse des regroupements populationnels permet ainsi de mettre en évidence l'influence de certaines races sur le développement d'autres races. En effet, comme on l'a vu, l'élevage des chats a été historiquement basé sur la sélection de certains types de chats à partir de populations locales naturelles. Par conséquent, les races de chats de la même région et partageant des origines communes se trouvent groupés dans les analyses de structure de populations. Comme indiqué, les Persan semblent avoir fortement influencé les races Scottish fold, British shorthair, Exotic shorthair et même Chartreux dans une moindre mesure. Le Siamois semble avoir eu une forte influence sur le Havana brown, le Korat et, dans une moindre mesure, le Birman et le Singapoura, ce qui n'était pas une surprise sachant que ces races ont été intentionnellement développées à partir de chats asiatiques (Kurushima *et al.*, 2013 ; Salonen *et al.*, 2019).

De plus, ces liens étroits entre les races sont encouragés par les croisements autorisés entre les races. Par exemple, en France le Selkirk rex peut être croisé avec des British shorthair ou longhair et des American shorthair. Aux États-Unis, il peut être croisé avec des Persan, Exotic shorthair, des British shorthair ou longhair. Les analyses ont placé le Selkirk rex avec la lignée des races occidentales formant un groupe avec les British shorthair, les Scottish fold, les Persan et les Exotic shorthair, ce qui n'était donc pas étonnant. Au sein même de la race Selkirk rex, une division a été observée entre les chats européens et les chats américains. Les Selkirk rex du Royaume-Uni ont été regroupés avec les chats Persan des États-Unis, tandis que les chats de Russie étaient plus proches des British shorthair élevés en Europe. Cette distinction reflète les règlements différents des standards de races des fédérations félines.

En conséquence des différents croisements, certaines races anciennes telles que le Persan ont tendance à perdre leur signature génétique distinctive historique. Une limitation des croisements pourrait aider à mieux différencier les races (par exemple le Selkirk rex, le Persan et le British shorthair), mais notons cependant qu'elle pourrait être préjudiciable à la diversité génétique. De plus, ces métissages peuvent conduire à la transmission de certaines maladies héréditaires. Par exemple, la mutation responsable de la polykystose rénale du Persan a été retrouvée chez le Selkirk rex mais aussi l'Exotic shorthair et le British shorthair (Lipinski *et al.*, 2008 ; Filler *et al.*, 2012 ; www.antagene.com).

En termes de diversité génétique au sein des populations, Lipinski *et al.*, (2008) ont montré que la plus grande diversité était présente chez les chats du bassin méditerranéen. Les races de chats avaient une moindre diversité génétique globale que les chats sans pedigree. L'hétérozygotie moyenne pour les

animaux sans pedigree et de race était de $0,65 \pm 0,03$ et $0,51 \pm 0,09$, respectivement. Certaines races telles que le Burmese, le Havana brown, le Singapura ou le Sokoke avaient les valeurs d'hétérozygotie les plus basses, tandis que les Sibérien avaient la valeur la plus élevée parmi les races, une valeur qui était comparable à celles des chats sans pedigree (Lipinski *et al.*, 2008).

B3 – Divergences autres que morphologiques entre les races

Au-delà des différences morphologiques et d'origine, des études ont cherché à voir si d'autres différences existaient entre les races, en particulier concernant les caractéristiques comportementales. En effet, il a été rapporté par des juges d'expositions félines, les éleveurs ou les vétérinaires que des différences de comportement étaient perceptibles entre les différentes races. Par exemple, les Bengal ont régulièrement été décrits comme très actifs tout comme les Siamois, au contraire des Persan souvent décrits comme calmes et peu destructeurs. Différentes études ont donc essayé d'évaluer ces différences de comportement entre les races.

Chez le chat, un questionnaire comportemental a été développé. Il a été nommé *feline-BARQ* ou *Fe-BARQ* (*Feline Behavioral Assessment and Research Questionnaire* ; Duffy *et al.*, 2017). Il inclut 149 questions, groupées en 23 facteurs qui balayent les différents domaines comportementaux du chat domestique. Le Fe-BARQ a été utilisé par Wilhelmy *et al.*, (2016) pour étudier l'association entre des comportements et différents critères comme la race, la couleur des yeux et du pelage. Les auteurs ont étudié 574 chats de race. Plusieurs associations ont été identifiées entre des comportements et les races, comme par exemple l'élimination inappropriée et la prédation chez le Bengal ou le caractère joueur et amical envers l'humain chez le Devon rex. Mais presque toutes les associations identifiées entre une tendance comportementale et une couleur étaient en fait attribuables à des différences entre races (Wilhelmy *et al.*, 2016).

Récemment, Salonen *et al.*, (2019) ont trouvé des différences significatives de comportement entre les races de chat en examinant le comportement de plus de 5500 chats domestiques de 40 races différentes, évalué à l'aide d'un questionnaire sur la santé et le comportement complété par les propriétaires des animaux. Ils ont également pris en compte dans leur analyse plusieurs facteurs environnementaux considérant que les conditions de vie du chat pouvaient affecter le comportement. Ils ont séparé les caractères comportementaux en fonction du comportement interactif et non interactif. Leurs résultats ont mis en évidence qu'il existait une différence de comportement entre les races. En ce qui concernait le comportement amical, les British shorthair étaient ceux qui avait la probabilité la plus faible de contact avec l'Homme, à l'inverse les Korat avaient la probabilité la plus élevée. En termes d'agressivité, les Turcs du lac de Van étaient les plus susceptibles d'agressivité intra et interspécifique au contraire des British shorthair, des Persan et des Cornish rex. La timidité était fréquemment rencontrée chez les Bleu Russe tandis qu'elle l'était peu chez les Birman (Tableau I).

Tableau I : Répartition des races selon des caractères comportementaux d'interaction.

Source : d'après Salonen *et al.*, 2019.

CARACTERE COMPORTEMENTAL	Tendance faible	Tendance forte
Contact avec l'Homme	British Shorthair Persan	Korat Devon rex
Agression envers l'Homme	British shorthair Persan Cornish rex	Turc du lac de Van
Agression envers d'autres chats	Persan	Turc du lac de Van
Timidité envers les étrangers	Burmese	Bleu Russe

En ce qui concernait les autres comportements, les races les plus actives étaient le Cornish rex, le Korat et le Bengal à l'inverse du British shorthair qui était le moins actif. La réserve du Bleu Russe était à nouveau rencontrée dans le comportement face à des objets inconnus par exemple. Au contraire, les Cornish rex étaient les plus curieux. Les Birman et les Orientaux avaient la plus forte probabilité de toilettage excessif au contraire des Persan et des British qui avaient la probabilité la plus faible (Tableau II).

Tableau II : Répartition des races selon divers caractères comportementaux.

Source : d'après Salonen et al., 2019.

CARACTERE COMPORTEMENTAL	Tendance faible	Tendance forte
Activité	British shorthair	Cornish rex Korat Bengal
Timidité envers un nouvel objet	Cornish rex Persan	Bleu Russe
Toilettage excessif	Persan British shorthair	Burmese Oriental

Les propriétaires ont également évalué si leur chat avait des problèmes comportementaux. Les résultats ont montré que les Persan et les Orientaux étaient les plus susceptibles d'avoir un problème comportemental, au contraire des chats sans pedigree et British.

En effectuant une analyse statistique (analyse en composantes principales), les auteurs sont arrivés à regrouper les races en quatre groupes distincts selon trois composantes : agression, extraversion et timidité. Le groupe comprenant le British shorthair, le Norvégien, le Ragdoll, le Persan et l'Exotic shorthair et le Birman, était le groupe le moins agressif, le moins extraverti et le moins craintif. Le groupe comprenant le Bengal et le Bleu russe était le groupe le plus extraverti mais aussi le plus craintif. Enfin, le groupe composé du Turc du lac de Van et de l'Angora Turc était le groupe le plus agressif (Figure 45).

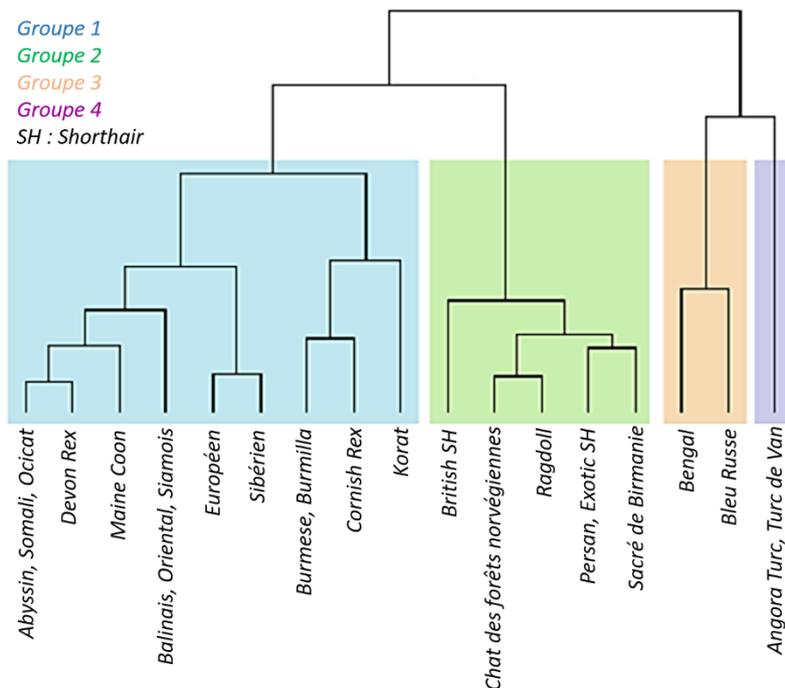


Figure 45 : Arbre des personnalités des races de chats.

Répartition des races en groupes hiérarchiques selon leurs caractéristiques comportementales : le groupe 2 est le moins agressif, le moins extraverti et le moins craintif ; le groupe 3 est le plus craintif et le plus extraverti ; le groupe 4 est le plus agressif. Source : d'après Salonen et al., 2019

Salonen et al., (2019) ont également mis en évidence que ces caractères comportementaux liés à la race étaient en partie héréditaires. En effet, leurs estimations de l'héritabilité variaient de 0,40 pour la timidité du Ragdoll et 0,53 pour l'agressivité du Turc du lac de Van.

Ainsi, les différentes études, bien qu'ayant utilisé des approches différentes encore non validées, ont eu des résultats très similaires en termes de différences comportementales entre les races (Wilhelmy et al., 2016 ; Salonen et al., 2019).

2) Les caractères esthétiques félines, des marqueurs de domestication

Comme on l'a vu précédemment, les races félines ont été créées selon des critères essentiellement esthétiques : longueur, texture et couleur du pelage, forme de la tête, de la queue ou des oreilles. Ce sont ces variations qui distinguent les animaux domestiques de leurs ancêtres sauvages.

Les différences de pelage ont beaucoup intéressé les généticiens, les éleveurs et les vétérinaires au fil du temps, qui ont cherché à comprendre d'où venaient ces différences et comment elles se transmettaient. Les progrès technologiques et génétiques ont permis d'élucider un certain nombre de déterminismes moléculaires durant les deux dernières décennies. Ces découvertes ont été importantes, tant d'un point de vue scientifique et intellectuel, que pour le développement de tests génétiques servant aux éleveurs à sélectionner leurs reproducteurs et planifier les accouplements. Nous avons regroupé dans le tableau III les différents gènes gouvernant des caractères esthétiques spécifiques du chat domestique et identifiés à ce jour.

Nous avons de plus choisi de présenter deux résultats marquants qui ont souligné l'effet sur le génome du chat domestique de la domestication et de la sélection pour des caractères esthétiques.

Tableau III : Gènes gouvernant des caractères esthétiques identifiés chez le chat domestique.

Locus	Gène	Allèles	Phénotypes	Références
A (Agouti)	<i>ASIP</i> (<i>Agouti signaling protein</i>)	$A^+ = A^{Fc}$ A^{Pb} a	Sauvage (présence de poils agoutis), allèle de <i>Felis catus</i> Sauvage (présence de poils agoutis), allèle de <i>Prionailurus bengalensis</i> Non-agouti : poils uniformément pigmentés	Eizirik <i>et al.</i> , 2003 ; Schmidt-Küntzel <i>et al.</i> , 2009 ; Bonvarlet, 2013
B (Brown)	<i>TYRP1</i> (<i>tyrosinase related protein 1</i>)	$B > b > b'$	Sauvage (B) : eumélanine de couleur noire, b : eumélanine de couleur chocolat B' : eumélanine de couleur cannelle (Figure 46)	Bonvarlet, 2013 ; Lyons <i>et al.</i> , 2005a ; Schmidt-Küntzel <i>et al.</i> , 2005
C (Color)	<i>TYR</i> (<i>Tyrosinase</i>)	$C > c^m = c^b \geq c^s > c, c_2$	Sauvage (C) : couleur uniforme c^m (moka) : contraste moyen entre les extrémités et le reste du corps c^b (burmese) : contraste faible c^s (siamois) : contraste marqué c, c_2 : albinos complet (manque de pigment dans les poils, la peau et les yeux) (Figure 47)	Lyons <i>et al.</i> , 2005b ; Schmidt-Küntzel <i>et al.</i> , 2005 ; Imes <i>et al.</i> , 2006 ; Linderholm et Larson, 2013 ; Abitbol <i>et al.</i> , 2017 ; Yu <i>et al.</i> , 2019
D (Dilute)	<i>MLPH</i> (<i>Melanophilin gene</i>)	$D > d$	Sauvage (D) : couleur non diluée Dilué : noir dilué en bleu, roux en crème, chocolat en lilas, cannelle en faon	Prieur et Collier, 1981 ; Ishida <i>et al.</i> , 2006
E (Extension)	<i>MC1R</i> (<i>melanocortin 1 receptor</i>)	E e E^r e^c	E : production d'eumélanine e : couleur ambre (disparition progressive de l'eumélanine au fil de la vie de l'animal chez le Norvégien, Figure 48) E^r : couleur russet (disparition progressive de l'eumélanine au fil de la vie de l'animal chez le Burmese) e^c : couleurs copal et carnelian (= serdolic), disparition progressive de l'eumélanine au cours des premières années de vie, chez le Kurilian bobtail, Figure 49)	Eizirik <i>et al.</i> , 2003 ; Peterschmitt <i>et al.</i> , 2009 ; Bonvarlet, 2013 ; Gustafson <i>et al.</i> , 2016 ; Abitbol et Gache, 2019 ; Bychkova <i>et al.</i> , 2020

H (Hairless)	<i>KRT71</i> (Kératine 71)	$KRT71^{SADRE} > KRT71^+ > KRT71^{hr} > KRT71^{re}$	Selkirk rex (<i>SADRE</i>) : poil bouclé. Différences de poil entre les individus hétérozygotes et homozygotes pour la mutation (Figure 50) Sauvage (+) : poil lisse Devon rex (<i>re</i>) : poil court, doux, cranté (Figure 51) Sphynx (<i>hr</i>) : nudité (Figure 52)	Robinson, 1969 ; Filler <i>et al.</i> , 2012 ; Gandolfi <i>et al.</i> , 2010 ; Gandolfi <i>et al.</i> , 2013a et b
I (Inhibitor)	Région de 3,3 Mb sur le chromosome D2	$I > i^+$	<i>I</i> : phénotype argenté (variante fumée chez les non-agoutis) Sauvage (<i>i^+</i>) : non argenté (Figure 53)	Menotti-Raymond <i>et al.</i> , 2009b
L (Longhair)	<i>FGF5</i> (Fibroblast Growth Factor 5)	$L^+ > l$	Quatre mutations différentes spécifiques de certaines races : Ragdoll, Norvégien, Maine coon Sauvage (L^+) : poil court. <i>l</i> : poil long	Kehler <i>et al.</i> 2007 ; Drögemüller <i>et al.</i> , 2007
O (Orange)	Gène localisé sur le chromosome X	$O > o$	<i>O</i> (orange) : poils roux <i>o</i> (non-orange) : absence de poils roux (Figure 54)	Grahn <i>et al.</i> , 2005 ; Schmidt-Küntzel <i>et al.</i> , 2009 ; Bonvarlet, 2013
R (Rex)	<i>LPAR6</i> (Lysophosphatidic Acid Receptor 6)	$R > r$	Sauvage (<i>R</i>) : poil lisse Cornish rex, German rex (<i>r</i>) : poil court, pelucheux, doux, bouclé (Figure 51)	Gandolfi <i>et al.</i> , 2013 b
T (Tabby)	<i>Taqpep</i> (aminopeptidase transmembranaire Q)	$Ta^M > Ta^b$	<i>Mackerel</i> (Ta^M) : pelage avec rayures sombres sur un fond de poils agoutis <i>Blotched</i> (Ta^b) : pelage avec marbrures sombres spiralées sur un fond de poils agoutis (Figure 55)	Lyons <i>et al.</i> , 2006 ; Eizirik <i>et al.</i> , 2010 ; Kaelin <i>et al.</i> , 2012
Ti (Ticked)	Région d'environ 3,8 Mb sur le chromosome B1	Ti^A (semi-dominant) Ti^+	Ti^A (abyssin) Ti^+ (non-abyssin) Ti^A/Ti^A : pelage tiqueté de manière uniforme. Ti^A/Ti^+ : pelage tiqueté avec marques rayées sur les membres, la tête et la queue. Ti^A est épistatique sur le locus <i>Tabby</i> (Figure 55)	Eizirik <i>et al.</i> , 2010 ; Kaelin <i>et al.</i> , 2012

W (White)	<i>KIT</i> (tyrosine-protein kinase)	$W > W^s > w^+$	<p>W : couleur blanche (peut être associé à une surdité unilatérale ou bilatérale)</p> <p>W^s (white spotting) : panachure blanche (Figure 56)</p> <p>Sauvage (w^+) : pelage sans panachure</p>	Bonvarlet, 2013 ; David et al., 2014
------------------	--------------------------------------	-----------------	---	--------------------------------------



Figure 46 : Pelages noir et marron représentant la série allélique du locus B.
A : Européen à poil court noir (B^-) ; B : Exotic shorthair chocolat (b/b) ; C : Abyssin cannelle (b^+/b^+).
Source : Lyons et al., 2005a



Figure 47 : Phénotypes associés à la série allélique du locus C.
Individus aux phénotypes albinos (A), siamois (c^s/c^s) (B), burmese (c^b/c^b) (C), moka ($c^m/-$) (D). Source :
d'après Lyons et al., 2005b ; Imes et al., 2006 ; Yu et al., 2019



Figure 48 : Phénotype ambre chez un même chat des forêts norvégiennes à huit semaines (A) et à neuf mois (B).

Source : d'après Peterschmitt et al., 2009

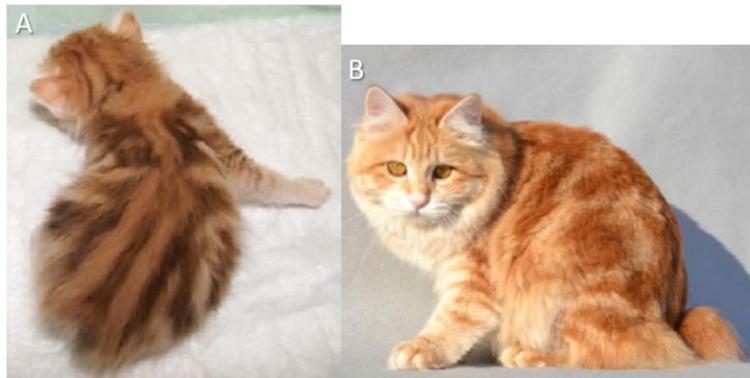


Figure 49 : Phénotype carnelian chez un même chat Kurilian bobtail à deux semaines (A) et un an (B).

Source : d'après Abitbol et Gache, 2019



Figure 50 : Chats Selkirk Rex à poil bouclé.

Individu hétérozygote (a) au poil ondulé (c) ; individu homozygote avec un poil plus court (b) et plus bouclé plus bouclé que celui e l'hétérozygote (d). Source : Filler et al., 2012

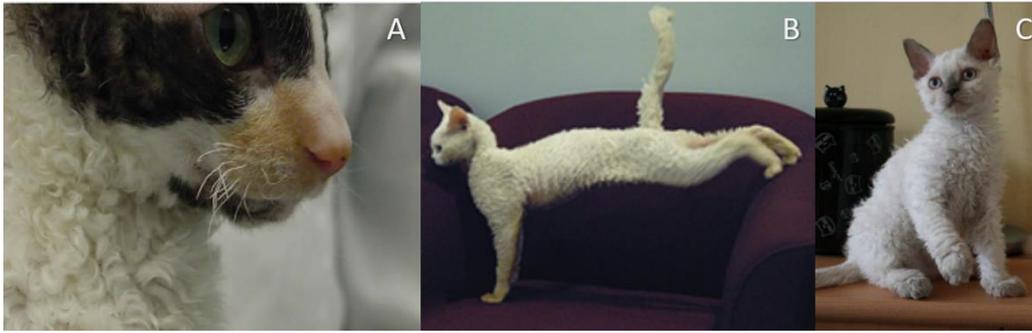


Figure 51 : Photographies de trois races à poil bouclé : Cornish Rex (A), Devon Rex (B), Selkirk Rex (C).
 Source : d'après Gandolfi et al., 2010 ; Gandolfi et al., 2013a ; Gandolfi et al., 2013b



Figure 52 : Chat nu de race Sphynx.
 Source : Gandolfi et al., 2010

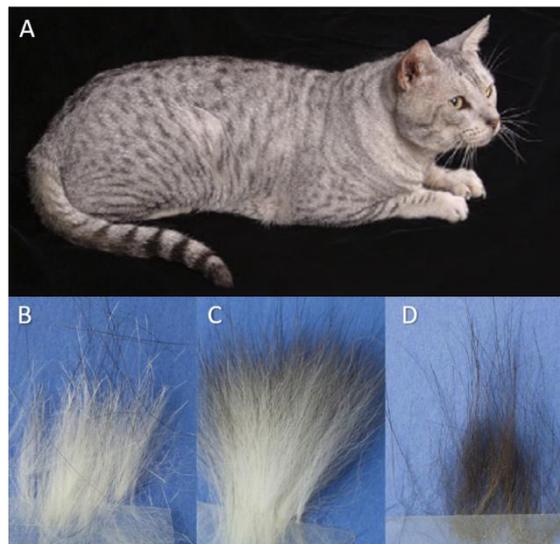


Figure 53 : Pelage argenté et comparaison de poils argentés, fumés et sauvages.
 Phénotype Silver (A) et poils silver (argentés) associés (B) (génotype $I^{-}/-$, $A^{-}/-$). Comparaison avec des poils smoke (fumés) (génotype $I^{-}/-$, a/a) (C) et sauvage génotype (i/i) (D). Source : d'après Menotti-Raymond et al., 2009b

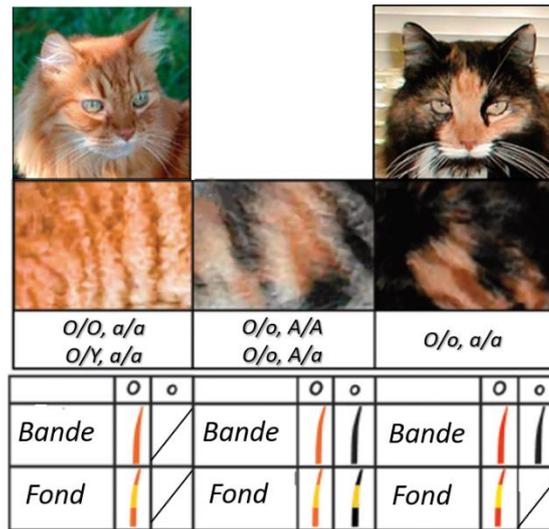


Figure 54 : Phénotypes orange dus à un locus lié à l’X (locus O) et épistasie avec l’agouti (locus A). Les individus XO/XO a/a ou XO/Y a/a ont des poils roux unis et roux avec une bande de jaune de phéomélanine ; les individus XO/Xo A/A ou XO/Xo A/a ont des poils roux unis, noirs unis, roux avec une bande de jaune de phéomélanine et noirs avec une bande de jaune de phéomélanine ; les individus XO/Xo a/a ont des poils roux unis, noirs unis et roux avec une bande de jaune de phéomélanine. Ainsi on n’observe pas de chats roux unis. Source : d’après Schmidt-Küntzel et al., 2009.

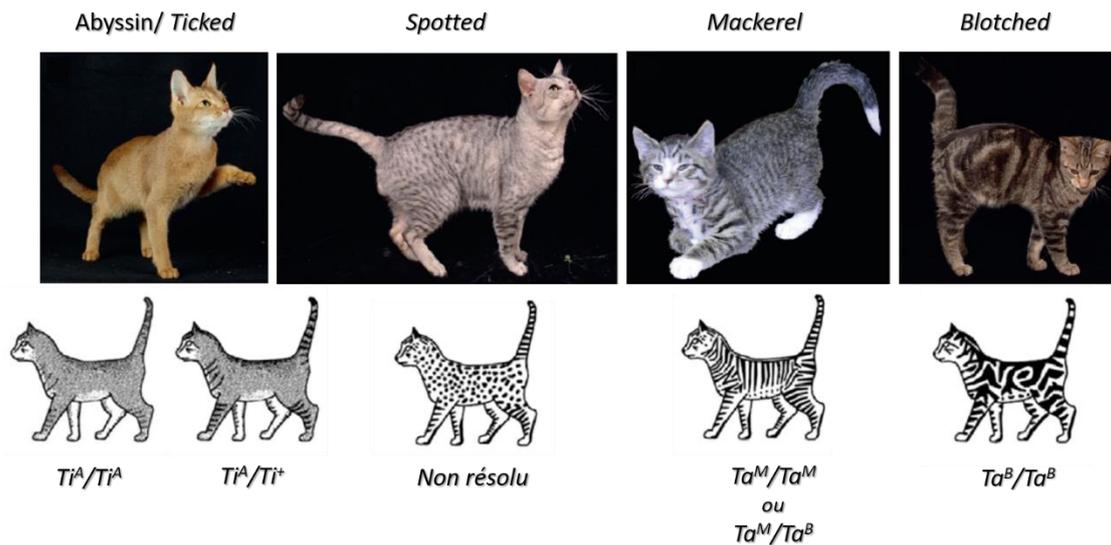


Figure 55 : Motifs de pelage Tabby. Les individus Ti^A/Ti^A et Ti^A/Ti⁺ ont un phénotype Ticked, les homozygotes présentent un pelage tiqueté sans marques sur les pattes et la queue que les hétérozygotes ; les individus Ta^M/Ta^M et Ta^M/Ta^B présentent un pelage mackerel ; les individus Ta^B/Ta^B présentent un pelage blotched. Le pelage spotted n’a pas encore été élucidé d’un point de vue génétique. Source : d’après Eizirik et al., 2010 ; Wilhelmy et al., 2016

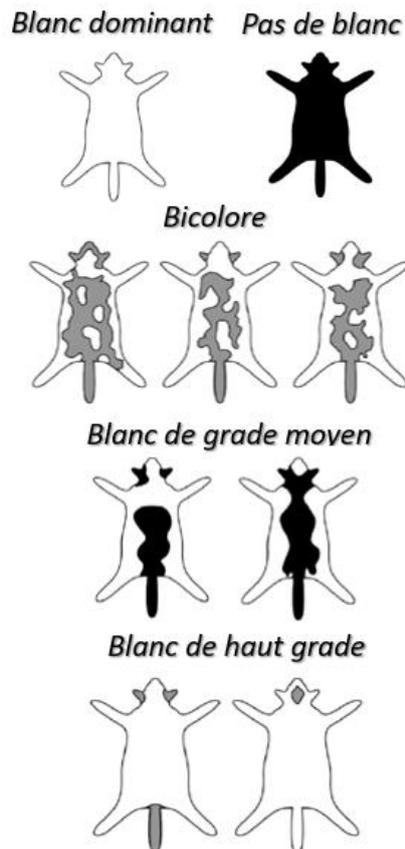


Figure 56 : Phénotypes des marques blanches.

Source : d'après David et al., 2014

A- Les gants blancs du Sacré de Birmanie, signature de sélection forte

Certaines races félines sont caractérisées par la présence de gants blancs aux extrémités distales des membres comme le Sacré de Birmanie (Figure 57).

Montague *et al.*, (2014) ont séquencé le gène *KIT* chez des Sacré de Birmanie afin de trouver la mutation causale du caractère phénotypique des gants blancs. Ils ont identifié deux mutations faux sens adjacentes dans l'exon 6 (*c.1035_1036delinsCA : p.Glu345Asp et His346Asn*). Tous les Sacrés de Birmanie étaient homozygotes pour les deux polymorphismes. Cependant, la fréquence de l'haplotype retrouvé chez le Sacré de Birmanie n'était que de 12,3% chez les Ragdoll. Cela suggérait que d'autres variantes génétiques sont probablement responsables des gants blancs du Ragdoll (Montague *et al.*, 2014).

Le caractère des gants blancs a été fortement sélectionné pour son côté esthétique et cela en fait un signe de domestication. Si ce caractère est présent chez tous les Sacré de Birmanie, la fréquence du phénotype n'est que de 10% au sein de la population des chats sans pedigree. Cela montre la sélection artificielle intense qui s'est effectuée chez les chats Sacré de Birmanie, en peu de temps (Montague *et al.*, 2014).

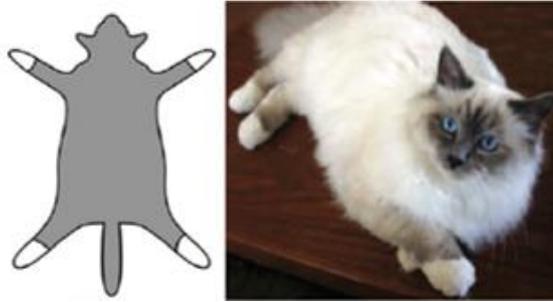


Figure 57 : Phénotypes des gants blancs chez un chat Sacré de Birmanie.
 Source : d'après David *et al.*, 2014 ; Montague *et al.*, 2014

B- Une signature de sélection spécifique de la race Persan

Au sein d'une race, lorsque des caractères spécifiques sont sélectionnés, comme par exemple la brachycéphalie et les poils longs chez les Persan, une diminution de la variabilité du génome est observée dans les régions contenant les gènes gouvernant les caractères sous pression de sélection. Cela se traduit par un taux d'homozygotie élevé (Bertolini *et al.*, 2016).

Bertolini *et al.* (2016) ont étudié des régions présentant une homozygotie élevée au sein du génome de chat Persan et ils les ont comparées avec des races différentes. Deux régions à forte homozygotie ont été observées sur le chromosome A2, une région sur le chromosome B4 et une région sur le chromosome C2. Parmi ces régions, celles des chromosomes A2 et C2 distinguaient les Persan des autres races. Au sein de ces régions, plusieurs gènes ont été identifiés. Parmi ceux-ci, *CHL1* (*Cell Adhesion Molecule L1 Like*) et *CNTN6* (contactine-6) étaient connus chez l'Homme pour influencer la forme du visage. Ces deux gènes ont donc été considérés comme des gènes candidats pour la brachycéphalie du Persan (Bertolini *et al.*, 2016).

Ces deux gènes ainsi que d'autres gènes identifiés dans les régions à forte homozygotie avaient un rôle dans le fonctionnement du système nerveux. Chez l'Homme, de nombreux gènes influençant le système nerveux sont en lien avec le comportement. Cela a également été mis en évidence chez différents animaux comme le chien. L'étude de Bertolini *et al.* (2016) a donc suggéré que les gènes neuronaux présents dans les régions soumises à forte pression de sélection seraient susceptibles d'influencer le comportement des Persan (Bertolini *et al.*, 2016).

3) Autres marqueurs de domestication présents dans le génome félin

A- Concept du syndrome de domestication

Les études sur la domestication des plantes ont permis d'identifier de nombreux gènes sélectionnés par la domestication. Les conséquences phénotypiques de la domestication ont été regroupées sous l'appellation « syndrome de domestication ». Chez les animaux, la présence d'un syndrome de domestication (SD) est très controversée (Lord *et al.*, 2020a ; Lord *et al.*, 2020b). Les chercheurs soutenant ce concept ont reconnu chez les animaux domestiqués une suite de caractères communs tels que des changements endocriniens, une docilité accrue, une modification de la reproduction, des variations du pelage et des changements morphologiques. Ce sont la force de sélection de ces caractères et leur vitesse de fixation qui sont controversées. De plus, la distribution de ces caractères n'est pas universelle, les canidés étant le seul groupe présentant un large ensemble de caractéristiques prédites (Larson *et al.*, 2014 ; Wilkins *et al.*, 2014 ; Sánchez-Villagra *et al.*, 2016).

B- Origines possibles du syndrome de domestication

L'un des premiers scientifiques à avoir observé des variations de caractères chez les espèces domestiquées par rapport à leurs ancêtres sauvages a été Charles Darwin.

Les premières études expérimentales sur la domestication ont porté sur des rats puis des renards élevés sur plusieurs générations en sélectionnant d'un côté les individus les plus dociles et de l'autre les individus les moins dociles (voir partie I- 2, B2). Après plus de 50 ans de recherche, les scientifiques ont montré que les caractères du SD pouvaient apparaître relativement rapidement chez une espèce sans antécédent de domestication. L'hypothèse d'un unique réseau de régulation génétique sous-jacent aux caractères du SD pose différents problèmes : l'expression phénotypique de ce réseau unique serait extrêmement étendue, beaucoup plus que celle d'aucun autre réseau caractérisé jusqu'à présent ; les mutations en amont dans le réseau unique hypothétique auraient des effets très délétères qui provoqueraient normalement un taux de mortalité plus élevé que celui observé.

Ainsi, les chercheurs actuels ont émis une autre hypothèse qui concernerait un lien entre le SD et des déficits des cellules de la crête neurale (CCN) au cours du développement embryonnaire. En effet, ils ont trouvé un lien direct ou indirect entre chaque caractère imputé à la domestication et des déficits/insuffisances/altérations neurales embryonnaires. Les CCN font partie des cellules souches qui apparaissent pour la première fois pendant l'embryogénèse précoce, au niveau du bord dorsal (aussi appelé crête) du tube neural. Ensuite, elles migrent ventralement dans l'ensemble du corps y compris le crâne et le tronc, donnant naissance à des précurseurs cellulaires de différents tissus dérivés ectomésenchymateux (par exemple : os, cartilage et dentine) et non ectomésenchymateux (par exemple : neurones et mélanocytes). Ainsi, pour cette seconde hypothèse, les chercheurs ont proposé que la sélection primaire pour la docilité chez les animaux domestiques aurait conduit à la réduction des tissus dérivés de la crête neurale *via* différentes variations génétiques affectant le nombre de CCN au niveau de leurs localisations finales. Cette diminution de la fonctionnalité de la crête neurale aurait provoqué les changements morphologiques/physiologiques identifiés dans le SD. Les déficits hypothétiques de la crête neurale pourraient être provoqués soit par une diminution de la production de CCN, soit par une baisse des capacités migratoires des CCN, soit par une prolifération moins importante des CCN au niveau des sites tissulaires finaux.

De nombreux gènes ont été décrits comme ayant un rôle important dans la spécification de la crête neurale ainsi que dans les interactions migratoires et post-migratoires des CCN. Etant donné l'importance de ces gènes dans le développement embryonnaire, l'homozygotie pour des mutations avec perte de fonction de ces gènes provoquerait la mort de l'individu et l'hétérozygotie serait souvent délétère. Les affections provoquées par ce type de mutation, les neurocristopathies, ont été beaucoup étudiées en médecine humaine. Chez les animaux et en particulier le chat, les changements observés sont plus quantitatifs que qualitatifs et non délétères en règle générale, ce qui suggère que des allèles préexistants participeraient à la réponse à la sélection, plutôt que de nouvelles mutations à conséquences fortes (Grimm, 2014 ; Montague *et al.*, 2014 ; Wilkins *et al.*, 2014 ; Sánchez-Villagra *et al.*, 2016).

C- Syndrome de domestication chez le chat

C1 - Pigmentation

Chez le chat, les caractères attribués au SD sont les variations de pigmentation, une taille réduite des oreilles, un museau court, une docilité accrue, un cerveau plus petit, un cycle reproductif modifié et un changement du nombre de vertèbres caudales (Wilkins *et al.*, 2014 ; Sánchez-Villagra *et al.*, 2016). Les changements de pigmentation, et notamment la présence de panachures blanches, font partie des grandes différences entre les individus sauvages et leurs descendants domestiques, quelles que soient les espèces. Le lien avec la crête neurale a été facilement mis en évidence puisque les mélanocytes proviennent de la crête neurale et que la panachure a été associée à des mutations dans des gènes

impliqués dans la biologie des CCN. Les chercheurs ont, par exemple, mis en évidence la mutation du gène *MITF* (*microphthalmia associated transcription factor*) associé à la pigmentation et aux panachures blanches chez le chien (Karlsson *et al.*, 2007) et le cheval (Hauswirth *et al.*, 2012), le gène *KIT* (*kit tyrosine kinase*) associé aux panachures blanches chez le chien (Gerding *et al.*, 2013 ; Wong *et al.*, 2013) et le cheval (Brooks et Bailey, 2005 ; Dürig *et al.*, 2017) ou encore le gène *PAX3* (*paired box gene 3*) associé aux larges panachures blanches chez le cheval (Hauswirth *et al.*, 2012).

Chez le chat, la couleur blanche dominante a été attribuée au locus *W*, en excluant le phénotype albinos. L'allèle sauvage *w+* récessif a été décrit comme responsable de la pigmentation alors que l'allèle *W* dominant est responsable de la couleur blanche. Un troisième allèle, appelé *W^s*, a été décrit comme déterminant des panachures blanches. David *et al.*, (2014) ont associé le gène *KIT*, situé sur le chromosome B1 du chat, au locus *W* (David *et al.*, 2014).

Les gants blancs du Sacré de Birmanie sont eux aussi associés à une mutation du gène *KIT* (voir partie précédente et Montague *et al.*, 2014)

L'allèle *W* a été associé à une surdité congénitale uni ou bilatérale ainsi qu'à la couleur bleue des yeux. Les chats présentent alors une dégénérescence cochléo-sacculaire de type Scheibe plus ou moins associée à une hypertrophie de la membrane de Reissner. Ces observations ont conduit à soupçonner la présence d'un gène pléiotrope, c'est-à-dire qui influence plusieurs caractères, pour la surdité (pénétrance incomplète), la couleur bleue hypopigmentée de l'iris (pénétrance incomplète) et le blanc dominant (pénétrance complète). Le lien entre les trois peut être établi en analysant l'embryogénèse. En effet, la majorité des cellules pigmentaires chez le chat dérivent de la crête neurale au début de l'embryogénèse. Ensuite, elles migrent sous forme de mélanoblastes et se différencient en mélanocytes qui vont se déposer entre autres dans les follicules pileux et certaines parties de l'œil telles que le stroma ou l'iris. Relier les mélanocytes à l'audition est également possible car les mélanocytes de la cochlée sont les seuls à exprimer la protéine *KCNJ10* (*potassium channel inwardly rectifying subfamily J member 10*) du canal potassique facilitant le transport du potassium qui est primordial pour créer un potentiel endocochléaire essentiel à la dépolarisation et à la transduction du signal électrique du nerf auditif (Geigy *et al.*, 2007 ; Bonvarlet, 2013).

C2 – Morphologie faciale

Le deuxième caractère identifié chez le chat est une réduction de la taille des mâchoires et donc un squelette facial réduit. La taille des mâchoires dépend du nombre de CCN sur les sites finaux, notamment les os maxillaire et mandibulaire (Wilkins *et al.*, 2014 ; Sánchez-Villagra *et al.*, 2016).

Une taille des oreilles réduite a également été imputée au SD. Ce caractère peut être compris en termes de développement de l'oreille externe : le pavillon des mammifères se développe à partir d'une convergence de tissus de l'ectoderme, du mésoderme et de l'endoderme, ainsi que de CCN dérivées du cerveau postérieur. Une quantité diminuée de CCN réduirait ainsi la taille des oreilles (Wilkins *et al.*, 2014).

C3 - Docilité

Concernant la docilité, une composante du système nerveux sympathique a été décrite comme régissant la réaction d'agressivité ou de fuite face à des stimuli menaçants. Cela repose sur le système hypothalamo-hypophysio-surrénalien (axe HPA) qui convertit les informations sensorielles en signaux hormonaux tels que l'épinéphrine qui est libérée par la médullosurrénale (dérivée elle-même de CCN), pour préparer l'organisme à réagir rapidement et efficacement face au danger. Des réponses plus lentes se mettent également en place avec, par exemple, la production de corticostéroïdes en réponse

à un stress. Ce système associé aux réactions de peur et de stress semble être diminué chez les animaux domestiques du fait d'une baisse de la fonction surrénalienne et d'une réduction de la taille des glandes surrénales, comme cela a été montré chez les rats et les renards domestiqués. Cela a donc mis en avant un lien entre la docilité et la crête neurale (Trut *et al.*, 2009 ; Wilkins *et al.*, 2014).

Un second lien entre la docilité et la crête neurale a été mis en évidence. Il concerne la période sensible. Chez les renards domestiqués, des chercheurs ont montré que l'immaturation de l'axe HPA durait plus longtemps (trois à quatre mois) chez les renards dociles que chez les renards sélectionnés pour l'agressivité (un mois et demi). Les renards domestiqués avaient une période sensible plus longue. Ces résultats ont également été démontrés en comparant les loups et les chiens. Cet allongement de la période sensible permettrait ainsi un nombre plus important d'interactions positives possibles avec l'Homme. (Trut *et al.*, 2009)

En lien avec cela, certains gènes ont été découverts chez le chat, qui semblaient jouer un rôle dans la cognition, y compris les réponses à la peur et à la capacité de mémoire et d'apprentissage de nouveaux comportements basé sur des récompenses alimentaires.

Montague *et al.*, (2014) ont identifié 13 gènes dans cinq régions chromosomiques du génome du chat qui présentaient des signatures de domestication chez le chat domestique. Ils ont analysé les génomes entiers de chats de différentes races et de félins sauvages des sous-espèces de *Felis silvestris*. Ils ont recherché des régions génomiques sous pression de sélection durant le processus de domestication, en comparant ces génomes.

Sur le chromosome A1, les chercheurs ont identifié deux gènes de protocadhérines *PCDHA1* (*Protocadherin Alpha 1*) et *PCDHB4* (*Protocadherin Beta 4*) dont il a été montré qu'ils jouaient un rôle dans l'établissement des connexions neuronales spécifiques en lien avec le conditionnement de la peur. Une autre région du chromosome A1 a été mise en évidence avec en son sein le gène *GRIA1* (*Glutamate Ionotropic Receptor AMPA Type Subunit 1*) codant un récepteur du glutamate. Il a été montré que ce type de récepteur jouait un rôle dans la formation de la mémoire ainsi que dans sa potentialisation à long terme.

Deux gènes supplémentaires codant des récepteurs du glutamate, *GRIA2* (*Glutamate Ionotropic Receptor AMPA Type Subunit 2*) et de neuropeptides, *NPFRR2* (*Neuropeptide FF Receptor 2*), ont aussi été identifiés par les auteurs à l'aide de l'analyse du rapport de divergence des variations de séquences non-synonymes (avec conséquence potentielle sur la protéine codée) sur synonymes (sans conséquence sur la protéine codée). Les récepteurs du type de *NPFRR2* ont notamment été mis en évidence comme impliqués dans la régulation hormonale, la régulation de la prise alimentaire, la thermorégulation et la nociception.

Le chromosome B3 abritait également des gènes avec une forte signature de sélection. Une première région contenait trois gènes dont *ARID3B* (*AT-Rich Interaction Domain 3B*) jouant un rôle dans la survie des CCN. Une seconde région contenait le gène *PLEKHH1* (*Pleckstrin Homology, MYTH4 And FERM Domain Containing H1*) codant une protéine exprimée principalement dans le cerveau chez l'Homme. Les auteurs ont souligné que des études de type GWAS chez l'Homme avaient associé des variants de *PLEKHH1* à des maladies neurologiques et psychiatriques.

Sur le chromosome D3, les chercheurs ont identifié le gène *DCC* (*DCC Netrin 1 Receptor*) codant le récepteur de la nétrine. Des études réalisées chez des souris déficientes en *DCC* ont montré une organisation du système dopaminergique modifiée, aboutissant à une mémoire, un comportement et des réponses à la récompense altérés.

Ces signatures génétiques identifiées étaient en accord avec l'hypothèse du SD dû à une modification des CCN, car *ARID3B*, *DCC*, *PLEKHH1*, *PCDHA1* et *PCDHB4* étaient tous impliqués dans la biologie des cellules de la crête neurale. Pris ensemble, ces résultats suggéraient que les changements dans ces gènes liés à la crête neurale avaient joué un rôle dans l'évolution du chat pendant le processus de domestication (Montague *et al.*, 2014).

La taille du cerveau réduite a été observée chez de nombreux mammifères domestiqués. Il ne s'agissait pas réellement d'une diminution de la taille globale du cerveau mais plutôt de certaines zones telles

que l'amygdale ou des composants du système limbique ayant des rôles importants dans la docilité (Wilkins *et al.*, 2014).

C4 - Reproduction

Les changements dans le cycle reproductif ont particulièrement été observés chez les femelles domestiquées. Celles-ci présentaient en général des cycles œstraux plus rapprochés et de moins en moins influencé par la saisonnalité. Les cycles sont majoritairement contrôlés par l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique (HPG) et par la glande pinéale. Une diminution du fonctionnement de l'axe HPG inhibiteur expliquerait les cycles reproductifs plus fréquents. La glande pinéale, dérivée de la plaque neurale, a un rôle dans la mise en place des cycles œstraux en lien avec la durée du jour (Faya *et al.*, 2011 et voir étude chez la dinde : Zawilska *et al.*, 2007). Une réduction de cette glande provoquerait donc théoriquement une diminution de l'influence de la luminosité et donc de la saisonnalité sur la reproduction (Montague *et al.*, 2014 ; Wilkins *et al.*, 2014 ; Sánchez-Villagra *et al.*, 2016).

PARTIE 3 : EFFETS DELETERES DE LA DOMESTICATION

I- Mutations, affections et prédispositions

1) Influence de la domestication sur la nutrition du chat

Savoir comment nourrir son animal de compagnie a toujours été l'une des questions prépondérantes des propriétaires, en particulier des nouveaux propriétaires. Différentes sources de conseils sont souvent utilisées : famille, connaissances, fabricants d'aliments pour animaux de compagnie, éleveurs, professionnels de la santé vétérinaire. Depuis plusieurs années, Internet est également devenu une source majeure d'informations plus ou moins justes sur la nutrition animale (Michel, 2006). Le chat domestique a conservé de son ancêtre sauvage des particularités nutritionnelles qui font de lui un animal domestique difficile à nourrir correctement, contrairement à de nombreux autres animaux domestiques. La domestication peut ainsi apparaître comme un élément en défaveur du chat.

A- Régimes conventionnels

A1- Métabolisme du chat

Il a été montré que les chats étaient des carnivores obligatoires. Cela signifie qu'ils présentent des besoins alimentaires stricts sur le plan nutritionnel (Griffin et Baker, 2002).

La première particularité des chats est qu'ils ne sont pas capables de synthétiser en quantité suffisante certains nutriments essentiels tels que la taurine (dérivé d'acide aminé normalement synthétisé à partir de la cystéine), l'arginine, la vitamine A (rétinol normalement formé à partir de la carotène), la niacine ou encore l'acide arachidonique. Ces nutriments doivent donc obligatoirement être apportés par la ration alimentaire. La taurine, par exemple, est un dérivé d'acide aminé que l'on trouve exclusivement dans les protéines d'origine animale. S'il n'est pas présent en quantité suffisante dans l'alimentation du chat, la carence peut provoquer une cécité et/ou une insuffisance cardiaque. Certains suppléments synthétiques existent mais leur biodisponibilité varie (Griffin et Baker, 2002 ; FEDIAF). En plus de ces nutriments essentiels, les chats ont besoin d'une ration riche en protéines et en matières grasses, mais faible en glucides (Griffin et Baker, 2002).

Parmi les carnivores, on distingue différentes catégories en fonction de la quantité de protéines nécessaires à l'animal. Les hypocarnivores, tels que les rats laveurs par exemple, ont les besoins les plus faibles en protéines (25 % de leur ration en moyenne). Les mésocarnivores, par exemple les canidés ou les ours polaires, ont des besoins moyens en protéines (28,5 à 30,5 %). Les chats font partie des hypercarnivores, catégorie qui nécessite le plus de protéines (35 à 38 %, Shrestha *et al.*, 2011).

Un apport trop faible en protéines peut provoquer différentes carences notamment en acides aminés essentiels ou dérivés d'acides aminés tels que la taurine. Si un apport faible en protéine n'affecte pas la sensibilité du chat à l'insuline, des chercheurs ont néanmoins mis en évidence qu'un régime riche en protéines était bénéfique pour maintenir cette sensibilité normale à l'insuline, notamment dans le métabolisme des graisses pendant une restriction calorique (Buff *et al.*, 2014).

Les chats ont des enzymes capables de digérer les glucides tels que le maltose, le lactose ou le saccharose. Cependant, il a été mis en évidence que leur activité enzymatique vis-à-vis des glucides était plus faible que celle de d'autres espèces, selon le type de glucide. Par exemple, les chats

possèdent de très faibles niveaux d'amylase salivaire, une enzyme responsable de la digestion initiale des glucides. Une moins bonne digestion des glucides peut se traduire par des troubles digestifs (diarrhée, flatulences), notamment quand les glucides sont présents en quantité importante (apport supérieur à 5 g/kg de poids corporel par jour). D'autres troubles ont été rapportés en lien avec des concentrations inadaptées de glucides dans la ration. Par exemple, il a été montré que des concentrations trop élevées de glucides (47 % de l'énergie provenant des glucides par rapport à 26 à 27 % dans la ration) ou à l'inverse, des quantités trop faibles de glucides dans la ration (7 % d'énergie provenant des glucides par rapport à 25 à 29 %) réduisent la sensibilité à l'insuline chez les chats (Shrestha *et al.*, 2011 ; Buff *et al.*, 2014).

Le métabolisme des chats est orienté vers la néoglucogénèse plutôt que vers une clairance du glucose. Les chercheurs ont notamment montré une absence d'activité de la glucokinase hépatique (enzyme de catalyse) ainsi que des activités plus élevées de la pyruvate carboxylase, de la fructose-1,6-biphosphatase et de la glucose-6-phosphatase (qui interviennent dans la néoglucogénèse) chez les félins par rapport aux chiens par exemple (Buff *et al.*, 2014).

Différentes études ont été menées afin de comprendre le métabolisme et les besoins alimentaires du chat. Une particularité a notamment été découverte sur le sens du goût chez les chats. En effet, si ceux-ci présentent des réponses aux stimuli salés, acides et amers, ils ne ressentent en revanche pas le goût sucré. Li *et al.*, (2006) ont montré que ce manque de préférence pour le sucré était dû à la pseudogénération (transformation du gène en pseudo-gène inactif) du gène du récepteur du goût TAS1R2 (*Taste 1 Receptor Member 2*), probablement liée au régime hypercarnivore des chats qui n'ont, dans leur histoire, que peu rencontré les sucres alimentaires provenant majoritairement des sources végétales (Li *et al.*, 2006 ; Shrestha *et al.*, 2011).

Des chercheurs ont mis en évidence que des concentrations élevées de graisses alimentaires (51 % d'énergie provenant des graisses contre 33 % dans la ration) réduisaient la tolérance au glucose chez le chat (Buff *et al.*, 2014).

Le chat est capable de synthétiser des acides gras saturés et mono-insaturés non essentiels à partir du glucose ou d'acides aminés, à partir d'un précurseur unique : l'acétyl CoA. Ces réactions sont régulées par des enzymes dont l'activité n'est optimale que lorsque le chat mange un régime riche en glucides et pauvre en graisses. A l'inverse, si des régimes riches en graisses sont administrés, les enzymes ne peuvent pas fonctionner correctement et seule de faibles quantités d'acides gras nécessaires seront synthétisés.

Certains acides gras, tels que les oméga-6 (par exemple acide linoléique) et oméga-3 (par exemple acide α -linoléique), sont essentiels. Une carence en acides gras essentiels (AGE) se traduira par une concentration plus importante d'acide 8,11-eicosatriénoïque, un acide gras avec une chaîne moléculaire plus longue ou plus désaturée. Cela peut conduire à divers troubles tels que des dermatoses prurigineuses, un poil piqué, une croissance moins bonne. Il est donc important de fournir au chat des oméga-6 et oméga-3 dans sa ration alimentaire car il n'est pas capable d'en synthétiser par lui-même. En plus de cela, contrairement à la majorité des mammifères, les chats ont une faible activité de la Delta-6 désaturase dont le rôle est normalement de convertir les acides gras essentiels en acides gras à longues chaînes. Cela signifie que les AGE apportés ne sont pas convertis en d'autres acides gras polyinsaturés à longue chaîne, physiologiquement importants, tels que l'acide arachidonique. Ainsi, certains produits dérivés des AGE ont également besoin d'être apportés dans l'alimentation du chat. Une carence en ces produits peut avoir différents impacts néfastes, notamment sur la fonction de reproduction. Des études ont montré que l'acide linoléique était nécessaire au bon fonctionnement de la spermatogénèse car des chats mâles nourris avec un régime alimentaire déficient en acide linoléique ont développé une dégénérescence tubulaire des testicules. Chez les femelles, l'arachidonate a été décrit comme étant nécessaire à leur reproduction. En effet, une incidence élevée d'anomalies congénitales et une faible viabilité ont été observées chez les fœtus de chattes nourries avec un régime contenant 1 % d'huile de maïs (huile contenant des oméga 6). En revanche, les régimes qui contenaient 3 % d'huile de maïs ou 1 % d'huile de maïs et 0,02%

d'arachidonate permettaient une reproduction normale. La reproduction des chattes n'était donc pas normale lorsqu'elles étaient nourries avec un régime pauvre en acide linoléique, à moins que ce régime ne soit complété par de petites quantités d'arachidonate.

En outre, l'équilibre des AGE dans la ration est important car l'acide α -linoléique et l'acide linoléique entrent en compétition pour les quantités limitées de Delta-6 désaturase chez les chats, et ainsi, des quantités alimentaires élevées d'acide α -linoléique peuvent empêcher la conversion de l'acide linoléique en arachidonate. Par conséquent, des quantités excessives d'acides gras oméga-3 par rapport aux acides gras oméga-6 peuvent être contre-indiquées chez les félinés (Bauer, 2006 ; Montague *et al.*, 2014).

Montague *et al.*, (2014) ont retrouvé ces aspects du métabolisme félin à l'échelle du génome lors de leur étude sur les signatures génomiques de domestication. Ils ont identifié des traces de sélection positive portant sur des classes de gènes liés au métabolisme lipidique, qui étaient surreprésentés. Par exemple, l'un des gènes sélectionnés positivement, *ACOX2* (*Acyl-CoA Oxidase 2*), était essentiel pour le métabolisme des acides gras à chaîne ramifiée et régulait probablement le taux de triglycérides. Les chercheurs ont donc émis l'hypothèse que l'enrichissement en gènes liés au métabolisme lipidique était probablement une signature d'adaptation au régime hypercarnivore des félinés (Montague *et al.*, 2014).

A2 - Alimentation industrielle

Afin de répondre aux besoins nutritionnels stricts des chats domestiques, des entreprises ont créé et introduits sur le marché des aliments pour animaux de compagnie étudiés pour contenir tout ce dont le chat a besoin. Ces produits sont disponibles sous différentes formes en humide (pâtées en conserve, sachets fraîcheur) ou en sec (croquettes). Ils ont été conçus pour être faciles et pratiques pour les propriétaires. Ces produits industriels se sont ainsi rapidement répandus et ont été considérés par beaucoup comme la méthode conventionnelle de nourrir les animaux de compagnie (Griffin et Baker, 2002 ; Dodd *et al.*, 2018). Cela a été renforcé par l'observation en parallèle de l'augmentation de la durée de vie des animaux de compagnie, qui a été en partie attribuée à ces produits alimentaires complets et équilibrés. En effet, différents organismes tels que la European Pet Food Industry Federation (FEDIAF) en Europe publient régulièrement, et ce depuis une cinquantaine d'années, des directives et des recommandations réglementaires basées sur leurs recherches en termes de nutrition. (Griffin et Baker, 2002 ; Buff *et al.*, 2014).

Depuis, l'industrie de l'alimentation des animaux de compagnie est un marché en croissance continue représentant environ 80 milliards de dollars à travers le monde. Les près de 1000 marques différentes répertoriées cherchent sans cesse à se développer, créant ainsi continuellement de nouvelles gammes et de nouveaux produits à destination des consommateurs, jouant sur la formulation ou l'apparence des produits.

Les propriétaires peuvent acheter l'aliment qu'ils souhaitent dans différents endroits : animalerie, vétérinaire, supermarchés, achats en ligne, achats directs auprès du fabricant, etc (Dodd *et al.*, 2018).

A3 – Changements des mentalités

En priorisant la santé du chat, l'accent est mis sur les pratiques alimentaires qui vont favoriser leur santé. Cependant, les chats domestiques de compagnie évoluent dans des environnements où les facteurs sociaux et culturels ont une place importante et peuvent être des facteurs à pris en compte par les propriétaires pour nourrir leur animal. En effet, pour les êtres humains, la consommation alimentaire est un acte plus complexe que la perspective de la science nutritionnelle ne le prend en considération, et pour au moins une partie des propriétaires d'animaux, la sélection des aliments et

les pratiques d'alimentation des animaux de compagnie sont influencées par les mêmes facteurs sociaux et culturels qui régissent leurs propres comportements alimentaires personnels.

Par exemple, certaines personnes végétariennes ou *vegan* choisissent de nourrir leur animal de la même manière parce que cela fait partie de leur idéologie.

Lorsque le chat est en surpoids et qu'un régime amaigrissant est suggéré, certains propriétaires vont avoir du mal à réduire l'alimentation de leur chat car ils ont l'impression d'exclure l'animal de la vie familiale. De plus, pour beaucoup, nourrir leur animal est perçu comme un moyen de montrer de l'affection. Alors en diminuant les quantités, ils font une projection anthropomorphique et peuvent penser que leur animal pourrait « ne plus les aimer ».

L'anthropomorphisme peut également conduire à considérer que certains constituants des régimes industriels conventionnels ne sont pas adaptés à leur animal. Par exemple, certains considèrent que le chat étant un carnivore, les céréales sont inappropriées dans son alimentation.

B- Nouveaux régimes alimentaires et risque pour la santé du chat

Dodd *et al.*, (2018) ont mis en évidence que durant ces dernières années, des régimes alimentaires non conventionnels (ration ménagère, régimes végétariens, alimentation crue, etc) étaient de plus en plus répandus. Dans leur étude, seuls 32 % de chats étaient nourris avec un régime conventionnel exclusivement. Quarante-six pour cent des chats mangeaient une ration ménagère, 53 % mangeaient une alimentation animale crue. Un plus petit nombre de chats ont été nourris avec des aliments végétariens, ces aliments étant inclus dans l'alimentation de 4,7 % des chats. Parmi ceux-ci, 70 % ont été nourris avec des aliments entièrement à base de plantes (végétaliens). Parmi les chats de l'étude, certains mangeaient exclusivement un régime non conventionnel (32 %) mais la majorité avait une alternance entre un régime conventionnel et un régime non conventionnel (Dodd *et al.*, 2018).

B1 - Ration ménagère

Certains propriétaires se détournent des aliments industriels doutant de la salubrité et de la valeur nutritionnelles des ingrédients utilisés dans ces produits. Cependant, l'anthropomorphisme est souvent le facteur principal motivant les propriétaires à choisir une ration ménagère pour leur chat, à base d'aliments qu'ils trouvent dans leur propre alimentation.

La préparation d'une ration ménagère présente cependant plusieurs inconvénients, dont la nécessité de préparer une ration complète et équilibrée pour le chat. Comme on l'a vu précédemment, le chat a des besoins nutritionnels stricts qui doivent être respectés à la lettre sous peine de voir apparaître des troubles chez le chat. Une grande partie des propriétaires de chat ignorent l'importance de la précision nécessaire à la préparation d'une ration ménagère. Des chercheurs aux Etats-Unis ont constaté que 46 % des recettes pour chat rassemblées dans leur étude étaient adéquates d'un point de vue nutritionnel. La plupart des recettes n'étaient pas équilibrées par rapport aux minéraux (calcium, phosphore), aux protéines (notamment la taurine), et aux vitamines. Une autre étude réalisée par Pedrinelli *et al.*, (2005) a passé en revue des recettes pour animaux de compagnie au Portugal. En les comparant aux recommandations de la FEDIAF, ils ont mis en évidence que la plupart des recettes (48 %) n'avaient pas de détermination précise des ingrédients et des quantités. Tous les régimes avaient au moins un nutriment en dessous des recommandations, et tous les nutriments étudiés étaient déficients dans au moins un régime (Pedrinelli *et al.*, 2005 ; Michel, 2006 ; Dodd *et al.*, 2018).

Différentes études ont rapporté des cas de santé altérée résultant directement d'une alimentation ménagère inadéquate. Le cas le plus souvent rencontré était des anomalies squelettiques provoquées par une insuffisance ou un excès de calcium, de vitamine D et/ou de phosphore. D'autres maladies ont

également été signalées telles qu'un panstéatite, une myélopathie ou des convulsions (Dodd *et al.*, 2018).

B2 - Régimes végétariens

La formulation d'un aliment végétarien complet et équilibré à destination du chat peut-être très compliquée. En effet, plusieurs nutriments essentiels dans l'alimentation des chats ne se trouvent que dans les ingrédients d'origine animale (par exemple, la taurine, la vitamine A). On peut aussi en trouver dans les aliments fermentés (cobalamine) ou en quantités infimes dans certaines algues (acide arachidonique). De plus, les besoins élevés en protéines des chats sont difficilement atteignables dans la plupart des sources végétales de protéines. Les options pour les régimes végétariens félines sont donc beaucoup plus limitées et, à quelques exceptions près, nécessitent une préparation à domicile d'un régime avec l'utilisation de suppléments spéciaux.

Avec la forme la plus stricte de végétarisme (véganisme) qui exclue totalement la consommation de produits d'origine animale tels que le lait ou les œufs, il serait nécessaire d'utiliser des formes synthétiques de certains nutriments pour faire un régime félin végétalien complet et équilibré, et en tant que tel, le régime ne pourrait pas également être qualifié de naturel. Une enquête a analysé un aliment végétalien complet pour chats disponible dans le commerce et un autre préparé avec un supplément disponible dans le commerce selon les instructions du fabricant du supplément. Aucun des deux régimes ne présentait un profil nutritionnel adapté pour toutes les étapes de la vie du chat. En plus des préoccupations inhérentes à ce type de régime particulier, on retrouve à nouveau les mêmes problèmes des rations ménagères. Une enquête a examiné des régimes végétariens préparés à la maison et a montré que la grande majorité était inadéquat de la même manière que la plupart des recettes des rations ménagères.

Les régimes végétariens (ou végétaliens) présentent donc les mêmes préoccupations que celles d'une alimentation ménagère, avec les défis supplémentaires de trouver des sources supplémentaires appropriées de nutriments essentiels qui sont limités ou absents dans les ingrédients d'origine non animale. Étant donné que l'adéquation nutritionnelle de certains aliments végétariens pour animaux de compagnie disponibles dans le commerce a été remise en question, il serait prudent de la part du propriétaire d'effectuer un suivi régulier du chat nourri avec ces aliments (Michel, 2006 ; Dodd *et al.*, 2018 ; FEDIAF).

B3 - Régimes crus

Les régimes contenant de la viande crue sont utilisés pour nourrir les animaux depuis de nombreuses années, par exemple dans les zoos. L'utilisation de ces régimes pour animaux de compagnie comme alternative aux aliments conventionnels est cependant assez récente. Les aliments crus non pasteurisés correspondraient le plus étroitement aux proies sauvages et s'aligneraient donc sur une philosophie de nutrition naturelle des animaux de compagnie. Le terme « BARF », *Biologically Appropriate Raw Food* (signifiant « Aliments crus biologiquement appropriés ») a été inventé pour la première fois en Australie, un vétérinaire australien étant considéré comme le fondateur du mouvement BARF dans les années 1990.

Les propriétaires peuvent préparer des régimes crus à la maison ou utiliser des produits crus disponibles dans le commerce. Les produits commerciaux vont des aliments complets, qui sont généralement vendus surgelés, aux mélanges de céréales et de suppléments, qui sont ensuite combinés avec des aliments crus.

Tout d'abord, les régimes alimentaires crus préparés à la maison présentent les mêmes inconvénients que n'importe quelle alimentation ménagère en termes d'inadéquation nutritionnelle. Le second problème concerne la sécurité sanitaire des aliments, y compris les problèmes de santé publique. Les

chats nourris avec des régimes crus risquent une contamination par des bactéries pathogènes car aucune étape de traitement chimique, enzymatique, thermique ou sous pression n'est entreprise pour tuer les contaminants bactériens potentiels. Même si les aliments crus industriels peuvent subir une sorte de traitement, comme la déshydratation, la pasteurisation à haute pression, l'irradiation ou la lyophilisation, ces méthodes de traitement peuvent être insuffisantes pour éliminer complètement les bactéries pathogènes potentielles. En effet, des enquêtes ont montré que la plupart des produits commerciaux crus testés étaient contaminés par *Escherichia coli*. *Salmonella spp.* a également été détectée dans 6 à 20 % des produits testés. D'autres contaminations peuvent également se produire comme par exemple la contamination par les protozoaires, *Toxoplasma gondii* ou encore *Cryptosporidium spp.*

En outre, le risque de contracter une maladie infectieuse à partir d'une alimentation crue ne se limite pas aux animaux de compagnie eux-mêmes. Les personnes vivant dans le même foyer que l'animal sont également à risque car elles peuvent entrer en contact avec des aliments contaminés lors de la préparation de l'alimentation. Les chats peuvent également devenir des excréteurs asymptomatiques d'agents pathogènes, notamment *Salmonella spp.* et *T. gondii* et contaminer leur entourage humain. Une résistance aux antibiotiques a également été signalée en association avec une alimentation crue (Michel, 2006 ; Buff *et al.*, 2014 ; Dodd *et al.*, 2018).

2) Maladies héréditaires et prédispositions raciales

A- Maladies héréditaires sélectionnées involontairement

A1 – Caractéristiques et origine

Une prévalence élevée de certains troubles héréditaires a été constatée chez les animaux de compagnie, en particulier le chien et le chat. Si les mutations apparaissent spontanément, l'augmentation de leur fréquence dans les races et l'apparition de cas d'individus atteints est souvent liée à la sélection artificielle et aux pratiques d'élevage qui ont conduit à diminuer la diversité génétique des races. Les chats ont ainsi développé de nombreuses maladies héréditaires en raison de la domestication et de la sélection intensive des races (Lyons, 2010 ; Farias *et al.*, 2017). La base de données OMIA (<https://omia.org>) répertorie les caractères héréditaires chez les animaux. Les données disponibles à ce jour pour le chat font état de :

- 367 caractères héréditaires félines répertoriés, dont :
- 120 sont mendéliens (dus à un gène unique) et dont :
- 88 ont été élucidés à l'échelle moléculaire (gène et mutation identifiés).

On constate de plus que beaucoup des maladies héréditaires du chat domestique sont spécifiques de races ou de groupes de races, et lorsqu'elles sont mendéliennes (dus à un unique gène) elles ont une transmission autosomique récessive (OMIA, Lyons, 2015). Ces caractéristiques particulières tiennent à un effet fondateur fort, à la sélection stricte des reproducteurs et de leur descendance et à l'usage de mariages consanguins.

A2 – Ressources pour l'élevage félin

La lutte contre ces maladies héréditaires passe par une amélioration des pratiques d'élevage pour préserver la diversité génétique et l'utilisation des tests ADN lorsqu'ils sont disponibles.

Les ressources à la disposition des éleveurs félines sont :

- la base de données OMIA : <https://omia.org> ;

- la base de données des mutations et tests ADN disponibles : <http://research.vet.upenn.edu/WSAVA-LabSearch> ;
- les informations disponibles sur le site du LOOF en France : <https://www.loof.asso.fr/eleveurs/maladies.php> ;
- les consultations de génétique des écoles nationales vétérinaires en France ;
- leurs vétérinaires traitants.

A3 – De nouveaux outils génomiques pour l'élevage félin

Concernant les tests ADN, les progrès de la génomique féline conduisent à la découverte de gènes et mutations de maladies héréditaires de plus en plus nombreux. Ces découvertes mènent à la commercialisation de tests ADN individuels de maladies, mais aussi désormais à la commercialisation de nouveaux outils que sont les panels de tests ou le séquençage massif. C'est par exemple le cas de MycatDNA™ (<https://mycatdna.com/>) et de Basepaw (<https://basepaws.com/>) qui fournissent des kits de prélèvement d'échantillons buccaux d'ADN afin de détecter des mutations associées à des pathologies, par exemple la polykystose rénale ou la cardiomyopathie hypertrophique, d'établir des diagnostics de races, mais aussi de séquencer le génome entier du chat.

Enfin, la possibilité de réaliser des profils ADN et le contrôle des filiations permet de s'assurer de la généalogie des reproducteurs et contribue à l'amélioration des pratiques d'élevage et à la lutte contre les affections héréditaires.

Cette possibilité a été permise par le développement d'un panel de marqueurs microsatellites reconnu au niveau international par l'ISAG (*International Society for Animal Genetics* : www.isag.us). Il est à ce jour utilisé dans de nombreux laboratoires à travers de monde. Mais les progrès de la génomique féline, notamment l'identification et la caractérisation du polymorphisme de marqueurs SNP conduiront très prochainement au remplacement des marqueurs microsatellites par des marqueurs SNP pour l'identification et les contrôles de filiation chez le chat (de Groot *et al.*, 2021).

B- Caractéristiques anatomiques sélectionnées volontairement

B1 – Races brachycéphales

a. Persan et Exotic shorthair

Les animaux de compagnie sont souvent sélectionnés pour des variantes crâniofaciales qui deviennent des caractères définissant la race. Les conditions qui seraient considérées comme des anomalies ou des défauts crâniofaciaux graves chez l'homme sont des phénotypes souhaités chez certaines races de chats. C'est le cas de la brachycéphalie, présente chez les Persan, les Exotic shorthair et certains Burmese et Bombay. Le crâne de ces chats brachycéphales est caractérisé par une forme ronde en lien avec une réduction de la longueur du la tête et du cerveau. Cette forme particulière présente des caractéristiques enfantines (néoténie) et c'est ce qui a été décrit comme désirable et attirant les futurs propriétaires. En effet, des études ont montré qu'un visage d'enfant aux courbes arrondies est associé à la pureté, l'honnêteté, la vulnérabilité et provoque en nous un instinct de protection (Schlueter *et al.*, 2009 ; Lyons *et al.*, 2016).

Différentes catégories de brachycéphalie ont été décrites :

- catégorie I : brachycéphalie légère caractérisée par des canines supérieures positionnées presque verticalement, sans mâchoire en rotation dorsale, un stop (partie de la tête située

dans l'axe médian du chanfrein, en arrière de la truffe, au point où celle-ci rejoint le front) discret et des os faciaux et neurocrâniens (c'est-à-dire la partie de la boîte crânienne entourant le cerveau) clairement développés ;

- catégorie II : brachycéphalie modérée caractérisée par une rotation dorsale discrète des canines supérieures et de la mâchoire, un stop distinct, des os nasaux réduits et un neurocrâne arrondi voire en forme de pomme ;
- catégorie III : brachycéphalie profonde caractérisée par une rotation prononcée de la mâchoire et des canines supérieures, un stop distinct avec des os nasaux et neurocrâniens réduits. En raison de la rotation dorsale de la mâchoire supérieure, le bout de la truffe est à un niveau plus élevé que la paupière inférieure ;
- catégorie IV : brachycéphalie sévère caractérisée par une forme plus extrême des caractéristiques décrites pour la catégorie III. Ces chats présentent un réel handicap avec des canines supérieures positionnées presque horizontalement et une rotation dorsale très importante de la mâchoire, un stop très prononcé, des os faciaux sous-développés et un neurocrâne arrondi (Figure 58).

Ainsi, plus le degré de brachycéphalie augmente, plus les os faciaux et neurocrâniens sont raccourcis, avec des répercussions notamment au niveau de la région du nez. Au niveau de la mâchoire, la brachycéphalie entraîne un déplacement dorsal croissant en fonction du degré de sévérité, en particulier de l'os maxillaire, l'os incisivum, l'os nasal, l'os conchae nasalis ventralis, l'os palatinum, l'os ethmoïdal et l'os mandibulaire (Figure 59). Le critère majeur utilisé par les chercheurs pour la classification de la brachycéphalie a été l'alignement des canines supérieures qui présentent une rotation de plus en plus horizontales à mesure que la brachycéphalie est sévère.

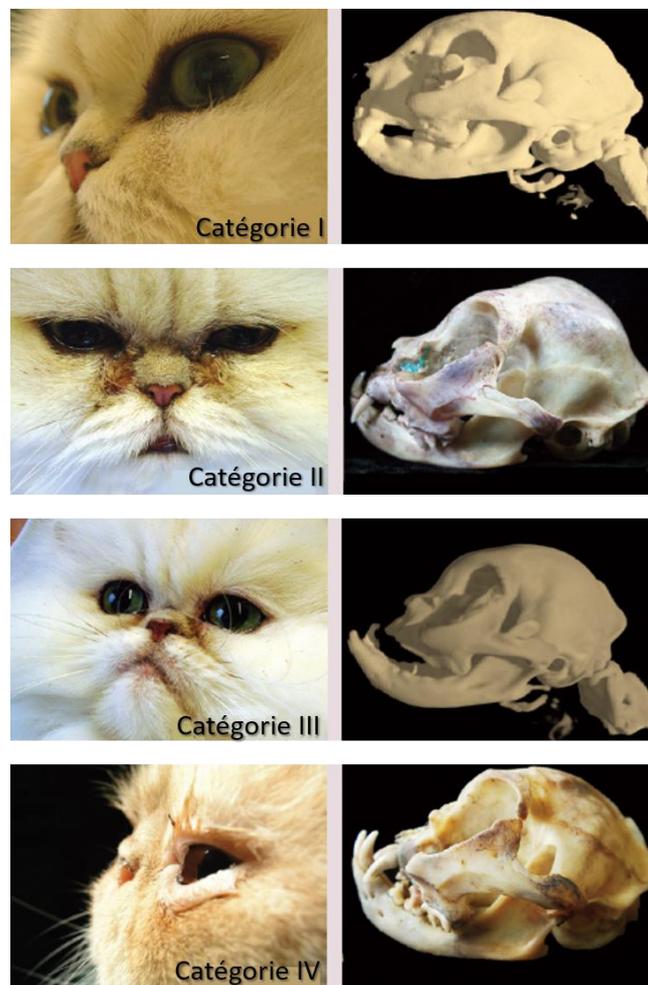


Figure 58 : Catégories de brachycéphalie chez le chat.

Quatre catégories de brachycéphalie ont été décrites : légère (I), modérée (II), profonde (III) et sévère (IV). A gauche sont photographiés des chats présentant des phénotypes correspondant aux différentes catégories, à droite se trouvent des représentations de leur crâne. Les principales caractéristiques sur lesquelles repose cette classification sont le déplacement dorsal des canines maxillaires et la rotation dorsale de la mâchoire. On peut remarquer sur les photos que la décoloration associée au drainage lacrymal est apparente dès la catégorie II et que le bout du nez est situé à un niveau plus élevé que la paupière inférieure dans les degrés profonds et sévères de brachycéphalie. Source : d'après Schlueter et al., 2009

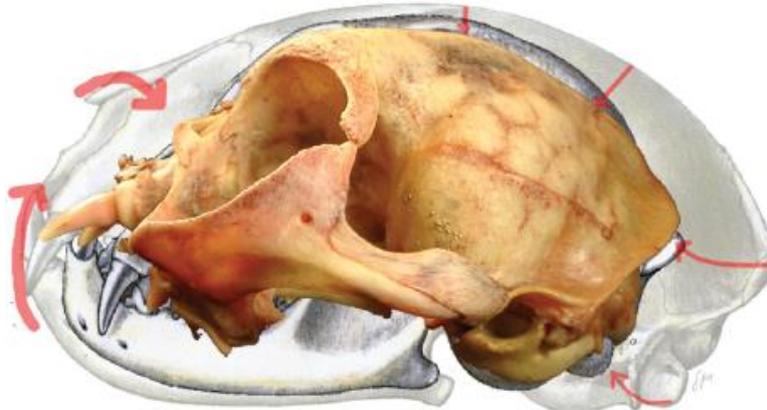


Figure 59 : Comparaison des crânes de chats brachycéphales de catégories de sévérité II et IV. A l'arrière-plan est représenté un crâne de chat brachycéphale de catégorie II (brachycéphalie modérée). Au premier plan est représenté un crâne de chat brachycéphale de catégorie IV (brachycéphalie sévère). Les flèches rouges indiquent les changements entre les deux crânes : la partie faciale de crâne de catégorie IV est fortement raccourcie, en particulier dans la zone du museau ; il n'y a pas d'os nasal, l'os maxillaire est réduit et il semblerait que toutes les dents ne puissent pas être logées. Le viscérocrâne et la mandibule sont en rotation dorsale, et la canine a une position presque horizontale. Source : Schlueter et al., 2009

En raison de cette morphologie crâniofaciale particulière, des conséquences délétères pour le chat peuvent apparaître, telles que le syndrome d'obstruction des voies respiratoires brachycéphales ou un épiphora chronique. L'épiphora peut être provoqué par un drainage insuffisant du système lacrymo-nasal excréteur, par une sténose du système de drainage proximal ou du canal lacrymo-nasal, par une atrésie congénitale du point lacrymal, par une aplasie du canal lacrymo-nasal, par une atrésie du système de drainage lacrymo-nasal, ou encore par une taille trop petite du sac lacrymal.

Schlueter et al., (2009) ont réalisé une étude pour évaluer l'influence de la conformation de la tête du chat sur le parcours du système de drainage lacrymo-nasal (SDL). Ils ont montré que chez le chat mésocéphale, le SDL débutait par une portion descendante (canalicules lacrymaux supérieur et inférieur et sac lacrymal) et se poursuivait dans une portion horizontale (canal lacrymo-nasal) située parallèlement au palais dur et directement influencée par la conque nasale ventrale et la canine. Chez ces chats mésocéphales, la distance entre le sac lacrymal et la racine de la canine était d'environ 5 mm. Le canal lacrymo-nasal passait médialement dans la cavité nasale à l'intérieur de cet espace de 5 mm. Chez les chats brachycéphales, avec l'augmentation de la sévérité de brachycéphalie, le SDL entier était devenu plus court et plus raide, et la distance entre la racine de la canine et le sac lacrymal avait diminué (2 mm pour les catégories I et II, 1 mm pour la catégorie III). Dans les stades sévères de brachycéphalie, les canines étaient déplacées en position horizontale et les racines étaient très proches du sac lacrymo-nasal. Cela empêchait le passage direct du canal lacrymo-nasal vers la cavité nasale. Au lieu de cela, le canal lacrymo-nasal passait sous les canines pour se drainer dans le nez,

adoptant un trajet en forme de V (Figures 60, 61 et 62). Au cours de son développement embryologique, le canal lacrymo-nasal évoluait à partir du sillon lacrymo-nasal ectodermique à un stade précoce, avant le développement de la dent. Les chercheurs ont donc supposé que le développement de la canine influençait le canal lacrymo-nasal déjà existant et son trajet. Cela serait à l'origine d'un écoulement lacrymal plus dorsal et un épiphora chronique chez les chats brachycéphales. La proximité entre le SDL et la canine pourrait également être à l'origine de certains problèmes résultant des extractions dentaires. En effet, les complications des extractions dentaires chez le chat - principalement la fistule oronasale - sont le plus souvent associées aux canines (Schlueter *et al.*, 2009).

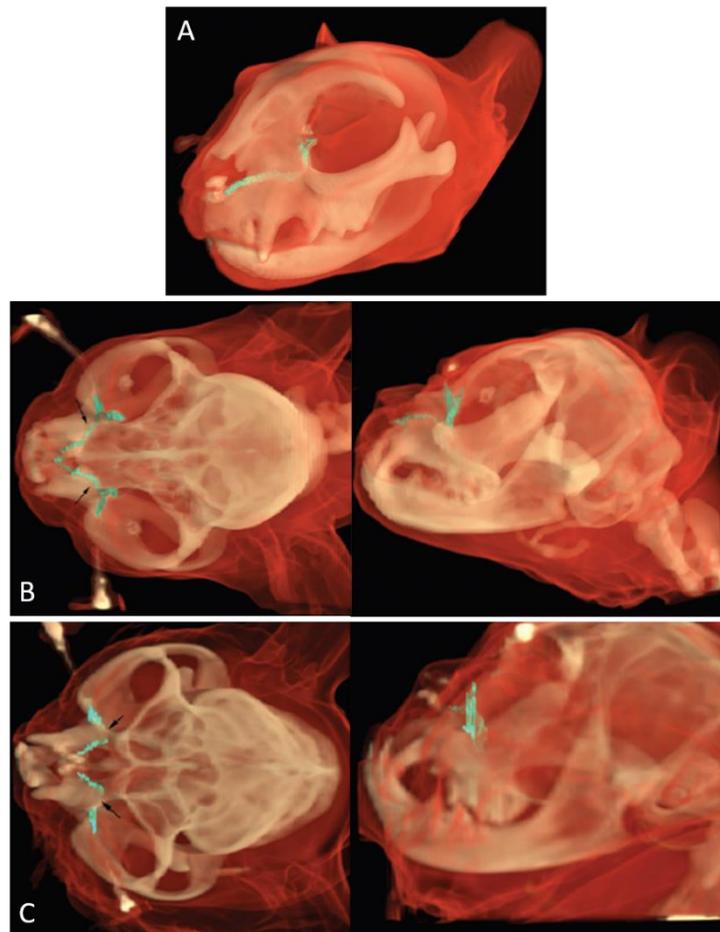


Figure 60 : Modèles en trois dimensions comparant le trajet du système de drainage lacrymo-nasal chez des chats mésocéphale et brachycéphales de catégorie II et IV (vues dorsoventrales et latérales). Le SDL est représenté en bleu, les flèches marquent l'emplacement des canines. Chez le chat mésocéphale (A), le trajet du SDL est parallèle au palais dur et présente un alignement à angle droit. Chez le chat de catégorie II (B), un angle aigu et une trajectoire caudale à rostrale du SDL sont visibles. Chez le chat de catégorie IV (C), on remarque un trajet en forme de V du SDL ainsi qu'une occlusion sur le trajet. Source : d'après Schlueter *et al.*, 2009

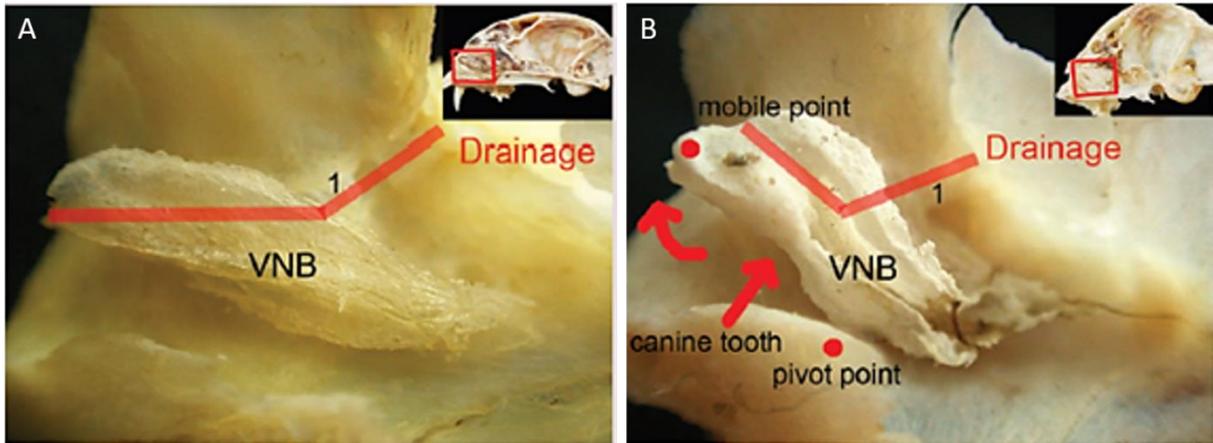


Figure 61 : Vue dorsomédiale de l'os nasal ventral d'un chat mésocéphale et d'un chat brachycéphale de catégorie II.

A : chat mésocéphale, B : chat brachycéphale de catégorie II. La cloison nasale a été retirée. Le drainage lacrymo-nasal est indiqué par le trait rouge. Il est influencé par l'emplacement de la canine (canine tooth). Par rapport aux chats mésocéphales, l'os nasal ventral (VNB) chez les chats brachycéphales est en rotation dorsale (point mobile). Les flux de drainage adjacents à la lame basale de l'os nasal ventral (1) et sont caractérisés par un trajet plus raide décrivant un angle accru. VNB : os nasal ventral. Source : d'après Schlueter et al., 2009

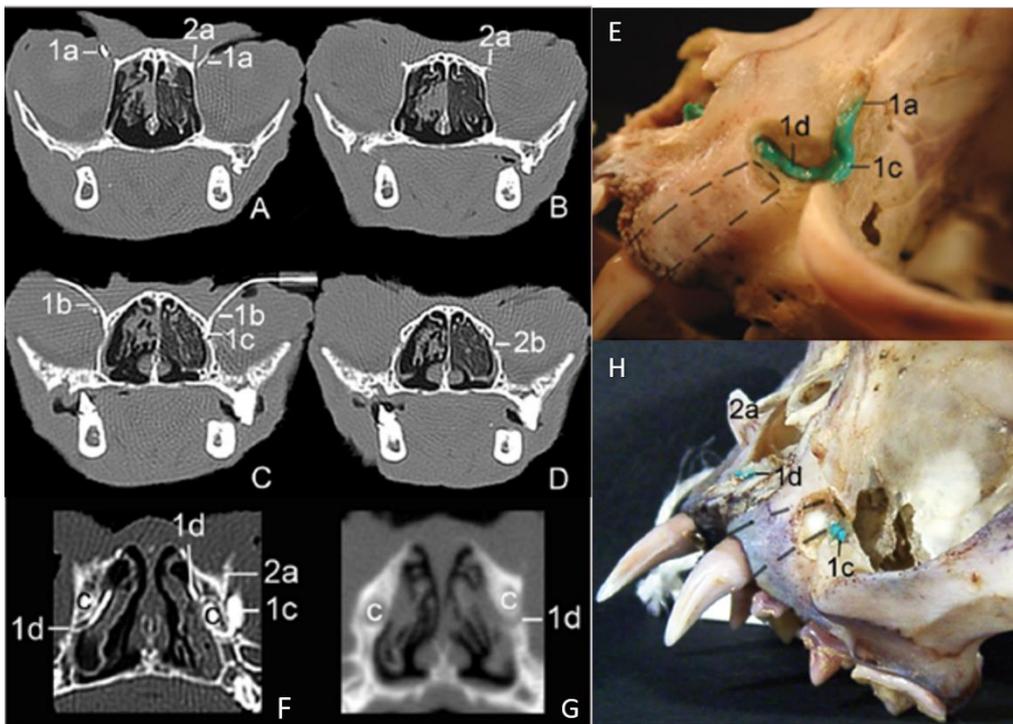


Figure 62 : Comparaison des images scanner transversales chez des chats brachycéphales de catégorie II et IV.

Catégorie II : Les images scanner ont été réalisées avec (A et C) et sans (B et D) produit de contraste. Le moulage dans le crâne de ce chat (E) montre le parcours du SDL (en bleu) et sa localisation topographique par rapport à la canine. La distance entre la racine de la dent (indiquée par la ligne pointillée) et le sac lacrymo-nasal est de 2 mm. Latéralement au processus frontal de l'os lacrymal (2a) se trouve le canalicule lacrymal supérieur (1a). 1b = canalicule lacrymal inférieur, 1c = sac lacrymal, 2b = fossa sacchi lacrimalis, 1d = canal lacrymo-nasal. Catégorie IV : Les images scanner ont été réalisées

avec (F) et sans (G) produit de contraste. Pour s'écouler du sac lacrymal (1c) dans le nez, le canal lacrymo-nasal (1d) passe sous la racine de la canine (c). La racine de la canine (indiquée par une ligne pointillée) est située directement à côté du sac lacrymo-nasal (1c). Le processus frontal de l'os lacrymal est proéminent dans l'image F (2a). Le moulage dans le crâne de ce chat (H) est caché par la racine de la dent canine. Source : d'après Schlueter et al., 2009

Deux gènes candidats pour la brachycéphalie du Persan ont été mis en évidence par Bertolini *et al.* (2016) dans des régions du génome mettant sous forte pression de sélection : *CHL1* (*Cell Adhesion Molecule L1 Like*) et *CNTN6* (contactine-6). Ces gènes sont reconnus comme influençant la forme du visage chez l'Homme. De plus, un haplotype pour la région du génome contenant ces deux gènes n'a été retrouvée que dans la race de chats Persan (voir Partie 2, III- 2) B ; Bertolini *et al.*, 2016)

b. *Burmese contemporain et Bombay*

Le Burmese, dans sa variété "américaine" ou "contemporaine" et le Bombay (race apparentée) sont des races félines qui présentent un phénotype brachycéphale extrême. À la fin des années 1970, un chat mâle Burmese avec un type de tête considéré comme désirable par les éleveurs est devenu un géniteur très populaire aux États-Unis et sa lignée est devenue connue sous le nom de Burmese « contemporain » (Alhaddad *et al.*, 2013 ; Lyons *et al.*, 2016 ; Figure 63). Le phénotype extrême brachycéphale de ce reproducteur s'est avéré héréditaire et a produit un défaut crâniofacial sévère appelé BHD pour *Burmese Head Defect*, chez un quart de la progéniture issue de deux reproducteurs au même phénotype extrême. Il a été montré que cette anomalie était caractérisée par une agénésie de tous les dérivés de la proéminence nasale médiale, une duplication latérale de la plupart des dérivés du processus maxillaire, y compris les champs de canines et de moustaches, un méningoencéphalocèle télencéphalique et dégénérescence oculaire secondaire (Figure 63). Il a été mis en évidence que ce défaut crâniofacial se transmettait de manière autosomique récessive. Néanmoins, les porteurs de la mutation ont été positivement sélectionnés dans la race, l'hétérozygotie pour la mutation produisant le phénotype brachycéphale "contemporain" désiré par les éleveurs (Lyons *et al.*, 2016).

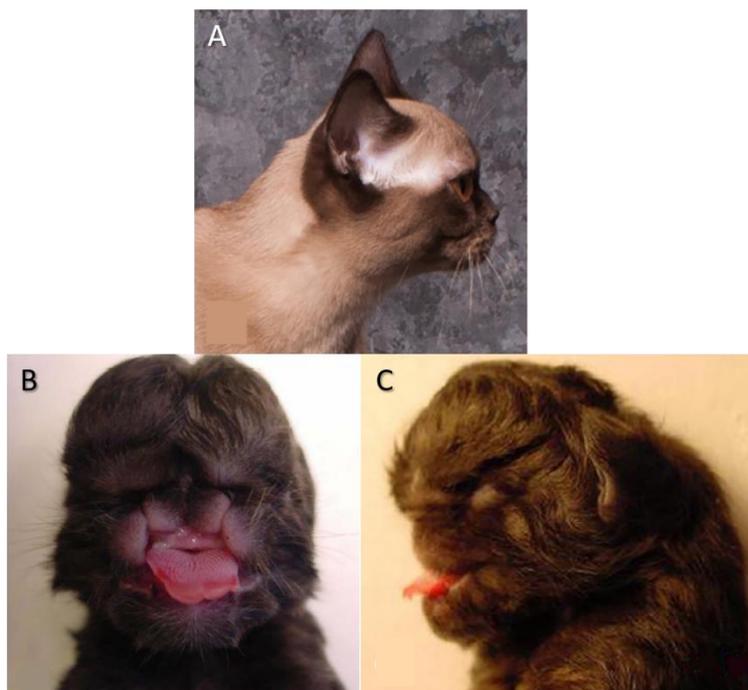


Figure 63 : Variation de la structure crâniofaciale chez des chats Burmese contemporains.

Le Burmese de style contemporain (A) a une brachycéphalie importante due à l'hétérozygotie pour une mutation autosomique récessive. L'accouplement de deux Burmese contemporains peut engendrer des chats présentant une anomalie craniofaciale sévère (B, C) appelé Burmese Head defect : (B) la vue de face montre une duplication des processus maxillaires et une agénésie de la proéminence nasale médiale, (C) la vue latérale montre un développement anormal des processus maxillaires et une dégénérescence oculaire. Source : d'après Lyons et al., 2016

Lyons et al., (2017) ont mis en évidence une délétion de 12 pb dans le gène *Aristaless-Like Homeobox 1* (*ALX1*, un facteur de transcription) à l'état homozygote chez les chats atteints du BHD et à l'état hétérozygote chez les chats au phénotype contemporain. Chez les vertébrés, il a été montré que *ALX1* régulaient le développement et la survie des éléments dérivés du mésenchyme de la face et du cou et la perte complète du gène *ALX1* empêchait la fusion des éléments fronto-nasaux, naso-médiaux, naso-latéraux et maxillaires.

Les auteurs ont génotypé plus de 3000 chats Burmese et Bombay et ont trouvé une fréquence de l'allèle délétère d'environ 6 %, ouvrant la possibilité d'une éradication de la mutation sans mettre en péril la diversité génétique et le travail de sélection morphologique dans les deux races (Lyons et al., 2016).

B2 – Races à queue courte ou absente

Certaines races félines ont été sélectionnées pour leur queue courte, repliée en rosette ou pompon ou absente. Ce sont par exemple le Manx, le Bobtail Japonais, le Bobtail Américain, le Pixie-bob ou le Bobtail des Kouriles. L'exemple le plus connu de race à la queue modifiée est le chat Manx qui est originaire de l'île de Man (Grande Bretagne) et peut présenter quatre phénotypes de longueur de queue (Figure 64) :

- anourie : absence de queue (phénotype aussi appelée *rumpy*) ;
- queue minimale : queue apparente uniquement à la palpation (aussi appelée *rumpy-riser*) ;
- queue courte (aussi appelée *stumpy*) ;
- queue complète (aussi appelée *longie*).

La longueur de la queue dépend du nombre de vertèbres caudales. Dans le phénotype *rumpy*, on trouve une absence totale de vertèbres caudales (Tomlinson, 1971 ; Buckingham et al., 2013).

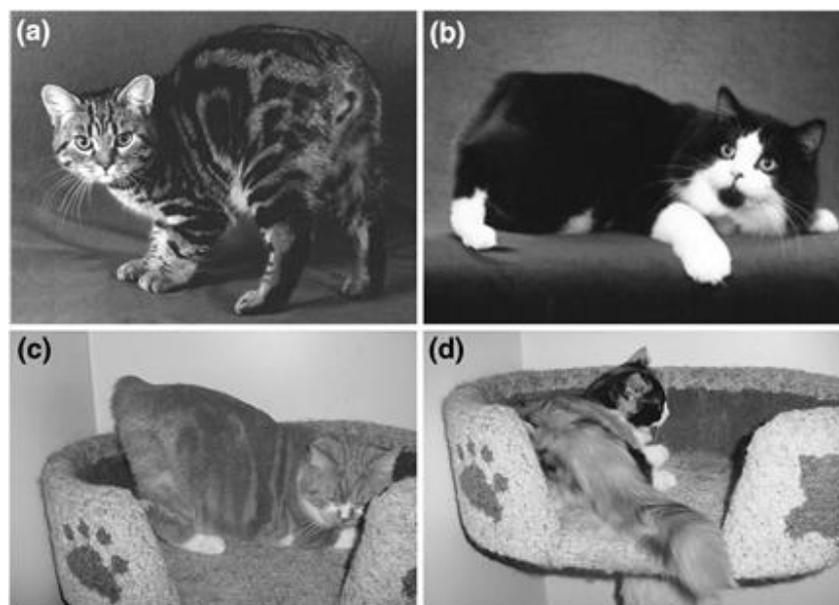


Figure 64 : Phénotypes de tailles de queue chez des chats Manx.

A : phénotype rumpy (absence de queue) ; B : phénotype rumpy-riser (queue apparente uniquement à la palpation) ; C : phénotype stumpy (queue courte) ; D : phénotype longie (queue complète). Source : Buckingham et al., 2013

Il a été montré que les phénotypes de queues courtes chez le Manx se transmettaient selon un mode autosomique dominant et que l'homozygotie était létale à l'état embryonnaire précoce. De plus, associé à ce phénotype de queue courte, les chats Manx présentaient des anomalies congénitales associées. Des études ont en effet montré qu'environ 20 % des chats Manx à queue raccourcie présentaient au moins une anomalie congénitale supplémentaire (dont environ 90 % se retrouvaient chez les chats *rumpy*). Différentes anomalies congénitales ont été observées telles qu'une absence de moelle épinière dans la région sacrée, une agénésie ou une dysgénésie sacrée ou coccygienne, une diastématomyélie (c'est-à-dire une malformation médullaire caractérisée par une séparation sagittale du canal vertébral et de son contenu), une moelle épinière attachée, des lipomes intraduraux, une syringomyélie (c'est-à-dire la présence de cavités au sein de la moelle épinière) plus ou moins associée à une spina bifida occulta (malformation liée à un défaut de formation des arcs vertébraux, un défaut de fermeture du tube neural et une ouverture du canal médullaire) ou encore un anus imperforé (Figure 65). Des anomalies fonctionnelles ont également été rapportées, en lien avec ces défauts, comme par exemple des boiteries, une parésie ou une paralysie des membres postérieurs, une incontinence urinaire et/ou fécale. Cette variabilité de troubles possibles chez le Manx en ont fait un modèle d'étude pour le développement du tube neural (Martin, 1971 ; Tomlinson, 1971 ; Buckingham et al., 2013 ; Pollard et al., 2015 ; Lyons et al., 2019).

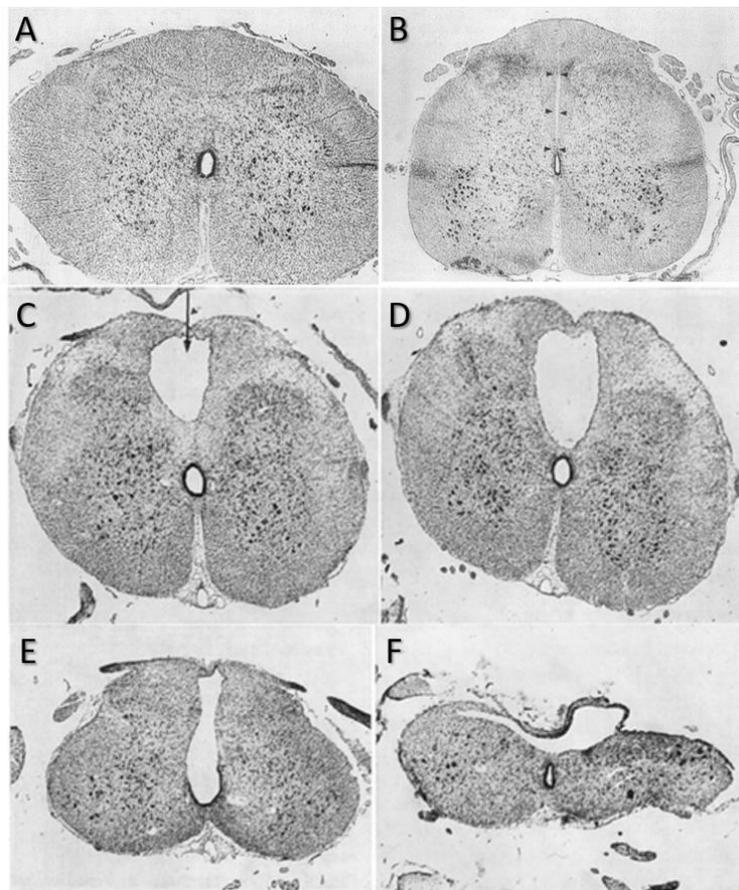


Figure 65 : Coupes transversales de moelle épinière de chats Manx mettant en évidence différents degrés de lésions.

A : coupe transversale de la moelle épinière thoracique normale ; B : zone lombaire antérieure de la moelle épinière. Les flèches décrivent la première indication de lésion sur la ligne médiane dorsale ; C : coupe transversale de la zone lombaire antérieure avec cavité dans les funicules dorsaux ; D : coupe transversale du cordon lombaire moyen avec cavité élargie dans les funicules dorsaux ; E : coupe transversale du cordon lombaire postérieur. La cavité est confluyente avec le canal central ; F : coupe transversale du cordon sacré. Le cordon est aplati dorso-ventralement. La lésion est séparée du canal central et est recouverte dorsalement par l'ectoderme. Source : d'après Martin, 1971

Buckingham *et al.*, (2013) ont réalisé un séquençage de gène candidat chez des races de chats présentant des phénotypes différents à queue courte. Ils ont mis en évidence dans le gène *T* (aussi appelé *Brachyury*) trois délétions de 1 pb et une duplication/délétion associés à une réduction de la longueur de la queue chez les chats Manx. Quatre-vingt-quinze pour cent des chats Manx avec des phénotypes à queue courte étaient hétérozygotes pour une des mutations de *T*. Leurs résultats ont aussi montré que la majorité des chats Bobtail Américain à queue courte testés étaient hétérozygotes pour un allèle de *T*. En revanche, 35 % des Bobtail Américain à queue courte et 100 % des Bobtail Japonais et Bobtail des Kouriles testés ne présentaient pas de mutation de *T*. Cela signifiait que d'autres mutations étaient responsables du phénotype à queue courte chez ces chats (Buckingham *et al.*, 2013). En grande Bretagne, le chat Manx, pourtant originaire de l'île de Man, n'est plus reconnu par le livre des origines GCCF (*Governing Council of the Cat Fancy* : www.gccfcats.org).

B3 – Caractère Fold

Le Scottish fold est une race féline qui a été sélectionnée pour le phénotype des oreilles repliées vers l'avant. Ce caractère, transmis selon un mode autosomique dominant, a été décrit comme probablement causé par un cartilage défectueux, de moins bonne résistance. Les chats atteints naissent avec des oreilles droites puis celles-ci se replient vers l'avant à l'âge de trois à quatre semaines (Figure 66, Chang *et al.*, 2007 ; Gandolfi *et al.*, 2016).



Figure 66 : Chat Scottish fold avec le phénotype des oreilles pliées vers l'avant.

Source : Lyons, 2015

Associé à ce phénotype, une affection a été mise en évidence : l'ostéochondrodysplasie du Scottish fold. Les chats atteints présentent des déformations du squelette des membres, au niveau des articulations distales (carpes et tarses) et de la queue, qui peut être de taille réduite et d'une épaisseur plus importante. Les signes cliniques observés sont ambulateurs, avec notamment une boiterie et des difficultés à sauter. Leur âge d'apparition est variable selon les individus, de même que la gravité de

l'atteinte. Le diagnostic repose principalement sur un examen radiographique qui permet de mettre en évidence une longueur diminuée et une forme anormale des os métatarsiens et métacarpiens principalement dû à une ossification endochondrale anormale, une dégénérescence des articulations, ainsi que des néoformations osseuses irrégulières péri-articulaires (Figure 67, Chang *et al.*, 2007 ; Gandolfi *et al.*, 2016).



Figure 67 : Images radiographiques de chats Scottish fold atteints d'ostéochondrodysplasie. A : os métatarsiens normaux. B : radiographie dorsopalmaire d'un membre pelvien, mettant en évidence des os métatarsiens raccourcis et épaissis. C : radiographie dorsopalmaire d'un membre antérieur, mettant en évidence une réaction périostée modérée étendue au niveau des phalanges. D : radiographie dorsopalmaire des membres antérieurs, mettant en évidence des os métatarsiens raccourcis. E : radiographie oblique plantaro-latérale dorso-médiale, mettant en évidence une néoformation osseuse sur la face plantaire des articulations tibiotarsienne, intertarsienne et tarso-métatarsienne, des espaces articulaires intertarsiens distal et tarso-métatarsien rétrécis. F : radiographie de l'articulation tarsienne mettant en évidence une néoformation osseuse. Sources : Chang *et al.*, 2007 ; Gandolfi *et al.*, 2016

Des examens histologiques ont permis de mettre en évidence une dégradation cellulaire des chondrocytes au sein du cartilage articulaire avec une maturation altérée dans la plaque de croissance et une mort cellulaire (Gandolfi *et al.*, 2016).

Gandolfi *et al.*, (2016) ont identifié une mutation du chromosome D3, responsable du caractère fold et de l'ostéochondrodysplasie. Les chercheurs ont mis en évidence une substitution dans le gène *TRPV4* (*transient receptor potential vanilloid 4*), qui s'exprimait principalement dans les chondrocytes, les ostéoclastes et les ostéoblastes. La mutation était présente à l'état homozygote ou hétérozygote chez les chats fold et absente chez les chats non-fold (Gandolfi *et al.*, 2016).

Il a été décrit que la gravité des lésions n'était pas la même entre les individus homozygotes mutés et les individus hétérozygotes, pour qui les troubles articulaires survenaient plus tard et dans une forme plus légère que chez les homozygotes mutés (Chang *et al.*, 2007).

II- L'hybridation chat domestique/chat sauvage européen : actualités, préoccupations et enjeux

1) Qu'est-ce que l'hybridation

A- Définition de l'hybridation

Le dictionnaire Larousse définit l'hybridation comme le " Croisement entre deux variétés, deux races d'une même espèce ou entre deux espèces différentes" Mais l'hybridation en génétique et en phylogénie est plutôt définie comme le croisement d'individus appartenant à deux espèces ou sous-espèces différentes, le mot métissage étant réservé aux croisements des individus d'une même espèce mais de races différentes.

Même s'ils appartiennent à des populations différentes d'un point de vue génétiques, les individus qui s'hybrident doivent néanmoins être relativement proches génétiquement. Le résultat de ces accouplements sont appelés hybrides de première génération (F1). Ces descendants hybrides peuvent être viables ou non. S'ils sont viables, ils peuvent être fertiles ou stériles. S'ils sont fertiles, ils peuvent, par la suite, se reproduire entre eux et produire, à leur tour, des descendants appelés hybrides de deuxième génération et ainsi de suite (F2, ...Fn). Les descendants peuvent également s'accoupler avec des individus issus des populations parentales. Dans ce cas, on parle de croisement en retour ou d'introggression. L'hybridation et l'introggression peuvent être directionnelles (plus d'accouplements ont lieu entre les mâles d'un taxa et les femelles de l'autre taxa) ou réciproques (les accouplements s'effectuent à la même fréquence entre mâles et femelles des deux taxa).

L'hybridation naturelle peut être, ou non, influencée par l'Homme. Dans certains cas, des espèces « exotiques » ont été introduites de manière intentionnelle ou non par l'Homme, tandis que dans d'autres cas, des animaux colonisateurs ont exploité des couloirs créés pour le confort humain (routes, voies ferrées, les lignes électriques). En raison de cette échelle sans précédent de dispersion des organismes, des espèces auparavant allopatriques entrent en contact à un rythme très rapide. Les activités humaines ont donc joué au fil du temps un rôle déterminant de plus en plus présent dans ce phénomène, plus particulièrement, en l'intensifiant (Wolf *et al.*, 2001 ; Germain, 2007). L'hybridation peut aussi être réalisée volontairement par l'Homme dans un but économique (exemple de la mule issue d'un âne et d'une jument), de recherche (exemple initial du Bengal) ou pour son plaisir (exemple actuel du Bengal, du Chausie et du Savannah).

B- Circonstances de l'hybridation

Entre deux taxa génétiquement distincts, les « mécanismes d'isolement » ou « barrières reproductives » existent et empêchent le flux de gène entre les deux populations. Le terme de « mécanismes d'isolement » est lié à la notion d'espèce. Le rôle de la sélection naturelle est très présent au sein de ces mécanismes, sélectionnés pour empêcher l'hybridation. Lorsque l'isolement géographique et l'isolement reproductif entre deux taxa sont rompus, l'hybridation peut se produire (Figure 68).

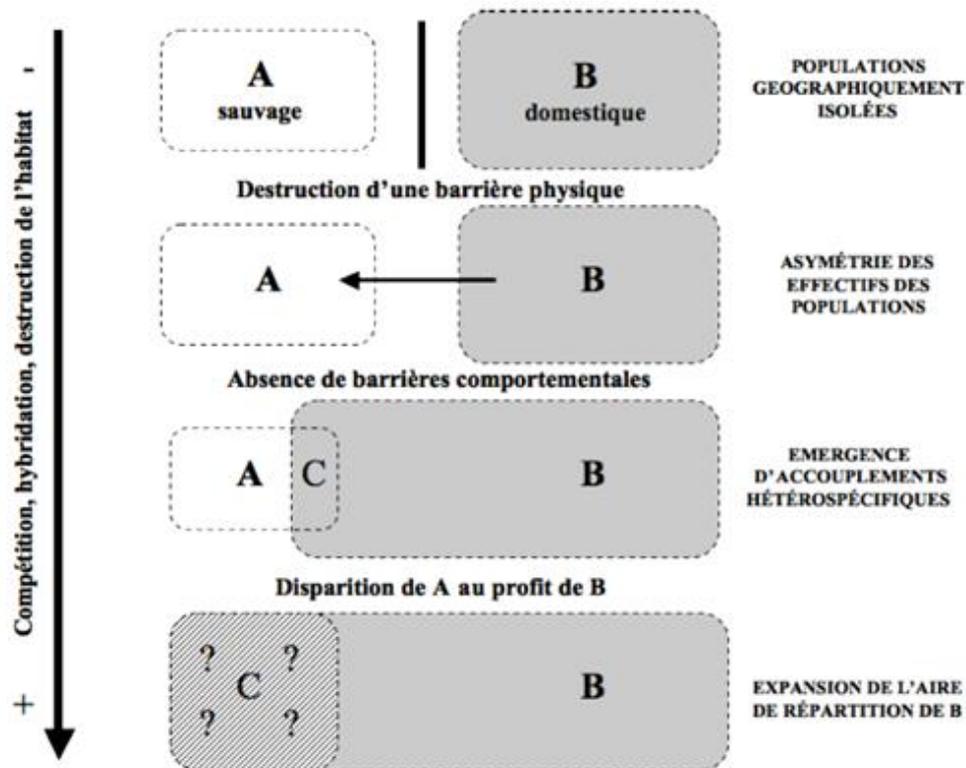


Figure 68 : Schéma illustrant les différentes étapes conduisant à l'hybridation et à la disparition d'une population.

A : population sauvage ; *B* : population domestique envahissante ; *C* : population hybride. L'axe sur la gauche représente l'augmentation de la compétition, de l'hybridation et de la destruction de l'habitat au fil de la rupture des différentes barrières. Source : Germain, 2007

Des barrières physiques permettent l'isolement géographique entre deux populations. L'isolement reproductif quant à lui, est basé sur l'existence de barrières pré-appariement et post-appariement. Ces barrières interviennent à différents stades :

- lors de la rencontre entre individus de sexes opposés provenant de deux populations différentes;
- dans les mécanismes de communication ;
- au niveau de leur compatibilité physiologique. Il s'agit là peut-être de la barrière la plus déterminante car c'est elle qui détermine la réussite de l'accouplement, la formation de l'embryon et sa viabilité. Au stade prézygotique, une incompatibilité anatomique des organes reproducteurs des deux individus empêche le transfert des gamètes. Une mortalité des ces dernières, un non-développement ou une mortalité de l'embryon, ou encore un avortement empêchent le succès de l'accouplement. Comme on l'a vu précédemment, au stade postzygotique, les descendants peuvent être viables ou non, et s'ils sont viables, ils peuvent être peu fertiles ou stériles. L'isolement postzygotique peut être extrinsèque (la viabilité relative et la fertilité des hybrides varient en fonction de l'environnement) ou intrinsèque (il dépend de problèmes de développement qui sont relativement indépendants de l'environnement) même si les deux ne sont pas nettement délimitées (Turelli *et al.*, 2001 ; Germain, 2007).

Des études ont montré que les facteurs agissant le plus tôt dans le cycle de vie de l'organisme (par exemple, isolement reproductif ou géographique) restreignent davantage le flux génétique que ceux agissant après l'hybridation (par exemple, stérilité et non-viabilité des hybrides ; Turelli *et al.*, 2001).

Parfois, la rupture des « mécanismes d'isolement » ne suffit pas à provoquer l'hybridation. Par exemple, pour les barrières géographiques, même si elles n'existent plus, l'isolement écologique (le fait que les populations occupent des habitats distincts), l'isolement temporel (le fait que les individus des deux populations n'ont pas les mêmes périodes de reproduction) et l'isolement comportemental (provoqué par les différences comportementales pré-accouplement entre deux populations) vont participer à réduire la probabilité de rencontre entre individus de populations différentes (Germain, 2007).

C- Différentes catégories d'hybridation

Trois types d'hybridation ont été décrits, en se basant sur la répartition géographique des populations parentales (Figure 69) :

- hybridation allopatrique* : elle se produit entre des taxa occupant des aires géographiquement différentes et qui ne se recoupent pas. Le terme « allopatrique » est parfois discuté de par sa contradiction car pour qu'il y ait hybridation, il faut qu'il y ait contact entre les populations. Une nuance a été apportée permettant de proposer une explication en disant que le terme est applicable lorsque des populations parentales vivant en allopatrie sont séparées par une zone contenant leurs hybrides ;
- hybridation parapatrique : elle se produit lorsqu'il y a contact entre les bordures des aires de répartition des populations parentales, rendant l'isolement géographique incomplet. L'hybridation a lieu aux limites des aires de répartition des deux populations et les descendants hybrides occupent une zone au croisement de ces aires de répartition. Des études ont montré que la probabilité d'hybridation était plus élevée à la périphérie des aires de répartition parentales en raison des densités de population qui y sont moins fortes, provoquant une diminution des partenaires de reproduction potentiels. L'hybridation parapatrique est décrite comme étant un cas particulier de l'hybridation sympatrique ;
- hybridation sympatrique** : elle se produit en l'absence d'isolement géographique ou écologique (on parle de syntopie). L'hybridation peut alors se produire de manière localisée à la périphérie des aires de répartition parentales, à l'intérieur de l'aire de répartition commune, ou sur la totalité de la région de sympatrie (Seehausen, 2004 ; Germain, 2007 ; Thomas *et al.*, 2016).

* Allopatrique : " Se dit de deux races ou sous-espèces animales ou végétales de la même espèce, qui n'ont pas ou presque pas d'échanges génétiques, du fait qu'une « barrière » naturelle (bras de mer, chaîne de montagnes) les sépare." Source : Larousse.

** Sympatrique : contraire d'allopatrique " Se dit d'espèces voisines vivant dans la même région mais ne s'hybridant pas, généralement pour des motifs génétiques." Source : Larousse.

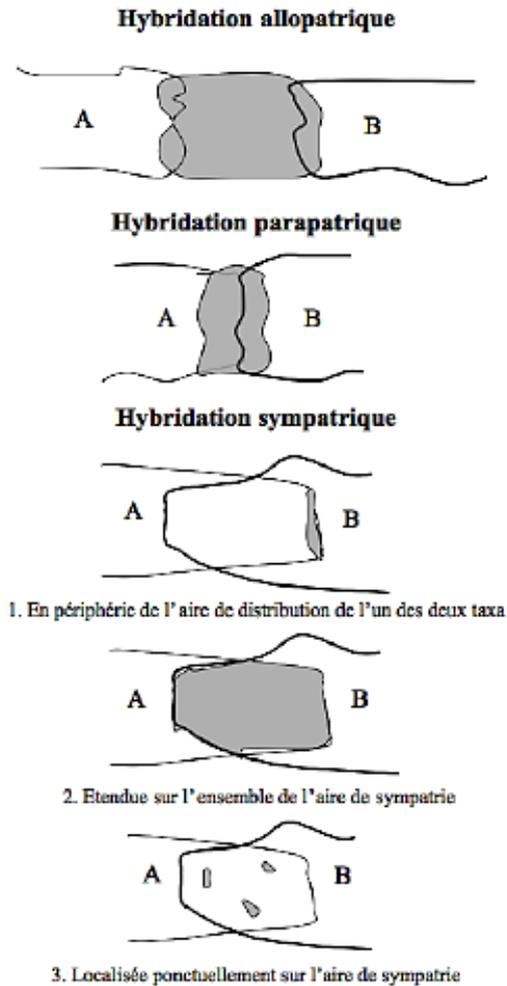


Figure 69 : Schéma des différents types d'hybridation.

Trois types d'hybridation ont été décrits : l'hybridation allopatrique, l'hybridation parapatric et l'hybridation sympatrique. Cette dernière peut s'effectuer en périphérie de l'aire de répartition de l'une des deux populations (A ou B) (1), être étendue à l'ensemble de l'aire partagée par les deux populations (2) ou être localisée de manière ponctuelle (3). Source : Germain, 2007

D- Fréquence de l'hybridation

Pendant longtemps, le phénomène d'hybridation a été considéré comme étant rare chez les animaux, moins fréquent que chez les plantes. Cela était en partie lié à la difficulté de différencier morphologiquement les hybrides des parents.

Cependant, les progrès dans le domaine de la génétique moléculaire ont permis aux zoologistes d'identifier les hybrides, même lorsqu'ils étaient cryptiques, c'est-à-dire quand ils étaient difficilement distinguables d'un point de vue morphologique des populations parentales. La mise en évidence de nombreux cas d'hybridation dans le règne animal a remis en cause l'idée de l'hybridation peu fréquente chez les animaux. Une étude a estimé que 10 % des espèces animales seraient impliquées dans des mécanismes d'introgession et d'hybridation (Germain, 2007).

E- Conséquences de l'hybridation

Une fois l'hybridation animale acceptée, cela a soulevé de nombreux débats, notamment entre les botanistes et les zoologistes. Si les premiers considèrent l'hybridation pour une opportunité de diversité, les zoologistes l'ont, pendant longtemps, considéré comme une cause de diminution de la pureté des espèces. (Turelli *et al.*, 2001 ; Germain, 2007).

De nos jours, l'influence signification de l'hybridation sur l'évolution est reconnue par la plupart des scientifiques. De même, ils s'accordent sur son influence sur la répartition et la distribution de nombreuses espèces animales. Cependant, des débats sont toujours présents au sein de la communauté scientifique en rapport avec l'importance de l'implication de l'hybridation dans l'évolution, notamment sur ses effets potentiellement positifs ou négatifs à long terme sur les populations parentales. Les conséquences sur ces dernières sont dépendantes, comme on l'a vu précédemment, de la viabilité et de la fertilité des descendants hybrides. En effet, les hybrides viables et fertiles qui se reproduisent entre eux ou avec l'une ou les deux populations parentales permettraient l'échange de gènes (d'allèles) entre les lignées et contribueraient ainsi, à l'apparition de nouveaux taxa recombinés. Dans de nombreux cas, la variation phénotypique dans une population hybride dépassera non seulement celle de chaque population parentale, mais dépassera également la variation combinée de ces deux populations parentales. Ce phénomène, appelé ségrégation transgressive ou vigueur hybride, décrit la création de phénotypes extrêmes dans des populations hybrides par rapport aux phénotypes parentaux. Ce phénomène explique la capacité d'accommodation des hybrides. En effet, les caractères nouveaux des hybrides leur permettent d'avoir de meilleures capacités d'adaptation, notamment aux changements climatiques, aux habitats intermédiaires ou à l'utilisation de ressources qui n'étaient pas utilisées auparavant, grâce à de nouvelles combinaisons d'allèles. On parle de variance de ségrégation. Par conséquent, l'hybridation maintiendrait et prolongerait l'élan de rayonnement adaptatif, c'est-à-dire l'évolution de la diversité écologique et phénotypique au sein d'une lignée qui se multiplierait rapidement (Seehausen, 2004 ; Germain, 2007).

Mais l'hybridation peut également avoir des effets préjudiciables en termes de conservation. En effet, l'existence d'une descendance hybride fertile peut être problématique pour la persistance des espèces rares en menaçant leur intégrité génétique qui peut se trouver modifiée par l'introgression d'allèles provenant d'une autre espèce. Si seul un petit nombre d'allèles neutres de l'espèce envahissante sont conservés dans le pool génétique des hybrides, ces derniers seront essentiellement représentatifs des membres du taxon natif et sont peu susceptibles de représenter une menace pour la diversité des espèces. Mais si le génome hybride se compose principalement des allèles de l'espèce envahissante et que les hybrides empiètent sur l'habitat de l'espèce indigène, il y a risque important de submersion génétique pour les populations natives (Wolf *et al.*, 2001 ; Seehausen, 2004 ; Germain, 2007).

La production de descendants stériles peut être également néfaste en termes de conservation, en particulier si les femelles de l'espèce dont la densité est la plus faible sont impliquées dans des accouplements hybrides. Cela provient du fait que dans les petites populations, le nombre de femelles reproductrices fertiles est relativement faible, alors qu'en parallèle, les hybrides présentent de meilleures capacités à survivre et à se reproduire que leurs parents. La population parentale se retrouve alors fragilisée en termes de disponibilité d'individus reproducteurs et de flux de gènes. La production d'une descendance hybride fertile crée une situation de compétition où les individus parentaux sont contraints de se reproduire avec l'autre espèce ou avec ses hybrides.

Wolf *et al.*, (2001) ont montré que la capacité compétitive et la fréquence initiale des populations étaient les facteurs influençant le plus l'extinction. D'un point de vue compétitif, ils ont mis en évidence que lorsqu'il n'y avait pas de différenciation d'habitat, l'une des espèces parentales ou les hybrides finissaient par déplacer les deux autres populations. Si les hybrides présentaient une valeur adaptative (aussi appelée *fitness*) réduite par rapport à celle de l'une ou l'autre des espèces parentales, le taux de

croissance du taxon numériquement inférieur pouvait baisser en dessous de celui requis l'envahissement démographique. En revanche, si les hybrides étaient fertiles et présentaient peu ou pas de réduction de la valeur adaptative, ils pouvaient déplacer des individus d'un ou des deux taxa parents. Souvent, le déclin des espèces s'hybridant a été attribué à l'action synergique de l'envahissement démographique et de l'assimilation génétique, et il peut être difficile de les distinguer. Les effets peuvent être rapidement visibles puisque des extinctions peuvent survenir parfois au bout de seulement cinq générations, en particulier lorsque les populations indigènes n'ont pas d'avantage compétitifs. Ainsi, l'hybridation peut être considérée comme la menace génétique qui agit le plus rapidement pour les espèces menacées (Wolf et al., 2001 ; Germain, 2007).

2) Facteurs favorisant l'hybridation

La probabilité d'hybridation est influencée par des facteurs qui, seuls ou concomitants, impactent la répartition et la taille des populations. (Germain, 2007).

A- Réchauffement climatique

Il a été décrit des certaines espèces qui étaient à l'origine allopatriques pouvaient devenir sympatriques. Ce changement les rendrait plus vulnérables à l'hybridation, par rapport aux espèces sympatriques de base. Cela pourrait s'expliquer par le fait qu'elles proviennent de populations isolées géographiquement où l'isolement reproductif est souvent peu développé. Or, les changements climatiques actuels provoquent des modifications des aires de répartition de certaines espèces. Les espèces anciennement isolées avec de faibles barrières reproductives se retrouvent alors proches. Ce phénomène a, par exemple, été mis en évidence chez les oiseaux au niveau des îles Galápagos, où le phénomène El Niño est bien connu (phénomène climatique provoquant de fortes précipitations). Des études ont montré qu'entre 1982 et 1983, El Niño a provoqué une hybridation entre des taxa de pinsons (*Geospiza sp.*) importante en modifiant la disponibilité alimentaire, et cela a eu pour conséquence un échange de gènes. L'hybridation importante observée suite à ce phénomène serait due au fait que les hybrides ont mieux survécu que les parents dans ces conditions climatiques extrêmes (Germain, 2007).

Les tendances mondiales actuelles du changement climatique ont augmenté, par exemple, les taux de désertification dans les périphéries méditerranéennes de l'aire de répartition des chats sauvages européens. Les forêts méditerranéennes sont exposées à la désertification et les populations de micromammifères peuvent changer radicalement dans un avenir proche, compromettant la persistance à long terme des populations de chats sauvages prédateurs (Lecis et al., 2006).

B- Modification des habitats

Depuis le 19^{ème} siècle, il a été observé que les paysages subissaient des modifications très importantes. Les paysages agricoles à champ ouvert se sont étendus de plus en plus, remplaçant les bocages et effaçant les anciennes limites naturelles constituées d'arbres et de haies. De plus, l'Homme est à l'origine d'une exploitation des forêts de plus en plus massive, d'une extension des aires urbaines ainsi que de l'implantation de nombreux réseaux de transport étendus. Tous ces changements ont des conséquences directes sur les aires de répartition des populations animales, notamment en termes de répartition, et entraînent l'expansion d'une population sur l'aire de répartition d'une autre conduisant à des mélanges interspécifiques inédits.

L'habitat et la nourriture font partie des ressources les plus partagées chez les animaux. Si deux populations occupent la même niche écologique, elles peuvent entrer en compétition et ce

phénomène aura tendance à éliminer l'une des deux populations. L'apparition de ce type de compétition est d'autant plus probable si deux populations sont peu différenciées. Pour les espèces génétiquement proches vivant en sympatrie, cette compétition peut agir comme une barrière comportementale qui limite les croisements. Cependant, comme on l'a vu avec les exemples précédents, les activités anthropiques fragilisent cette barrière. Cela peut conduire à une hybridation non naturelle et donc à l'extinction génétique locale de la population la plus fragile et la moins habituée à l'humain, en cas de proximité avec l'Homme (Germain, 2007 ; Germain *et al.*, 2008).

La fragmentation des habitats des espèces animales participe à l'isolement géographique d'une population dont la viabilité s'en trouve menacée. Plus les habitats fragmentés résultant sont de petite taille, plus le danger pour les populations indigènes est grand. L'une des conséquences, par exemple, est que pour augmenter les chances de succès reproducteur, les animaux d'une population ont besoin de côtoyer d'autres individus dans leur habitat. Si les habitats sont fragmentés, cela peut amener les individus à se déplacer, parfois sur de grandes distances, à la recherche d'un partenaire de reproduction. Ces déplacements augmentent ainsi le risque de croisement des aires de répartition avec d'autres populations (Germain, 2007).

C- Diminution de la densité de population d'un taxon

La différence de taille de deux populations crée des conditions favorables à l'hybridation. En effet, chez les Vertébrés, l'hybridation se produit souvent dans des situations où localement, le nombre de partenaires de reproduction au sein de la population est limité pour au moins l'une des deux populations. Ces situations se retrouvent principalement à la périphérie de l'aire de répartition ainsi que dans les habitats fragmentés. Le nombre d'individus peut être réduit à cause de la prédation, de maladies, de phénomènes de compétition ou d'une mauvaise qualité de l'habitat.

Une telle situation est susceptible de se produire pour le chat sauvage européen *Felis silvestris silvestris*, qui peut s'hybrider avec le chat domestique *Felis catus* pour produire des hybrides fertiles. Au cours des dix-neuvième et vingtième siècles, les populations de chats sauvages ont considérablement diminué partout en Europe en raison du piégeage, de l'empoisonnement et de la fragmentation parallèles de leurs habitats. Cela a participé à fragiliser des populations en entraînant la diminution de leurs effectifs. En Suisse, les chats sauvages ont été considérés comme pratiquement éteints, car aucune preuve scientifique témoignant de leur présence n'a pu être apportée pendant 25 ans, de 1943 à 1968.

Suite à ces éradications, des disparités ont été observées entre les espèces avec certaines qui ont été très touchées et d'autres qui n'ont pas ou peu été affectées. Ces dernières espèces ont profité d'habitats nouvellement disponibles. Dans ces habitats, des populations indigènes qui n'ont pas totalement disparues se sont donc vues contraintes de cohabiter avec la nouvelle population envahissante dont la densité de population est supérieure (Germain, 2007 ; Germain *et al.*, 2008 ; Nussberger *et al.*, 2014 ; Quilodrán *et al.*, 2019).

D- Introduction d'espèces non-natives

Dans certains cas, l'introduction volontaire (individus provenant d'élevage qui étaient donc en « allopatrie artificielle » par rapport aux populations indigènes) ou non d'espèces non-natives dans des zones a provoqué un déséquilibre très important dans les effectifs de populations proches. Les espèces nouvellement introduites peuvent devenir des compétiteurs potentiels, des prédateurs, des sources de destruction des habitats. Ils peuvent également s'hybrider avec les populations indigènes proches d'eux génétiquement. L'extinction des populations natives est d'autant plus rapide que la taille de la population indigène est faible.

De plus, l'introduction d'espèces non-natives est particulièrement problématique car la forme introduite est le plus souvent familière de l'humain. Les espèces non-natives peuvent donc vivre à proximité de l'Homme, comme c'est le cas notamment pour les populations de chats domestiques. Elles peuvent également vivre à l'état sauvage, en sympatrie avec leur « homonyme » sauvage, comme le font les chats féraux qui partagent l'habitat des chats forestier (Germain, 2007).

3) Exemple de l'hybridation entre le Chat forestier (*Felis silvestris silvestris*) et le Chat domestique (*Felis catus*)

Chez les Félidés, les populations de chats forestiers d'Europe (*Felis silvestris silvestris*) et de chats sauvages d'Afrique (*Felis silvestris lybica*), ont été décrits comme étant actuellement menacées par l'hybridation possible avec le chat domestique (*Felis catus*).

Le chat forestier et le chat domestique ne sont donc pas toujours isolés d'un point de vue reproducteur et peuvent donc s'hybrider et produire des descendants hybrides fertiles (Germain, 2007).

A- Aire de répartition

Comme on l'a vu précédemment, le chat domestique s'est répandu à travers le monde au fil du temps. On peut le retrouver sous trois formes répandues dans le monde entier : le chat féral (chat domestique retourné à l'état sauvage et qui mène un mode de vie indépendant de l'Homme), le chat errant (chat domestique qui mène une vie à l'état sauvage mais qui reste à proximité de l'Homme notamment pour des raisons alimentaires), et le chat domestique de compagnie (qui vit de manière dépendante à l'Homme). Les chats féraux vivent dans des territoires individuels avec une organisation spatiale proche de celle du chat forestier. Ce dernier a, quant à lui, une aire de répartition beaucoup plus réduite. Son aire de répartition historique post-pléistocène comprenait toutes les zones boisées d'Europe et de Grande-Bretagne. Cependant cette zone a diminué au fil du temps, notamment au cours du dix-neuvième et du vingtième siècle à cause de l'expansion humaine qui a provoqué la destruction et la fragmentation de son habitat par la transformation des forêts et les déboisements. Par exemple, dans les années 1820, un ordre d'extermination des carnassiers sauvages a été lancé en Allemagne. De nombreuses espèces ont ainsi disparu en Europe centrale. Le chat forestier a également été touché, bien qu'il n'ait pas totalement disparu.

Depuis les années 1970, le statut juridique d'espèce protégée a été accordé au chat forestier sur une grande partie de son aire de répartition qui s'étend dans toute l'Europe, allant de la Russie au Portugal et de l'Ecosse au Proche-Orient, à l'exception de la Scandinavie (Figure 70). Le principal noyau de chats sauvages européens se trouve dans le quart Nord-Est de la France, en Allemagne, en Belgique, au Luxembourg et en Suisse. On trouve également une autre répartition au niveau des Pyrénées jusqu'au Sud de la Péninsule ibérique. L'aire de répartition du chat forestier en France s'étendrait sur environ 155 000 km², en augmentation par rapport à celle établie en 1984 (Figure 71). Son aire de répartition est néanmoins très fragmentée, menaçant toujours le chat forestier (Lecis *et al.*, 2006 ; Germain, 2007 ; Ruetter *et al.*, 2011).



Figure 70 : Aire de répartition globale du chat forestier *Felis silvestris silvestris* en Europe. Les zones noires correspondent aux zones de répartition du chat sauvage européen. Source : Germain, 2007

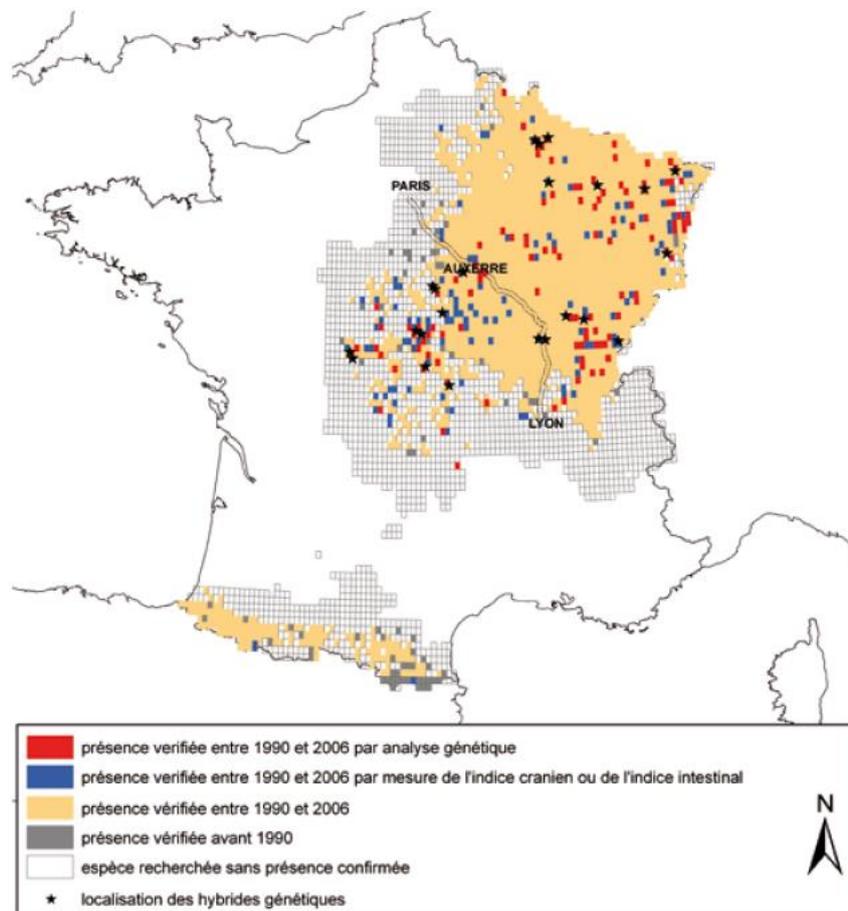


Figure 71 : Aire de répartition du chat forestier *Felis silvestris silvestris* en France entre 1990 et 2006. Les différentes couleurs indiquent la présence des chats sauvages selon les échantillons prélevés par les auteurs. Les étoiles indiquent la présence d'hybrides. Source : Ruetten et al., 2011

B- Hybridation entre le chat sauvage et le chat domestique

L'hybridation entre le chat sauvage européen et le chat domestique a été causé par plusieurs facteurs :

- l'augmentation importante de l'effectif de chats domestiques ;
- la sympatrie entre les deux espèces depuis plus de 2000 ans ;
- la fragmentation de l'aire de répartition du chat forestier et la chute de ses effectifs au cours des dix-neuvième et vingtième siècles.

Ces facteurs ont participé à créer les conditions favorisant la rencontre et la reproduction entre le chat forestier et le chat domestique, ce dernier étant devenu à la fois proche et accessible.

Actuellement, grâce aux progrès de la biologie moléculaire, différentes études ont réussi à distinguer génétiquement, sur la base de SNP, les chats sauvages, les chats domestiques et leurs hybrides (O'Brien *et al.*, 2009 ; Ruetter *et al.*, 2011 ; Nussberger *et al.*, 2013). Les scientifiques ont cherché à estimer le taux d'hybridation entre les deux populations parentales dans quelques régions d'Europe. Les populations semblaient différemment touchées par l'hybridation qui était très variable d'un pays à l'autre. Il était faible en Allemagne (18,4 % en moyenne, avec cependant une distinction nette entre l'est et l'ouest : 4 % dans l'est et 42 % dans l'ouest, Hertwig *et al.*, 2009), en Bulgarie, en Italie (8 %, Lecis *et al.*, 2006), dans le Jura Suisse (21 % avec une analyse des SNP, 37 % avec l'analyse de l'ADNmt, Nussberger *et al.*, 2014) et au Portugal (14 %, Oliveira *et al.*, 2008) alors qu'il était élevé en Ecosse (jusqu'à 88 %, Beaumont *et al.*, 2001, Yamaguchi *et al.*, 2015), en Hongrie (25 à 45 % selon les critères analysés, Pierpaoli *et al.*, 2003 ; Lecis *et al.*, 2006) et élevé mais de manière moins importante en France (26 % ; O'Brien *et al.*, 2009). Cette variabilité dépendrait de facteurs historiques, démographiques et écologiques. Les études ont par ailleurs montré que le flux génétique des chats sauvages vers la population de chats domestiques était négligeable (Germain, 2007 ; Randi, 2008 ; Mattuci *et al.*, 2015 ; Nussberger *et al.*, 2014).

C- Difficultés de distinction entre les chats sauvages, les chats domestiques et les hybrides

Le chat forestier a été décrit comme étant quasiment de la même taille que le chat domestique, mais d'une apparence plus massive et robuste, avec un pelage aux rayures peu marquées (Germain, 2007).

La variation phénotypique des populations qui s'hybrident est une condition préalable pour permettre aux écologistes de la conservation et aux gestionnaires de la faune d'identifier les populations parentales et leurs hybrides sur le terrain. Différentes études ont donc essayé de déterminer des critères morphologiques de différenciation entre les chats sauvages européens et les chats domestiques (Devillard *et al.*, 2013).

La convention de zooarchéologie européenne a d'abord été tentée de différencier les chats sauvages et les chats domestiques en démontrant la plus petite taille de ce dernier. O'Connor, (2007) a démontré qu'il pouvait être irréaliste de s'attendre à une rupture claire de la distribution des tailles entre les deux chats, un résultat renforcé par l'observation de la production d'un continuum de formes hybrides (O'Connor, 2007).

Ruetter *et al.*, (2011) ont comparé leurs résultats d'identification génétique des groupes de chat sauvage, de chat domestique et d'hybrides à leurs résultats basés sur des critères morpho-anatomiques. Leurs critères pour le pelage du chat forestier étaient :

- une queue annelée épaisse avec au moins deux anneaux complets et un manchon terminal noir ;
- une fine ligne dorsale unique, s'interrompant au niveau de la base de la queue ;
- des rayures latérales peu marquées, non liées à la ligne dorsale ;

- une couleur de fond du pelage unie, gris fauve ou fauve clair (Figure 72).
Cependant, ces caractéristiques étaient variables d'un individu à un autre (Figure 73).



Figure 72 : Phénotypique typique du chat sauvage européen *Felis silvestris silvestris*.
Le chat présentait un pelage clair, une raie noire sur le dos s'arrêtant à la base de la queue, cette dernière présente deux anneaux et un manchon terminal noirs. Source : Ruetten et al., 2011

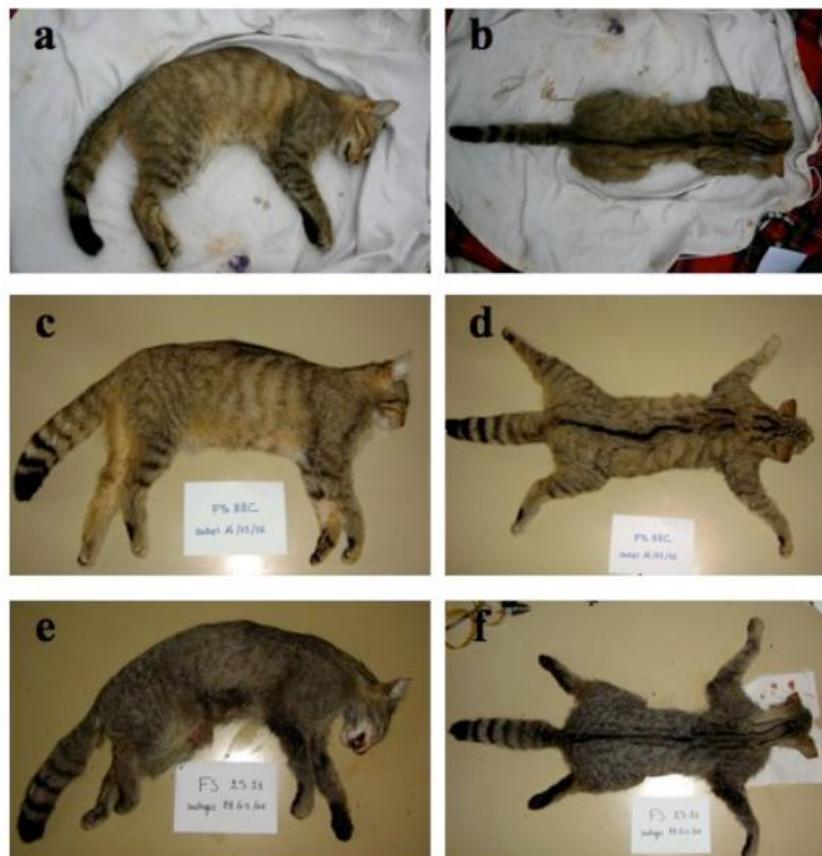


Figure 73 : Variations phénotypiques chez des chats sauvages européens *Felis silvestris silvestris*.

Les chats (capturés en France) présentent des différences en termes de coloration de pelage (ocre à gris), les motifs rayés ne sont pas marqués de la même manière, les queues présentent des tailles et des épaisseurs variables. Source : Germain, 2007

Parmi les chats classés forestiers sur la base des critères du pelage et ayant fait l'objet d'analyses génétiques, 27 % ont présenté des valeurs génétiques intermédiaires entre le chat forestier et le chat domestique. Parmi les chats classés domestiques avec les critères morphologiques, un chat a été classé génétiquement dans le groupe des chats forestiers et 45 % ont présenté des scores génétiques intermédiaires. Dans certains cas, tous les critères n'étaient pas observés simultanément et les animaux ont été classés comme douteux. Ces chats ont été répartis génétiquement entre le groupe génétique des chats forestiers et celui des hybrides (Tableau IV et Figure 74).

En ce qui concerne l'indice crânien, ce dernier a été mesuré avec le rapport entre la longueur condylobasale et le volume crânien (Figure 75). Un chat était jugé de type forestier quand cet indice était inférieur à 2,65, domestique quand il était supérieur à 2,80 et douteux dans les autres cas. Parmi les chats classés à priori forestiers sur la base de l'indice crânien, un chat a été classé dans le groupe génétique des chats domestiques, et 26 % ont présenté des scores génétiques intermédiaires. De même, parmi les chats classés à priori domestiques, 65 % a présenté des scores génétiques intermédiaires. Parmi les échantillons analysés, l'indice crânien était en moyenne de $2,33 \pm 0,13$ pour les chats génétiquement forestiers, de $3,00 \pm 0,29$ pour les chats génétiquement domestiques et de $2,62 \pm 0,40$ pour le groupe génétique des hybrides (Tableau IV et Figure 74). L'indice crânien a donc présenté de nettes différences selon les groupes de chats identifiés génétiquement, avec un continuum croissant de valeurs des chats forestiers aux chats domestiques.

Tableau IV : Comparaison entre la répartition des chats dans les différentes catégories selon les méthodes morpho-anatomiques et génétiques.

A : classification selon les critères de pelage ; B : classification selon l'indice crânien ; C : classification selon l'indice intestinal. Source : d'après Ruetten et al., 2011

A	Classification d'après le critère du pelage					
	Classification génétique	Chat domestique	Chat « douteux »	Chat forestier	Examen impossible	Total
	Domestique	26	0	0	0	26
	« Hybride »	22	7	39	5	73
	Forestier	1	14	106	10	131
	Total	49	21	145	15	230
B	Classification d'après l'indice crânien					
	Domestique	8		1	17	26
	« Hybride »	13		26	34	73
	Forestier	0		72	59	131
	Total	20	0	100	110	230
C	Classification d'après l'indice intestinal					
	Domestique	12	1	4	9	26
	« Hybride »	17	6	29	21	73
	Forestier	1	2	91	37	131
	Total	30	9	124	67	230

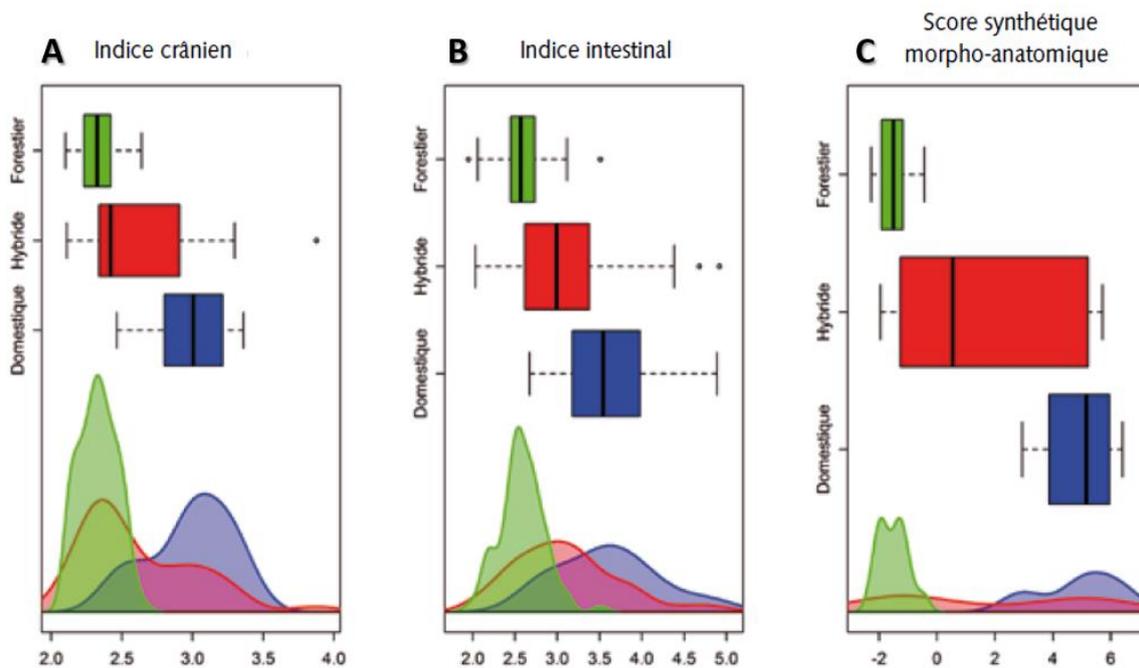


Figure 74 : Diagrammes des mesures d'indice crânien, d'indice intestinal et des scores morpho-anatomiques selon les catégories de chat.

En vert sont représentés les chats sauvages européens, en bleu les chats domestiques et en rouge les hybrides. Source : d'après Ruetten et al., 2011

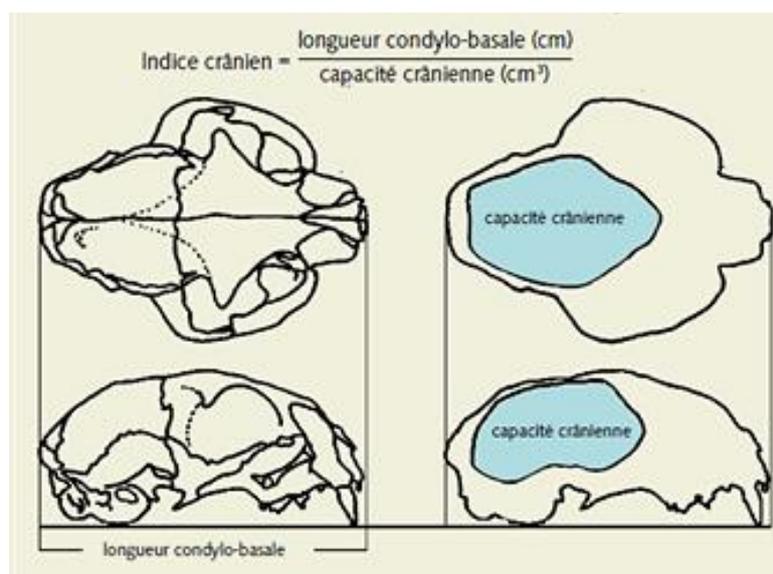


Figure 75 : Méthode de mesure de l'indice crânien.

L'indice crânien correspond au rapport entre la longueur condylobasale et le volume crânien. Ce dernier est mesuré en remplissant le crâne de grains de plomb de diamètre connu, jusqu'au bord du trou occipital. Les plombs sont ensuite reversés dans une éprouvette graduée. Source : d'après Ruetten et al., 2011

En ce qui concerne l'indice intestinal, celui-ci a été calculé par le rapport entre la longueur de l'intestin et celle du corps du chat (de la pointe du museau la queue). Les individus étaient classés en chat forestier lorsque l'indice intestinal était inférieur à 3,1, en chat domestique lorsqu'il était supérieur à

3,3 et douteux dans les autres cas. Parmi les chats classés forestiers sur la base de l'indice intestinal, quatre individus ont été classés dans le groupe génétique des chats domestiques et 23 % ont présenté des scores génétiques intermédiaires. Parmi les chats classés domestiques, un individu a été classé dans le groupe génétique des chats forestiers, et 53 % ont présenté des scores génétiques intermédiaires. Parmi les chats douteux, deux chats ont été classés dans le groupe génétique des chats forestiers et un individu a été classé dans celui des chats domestiques. L'indice intestinal était en moyenne de $2,58 \pm 0,26$ pour les chats génétiquement forestiers, de $3,58 \pm 0,57$ pour les chats génétiquement domestiques, et de $3,08 \pm 0,63$ pour le groupe des hybrides (Tableau IV et Figure 74). Les chercheurs ont donc mis en évidence une variation importante de l'indice intestinal selon les groupes de chats génétiquement identifiés.

Ruette *et al.*, (2011) ont donc conclu que la corrélation entre le score génétique et l'indice crânien d'une part, et l'indice intestinal d'autre part, était très bonne car ces deux indices expliquaient respectivement 61,1 % et 46,83 % de la variabilité du score génétique. Cependant, certaines erreurs de classification ont été observées. En effet, pour ce qui est de l'indice crânien, la classe des « hybrides génétiques » était dispersée, avec des valeurs très hautes et des valeurs basses, rendant le risque d'erreur important. En ce qui concernait l'indice intestinal, un taux d'erreur encore plus important et une plus grande dispersion des valeurs pour les hybrides ont été mis en évidence.

En outre, ces résultats ont montré que les critères morphologiques et anatomiques n'avaient pas permis l'identification des individus hybrides. Ce groupe présentait des caractéristiques anatomiques le plus souvent intermédiaires entre celles du chat domestique et du chat forestier, et souvent très proches de ce dernier (Ruette *et al.*, 2011).

Devillard *et al.*, (2013) ont évalué la fiabilité d'un ensemble de huit critères morphologiques (taille du corps et caractères du pelage) et de quatre critères anatomiques (mesures morphométriques du crâne et de l'intestin) pour distinguer des spécimens français de chats sauvages, de chats domestiques et d'hybrides (préalablement distingués d'un point de vue génétique). Ils ont mis en évidence, comme l'étude précédente, que les chats sauvages et les chats domestiques avaient pu être distingués, même en utilisant de simples critères morphologiques facilement utilisables sur le terrain tels que la morphologie de la queue, de la ligne dorsale ou des motifs sur les flancs. Les caractères anatomiques ont été plus efficaces que les critères morphologiques pour reconnaître les hybrides, mais le taux de réussite des affectations aux deux espèces est resté très faible, environ 31,6% et 1,5%, respectivement. Les caractères anatomiques les plus discriminants étaient l'indice crânien et l'indice intestinal. Cependant, les auteurs ont conclu que leur capacité à identifier des spécimens génétiquement hybrides était très faible en utilisant cet ensemble de caractères. En effet, les hybrides semblaient être séparés en deux sous-groupes de phénotype intermédiaire : hybride avec des caractères morphologiques de chat sauvage et hybrides avec des caractéristiques domestiques (Devillard *et al.*, 2013).

L'utilisation de caractères phénotypiques, tels que les caractéristiques du pelage, semble donc peu fiable pour identifier sans équivoque les chats non hybrides. Ceci a généralement été attribué à la divergence récente de la sous-espèce et à l'absence de divergence morphologique induite par la domestication mais également au processus d'hybridation et d'introgession. Cela a donc rendu difficile l'identification des spécimens de chats sauvages `` purs '' à utiliser comme référence dans les études d'hybridation (O'Connor, 2007 ; O'Brien *et al.*, 2009 ; Ruette *et al.*, 2011 ; Devillard *et al.*, 2013).

D- Coexistence entre le chat sauvage, le chat domestique et leurs hybrides

D1 - Reproduction

La présence d'hybrides prouve l'existence d'accouplements entre les chats sauvages européens et les chats domestiques. Des études se sont penchées sur les conditions nécessaires à la réalisation de ces accouplements.

L'aire de répartition conditionne la rencontre et donc la reproduction entre les populations. Il a été montré que les chats forestiers étaient principalement nocturnes et avaient tendance à éviter les alentours des habitations, au contraire des chats domestiques. De plus, contrairement à ce que laisse imaginer leur nom, les chats forestiers ne sont pas exclusivement restreints au milieu forestier. Par exemple, en région méditerranéenne, on les retrouve beaucoup dans les milieux agricoles, au sein des parcelles cultivables.

Des variations ont également été notées en ce qui concerne la taille des habitats chez les deux types de chats. Chez les chats domestiques, la superficie moyenne de l'aire de répartition peut varier de quelques hectares à plusieurs centaines d'hectares. Chez les chats européens, elle est variable d'un individu à l'autre ainsi que selon la saison et peut s'étendre sur 200 ha pour les femelles et jusqu'à 1000 ha pour les mâles.

En termes de périodes de reproduction, il a été décrit que l'activité sexuelle des mâles forestiers était saisonnière, contrairement aux chats domestiques mâles. Chez les chats sauvages européens mâles, la principale période de rut s'étend entre mi-janvier et fin février (bien que la période d'activité sexuelle puisse être plus étendue). Parallèlement à cela, chez la femelle sauvage, qui est polyœstrienne saisonnière, l'œstrus s'étend de janvier à août. En revanche, les chats domestiques en liberté ont des rythmes d'activité variés. Les mâles sont sexuellement actifs toute l'année tandis que certaines femelles ne peuvent être en œstrus que de janvier à octobre.

Ces observations combinées sur les aires de répartition et les périodes reproductives ont donc suggéré une période de chevauchement qui peut favoriser la rencontre entre les deux populations, notamment, en période d'activité sexuelle (Germain, 2007 ; Germain *et al.*, 2008).

D2- Répartition géographique actuelle

En France, l'*Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS)* permet d'assurer un suivi des populations de chats sauvages et hybrides sur le territoire. Ces dernières années, les observations ont semblé suggérer que l'aire de répartition des chats sauvages s'étendrait, comme tend à l'indiquer la collecte de chats génétiquement typés forestiers dans les départements du Centre, où ils étaient supposés avoir disparu.

Germain *et al.*, (2008) ont collecté des échantillons hybrides dans l'aire de répartition du chat sauvage européen et ont mis en évidence qu'ils n'étaient pas uniquement répartis en marge de cette aire en France contrairement à ce qui a été observé en Italie. Cela signifiait qu'en France, les hybrides étaient répartis sur toute l'aire de répartition du chat sauvage, y compris dans de nouveaux départements. Cela signifiait que le chat forestier était présent dans ces nouveaux départements et donc que la population française de chats forestiers était effectivement en expansion. Il est possible que cette augmentation soit due à la protection légale du chat sauvage mise en place en 1976 en France et en 1992 dans toute l'Union Européenne (Directive Européenne 92/43/CEE, Annexe IV). (Lecis *et al.*, 2006 ; Germain, 2007 ; Germain *et al.*, 2008 ; Nussberger *et al.*, 2014).

Germain *et al.*, (2008) ont également réalisé un suivi par radiopistage de chats forestiers, de chats domestiques et d'hybrides sur une commune des Ardennes et ont mis en évidence que les superficies des chats forestiers et des hybrides étaient similaires. En revanche, celle du domaine vital du chat domestique était plus petite. Les chercheurs ont aussi observé que les chats forestiers, les chats domestiques et les hybrides ne différaient pas pour ce qui est de leurs rythmes d'activité car aucun des trois n'était strictement nocturne. Ils pouvaient donc se rencontrer de jour comme de nuit. De plus, ils ont observé que des chats forestiers et des hybrides s'étaient approchés à moins de 100 m des fermes et des villages. Parallèlement à cela, ils ont mis en évidence que, plus les températures étaient

clémentes, plus les chats domestiques avaient tendance à s'éloigner des fermes, ce qui laissait à penser que leur rôle dans l'hybridation pouvait être accru dans les régions où les températures hivernales étaient douces.

Ces résultats ont suggéré qu'un fort recouvrement entre les aires spatio-temporelles des chats forestiers et des chats domestiques n'était pas une condition nécessaire à la présence d'hybrides (Germain, 2007 ; Germain *et al.*, 2008).

D3 - Exigences écologiques des chats forestiers et des hybrides

La collecte d'échantillons réalisée par Germain *et al.*, (2008) a permis de mettre en évidence que même si le chat forestier préférait les paysages composés d'une étendue de forêt, de broussailles et de milieux ouverts, la présence d'une forêt, en particulier une forêt de feuillus, était l'élément essentiel permettant de justifier sa présence sur une zone géographique. Ce résultat concordait avec des études antérieures estimant que la densité de chats forestiers était étroitement liée à la présence de forêts étendues et continues.

Leur analyse a également mis en avant que les hybrides ne semblaient pas avoir un type paysager préféré en particulier. Cela les rendrait donc plus flexibles que les chats forestiers, notamment en ce qui concerne leurs besoins écologiques, car ils n'avaient pas semblé être dépendants d'un habitat en particulier.

Ces résultats pourraient suggérer que les hybrides seraient plus à même de coloniser de nouveaux milieux et de résister à des changements de paysages, notamment ceux provoqués par l'Homme, tels que la dégradation des forêts ou l'urbanisation (Germain, 2007).

D4 – Régime alimentaire

Germain *et al.*, (2009) ont réalisé une analyse des estomacs de chats forestiers, de chats domestiques et d'hybrides. Ils ont mis en évidence que les petits rongeurs constituaient les proies les plus consommées par les trois groupes. Selon leurs découvertes, les chats forestiers seraient des « spécialistes facultatifs ». Leur régime alimentaire, basé essentiellement sur un type de proie (des petits rongeurs), démontrait leur régime alimentaire « spécialisé ». Parmi les petits rongeurs, les chats forestiers consomment plusieurs espèces différentes, ce qui justifie leur qualificatif de spécialistes « facultatifs ».

Les chercheurs ont également montré que les hybrides avaient un régime alimentaire semblable à la fois à celui des chats forestiers (étant donnée la présence de petits rongeurs dans leur estomac), mais aussi en partie celui des chats domestiques. En effet, des denrées alimentaires d'origine humaine similaire à la nourriture donnée aux chats domestiques de compagnie (croquettes, pâtée pour chat, restes de viande cuisinée) ont été retrouvées dans leur estomac. Cela a de nouveau suggéré la flexibilité comportementale des hybrides qui, de ce fait, pourraient être moins sensibles que les chats forestiers aux fluctuations de la disponibilité en proies.

Le chat domestique avait, quant à lui, un régime alimentaire très généraliste avec des petits rongeurs sauvages et commensaux à l'Homme, de la nourriture d'origine humaine, des insectes ou encore des oiseaux.

Ces similitudes mises en évidence entre les régimes alimentaires des trois populations ont suggéré l'existence d'un potentiel de compétition entre eux, concernant majoritairement la consommation des petits rongeurs, en particulier si leur disponibilité était faible. De plus, l'exploitation du même type de ressources alimentaires par les trois types de chats augmentait encore plus la probabilité de leur rencontre et par conséquent d'hybridation (Germain, 2007 ; Germain *et al.*, 2009).

E- Une hybridation à sens unique majoritaire ?

Tous les hybrides capturés par Germain *et al.*, (2009) ont été piégés en forêt et aucun à proximité des fermes. De plus, les chercheurs ont observé que les hybrides semblaient se comporter un peu plus comme des chats forestiers pour ce qui est de l'alimentation, de l'utilisation de l'espace et de la sélection des habitats. Avec ces observations, ils ont émis l'hypothèse que les hybrides ne proviendraient pas de femelles domestiques et, qu'ils ont été élevés par une femelle forestière et non par une femelle domestique s'ils étaient de première génération (hybrides F1). Par conséquent, ils ont également supposé que l'hybridation se ferait principalement dans le sens chat mâle domestique avec chat forestier femelle. Cela sous-entendrait que les mécanismes d'isolement seraient plus efficaces pour limiter les accouplements entre le chat mâle forestier et la femelle chat domestique que pour limiter les accouplements entre le chat mâle domestique et la femelle chat forestier. Cette différence pourrait être expliquée par le fait que les mâles chats forestiers ont une période d'inactivité sexuelle, contrairement aux chats mâles domestiques (Germain, 2007).

Cependant, Nussberger *et al.*, (2014) ont plutôt supposé que l'hybridation se produirait de manière réciproque dans les deux sens. Ils ont trouvé plusieurs chats sauvages au-delà de la troisième génération d'hybridation qui avaient de l'ADNmt du chat domestique, indiquant probablement une introgression ancienne de la lignée femelle. Ils n'ont à l'inverse pas trouvé d'introgression domestique de la lignée paternelle allant plus loin que la deuxième génération d'hybrides. Ils ont donc supposé que les accouplements entre les femelles domestiques et les mâles sauvages pourraient potentiellement être plus fréquents que l'inverse. Une autre hypothèse serait que les hybrides mâles avec des chromosomes Y domestiques introgressés pourraient avoir une survie plus faible que les hybrides avec une introgression d'ADNmt domestique (Nussberger *et al.*, 2014).

F- Discrimination des chats entre eux

Nous avons vu précédemment que la distinction morphologique entre les chats sauvages, les chats domestiques et les hybrides était sujette à de nombreuses erreurs. Cependant, la question se pose de savoir si les chats de types différents parviennent à se discriminer entre eux, car cela pourrait influencer les rencontres menant à un accouplement. Soit les chats sont capables de se distinguer (bien que cela n'empêcherait pas forcément l'accouplement), soit l'hybridation pourrait être favorisée par le fait que les chats ne parviennent pas à se distinguer comme appartenant à des populations différentes.

Liénard, (2003) et Germain, (2007) ont montré que ce type d'étude était difficile à réaliser. Liénard (2003) a analysé à partir de séquences vidéo le comportement de chats soumis à deux échantillons d'urine : une de leur type et une de l'autre type afin de tester une discrimination forestier/domestique. Cette expérimentation a nécessité de disposer, d'une part, d'urine (fraîche ou vieillie) de plusieurs chats forestiers et chats domestiques mâles et femelles adultes. Les résultats ont indiqué qu'il était difficile d'éviter les biais associés à la vie en captivité des chats forestiers avec, par exemple, le biais lié au simple effet de la nouveauté. Par ailleurs, dans l'étude, les chats s'intéressaient peu à l'urine vieillie. Cela suppose que, dans la nature, la discrimination olfactive ne constituerait pas une barrière à l'hybridation si les marques olfactives trouvées par les chats étaient majoritairement anciennes. Cependant, les résultats ont montré une tendance discrète, bien que non significative, à la discrimination entre les populations domestiques et sauvages, qui pourrait être plus importante chez les chats domestiques que chez les chats forestiers (Liénard, 2003 ; Germain, 2007).

4) Importance de la conservation des espèces de chat sauvage

Comme on l'a vu précédemment, l'hybridation peut être une force puissante pouvant conduire rapidement vers l'extinction d'une population, et les hybrides issus du croisement entre le chat sauvage européen et le chat domestique existent. Selon Wolf *et al.*, (2001) une fois l'hybridation actée, des mesures doivent être rapidement mises en place pour déterminer si l'hybridation est susceptible de présenter une menace. Il est par exemple possible d'estimer l'effectif de l'espèce indigène, de l'espèce envahissante et des hybrides, le tout sur plusieurs générations. Si les observations montrent une diminution de la population indigène, cela signifie que celle-ci est en danger. Un inconvénient peut cependant être rencontré dans l'interprétation et l'extrapolation des résultats car la courbe d'extinction n'est pas linéaire. De manière classique, le déclin de la population en danger commence lentement mais s'accélère en raison d'un effet de rétroaction. En effet, la diminution de l'effectif de la population menacée entraîne une diminution des chances de trouver un partenaire conspécifique, ce qui diminue à son tour un nombre réduit d'individus conspécifiques dans la génération suivante, et ainsi de suite.

Dans le cas où l'effectif de l'espèce envahissante est faible et que les hybrides sont désavantagés de manière sélective, l'espèce indigène purgera probablement la majeure partie du génome étranger, en ne conservant que les allèles bénéfiques. Mais si la population indigène est minoritaire, l'extinction par assimilation génétique et/ou par dépression de consanguinité, devient de plus en plus probable, quelle que soit la *fitness* des hybrides. Ce phénomène est particulièrement important lorsque la population envahissante est constituée d'animaux domestiqués, qui ont été sélectionnés artificiellement en fonction des besoins et des modes de vie humains. La propagation de leurs allèles dans les populations sauvages peut avoir de graves conséquences sur l'aptitude, l'écologie et le comportement des animaux sauvages. Dans ce dernier cas, des stratégies de conservation doivent être mises en place rapidement.

D'un point de vue plus global, les interventions précoces seraient susceptibles d'être moins coûteuses à la fois économiquement et écologiquement que des interventions plus tardives. De plus, le fait d'attendre plus longtemps risquerait d'entraîner l'irréversibilité de la menace pour les chats sauvages (Wolf *et al.*, 2001 ; Nussberger *et al.*, 2014 ; Quilodrán *et al.*, 2020).

A- *Scenarii d'évolution de l'introgession*

Quilodrán *et al.*, (2020) ont réalisé des schémas de modélisation des interactions entre le chat sauvage européen et le chat domestique, dans le Jura Suisse, afin d'évaluer l'évolution de l'hybridation et de l'introgession entre les deux populations. Ils ont intégré à leur modèle le comportement solitaire des chats sauvages afin de gagner le plus possible en précision. Ils ont également intégré la compétition entre les populations de chats, notamment la compétition pour les ressources environnementales. Leurs résultats ont cependant montré que le modèle sans compétition entre les chats serait le modèle qui expliquerait au mieux le niveau actuel d'introgession. Cela a suggéré qu'il était possible que la compétition se soit produite lors de l'expansion récente de l'aire de répartition des chats sauvages, et qu'elle pourrait potentiellement jouer un rôle à l'avenir, lorsque la dynamique spatiale des chats sauvages atteindra l'équilibre démographique.

Quatre scenarii ont été décrits, selon la taille des populations de chats sauvages (Nsauv) et de chats domestiques (Ndom) (Figure 76) :

- scénario « pas de changement » (Nsauv < Ndom) : dans ce scénario, il était supposé le maintien du niveau actuel de croisement et de taille des populations (actuellement, la taille de la population de chats sauvages est inférieure à celle des chats domestiques). Ce modèle a montré que les chats sauvages seraient progressivement introgressés par les chats domestiques à un rythme croissant, jusqu'à ce qu'ils deviennent difficilement distinguables des chats domestiques. Sans compétition, 50 % du pool génétique des chats sauvages devrait

être composé d'allèles de chats domestiques dès la 26^{ème}, 15^{ème} ou la 20^{ème} génération à partir de maintenant (selon si l'étude a été réalisée avec des marqueurs autosomiques, l'ADNmt et le chromosome Y, respectivement). Suivant ce scénario, les chats sauvages seraient assimilés aux chats domestiques dans moins de 250 ans.

En utilisant le modèle de compétition, des résultats similaires ont été obtenus, mais il fallait plus de générations pour atteindre les mêmes valeurs d'introgession. Un niveau d'introgession de 50 % du pool génétique du chat sauvage a été obtenu à la 30^{ème}, la 20^{ème} ou la 44^{ème} génération (selon les marqueurs). Ce scénario a également montré que les chats domestiques seraient beaucoup moins introgressés car la taille de leur population est plus grande que celle des chats sauvages. Néanmoins, il restait toujours une petite proportion d'allèles de chats sauvages dans le pool génétique des chats domestiques ;

- scénario « tailles égales » ($N_{sauv} = N_{dom}$) : dans ce scénario, la taille de la population de chats sauvages avait augmenté jusqu'à une taille égale à celle de la population des chats domestiques. Sans compétition, 50 % d'introgession serait atteinte à la 46^{ème}, 21^{ème} ou 45^{ème} génération (selon les marqueurs). Avec compétition, le niveau d'introgession de 50 % avait été atteint à la 115^{ème} génération pour les marqueurs ADNmt. En revanche, ce niveau n'avait jamais été atteint pour les marqueurs autosomiques ou le chromosome Y au cours des 130 générations simulées. Par rapport au scénario « pas de changement », le niveau d'introgession le plus élevé observé était d'environ 20 % à 26 % inférieur (pour les marqueurs autosomiques et l'ADNmt, et pour le chromosome Y respectivement) en considérant des tailles de population égales sans compétition. Avec compétition, les niveaux d'introgession projetés avaient baissé d'environ 45 % à 60 % par rapport au scénario précédent.
- scénario « plus grande taille » ($N_{sauv} > N_{dom}$) : dans ce scénario, l'introgession avait été réduite en considérant une taille de population de chats sauvages deux fois plus grande que celle des chats domestiques. Sans compétition, 50 % d'introgession avait été atteint à la 76^{ème}, la 36^{ème} ou la 97^{ème} génération (selon les marqueurs). Avec compétition, le taux d'introgession de 50 % n'avait jamais été atteint pour aucun des marqueurs génétiques. Une valeur de 21 % d'allèles autosomiques serait introgressée à partir des chats domestiques chez les chats sauvages, ainsi que 18 % de leur ADNmt et 6 % de leur chromosome Y dans cent ans. Dans ce scénario, même si, dans un avenir proche, le taux d'introgession devenait plus élevé qu'actuellement, il n'augmentait pas de la même façon que dans les autres scénarios à long terme ;
- scénario « arrêter l'hybridation » ($N_{sauv} < N_{dom}$) : ce scénario, avec ou sans compétition, était le seul où l'introgession se stabilisait ou était plus faible qu'aujourd'hui. Sans compétition, dans cent ans, 13 % d'allèles autosomiques chez les chats sauvages seraient introgressés à partir de chats domestiques, de même que 8 % de leur ADNmt et 1 % de leur chromosome Y. Avec compétition, dans cent ans, 10 % d'allèles autosomiques chez les chats sauvages seraient introgressés à partir de chats domestiques, ainsi que 3 % de leur ADNmt et 0 % de leur chromosome Y. Dans ce modèle, l'introgession n'avait pas atteint 50 % pour aucun marqueur génétique ou modèle de compétition. Par rapport au scénario « pas de changement », les valeurs d'introgession extrêmes avaient été réduites de 85 à 100 %.

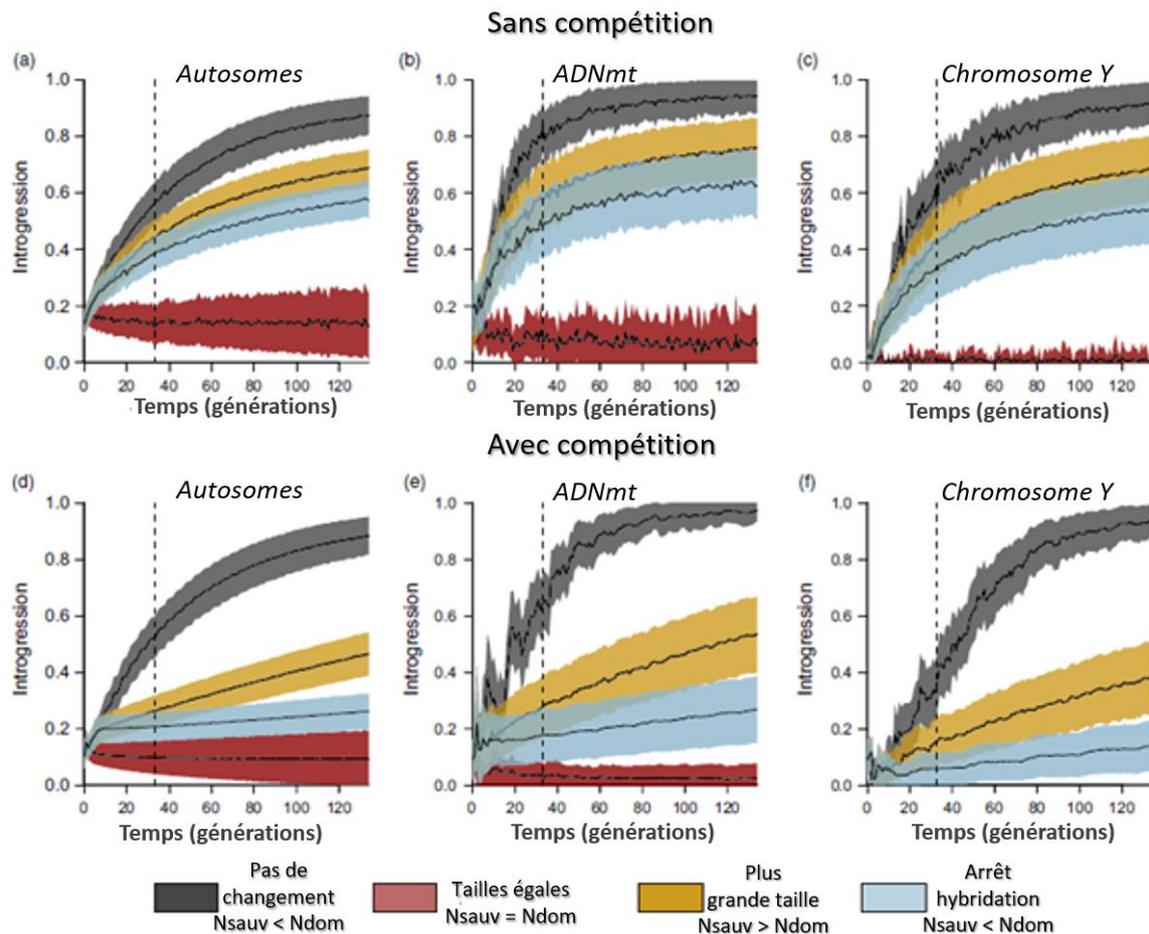


Figure 76 : Niveaux d'introgression simulés au fil du temps chez les chats sauvages européens selon différents scénarii.

Les lignes pointillées verticales indiquent la projection dans 100 ans. Les graphiques a, b et c représentent des scénarii sans compétition entre les catégories de chats, tandis que les graphes d, e et f incluent la compétition entre les catégories de chats. La compétition au sein des populations de chats est toujours incluse dans les simulations. Les valeurs sont moyennées sur 10 000 simulations. Chaque couleur représente un scénario différent. Source : Quilodrán et al., 2020

Les simulations de Quilodrán et al., (2020) ont montré que la quantité d'introgression chez les chats sauvages devrait augmenter dans un avenir proche, conduisant à une perte de distinction génétique entre les chats sauvages et domestiques, à moins que l'hybridation ne soit arrêtée. La plus grande introgression est projetée sous l'hypothèse du scénario dans lequel les paramètres démographiques ne sont pas différents de ceux d'aujourd'hui (scénario « Pas de changement », $N_{sauv} < N_{dom}$). Même dans les cas les plus favorables aux chats sauvages, notamment grâce à un éventuel avantage compétitif pour les chats sauvages et une taille de population de chats sauvages égale ($N_{sauv} = N_{dom}$) ou égale à deux fois celle des chats domestiques ($N_{sauv} > N_{dom}$), l'introgression augmentait même si cela évoluait lentement. La seule exception à cette augmentation de l'introgression était le scénario « arrêter l'hybridation », même sans modification des tailles de populations actuelles ($N_{sauv} < N_{dom}$; Quilodrán et al., 2020).

B- Conservation de l'animal

B1- Conservation du chat sauvage

Il a été postulé que les chats sauvages et les chats domestiques s'hybridaient potentiellement depuis plus de 2 000 ans, depuis que les Romains ont introduit les chats domestiques dans l'aire de répartition du chat sauvage européen (Faure et Kitchener, 2009). Selon certains auteurs, le concept de chat sauvage « pur » devrait être exclu, en raison de cette longue sympatrie entre les deux populations. Comme il ne semble exister aucune population de chats sauvages qui serait restée isolée des chats domestiques et pourrait ainsi servir de témoin, les caractéristiques du chat forestier avant l'introduction de chats domestiques en Europe sont donc inconnues (Germain, 2007 ; Devillard *et al.*, 2013 ; Nussberger *et al.*, 2014).

Au milieu du 20^e siècle, les chats sauvages ont été protégés par la loi dans plusieurs pays : 1952 en Allemagne, 1962 en Suisse, 1976 en France et 1992 dans toute l'Union Européenne (Directive Européenne 92/43/CEE, Annexe IV). Ils sont également protégés à l'échelle mondiale par la Convention sur le commerce international des espèces menacées d'extinction (CITES Annexe II, 2006). Leurs populations se sont peu à peu rétablies depuis (O'Brien *et al.*, 2009 ; Nussberger *et al.*, 2014).

Parallèlement, le nombre de chats domestiques a également augmenté. Par exemple, la population suisse de chats domestiques est passée de 1,2 à 1,5 million entre 1995 et 2012. En France, elle est passée de 8 millions à 10 millions entre 1986 et 2006. Et il faut en plus rajouter à cela la population de chats domestiques féraux. Cette augmentation de la densité des deux populations félines a participé à favoriser les rencontres et donc l'hybridation entre les deux populations (Nussberger *et al.*, 2014).

La Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) ainsi que les Listes Rouges de plusieurs pays mentionnent l'hybridation avec des chats domestiques comme une menace majeure pour les chats sauvages. Cependant, l'introgression d'allèles domestiques dans le pool génétique des chats sauvages a été difficile à estimer avec précision jusqu'à présent, à cause des difficultés à reconnaître de manière fiable les hybrides sur des critères morphologiques. A cause de cela, le chat sauvage européen n'est « que » classé comme préoccupation mineure (*Least concern*) au niveau mondial selon la Liste Rouge de l'UICN (la dernière évaluation datant de 2015). Au Royaume-Uni, l'état de conservation est décrit comme « mauvais » et la tendance est au « déclin » selon la Directive de la Communauté Européenne sur la conservation des habitats naturels et de la faune et de la flore sauvage (92/43/CEE). La Liste Rouge du Portugal a classé le chat sauvage comme une espèce vulnérable. Différentes divergences existent donc entre les principaux organismes de conservation sur le statut du chat sauvage européen. Cela montre la confusion qui existe pour s'accorder sur les impératifs de conservation de cette sous-espèce. Cela peut venir, entre autres, de la difficulté à définir son statut taxonomique ainsi que celui du chat domestique. En effet, selon la définition biologique de l'espèce, deux espèces sont différentes si elles ne peuvent pas se reproduire entre elles et donner une descendance fertile. Or, dès lors qu'il est avéré que deux espèces se reproduisent entre elles, comme c'est le cas entre le chat sauvage et le chat domestique, l'espèce initialement protégée peut perdre son statut légal de protection en même temps qu'elle perd celui d'espèce. Cela a donc des implications importantes en termes de conservation. En effet, il semble nécessaire de définir scientifiquement et du point de vue de la conservation, ce qu'est un chat forestier, pour pouvoir identifier clairement les problèmes posés pour sa conservation (Oliveira *et al.*, 2008 ; O'Brien *et al.*, 2009 ; Nussberger *et al.*, 2014 ; Yamaguchi *et al.*, 2015 ; Senn *et al.*, 2018).

Au-delà de la conservation du chat sauvage en lui-même, il est important de prendre en compte son rôle dans l'écosystème. En effet, il occupe une place importante dans l'écosystème agroforestier européen. Il a été décrit qu'il participait à l'équilibre de la biocénose forestière, c'est-à-dire l'ensemble des êtres vivants au sein des forêts, en étant au sommet d'une pyramide trophique. La diminution de sa population puis son extinction auraient donc un impact considérable en termes de dynamique des populations, notamment celle des proies. Protéger le chat sauvage revient donc également à protéger l'écosystème dans lequel il évolue (Germain, 2007 ; O'Brien *et al.*, 2009).

Malgré les protections légales mises en place, d'autres facteurs de risques subsistent (persécutions illégales, perte d'habitat et fragmentation, accidents). De plus, ces protections ne protègent pas de l'hybridation. D'autres mesures doivent donc être mises en place pour protéger la population de chats sauvages européens de l'extinction (Lecis *et al.*, 2006).

B2 – Modèle du chat sauvage écossais

Le chat sauvage d'Écosse, ou chat sauvage écossais, serait une sous-population du chat sauvage européen sur la base du consensus taxonomique actuel. Il n'existe cependant pas actuellement d'estimations de divergence génétique entre le chat sauvage en Écosse et en Europe continentale. Des études ont estimé que le chat sauvage écossais pourrait être en danger critique d'extinction. La population restante pourrait être de 400 individus (Kitchener *et al.*, 2005 ; Senn *et al.*, 2018).

Le chat sauvage d'Écosse est le seul félin sauvage indigène survivant en Grande Bretagne. Il est en voie de disparition et bénéficie, au Royaume-Uni, d'une protection juridique complète en vertu de l'annexe 5 de la *Wildlife and Countryside Act*, 1981. Depuis la publication de la « Déclaration de politique de l'UICN sur l'élevage en captivité » (1987), il a été recommandé que lorsqu'une population de taxons de vertébrés tombe en dessous de mille individus, une coopération rapide entre les conservationnistes et spécialistes de l'élevage en captivité se mette en place (Kitchener *et al.*, 2005 ; Senn *et al.*, 2018).

Cependant, il y a eu une confusion importante ces dernières années concernant la conservation pratique du chat sauvage écossais, y compris l'application de la législation de protection, en grande partie en raison des difficultés d'identifier de manière fiable les chats sauvages par rapport à son hybridation introgressive étendue avec le chat domestique. En effet, plusieurs études ont cherché à établir des critères morphologiques pour le distinguer de ses homologues domestiques mais aucun critère n'était fiable et pratique d'utilisation à 100% (Yamaguchi *et al.*, 2004b ; Kitchener *et al.*, 2005).

Comme première réaction, un programme d'élevage en captivité a été mis en place, sous le contrôle de l'Association britannique et irlandaise des zoos et aquariums, afin d'établir une population captive autosuffisante de chats sauvages. Les individus issus de ces élevages captifs pourraient être utilisés pour de futures réintroductions ou pour renforcer les populations existantes. Cela permettrait également aux chercheurs d'étudier la morphologie et la génétique du chat sauvage écossais, par rapport à l'hybridation introgressive, en effectuant des accouplements connus et contrôlés avec des chats domestiques et des hybrides dont les caractéristiques (d'ascendance, de morphologie et de génétique) sont connues. Cependant, cela impliquerait que les chats sauvages prélevés dans la nature soient « purs » afin d'établir une population cohérente et représentative (Kitchener *et al.*, 2005).

Par la suite, l'action de conservation pour le chat sauvage en Écosse s'est mis en place et a donné naissance à un plan d'action national. Ce plan a été approuvé par 23 organisations partenaires et s'est étendu de 2015 à 2020. Il comprenait des mesures Piègeage-Stérilisation-Vaccination-Relâchement (PSVR) pour les chats sauvages et les individus qui présentaient des signes clairs d'hybridation dans les six domaines prioritaires sélectionnés. Ce plan comprenait également un programme d'éducation sur la possession responsable de chats, visant à réduire le nombre de chats domestiques non stérilisés dans les aires de répartition du chat sauvage ; différents projets d'étude de terrain dont le but était d'augmenter la connaissance de l'espèce afin de renforcer au mieux les mesures de conservation *ex situ* pour les chats sauvages, à la fois en évaluant les animaux actuellement en captivité, et en déterminant des éventuels fondateurs supplémentaires. L'élevage en captivité en vue de la réintroduction s'est poursuivi car le relâchement de chats élevés en captivité était une hypothèse de conservation qui avait été envisagée. Cependant, elle nécessitait de trouver des zones exemptes de menace pour pouvoir relâcher les chats.

Deux principaux moyens de distinction des chats sauvages ont été utilisés dans la mise en œuvre du plan d'action pour la conservation, combinant des tests de notation du pelage et un test génétique basé sur des SNP. Senn *et al.*, (2018) ont découvert que chez les chats sauvages d'Écosse, la majorité étaient classés comme des hybrides génétiques. Ces résultats étaient fortement révélateurs d'une accélération récente de l'hybridation.

Des mesures de gestion ont depuis été prises pour réduire l'hybridation, avec par exemple certains chats retirés de la population reproductrice.

D'autres hypothèses d'action ont également été évoquées, telles qu'une gestion génétique plus précise en identifiant et en éliminant les sections introgressées du génome. Cependant, toute tentative d'éliminer les parties introgressées du génome par l'élevage en captivité et les croisements peut également supprimer une variation adaptative importante.

De plus, si le niveau de consanguinité s'avérait élevé, ce serait un problème tout aussi préoccupant pour la population de chats sauvages écossais en captivité. Le sauvetage génétique de la population avec des chats sauvages d'Europe continentale pourrait devenir la seule option de rétablissement de la population à long terme. Notons que la consanguinité deviendra également une menace pour les populations à l'état sauvage, à mesure que l'effectif de ces dernières diminue (Senn *et al.*, 2018).

C- Conservation de l'habitat

La réduction et la fragmentation des habitats naturels par l'Homme ont été décrits comme constituant une menace majeure pour les carnivores, notamment les chats sauvages européens, qui sont d'autant plus sensibles à ces changements que les effectifs de leurs populations sont réduits.

La fragmentation de l'habitat accentue l'isolement des individus et augmente les probabilités de rencontre avec des chats domestiques. Par exemple, c'est comme cela que la population féline d'Allemagne s'est retrouvée séparée en une population de chats forestiers isolée au nord de l'Allemagne et une autre connectée aux populations de l'est de la France, du Luxembourg et de la Belgique (Germain, 2007 ; Oliveira *et al.*, 2008 ; Hertwig *et al.*, 2009).

Différentes options ont été suggérées pour sauvegarder les populations de chats sauvages. Une stratégie consisterait à transplanter la population menacée de chats sauvages dans un lieu plus isolé. Cependant, cela pourrait au contraire créer un problème de survie de la population qui se retrouverait, en plus, dans un plus grand isolement provoqué par le nouvel emplacement, même s'il n'était que transitoire. Une autre option, l'amélioration de l'habitat, peut représenter la meilleure solution à long terme. L'un des points importants sur lequel s'appuyer pour le maintien des populations de chats forestiers serait d'encourager son actuelle expansion en préservant et/ou en aménageant des habitats naturels. Cela pourrait être envisagé par la restauration des corridors aidant à la dispersion et au déplacement des populations de chats sauvages, ou l'expansion des forêts de feuillus, le développement de zones protégées ou encore l'utilisation durable d'autres forêts par exemple (Wolf *et al.*, 2001 ; Lecis *et al.*, 2006 ; Germain, 2007).

Dans cette perspective de protection des habitats, des études ont suggéré de s'intéresser à différentes zones en particulier :

- les zones dans lesquelles les populations de chats forestiers ont subi une forte diminution de leurs effectifs au cours des dernières décennies ;
- les zones de récente expansion du chat forestier ;
- les zones où les effectifs de chats sauvages sont faibles et les populations isolées ;
- les zones où la densité de chats domestiques a augmenté en parallèle de l'augmentation de la densité humaine ;
- les zones où l'habitat a été modifié (agriculture intensive, plantation de forêt) ;
- les zones où les chats forestiers divergent le plus des chats domestiques.

L'hypothèse qui a été émise par ces études est que si l'hybridation et les campagnes de destruction sont minimisées dans ces zones, les populations de chats forestiers se maintiendront et continueront à s'adapter à l'environnement, cela en minimisant les contacts avec les chats domestiques.

Cette approche par zones pourrait cependant être compliquée, notamment en France, car elle ne prend en compte que l'hybridation entre chats forestiers et chats domestiques, sans tenir compte du rôle potentiel des hybrides, pourtant responsables d'introgression. Cela a donc suggéré la nécessité de coupler ces propositions de conservation des habitats ou de conservation par zones avec d'autres méthodes de conservation (Germain, 2007).

D- Limitation des populations de chats domestiques et sensibilisation des propriétaires

Le taux de réussite des croisements qui expliquerait le mieux le niveau actuel d'introgression entre chats sauvages et chats domestiques dans le Jura suisse a été estimé à environ 6 %. Cela signifie qu'environ 6 % des rencontres entre le chat sauvage européen et le chat domestique aboutirait à une progéniture hybride fertile. Afin de limiter les populations de chat domestiques dans les aires de répartition du chat sauvage, différentes méthodes ont été évoquées (Quilodrán *et al.*, 2019).

Il a d'abord été suggéré que l'espèce envahissante et les hybrides pouvaient être éliminés complètement de l'aire de répartition des espèces menacées. Différents moyens pourraient être mis en place pour arriver à ce résultat, tels que l'exclusion des chats (par des clôtures), de dépôt d'appâts empoisonnés, le piègeage, la chasse, la gestion de l'habitat (provoquer des incendies), gestion des proies (réduction/élimination des populations de lapins et/ou de rongeurs pour réduire les ressources pour les populations de chats). Cependant, cela a semblé compliqué du fait de la taille étendue de l'aire de répartition des chats sauvages et de la population de chats domestiques de taille importante. La mise en place de programme d'éradication peut être dangereuse à cause de la difficulté de distinguer morphologiquement les chats forestiers, les chats domestiques et les hybrides. Si des individus sauvages étaient éliminés, cela serait plus préjudiciable que bénéfique pour la population de chats forestiers. De plus, ces stratégies de gestion ne conviendraient pas à la gestion des chats domestiques qui ont une relation avec un propriétaire (Wolf *et al.*, 2001 ; Germain, 2007 ; Kennedy *et al.*, 2020).

D'autres études ont proposé d'interdire ou de stériliser les chats domestiques à proximité des zones de répartition du chat sauvage, en particulier dans celles où des mesures de conservation sont mises en place. Cependant, certains chercheurs nuancent le bénéfice de cette stratégie en disant qu'il s'agirait d'une perte de temps et d'argent s'il n'y a pas, en amont, des campagnes de sensibilisation et d'éducation des propriétaires sur le contrôle de la reproduction de leurs chats (Lecis *et al.*, 2006 ; Germain, 2007).

Des stratégies de piègeage-stérilisation-relâchement (PSR) ou des méthodes de lutte biologique (immunocontraception) ont été mises en place dans différents endroits (Senn *et al.*, 2018 ; Kennedy *et al.*, 2020).

Kennedy *et al.*, (2020) ont rapporté la gestion de l'AMRRIC (*Animal Management in Rural and Remote Indigenous Communities*), une organisation nationale à but non lucratif en Australie, qui utilise l'approche *One Health* afin de coordonner les services vétérinaires et les services éducatifs dans les communautés autochtones. Ils ont réalisé différentes simulations en fonctions du taux d'augmentation de stérilisation. Ils ont mis en évidence qu'une augmentation de la stérilisation de 50 % des chattes âgées de 4 mois à 5 ans était la méthode la plus efficace.

Différentes méthodes ont également été testées : pas de contrôle (témoin), piègeage-abattage (PA), piègeage-stérilisation-relâchement (PSR), et piègeage-retrait (PR, c'est-à-dire euthanasie ou adoption). Les résultats ont montré que toutes les méthodes de gestion simulées ont entraîné une diminution de la taille de la population des chats domestiques pour un effectif de chattes stérilisées s'élevant à 25 % (témoin = 0,94 %, PA = 10,6 %, PSR = 22,5 % et PR = 47,26 % de réduction) et 50 % (témoin = 0,94 %, PA = 21,98 %, PSR = 48,4 % et PR = 86,4 % de réduction).

Des études ont également testé différentes simulations de stérilisation différentielle des mâles et des femelles. Les observations générales ont suggéré que les campagnes de stérilisation des chats domestiques devraient inclure à la fois les mâles et les femelles, en lien avec l'hybridation supposée réciproque entre les mâles et les femelles domestiques et sauvages (Nussberger *et al.*, 2014 ; Kennedy *et al.*, 2020).

E- Réintroduction de chats forestiers

Dans le cas hypothétique où une population parentale menacée ne serait pas encore totalement introgressée et contiendrait encore un nombre relativement élevé d'individus issus des populations parentales, il serait envisageable de mettre en place des programmes d'élevage et de réintroduction. En effet, bien que la conservation *in situ* représente un moyen efficace de protéger les populations menacées, il semblerait que toutes les espèces ne puissent pas être préservées dans leurs habitats naturels. Par conséquent, la conservation *ex situ* et les réintroductions sont devenues des mesures courantes de conservation des espèces (Germain, 2007 ; Witzemberger et Hochkirch, 2014).

Pour le chat sauvage européen, la mise en place de tels programmes pourrait aider à soutenir les mécanismes d'expansion déjà en marche, mais également à éviter l'extinction de populations isolées. Plusieurs projets de la sorte ont été menés en Europe et notamment en Suisse, en Allemagne et en Espagne. Cependant, les conséquences des réintroductions sont restées difficiles à évaluer.

De plus, certaines précautions sont importantes à prendre avant de mettre en place des programmes de réintroduction. Premièrement, la réintroduction doit obligatoirement s'accompagner de la protection légale de cette population et celle du chat forestier devrait être renforcée. En effet, bien que légalement protégé, le chat forestier est toujours directement persécuté par la chasse et le piégeage. Par exemple, lors de ses observations en France, Germain (2007) a retrouvé des plombs dans le corps de certains chats forestiers autopsiés et une femelle de chat forestier, suivie dans les Ardennes, a été retrouvée prise dans un collet.

Ensuite, les programmes de réintroduction doivent s'accompagner de connaissances solides sur l'écologie de la population à protéger. En effet, il semble primordial de connaître les besoins écologiques de l'espèce réintroduite ou des populations locales de cette population, ainsi que d'analyser la viabilité des populations, afin cibler au mieux les zones les mieux adaptées pour la réintroduction. Prédire les habitats favorables à une population, en termes de taille, de disponibilité des ressources, de risques, constituent la base même des programmes de réintroduction (Germain, 2007).

En 2006, le *Journal of Applied Ecology* a publié un article répertoriant les 100 questions écologiques les plus préoccupantes. Parmi celles-ci, figurait une interrogation sur le risque que l'utilisation de populations non-locales dans des programmes de réintroduction puisse entraîner une perte d'adaptation génétique locale ou une dépression consanguine. La diffusion incontrôlée d'organismes sauvages modifiés pourrait avoir des impacts importants sur la structure des populations locales, entraînant une perte de diversité génétique et d'éventuelles extinctions locales par hybridation introgressive. Il est donc important de garder en tête le maintien de l'intégrité génétique des chats sauvages en vérifiant que tous les individus fondateurs et contributeurs des programmes de conservation permettent de préserver la diversité et d'assurer une base génétique la plus large possible, afin de prévenir une dépression consanguine et maintenir le potentiel évolutif. En plus de cela, les programmes de conservation et de réintroduction doivent impérativement utiliser uniquement des chats sauvages « purs » (Randi, 2008 ; Driscoll *et al.*, 2011 ; Witzemberger et Hochkirch, 2014).

F- La place et le rôle des populations hybrides

Comme on l'a vu, l'hybridation semble difficile à freiner. Au vu de la situation, certains auteurs ont suggéré que la protection des individus hybrides pourrait être l'unique solution de conservation envisageable. Cela implique de comprendre de manière précise, le rôle et la place des hybrides au sein des populations de chats forestiers, et notamment s'ils peuvent être une source de danger potentiel pour le chat forestier. Ces auteurs tendent à alléger l'impact de l'hybridation entre le chat sauvage et le chat domestique, en disant que si l'on considère ces deux populations comme appartenant à une seule espèce polytypique, l'hybridation paraît moins importante que si l'on considère le chat sauvage comme une espèce à part entière. Cela réduirait, par exemple, la compétition potentielle entre les hybrides et les chats forestiers à une simple compétition intraspécifique. Avec cette réflexion, les hybrides pourraient même être perçus comme contribuant à l'expansion de la population du chat sauvage (Germain, 2007).

Cela n'empêcherait cependant pas le échange de gènes entre les populations domestiques et hybrides de continuer à évoluer et ainsi poursuivre l'introgression d'allèles domestiques dans les populations de chats forestiers. Cependant, certains auteurs considèrent cela comme un changement progressif du phénotype forestier vers un phénotype hybride plus flexible même si, à long terme, cela entraînerait la perte du phénotype initial du chat forestier dans l'écosystème. En effet, l'hybridation a été décrite comme un processus facilitant la diversification évolutive des animaux. Elle conduirait à une innovation évolutive rapide, notamment via la production de nouveaux génotypes et phénotypes. L'hybridation contribuerait de plus à freiner les effets de la consanguinité. Cependant, les chats sauvages européens ne semblent pas souffrir d'une consanguinité élevée à l'heure actuelle, car il a été montré qu'ils présentaient une diversité génétique et une hétérozygotie assez élevées en Europe occidentale (Germain, 2007 ; Devillard *et al.*, 2013 ; Nussberger *et al.*, 2014).

5) *Vers la naissance de nouvelles espèces ? Exemple du chat renard Corse*

En 2008, l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS) a identifié une potentielle nouvelle espèce de félin dans la forêt d'Asco en Corse. Ce félin a été appelé *ghjattu-volpe*, ce qui signifie « chat-renard » en langue corse.

Cet animal présentait des caractéristiques particulières qui permettaient de l'identifier. Il avait un pelage dense de couleur rousse sombre, il mesurait 90 cm en longueur et pesait un peu moins de 4 kg à l'âge adulte. Il présentait de larges pavillons auriculaires, de courtes moustaches, des motifs de pelage zébrés au niveau des pattes antérieures, des canines particulièrement développées par rapport au chat domestique et une longue queue en panache avec des anneaux et un manchon terminal noirs. L'ONCFS, a mis en place en 2008 des mesures afin d'étudier ce chat-renard. Ils ont capturé 12 des 16 chats recensés afin de les examiner, de leur implanter une puce d'identification et un collier GPS, puis de les relâcher. Par la suite, leurs résultats ont montré que le chat-renard avait une activité nocturne. Il se déplaçait sur de larges domaines, allant jusqu'à 2500 mètres d'altitude.

L'objectif annoncé de l'ONCFS était de faire reconnaître ce chat pour qu'il bénéficie d'une protection légale. Le chat-renard pourrait être une nouvelle espèce de félin, mais des recherches génétiques sont nécessaires pour l'attester. Jusqu'à présent, les recherches ont montré que son ADN se distinguait de celui du chat sauvage européen et se rapprochait de celui de *Felis silvestris lybica*. Son identité génétique exacte reste cependant encore à déterminer (La Dépêche, 2019 ; Le Monde, 2019).

CONCLUSION

Ce travail bibliographique a permis de retracer l'histoire du chat domestique, *Felis catus*. Ce dernier aurait pour ancêtre le chat sauvage africain, *Felis silvestris lybica*. Les traces les plus anciennes d'une étape de domestication précoce ont été trouvées à Chypre, datant d'il y a environ 9500 ans. Ce serait ensuite en Egypte que les chats auraient le plus subi l'influence humaine, menant à leur domestication progressive. Par la suite, les chats domestiques se sont répandus à travers les continents, au fil de l'Histoire, en suivant l'Homme.

Le premier facteur qui a favorisé le rapprochement du chat et de l'Homme est le comportement. Une peur et une agressivité réduites envers l'Homme ont très probablement été nécessaires, dès les premières étapes de la domestication du chat. Puis par la suite, l'ensemble des caractéristiques comportementales du chat, notamment en termes de communication, se sont progressivement adaptées afin de favoriser la communication avec l'Homme. Cependant, les comportements intrinsèques du chat domestique ont peu évolué par rapport au comportement de ces ancêtres.

De nos jours, le caractère de domestication le plus visible est la variation phénotypique des chats domestiques. Les races de chats actuelles ont essentiellement été créées durant ces 150 dernières années et ont été sélectionnées selon des critères esthétiques : couleur de pelage, longueur et forme du poil, morphologie. Si les variations phénotypiques félines ont été observées depuis des siècles, ce n'est que depuis quelques années que les scientifiques ont pu commencer à élucider d'un point de vue moléculaire l'origine de ces variations. Grâce aux progrès dans le domaine de la génétique et de la génomique, de nombreuses mutations responsables de ces variations phénotypiques ont été découvertes.

Ces avancées en génétique et génomique ont également permis de détecter que la domestication avait favorisé l'apparition et le maintien d'autres mutations, pathologiques cette fois. En effet, dans certaines lignées de chats, la forte sélection a favorisé l'émergence de maladies héréditaires telles que des maladies cardiaques, oculaires ou neuro-musculaires.

Des affections sont également apparues en lien avec la domestication, dans un domaine particulier : la nutrition. Ce domaine de la médecine vétérinaire est en plein essor et l'alimentation a pris une place centrale dans la santé et le bien-être des chats. La manière dont les humains nourrissent les chats est une vraie source de questionnements. Il est en effet nécessaire de combler les besoins nutritifs exigeants de ces animaux.

Enfin, l'hybridation entre le chat domestique et le chat sauvage constitue une préoccupation majeure à l'heure actuelle. Ce phénomène provoque une diminution des populations de chats sauvages intactes. Les scénarii réalisés prévoient une poursuite de cette diminution jusqu'à l'extinction des chats sauvages si aucune mesure de conservation n'est prise. La complexité de la mise en place de ces mesures réside notamment dans la taille de la population féline et la répartition géographique étendue des chats domestiques. L'éducation des propriétaires de chat est la base du travail de conservation qui permettrait de contrôler et limiter les mouvements et la prolifération des chats domestiques résidant à proximité des aires de répartition des chats sauvages.

Ce travail bibliographique a ainsi passé en revue les découvertes et les connaissances actuelles sur le chat domestique. Cependant, il reste encore de nombreux aspects de la domestication du chat à comprendre. La première raison à cela est que *Felis catus* a été décrit comme n'étant que partiellement domestiqué. Les chercheurs ont décrit les critères de domestication complète : un isolement permanent des espèces sauvages, un contrôle de la reproduction, du territoire et de l'alimentation par l'Homme. Actuellement, aucun de ces critères ne s'applique à toutes les populations de chat

domestiques, en particulier les chats sans pedigree et les chats féraux. De plus, nous avons vu que l'hybridation actuelle rend impossible l'isolement permanent des espèces sauvages (Cameron-Beaumont *et al.*, 2002 ; Larson et Burger, 2013 ; Buckley *et al.*, 2020).

Enfin, les progrès de la génomique féline se sont accélérés ces dernières années et la poursuite des recherches sur le chat permettra certainement des avancées pour la médecine vétérinaire. Il est notamment probable que la médecine personnalisée féline, issue des progrès de la génomique, se développe en pratique vétérinaire féline courante (Buckley *et al.*, 2020).

BIBLIOGRAPHIE

- ABASCAL F. et al.** (2016). Extreme genomic erosion after recurrent demographic bottlenecks in the highly endangered Iberian lynx. *Genome Biology*, 17(251), pp. 1-18.
- ABITBOL M., GACHE V.** (2019). *Copal, a new MC1R allele in the domestic cat.* *Anim Genet*, 50(5), pp. 553-554.
- ABITBOL M., BOSSÉ P., GRIMARD B., MARTIGNAT L., TIRET L.** (2017). Allelic heterogeneity of albinism in the domestic cat. *Anim Genet*, 48(1), pp. 127-128.
- AMERICAN CAT FANCIERS ASSOCIATION** [en ligne]. URL : http://www.acfacat.com/breed_standard.htm [consulté le 08 juin 2021f]
- ALBERT F.W. et al.** (2009). Genetic Architecture of Tameness in a Rat Model of Animal Domestication. *Genetics*, 182, pp. 541–554.
- ALBERT F.W. et al.** (2009). Targeted resequencing of a genomic region influencing tameness and aggression reveals multiple signals of positive selection. *Heredity*, 107, pp. 205–214.
- ALHADDAD H. et al.** (2013). Extent of Linkage Disequilibrium in the Domestic Cat, *Felis silvestris catus*, and Its Breeds [en ligne]. *PlosOne*, 8(1): e53537, pp. 1-11. Disponible sur : DOI : 10.1371/journal.pone.0053537 [consulté le 15 octobre 2019]
- ANTAGENE** [en ligne]. URL : www.antagene.com [consulté le 01 août 2021]
- ANTÓN M., SALESA M.J., SILICEO G.** (2013). Machairodont adaptations and affinities of the holarctic late miocene homotherin Machairodus (Mammalia, Carnivora, Felidae) : The case of Machairodus catocopis Cope, 1887. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5), pp. 1202–1213.
- ANTUNES A., PONTIUS J., RAMOS M.J., O'BRIEN S.J., JOHNSON W.E.** (2007). Mitochondrial Introgressions into the Nuclear Genome of the Domestic Cat. *Journal of Heredity*, 98(5), pp. 414–420.
- ARAHORI M. et al.** (2016). The oxytocin receptor gene (OXTR) polymorphism in cats (*Felis catus*) is associated with “Roughness” assessed by owners. *Journal of Veterinary Behavior*, 11, pp. 109-112.
- ARMITAGE P.L., CLUTTON-BROCK J.** (1981). A Radiological and Histological Investigation into the Mummification of Cats from Ancient Egypt. *Journal of Archaeological Science*, 8, pp. 185-196.
- ARMSTRONG E.E. et al.** (2020). Long live the king : chromosome-level assembly of the lion (*Panthera leo*) using linked-read, Hi-C, and long-read data. *BMC Biology*, 18(3), pp. 1-14.
- AVERIANOV A., OBRAZTSOVA E., DANILOV I., SKUTSCHAS P., JIN J.** (2016). First nimravid skull from Asia. *Scientific Reports*, 6(25812), pp.1-8.
- BACH et al.** (2012). A high-resolution 15,000(Rad) radiation hybrid panel for the domestic cat. *Cytogenet Genome Res.*, 137(1), 7-14.
- BAR-OZ G., WEISSBROD L., TSAHAR E.** (2014). Cats in recent Chinese study on catdomestication are commensal, not domesticated. *PNAS*, 111(10).
- BARRETT P.Z.** (2016). Taxonomic and systematic revisions to the North American Nimravidae (Mammalia, Carnivora). *PeerJ*, 4(e1658).
- BASEPAWS** [en ligne]. URL : <https://basepaws.com/> [Consulté le 09 août 2021]
- BAUER J.E.** (2006). Metabolic basis for the essential nature of fatty acids and the unique dietary fatty acid requirements of cats. *JAVMA*, 229(11), pp. 1729-1732.
- BEAUMONT M. et al.** (2001). Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology*, 10, 319–336.
- BECK T.W. et al.** (2001). Comparative Feline Genomics : A BAC/PAC Contig Map of the Major Histocompatibility Complex Class II Region. *Genomics*, 71, pp. 282–295.
- BERTOLONI F., GANDOLFI B., KIM E.S., HAASE B., LYONS L.A., ROTHSCHILD M.F.** (2016). Evidence of selection signatures that shape the Persian cat breed. *Mamm Genome*. 27 (3-4), pp. 144-155.
- BONVARLET F.** (2013). *Analyse phénotypique et génétique des couleurs caramel et abricot chez le chat.* Thèse de Doctorat Vétérinaire. Créteil : Faculté de médecine de Créteil, 217p.
- BOUVIER-CLOSSE K.** (2003). Les noms propres des chiens, chevaux et chats de l’Égypte Ancienne. Le nom et le sens du nom personnel attribué à l’animal. *Anthropozoologica*, 37, pp.11-37.

- BRASSARD C.** (2013). *Anthropozoologie du chat en Egypte Ancienne - Etude de la place du chat dans le monde égyptien antique, de sa relation avec l'Homme et apport de l'Histoire de sa momification*. Mémoire de Master Recherche biomédicale / Unité d'Enseignement « Anthropologie, Ethnologie et Sociologie de la Santé ». Lyon : Université Claude Bernard Lyon 1, 102 p.
- BREDEMEYER et al.** (2020). Ultracontinuous single haplotype genome assemblies for the domestic cat (*Felis catus*) and Asian leopard cat (*Prionailurus bengalensis*). *J Hered.*, 11(esaa057).
- BROOKS S.A., BAILEY E.** (2005). Exon skipping in the KIT gene causes a Sabino spotting pattern in horses. *Mamm Genome*, 16, pp. 893-902.
- BRYANT H.N.** (1991). Phylogenetic Relationships and Systematics of the Nimravidae (Carnivora). *Journal of Mammalogy*, 72(1), pp. 56-78.
- BUCKINGHAM K.J. et al.** (2013). Multiple mutant T alleles cause haploinsufficiency of Brachyury and short tails in Manx cats. *Mamm Genome*, 24, pp. 400–408.
- BUCKLEY R.M. et al.** (2020). A new domestic cat genome assembly based on long sequence reads empowers feline genomic medicine and identifies a novel gene for dwarfism. *PLOS Genetics*, pp. 1-28.
- BUCKMASTER A.J.** (2011). *Ecology of the feral cat (Felis catus) in the tall forests of far east Gippsland*. A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy. University of Sydney. 214 p.
- BUFF P.R., CARTER R. A., BAUER J. E., KERSEY J. H.** (2014). Natural pet food : A review of natural diets and their impact on canine and feline physiology. *J. Anim. Sci.*, 92, pp. 3781–3791.
- BYCHKOVA E.O., GOLUBEVA N. A., FILIPPOVA E. A., SANGINA L. O., MARKOV A. V.** (2020). A New Mutation in the MC1R Gene Leads to Unique Carnelian Color in Kurilian Bobtails. *Russian Journal of Genetics*, 56(1), pp. 108–111.
- CAMERON-BEAUMONT C., LOWE S.E., BRADSHAW J.W.S.** (2002). Evidence suggesting preadaptation to domestication throughout the small Felidae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, pp. 361–366.
- CATTELAIN L.** Le chien et le chat à la période romaine. In : BELLIER C., CATTELAIN L., CATTELAIN P. (dir.) (2015). *Chiens et Chats dans la Préhistoire et l'Antiquité*. Treignes : Editions du Cedarc (Guides archéologiques du Malgré-Tout), pp. 97-107.
- CHANG J. et al.** (2007). Osteochondrodysplasia in three Scottish Fold cats. *J. Vet. Sci.*, 8(3), pp. 307–309.
- CHEBLI M.** (2016). *La bière : Production, Consommation et Santé Publique*. Thèse pour le Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie. Marseille : Faculté de Pharmacie de Montpellier, 111 p.
- DAVID V.A. et al.** (2014). Endogenous Retrovirus Insertion in the KIT Oncogene Determines White and White spotting in Domestic Cats [en ligne]. *G3*, 4, pp. 1881-1891.
- DE GROOT et al.,** (2021). Standardization of a SNP panel for parentage verification and identification in the domestic cat (*Felis silvestris catus*). *Anim Genet.*, 18.
- DERRICKS C., DELVAUX L.** (2009). Antiquités égyptiennes au Musée royal de Mariemont. Mariemont : Musée Royal de Mariemont (édition), 498 p.
- DEVILLARD S., JOMBART T., LEGER F., PONTIER D., SAY L., RUETTE S.** (2013). How reliable are morphological and anatomical characters to distinguish European wildcats, domestic cats and their hybrids in France ? *J Zoolog Syst Evol Res*, 52(2), pp. 154-162.
- DODD S., CAVE N., ABOOD S., SHOVELLER A-K, ADOLPHE J., Adronie VERBRUGGHE A.** (2018). An observational study of pet feeding practices and how these have changed between 2008 and 2018. *Veterinary Record*, p.1-10.
- DRISCOLL C.A. et al.** (2007). The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science*, 27 ; 317(5837), pp. 519–523.
- DRISCOLL C.A., MacDONALD D.W., O'BRIEN S.J.** (2009a). From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *PNAS*, 106 (suppl. 1), pp. 9971–9978.
- DRISCOLL C.A., CLUTTON-BROCK J., KITCHENER A.C., O'BRIEN S.J.** (2009b). The taming of the cat. *Sci Am*, 300(6), pp. 68–75.

- DRISCOLL C.A., YAMAGUCHI N., O'BRIEN S.J., MacDONALD D.W.** (2011). A Suite of Genetic Markers Useful in Assessing Wildcat (*Felis silvestris ssp.*) - Domestic Cat (*Felis silvestris catus*) Admixture. *Journal of Heredity*, 102(S1), pp. S87–S90.
- DRÖGEMÜLLER C., RÜFENACHT S., WICHERT B., LEEB T.** (2007). Mutations within the FGF5 gene are associated with hair length in cats. *Animal Genetics*, 38, pp. 218–221.
- DUFFY D.L., DINIZ de MOURA R.T., SERPELL J.A.** (2017) Development and evaluation of the Fe-BARQ: A new survey instrument for measuring behavior in domestic cat (*Felis s. catus*). *Behavioural Processes*, 141, pp. 329-341.
- DÜRIG, N. et al.** (2017). Whole genome sequencing reveals a novel deletion variant in the KIT gene in horses with white spotted coat colour phenotypes. *Anim Genet*, 48, pp. 483-485.
- EDME A-L.** *Des hommes et des bêtes : la présence des animaux domestiques sur les stèles funéraires gallo-romaines du territoire lingon.* In : Sabine Lefebvre dir. (2017) *Iconographie du quotidien dans l'art provincial romain : Modèles régionaux*, pp. 333-339 (44e suppl. à la RAE).
- EIZIRIK E., YUHKI N., JOHNSON W.E., MENOTTI-RAYMOND M., HANNAH S.S., O'BRIEN S.J.** (2003). Molecular Genetics and Evolution of Melanism in the Cat Family. *Current Biology*, 13, pp. 448–453.
- EIZIRIK E. et al.** (2010). Defining and Mapping Mammalian Coat Pattern Genes: Multiple Genomic Regions Implicated in Domestic Cat Stripes and Spots. *Genetics*, 184, pp. 267–275.
- ENSEMBL.** *E!ensemble* [en ligne]. URL : www.ensembl.org [consulté le 30 juillet 2021]
- FARIAS F.H.G., TOMLINSON C., LABUDA J., PEREZ-CAMARGO G., MIDDLETON R., WARREN W.C.** (2017). The practical use of genome sequencing data in the management of a feline colony pedigree. *BMC Veterinary Research*, 13(225), pp. 1-9.
- FAURE E., KITCHENER A.C.** (2009). An Archaeological and Historical Review of the Relationships between Felids and People. *Anthrozoos*, 22(3), pp. 221–238.
- FAYA M., CARRANZA A., PRIOTTO M., ABEYA M., DIAZ J.D., GOBELLO C.** (2011). Domestic queens under natural temperate photoperiod do not manifest seasonal anestrus. *Animal Reproduction Science*, 129(1–2), pp. 78-81
- FEDIAF.** *The European pet food industry* [en ligne]. URL : <https://fediaf.org/39-prepared-pet-foods/78-vegetarian-diets.html> [consulté le 22 juin 2021]
- FILLER S. et al.** (2012). Selkirk Rex : Morphological and Genetic Characterization of a New Cat Breed. *Journal of Heredity*, 103(5), pp.727–733.
- GANDOLFI B., ALHADDAD H.** (2015). Investigation of inherited diseases in cats: Genetic and genomic strategies over three decades. *J Feline Med Surg*, 17(5), pp. 405-15.
- GANDOLFI B. et al.** (2010). The naked truth : Sphynx and Devon Rex cat breed mutations in KRT71. *Mamm Genome*, 21, pp. 509–515.
- GANDOLFI B. et al.** (2013a). A splice variant in KRT71 is associated with curly coat phenotype of Selkirk Rex cats. *Scientific Reports*, 3(2000), pp. 1-7.
- GANDOLFI B. et al.** (2013b). To the Root of the Curl : A Signature of a Recent Selective Sweep Identifies a Mutation That Defines the Cornish Rex Cat Breed [en ligne]. *Plos One*, 8(6) : e67105, pp. 1-11. Disponible sur : DOI : 10.1371/journal.pone.0067105 [consulté le 09 juin 2021]
- GANDOLFI B. et al.** (2016). A dominant *TRPV4* variant underlies osteochondrodysplasia in Scottish fold cats. *Osteoarthritis and Cartilage*, 24(8), pp. 1441-1450.
- GANDOLFI B. et al.** (2018). Applications and efficiencies of the first cat 63K DNA array. *Sci Rep.*, 8(1):7024.
- GANSAUGE M.T., MEYER M.** (2014) Selective enrichment of damaged DNA molecules for ancient genome sequencing. *Genome Research*, 24, pp. 1543–1549.
- GCCF.** *The Governing Council of the Cat Fancy* [en ligne]. URL : www.gccfcats.org [consulté le 01 août 2021]
- GEIGY C.A., HEID S., STEFFEN F., DANIELSON K., JAGGY A., GAILLARD C.** (2007). Does a pleiotropic gene explain deafness and blue irises in white cats ? *The Veterinary Journal*, 173, pp. 548–553.
- GENOVA F., LONGERI M., LYONS L.A., BAGNATO A., The 99Lives Consortium, STRILLACCI M.G.** (2018). First genome-wide CNV mapping in FELIS CATUS using next generation sequencing Data. *BMC Genomics*, 19(895), pp. 1-13.

- GERDING W.M., AKKAD D.A., EPPLEN J.T.** (2013). Spotted Weimaraner dog due to de novo KIT mutation. *Anim Genet*, 44, pp. 605-606.
- GERMAIN E.** (2007). *Approche éco-éthologique de l'hybridation entre le Chat forestier d'Europe (Felis silvestris silvestris Schreber 1777) et le Chat domestique (Felis catus L.)* Thèse pour le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE, Spécialité : Éco-éthologie. Reims : Université de Reims Champagne-Ardenne, 198 p.
- 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, pp. 195–203.
- GERMAIN E., RUETTE S., POULLE M.-L.** (2009). Likeness between the food habits of European wildcats, domestic cats and their hybrids in France. *Mamm. Biol*, 74, pp. 412–417.
- GÓMEZ M.C., POPE C.E., RICKS D.M., LYONS J., DUMAS C., DRESSER B.L.** (2009) Cloning endangered felids using heterospecific donor oocytes and interspecies embryo transfer. *Reprod Fertil Dev.*, 21(1), pp. 76-82.
- GRAFF E.C. et al.** (2020). PEA15 loss of function and defective cerebral development in the domestic cat. *PLoS Genet*, 16(12):e1008671. Doi : 10.1371/journal.pgen.1008671 [consulté le 29 août 2021]
- GRAHN R.A. et al.** (2005). Localizing the X-linked orange colour phenotype using feline resource families. *Animal Genetics*, 36, pp. 67–70.
- GRIFFIN B., BAKER H.J.** (2002). Domestic Cats as Laboratory Animals. In : *Laboratory Animal Medicine (Second Edition)*. American College of Laboratory Animal Medicine, pp. 459-482.
- GRIMM D.** (2014). The genes that turned wildcats into kitty cats. *Science*, 346(6211), p. 799.
- GUILAINE J., BRIOIS F.** (2005). Shillourokambos et la néolithisation de Chypre : quelques Réflexions. *Mayurqa*, 30, pp. 13-32.
- GUSTAFSON N.A., GANDOLFI B., LYONS L.A.** (2016). Not another type of potato: MC1R and the russet coloration of Burmese cats. *Animal Genetics*, 48, pp. 116–120.
- HAUSWIRTH R. et al.** (2012) Mutations in *MITF* and *PAX3* Cause “Splashed White” and Other White Spotting Phenotypes in Horses. *PLoS Genet*, 8(4):e1002653
- HERTWIG S.T., SCHWEIZER M., STEPANOW S., JUNGnickel A., BÖHLE U.-R., FISCHER M.S.** (2009). Regionally high rates of hybridization and introgression in German wildcat populations (*Felis silvestris*, Carnivora, Felidae). *J Zool Syst Evol Res*, 47(3), pp. 283–297.
- HIERAKONPOLIS ONLINE (2012-2019)**. *Hierakonpolis City of the Hawk* [en ligne]. URL : hierakonpolis-online.org [consulté le 23 avril 2020]
- HOLBOURN A.E. et al.** (2018). Late Miocene climate cooling and intensification of southeast Asian winter monsoon. *Nature Communications*, 9(1584), pp. 1-13.
- HU Y. et al.** (2014). Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *PNAS*, 111(1), pp. 116-120.
- HUANG G.T., ROSOWSKI J., RAVICZ M., PEAKE W.** (2002). Mammalian ear specializations in arid habitats : structural and functional evidence from sand cat (*Felis margarita*). *J Comp Physiol A*, 188, pp. 663–681.
- IKRAM S.** (2012). Creatures of the gods : animal mummies from ancient Egypt. *AnthroNotes*, 33(1). **ILLUMINA** [en ligne]. URL : www.illumina.com [consulté le 01 août 2021]
- IMES D.L., GEARY L.A., GRAHN R.A., LYONS L.A.** (2006). Albinism in the domestic cat (*Felis catus*) is associated with a tyrosinase (TYR) mutation. *Animal Genetics*, 37, pp. 175–178.
- IRVING-PEASE E.K., RYAN H., JAMIESON A., DIMOPOULOS E.A., LARSON G., FRANTZ L.A.F.** (2018). Paleogenomics of Animal Domestication [en ligne]. In : Lindqvist C., Rajora O. (eds). *Paleogenomics. Population Genomics*. Springer, Cham.
- ISHIDA Y. et al.** (2006). A homozygous single-base deletion in *MLPH* causes the dilute coat color phenotype in the domestic cat. *Genomics*, 88, pp. 698–705.
- JOHNSON J.L. et al.** (2015). Genotyping-By-Sequencing (GBS) Detects Genetic Structure and Confirms Behavioral QTL in Tame and Aggressive Foxes (*Vulpes vulpes*) [en ligne]. *PLoS One*, 10(6) : e0127013. Doi : 10.1371/journal.pone.0127013 [consulté le 01 septembre 2021]
- JOHNSON W.E. et al.** (2006). The Late Miocene Radiation of Modern Felidae : A Genetic Assessment. *Science* 311, pp. 73-77.

- JOUVENTIN P.** (2014). *Le site de Pierre Jouventin* [en ligne]. URL : <http://pierrejouventin.fr/du-loup-au-chien/le-chien-a-t-il-fait-lhomme/> [consulté le 24 juin 2021]
- KAELIN C.B. et al.** (2012). Specifying and Sustaining Pigmentation Patterns in Domestic and Wild Cats. *Science*, 337(6101), pp. 1536–1541.
- KARLSSON et al.** (2007). Efficient mapping of mendelian traits in dogs through genome-wide association. *Nature Genetics*, 39(11), pp. 1321–1328.
- KEHLER J.S. et al.** (2007). Four Independent Mutations in the Feline Fibroblast Growth Factor 5 Gene Determine the Long-Haired Phenotype in Domestic Cats. *J Hered*, 98(6), pp. 555–566.
- KENNEDY B.P.A., CUMMING B., BROWN W.Y.** (2020). Global Strategies for Population Management of Domestic Cats (*Felis catus*) : A Systematic Review to Inform Best Practice Management for Remote Indigenous Communities in Australia. *Animals*, 10(663), pp. 1–17.
- KITCHENER A.C., YAMAGUCHI N., WARD J.M., MacDONALD D.W.** (2005). A diagnosis for the Scottish wildcat (*Felis silvestris*) : a tool for conservation action for a critically-endangered felid. *Animal Conservation*, 8, pp. 223–237.
- KURUSHIMA J.D., IKRAM S., KNUDSEN J., BLEIBERG E., GRAHN R.A., LYONS L.A.** (2012). Cats of the Pharaohs : Genetic Comparison of Egyptian Cat Mummies to their Feline Contemporaries. *J. Archaeol. Sci.*, 39(10), pp. 3217–3223.
- KURUSHIMA J.D. et al.** (2013). Variation of Cats under Domestication : Genetic Assignment of Domestic Cats to Breeds and Worldwide Random Bred Populations. *Anim Genet*, 44(3), pp. 311–324.
- LA DEPECHE** (2019). *Découverte extraordinaire d'un chat-renard, nouvelle espèce de chat en Corse* [en ligne]. URL : <https://www.ladepeche.fr/2019/06/14/decouverte-extraordinaire-dun-chat-renard-nouvelle-espece-de-chat-en-corse,8256303.php> [consulté le 19 juin 2021]
- LARSON G., BURGER J.** (2013). A population genetics view of animal domestication. *Trends in genetics*, 29(4), pp. 197–205.
- LARSON G., FULLER D.Q.** (2014). The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 66(1), pp. 115–136.
- LARSON G. et al.** (2014). Current perspectives and the future of domestication studies. *PNAS*, 111(17), pp. 6139–6146.
- LECIS R. et al.** (2006). Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 15, pp. 119–131.
- LEGUARRÉ A.-S. et al.** (2011). LUPA : a European initiative taking advantage of the canine genome architecture for unravelling complex disorders in both human and dogs. *Vet J.*, 189(2), pp. 155–159.
- LE MONDE** (2019). *Le « chat-renard » corse, un mythe devenu réalité* [en ligne]. URL : https://www.lemonde.fr/planete/article/2019/06/14/le-chat-renard-corse-un-mythe-devenu-realite_5476228_3244.html [consulté le 18 juin 2021]
- LEONOVA E.I., GAINETDINOV R.R.** (2020). CRISPR/Cas9 Technology in Translational Biomedicine. *Cell Physiol Biochem*, 54(3), pp. 354–370.
- LE ROUX J.J., FOXCROFT L.C., HERBST M., MacFADYEN S.** (2014). Genetic analysis shows low levels of hybridization between African wildcats (*Felis silvestris lybica*) and domestic cats (*F. s. catus*) in South Africa. *Ecology and Evolution*, 5(2), pp. 288–299.
- LI G. et al.** (2016). A High-Resolution SNP Array-Based Linkage Map Anchors a New Domestic Cat Draft Genome Assembly and Provides Detailed Patterns of Recombination. *G3*, 6, pp. 1607–1616.
- LI X. et al.** (2006). Cats Lack a Sweet Taste Receptor. *J Nutr.*, 136(suppl. 7), pp. 1932S–1934S.
- LIENARD E.** (2003). *Contribution à l'étude des carnivores sauvages comme sentinelles de la fièvre hémorragique avec syndrome rénal*. Thèse de doctorat vétérinaire. Nantes : Faculté de Médecine, 148 p.
- LINDERHOLM A., LARSON G.** (2013). The role of humans in facilitating and sustaining coat colour variation in domestic animals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24, pp. 587–593.
- LINSELE V., VAN NEER W., HENDRICKX S.** (2007). Evidence for early cat taming in Egypt. *Journal of Archaeological Science*, 34, pp. 2081–2090.
- LINSELE V., VAN NEER W., HENDRICKX S.** (2008). Early cat taming in Egypt : a correction. *Journal of Archaeological Science*, 35, pp. 2672–2673.

- LIPINSKI M.J. et al.** (2007). An international parentage and identification panel for the domestic cat (*Felis catus*). *Animal Genetics*, 38, pp. 371–377.
- LIPINSKI M.J. et al.** (2008). The Ascent of Cat Breeds : Genetic Evaluations of Breeds and Worldwide Random Bred Populations. *Genomics*, 91(1), pp. 12–21.
- LONGERI M. et al.** (2019). Targeted genotyping by sequencing : a new way to genome profile the cat. *Animal genetics*, 50(6), pp. 718-725.
- LOOF.** *LOOF, les chats de race* [en ligne]. URL : www.loof.asso.fr [consulté le 28 juillet 2021]
- LOPEZ J.V., YUHKI N., MASUDA R., MODI W., O'BRIEN S.J.** (1994). Numt, a Recent Transfer and Tandem Amplification of Mitochondrial DNA to the Nuclear Genome of the Domestic Cat. *Journal of Molecular Evolution*, 39, pp. 174-190.
- LORD K.A., LARSON G., COPPINGER R.P., KARLSSON E.K.** (2020a). The History of Farm Foxes Undermines the Animal Domestication Syndrome. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(2), pp. 125-136.
- LORD K.A. LARSON G., KARLSSON E.K.** (2020b). Brain Size Does Not Rescue Domestication Syndrome. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(12), pp. 1061-1062.
- LUCE J-M.** Les chats dans l'Antiquité grecque. In : BELLIER C., CATTELAINE L., CATTELAINE P. (dir.) (2015). *Chiens et Chats dans la Préhistoire et l'Antiquité*. Treignes : Editions du Cedarc (Guides archéologiques du Malgré-Tout), pp. 69-77.
- LUO S-J. et al.** (2007). Development of Y Chromosome Intraspecific Polymorphic Markers in the Felidae [en ligne]. *Journal of Heredity*, 98(5), pp. 400–413.
- LYONS L.A.** (2010). Feline Genetics : Clinical Applications and Genetic Testing. *Top Companion Anim Med*, 25(4), pp. 203–212.
- LYONS L.A.** (2012a). The Feline Genome and Clinical Implications. *The Cat*, pp. 1263–1269.
- LYONS L.A.** (2012b). Genetic testing in domestic cats. *Molecular and Cellular Probes*, 26, pp. 224-230.
- LYONS L.A.** (2015). DNA Mutations of the cat : The good, the bad and the ugly. *Journal of Feline Medicine and Surgery*, 17, pp. 203–219.
- LYONS L.A.** (2020). Precision medicine in cats—The right biomedical model may not be the mouse! *Plos Genet*, 16(12): e1009177. Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009177> [consulté le 02 août 2021]
- LYONS L.A., FOE I.T., RAH H.C., GRAHN R.A.** (2005a). Chocolate coated cats : TYRP1 mutations for brown color in domestic cats. *Mammalian Genome*, 16, pp. 356–366.
- LYONS L.A., IMES D.L., RAH H.C., GRAHN R.A.** (2005b). Tyrosinase mutations associated with Siamese and Burmese patterns in the domestic cat (*Felis catus*). *Animal Genetics*, 36, pp. 119–126.
- LYONS L.A. et al.** (2006). The Tabby cat locus maps to feline chromosome B1. *Animal Genetics*, 37, pp. 383–386.
- LYONS L.A. et al.** (2016). Aristaless-like homeobox protein 1 (ALX1) variant associated with craniofacial structure and frontonasal dysplasia in Burmese cats. *Dev Biol*, 15 ; 409(2), pp. 451–458.
- LYONS L.A. et al.** (2019). Localization of a feline autosomal dominant dwarfism locus : a novel model of chondrodysplasia [En ligne]. Pré-impression. Disponible sur : <http://dx.doi.org/10.1101/687210> [consulté le 15 mai 2021]
- MACHUGH D.E., LARSON G., ORLANDO L.** (2017). Taming the Past : Ancient DNA and the Study of Animal Domestication. *Annu. Rev. Anim. Biosci.*, 5, pp. 329–351.
- MARTIN A.H.** (1971). A Congenital Defect in the Spinal Cord of the Manx Cat. *Vet Pathol*, 8(3), pp. 232-238.
- MATTERN M.Y., McLENNAN D.A.** (2000). Phylogeny and Speciation of Felids. *Cladistics* 16, pp. 232–253.
- MATTUCCI F. et al.** (2013). Genetic structure of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Italy. *Ecology and Evolution*, 3(8), pp. 2443–2458.
- MATTUCCI F., OLIVEIRA R., LYONS L.A., ALVES P.C., RANDI E.** (2015). European wildcat populations are subdivided into five main biogeographic groups : consequences of Pleistocene climate changes or recent anthropogenic fragmentation ? *Ecology and Evolution*, 6(1), pp. 3–22.
- MENOTTI-RAYMOND M. et al.** (1999). A Genetic Linkage Map of Microsatellites in the Domestic Cat (*Felis catus*). *Genomics*, 57, pp. 9–23.

- MENOTTI-RAYMOND M. et al.** (2003). Second-generation integrated genetic linkage/radiation hybrid maps of the domestic cat (*Felis catus*). *J Hered.*, 94(1), pp. 95-106.
- MENOTTI-RAYMOND M. et al.** (2008). Patterns of molecular genetic variation among cat breeds. *Genomics*, 91, pp. 1–11.
- MENOTTI-RAYMOND M. et al.** (2009a). An Autosomal Genetic Linkage Map of the Domestic Cat, *Felis silvestris catus*. *Genomics*, 93(4), pp. 305–313.
- MENOTTI-RAYMOND M., DAVID V.A., EIZIRIK E., ROELKE M.E., GHAFARI H., O'BRIEN S.J.** (2009b). Mapping of the Domestic Cat “SILVER” Coat Color Locus Identifies a Unique Genomic Location for Silver in Mammals. *Journal of Heredity*, 100(Supplement 1), pp. S8–S13.
- MICHEL K.E.** (2006). Unconventional Diets for Dogs and Cats. *Vet Clin Small Anim*, 36, pp. 1269–1281.
- MITTAL P., JAISWAL S.K., VIJAY N., SAXENA R., SHARMA V.K.** (2019). Comparative analysis of corrected tiger genome provides clues to its neuronal evolution. *Scientific Reports*, 9(18459)
- MONGET P., VEITIA R.A.** (2014). *Introduction à la génétique moderne*. Ecole polytechnique (éditions), 315 p.
- MONTAGUE M.J. et al.** (2014). Comparative analysis of the domestic cat genome reveals genetic signatures underlying feline biology and domestication. *PNAS*, 111(48), pp. 17230–17235.
- MORRISON-SCOTT T.C.S.** (1951). The Mummified cats of Ancient Egypt. *Journal of Zoology*, 121(4), pp.861-867.
- MULLIKIN J.C. et al.** (2010). Light whole genome sequence for SNP discovery across domestic cat breeds. *BMC Genomics*, 11(406), pp. 1-8
- MURPHY W.J., MENOTTI-RAYMOND M., LYONS L.A., THOMPSON M.A., O'BRIEN S.J.** (1999). Development of a feline whole genome radiation hybrid panel and comparative mapping of human chromosome 12 and 22 loci. *Genomics*, 57(1), pp. 1-8.
- MURPHY W.J. et al.** (2000). A radiation hybrid map of the cat genome: implications for comparative mapping. *Genome Res*, 10(5), pp. 691-702.
- MURPHY W.J. et al.** (2007). A 1.5-Mb-resolution radiation hybrid map of the cat genome and comparative analysis with the canine and human genomes. *Genomics*, 89, pp. 189–196.
- MUSEE DU LOUVRE.** Notices d'œuvre : *La déesse chatte Bastet, Bastet à tête de chatte* [en ligne]. Département des Antiquités Egyptiennes. Disponible sur : <https://www.louvre.fr/oeuvre-notices/chatte> [consulté le 29 avril 2020]
- MYCATDNA™** [en ligne]. URL : <https://mycatdna.com/> [consulté le 01 août 2021]
- NUSSBERGER B., GREMINGER M.P., GROSSEN C., KELLER L.F., WANDELER P.** (2013). Development of SNP markers identifying European wildcats, domestic cats, and their admixed progeny. *Molecular Ecology Resources*, 13, pp. 447–460.
- NUSSBERGER B., WANDELER P., WEBER D., KELLER L.F.** (2014). Monitoring introgression in European wildcats in the Swiss Jura. *Conserv Genet*, pp. 1-12.
- O'BRIEN S.J.** (2004). Cats. *Current Biology*, 14(23), pp. R988-989.
- O'BRIEN S.J., JOHNSON W.E.** (2007) The evolution of cats - Genomic paw prints in the DNA of the world's wild cats have clarified the cat family tree and uncovered several remarkable migrations in their past. *Scientific American Inc.*, 297(5), pp. 68-75.
- O'BRIEN S.J., NASH W.G.** (1982). Genetic mapping in mammals : chromosome map of domestic cat. *Science*, 216, pp. 257–265.
- O'BRIEN S.J., HASKINS M.E., WINKLER C.A., PETTERSON D.F.** (1986). Chromosomal mapping of beta-globin and albino loci in the domestic cat : A conserved mammalian chromosome group. *J Hered*, 77, pp. 374–378.
- O'BRIEN S.J. et al.** (2002a). Sequencing the Genome of the Domestic Cat *Felis catus* [en ligne]. NHGRI White Paper, 48p. Disponible sur : <https://www.genome.gov/Pages/Research/Sequencing/SeqProposals/CatSEQ.pdf> [consulté le 20 avril 2021]
- O'BRIEN S.J., MENOTTI-RAYMOND M., MURPHY W.J., YUHKI N.** (2002b). The feline genome project. *Annu Rev Genet*, 36, pp. 657–686.

- O'BRIEN S.J., JOHNSON W., DRISCOLL C., PONTIUS J., PECON-SLATTERY J., MENOTTI-RAYMOND M.** (2008). State of cat genomics. *Trends in Genetics*, 24(6), pp. 268-279.
- O'BRIEN S.J. et al.** (2009). Preserving genetic integrity in a hybridising world : are European Wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in eastern France distinct from sympatric feral domestic cats ? *Biodivers Conserv*, 18, pp. 2351–2360.
- O'CONNOR T.P.** (2007). Wild or Domestic ? Biometric Variation in the Cat *Felis silvestris* Schreber. *International Journal of Osteoarchaeology*, 17, pp. 581–595.
- OLIVEIRA R., GODINHO R., RANDI E., FERRAND N., ALVES P.C.** (2008). Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal : implications for conservation. *Conserv Genet*, 9, pp. 1–11.
- OMIA.** OMIA - Online Mendelian Inheritance in Animals [en ligne]. URL : <https://www.omia.org/home/> [consulté le 05 février 2021]
- OSBORN D., HELMY I.** *The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai)* (1980). In : Fieldiana zoology, Chicago : Field museum of Natural History, 579 p.
- OTTONI C. et al.** (2017). The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nature Ecology & Evolution*, 1(0139).
- PAGE J.E., MURPHY W.J.** (2008). Construction of radiation hybrid panels. *Methods Mol Biol*, 422, pp. 51-64.
- PEDRINELLI V., de O. S. GOMES M., CARCIOFI A.C.** (2005). Analysis of recipes of home-prepared diets for dogs and cats published in Portuguese. *Journal of Nutritional Science*, 6(e33), pp. 1-5.
- PEIGNÉ S.** (2003). Systematic review of European Nimravinae (Mammalia, Carnivora, Nimravidae) and the phylogenetic relationships of Palaeogene Nimravidae. *Zoologica Scripta*, 32, pp. 199–229.
- PETTERSCHMITT M., GRAIN F., ARNAUD B., DELÉAGE G., LAMBERT V.** (2009). Mutation in the melanocortin 1 receptor is associated with amber colour in the Norwegian Forest Cat. *Animal Genetics*, 40, pp. 547–552.
- PIERPAOLI M. et al.** (2003). Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, 12, pp. 2585–2598.
- POLLARD R.E., KOEHNE A.L., PETERSON C.B., LYONS L.A.** (2015). Japanese Bobtail : vertebral morphology and genetic characterization of an established cat breed. *Journal of Feline Medicine and Surgery*, pp. 1–8.
- PONTIUS J.U. et al.** (2007). Initial sequence and comparative analysis of the cat genome. *Genome Research*, 17, pp. 1675–1689.
- PRIEUR D.J., COLLIER L.L.** (1981). Morphologic basis of inherited coat-color dilutions of cats. *The Journal of Heredity*, 72, pp. 178-182.
- QUILODRÁN C.S., NUSSBERGER B., MacDONALD D.W., MONTOYA-BURGOSS J.I., CURRAT M.** (2019). Projecting introgression from domestic cats into European wildcats in the Swiss Jura. *Evolutionary Applications*, 13, pp. 2101–2112.
- RANDI E.** (2008). Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology*, 17, 285–293.
- RETTENBERGER G. et al.** (1995). ZOO-FISH analysis: cat and human karyotypes closely resemble the putative ancestral mammalian Karyotype. *Chromosome Research*, 3, pp. 479-486.
- ROBINSON R.** (1969). Devon Rex – A third rexoid coat mutant in the cat. *Genetica*, 40, pp. 597-599.
- ROBLES J.M. et al.** (2013). New *Pseudaelurus* and *Styriofelis* remains (Carnivora : Felidae) from the Middle Miocene of Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin). *C. R. Palevol* 12 (2013) pp. 101–113.
- RUETTE S., GERMAIN E., LÉGER F., SAY L., DEVILLARD S.** (2011). Identification du chat forestier en France - Apport de la génétique pour détecter les « hybrides ». *Faune sauvage*, 292, pp. 10-16.
- RUVINSKY A., MARSHALL GRAVES J.A.** (2005). *Mammalian Genomics*. Australie : Cabi Publishing, 600 p.
- SAILLEAU C. et al.** (2020). First detection and genome sequencing of SARS-CoV-2 in an infected cat in France. *Transboundary and emerging diseases*, 67(6), pp. 2324-2328.
- SALONEN M., VAPALAHTO K., TIIRA K., MÄKI-TANILA A., LOHI H.** (2019). Breed differences of heritable behaviour traits in cats. *Scientific Reports*, 9(7949), pp. 1-10.

- SÁNCHEZ-VILLAGRA M.R., GEIGER M., SCHNEIDER R.A.** (2016). The taming of the neural crest : a developmental perspective on the origins of morphological covariation in domesticated mammals. *R. Soc. Open sci.*, 3(160107), pp. 1-12.
- SCHLUETER C. et al.** (2009). Brachycephalic feline noses : CT and anatomical study of the relationship between head conformation and the nasolacrimal drainage system. *J Feline Med Surg*, 11(11), pp. 891-900.
- SCMIDT-KÜNTZEL A., EIZIRIK E., O'BRIEN S.J., MENOTTI-RAYMOND M.** (2005). Tyrosinase and Tyrosinase Related Protein 1 Alleles Specify Domestic Cat Coat Color Phenotypes of the albino and brown Loci [en ligne]. *Journal of Heredity*, 96(4), pp. 289–301.
- SCMIDT-KÜNTZEL A. et al.** (2009). A Domestic cat X Chromosome Linkage Map and the Sex-Linked orange Locus : Mapping of orange, Multiple Origins and Epistasis Over nonagouti. *Genetics*, 181, pp. 1415–1425.
- SEEHAUSEN O.** (2004). Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(4), pp. 198-207.
- SENN H.V. et al.** (2018). Distinguishing the victim from the threat : SNP-based methods reveal the extent of introgressive hybridization between wildcats and domestic cats in Scotland and inform future in situ and ex situ management options for species restoration. *Evolutionary Applications*, 12, pp. 399–414.
- SHIN T. et al.** (2002). A cat cloned by nuclear transplantation. *Nature*, 415, p. 859.
- SHRESTHA B. et al.** (2011). Evolution of a Major Drug Metabolizing Enzyme Defect in the Domestic Cat and Other Felidae : Phylogenetic Timing and the Role of Hypercarnivory [en ligne]. *PlosOne*, 6(3), e18046, pp. 1-11. Disponible sur : DOI : 10.1371/journal.pone.0018046 [consulté le 06 juin 2021]
- SOMMER R.S., BENECKE N.** (2005). Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe : a review. *Journal of Zoology*, 269, pp. 7–19.
- SUN S., MURPHY W.J., MENOTTI-RAYMOND M., O'BRIEN S.J.** (2001). Integration of the feline radiation hybrid and linkage maps. *Mamm Genome*, 12(6), pp. 436-41.
- TAMAZIAN G. et al.** (2014). Annotated features of domestic cat – *Felis catus* genome. *GigaScience*, 3(13), pp. 1-3.
- TCHERNOV E., VALLA F.F.** (1997). Two New Dogs, and Other Natufian Dogs, from the Southern Levant. *Journal of Archaeological Science*, 24, pp. 65–95.
- THOMAS F., LEFEVRE T., RAYMOND M.** (2016). *Biologie évolutive – 2^{ème} édition*. De boeck supérieur, 965 p.
- TICA** [en ligne]. URL : <https://tica.org/fr> [consulté le 15 mai 2021]
- TODD N.B.** (1977). Cats and Commerce - Cats have had a long association with people but have rarely been intentionally bred for specific characteristics. The distribution of their mutants thus rejects certain human tastes and movements. *Scientific american, Inc.*, pp.102-107.
- TOMLINSON B.E.** (1971). Abnormalities of the Lower Spine and Spinal Cord in Manx Cats. *J Clin Pathol*, 24(5), p. 480.
- TRUT L., OSKINA I., KHARLAMOVA A.** (2009). Animal evolution during domestication : the domesticated fox as a model. *Bioessays*, 31(3), pp. 349–360
- TURELLI M., BARTON N.H., COYNE J.A.** (2001). Theory and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), pp. 330-343.
- VAN NEER W., LINSEELE V., FRIEDMAN R., DE CUPERE B.** (2014). More evidence for cat taming at the Predynastic elite cemetery of Hierakonpolis (Upper Egypt). *Journal of Archaeological Science*, 45, pp. 103-111.
- VIGNE J-D.** (1998). The large "true" Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna ? Recent data and new reflections. In : BENECKE N. (Ed.) *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna - Modern Aspects of Research*. Verlag Marie Leidorf GmBH – Rahden/Westf, pp. 295-321.
- VIGNE J-D.** (2011). The origins of animal domestication and husbandry : A major change in the history of humanity and the biosphere. *C. R. Biologies*, 334, pp. 171-181.

- 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).
- VIGNE J-D., GUILAINE J., DEBUE K., HAYE L., GÉRARD P.** (2004). Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 304, p.259.
- VILLAR M., FERNÁNDEZ de MERA I.G., ARTIGAS-JERONIMO S., CONTRERAS M., GORTÁZAR C., de la FUENTE J.** (2020). Coronavirus in cat flea : findings and questions regarding COVID-19. *Parasites Vectors*, 13(409), pp. 1-6.
- WERDELIN L., YAMAGUCHI N., JOHNSON W.E., O'BRIEN S.J.** *Phylogeny and evolution of cats (Felidae)*. In : D.W. MACDONALD (Dir.), A.J. LOVERIDGE (2010). *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University, pp.59-82.
- WILHELMY J., SERPELL J., BROWN D., SIRACUSA C.** (2016). Behavioral associations with breed, coat type, and eye color in single-breed cats. *Journal of Veterinary Behavior*, 13, pp. 80-87.
- WILKINS A.S., WRANGHAM R.W., TECUMSEH FITCH W.** (2014). The “Domestication Syndrome” in Mammals : A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics*, 197, pp. 795–808.
- WITZENBERGER K.A., HOCHKIRCH A.** (2014). The Genetic Integrity of the Ex Situ Population of the European Wildcat (*Felis silvestris silvestris*) Is Seriously Threatened by Introgression from Domestic Cats (*Felis silvestris catus*) [en ligne]. *PlosOne*, 9(8), e106083, pp. 1-12. Disponible sur : DOI : 10.1371/journal.pone.0106083 [consulté le 23 avril 2020]
- WOLF D.E., TAKEBAYASHI N., RIESEBERG L.H.** (2001). Predicting the Risk of extinction through hybridization. *Conservation Biology*, 15, (4), pp. 1039-1053.
- WONG A.K., RUHE A.L., ROBERTSON K.R., LOEW E.R., WILLIAMS D.C., NEFF M.W.** (2013). A de novo mutation in KIT causes white spotting in a subpopulation of German Shepherd dogs. *Anim Genet* 44, pp. 305-310.
- YAMAGUCHI N., DRISCOLL C.A., KITCHENER A.C., WARD J.M., MacDONALD D.W.** (2004a). Craniological differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*F. s. lybica*) and Asian wildcats (*F. s. ornata*) : implications for their evolution and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, pp. 47–63.
- YAMAGUCHI N., KITCHENER A.C., DRISCOLL C.A., WARD J.M., MacDONALD D.W.** (2004b). Craniological differentiation amongst wild-living cats in Britain and southern Africa : natural variation or the effects of hybridisation ?. *Animal Conservation*, 7, pp. 339–351.
- YAMAGUCHI N., KITCHENER A.C., DRISCOLL C.A., NUSSBERGER B.** (2015). *Felis silvestris*, Wild cat. The IUCN Red List of Threatened Species 2015 [en ligne] e.T60354712A50652361. Disponible sur : <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T60354712A50652361.en> [consulté le 23 avril 2020]
- YAN C., DUANMU X., ZENG L., LIU B., SONG Z.** (2019). Mitochondrial DNA : Distribution, Mutations, and Elimination. *Cells*, 8(379).
- YU Y., GRAHN R.A., LYONS L.A.** (2019). Mocha tyrosinase variant : a new flavour of cat coat coloration. *Animal Genetics*, 50, pp. 182–186.
- YU Y., CREIGHTON E.K., BUCKLEY R.M., LYONS L.A., 99 LIVES CONSORTIUM** (2020). A Deletion in GDF7 is Associated with a Heritable Forebrain Commissural Malformation Concurrent with Ventriculomegaly and Interhemispheric Cysts in Cats. *Genes*, 11(672), pp. 1-15.
- ZAWILSKA J.B., LORENC A., BEREZIŃSKA M. , VIVIEN-ROELS B., PRÉVET P., SKENE D.J.** (2007). Photoperiod-Dependent Changes in Melatonin Synthesis in the Turkey Pineal Gland and Retina. *Poultry Science*, 86(7), pp. 1397-1405.
- ZEDER M.A.** (2006). Central Questions in the Domestication of Plants and Animals. *Evolutionary Anthropology*, 15, pp. 105–117.
- ZEDER M.A., EMSHWILLER E., SMITH B.D., BRADLEY D.G.** (2006). Documenting domestication : the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, 22(3), pp. 139-155.
- ZHANG W.Q., ZHANG M.H.** (2013). Complete mitochondrial genomes reveal phylogeny relationship and evolutionary history of the family Felidae. *Genet. Mol. Res.* 12 (3) : pp. 3256-3262.

ZHOU C-J. et al. (2016). The beneficial effects of cumulus cells and oocyte-cumulus cell gap junctions depends on oocyte maturation and fertilization methods in mice [en ligne]. *PeerJ*, pp. 1-15. Disponible sur : DOI : [10.7717/peerj.1761](https://doi.org/10.7717/peerj.1761) [consulté le 02 juin 2021]

FELIS CATUS : DOMESTICATION, HISTOIRE, EVOLUTION GENOMIQUE

Auteur

GAGNON Constance

Résumé

Les premières traces d'une étape de domestication précoce du chat domestique *Felis catus* ont été trouvées à Chypre et datent d'il y a 9500 ans. Le chat domestique actuel serait le descendant du chat sauvage *Felis silvestris lybica*. Son parcours à travers le temps et les différents continents ont amené le chat à devenir une espèce très populaire. Il a en particulier suscité l'intérêt des éleveurs qui ont au fil du temps développé de nouvelles races en sélectionnant des caractères phénotypiques particuliers, mais aussi celui du monde scientifique qui a vu chez le chat un modèle génétique et médical. Les progrès de la génétique et de la génomique ont mis en évidence certains caractères de domestication chez le chat. Ils ont également contribué à montrer les aspects délétères de la domestication sur son génome. De plus, il est apparu que la domestication pouvait être une menace lorsque les chats domestiqués s'hybridaient avec des chats sauvages, mettant en danger d'extinction les populations sauvages. Ce manuscrit fait le point sur les connaissances actuelles portant sur l'origine du chat domestique, son génome et les conséquences de la domestication.

Mots-clés

Génétique de l'évolution, Domestication, ADN, Génome, Chat domestique

Jury

Président du jury :	Pr	SOUQUET Jean-Christophe
Directeur de thèse et 1 ^{er} assesseur :	Pr	ABITBOL Marie
2 ^{ème} assesseur :	Pr	LAMBERT Véronique