



HAL
open science

La relation humain - chat : étude des mécanismes d'une communication interspécifique

Charlotte de Mouzon

► **To cite this version:**

Charlotte de Mouzon. La relation humain - chat : étude des mécanismes d'une communication interspécifique. Psychologie et comportements. Université de Nanterre - Paris X, 2022. Français. NNT : 2022PA100054 . tel-03892176

HAL Id: tel-03892176

<https://theses.hal.science/tel-03892176>

Submitted on 9 Dec 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Membre de l'université Paris Lumières

Charlotte de MOUZON

La relation humain – chat : étude des mécanismes d'une communication interspécifique

Thèse présentée et soutenue publiquement le 29/06/2022
en vue de l'obtention du doctorat de Ethologie et cognition comparées de
l'Université Paris Nanterre
sous la direction de M. Gérard LÉBOUCHER (Université Paris Nanterre)

Jury :

Rapporteur :	Alain BOISSY	Directeur de recherche INRAE
Rapporteuse :	Léa LANSADE	Chargée de recherche, HDR INRAE
Membre du jury :	Valérie DUFOUR	Chargée de recherche, HDR CNRS
Membre du jury :	Gérard LÉBOUCHER	Professeur émérite UNIVERSITE PARIS NANTERRE
Membre du jury :	Pascal MALLET	Professeur UNIVERSITE PARIS NANTERRE

UNIVERSITE PARIS NANTERRE

ÉCOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODÉLISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DEFENSE

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Ethologie

La relation humain – chat :

Etude des mécanismes d'une communication interspécifique

par

Charlotte de MOUZON

Sous la direction de

Gérard LÉBOUCHER, Professeur émérite

AVANT-PROPOS

Ce travail de doctorat a pu être réalisé grâce au dispositif des Conventions industrielles de formation par la recherche (Cifre), financé par le ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation et mis en œuvre par l'Association nationale de la recherche et de la technologie (ANRT). Le dispositif Cifre permet à une entreprise de bénéficier d'une aide financière pour recruter un doctorant dont les travaux de recherche, en lien avec les intérêts de l'entreprise, sont encadrés par un laboratoire public de recherche. En recrutant la doctorante pour une durée de trois ans, l'entreprise **Martin Sellier** a rendu possible la réalisation de cette thèse, encadrée par le Laboratoire Ethologie Cognition Développement.

Une partie des travaux de ce doctorat a été menée à l'École nationale vétérinaire de Maisons-Alfort, une autre directement aux domiciles des chats, une troisième au sein de 'Cat-cafes' (le Comptoir des Chats à Bordeaux et le Chapristea à Toulouse).

Lecd

Laboratoire Ethologie Cognition Développement

The logo for Martin Sellier, featuring a white butterfly icon on a red background with the text "MARTIN SELLIER" in white.The logo for Université Paris Nanterre, featuring a stylized red and white 'N' and the text "Université Paris Nanterre".The logo for ANRT (Association Nationale Recherche Technologie), featuring the acronym "anrt" in blue and the full name below.

REMERCIEMENTS

Entreprendre un doctorat pourrait s'assimiler à débiter l'ascension d'une montagne. C'est un projet qui peut paraître impressionnant à son commencement, mais que l'on aborde chargé de courage et d'enthousiasme. Au fil du chemin, courage et enthousiasme peuvent être mis à rude épreuve, tant par les obstacles que l'on rencontre que par la longueur du parcours. Et plus on avance, plus le sommet de la montagne peut sembler loin. Il faut alors penser à se retourner pour constater le chemin déjà parcouru : c'est ce qui permet de continuer d'avancer. Et puis, le sommet s'offre enfin devant nous, doctorants épuisés, éprouvés, mais tellement enrichis. Seuls, nous n'aurions jamais pu réaliser cela. Les personnes que l'on rencontre en chemin et qui nous accompagnent sont fondamentales pour arriver au bout de ce projet. Ainsi, c'est avec une certaine émotion que j'écris ces lignes.

Avant tout, je tiens à adresser mes sincères remerciements aux membres de mon jury, qui me font l'honneur d'évaluer ce travail bien que le chat ne soit pas nécessairement au cœur de leurs recherches. Alain BOISSY, Valérie DUFOUR, Léa LANSADE et Pascal MALLET, un grand merci pour votre temps précieux. Il m'a semblé que vos domaines d'expertise respectifs faisaient lien avec ce travail qui, je n'en doute pas, sera enrichi de vos réflexions.

Merci à mon formidable directeur de thèse, Gérard LÉBOUCHER, pour son encadrement juste et bienveillant, son soutien, sa patience à toute épreuve. Je n'aurais pu rêver de meilleure supervision.

Merci à Ludovic DESWARTE d'avoir cru un jour en ce projet et de m'avoir permis de le réaliser en activant le soutien de MARTIN SELLIER. Parce qu'il faut avancer vers les choses qui ont du sens...

Un grand merci à Sébastien DEREGNAUCOURT et à Caroline GILBERT pour leur accompagnement et leur soutien à l'occasion des comités de suivi de thèse qui ont jalonné ce travail.

Merci également à Caroline pour mise à disposition d'une salle à l'Ecole vétérinaire d'Alfort et de nous avoir accompagnés dans les premiers travaux de cette thèse.

Mes chaleureux remerciements à Christine BONNEL et Charlotte BAILLAT, propriétaires du Comptoir des Chats, à Bordeaux, et du Chapristea, à Toulouse. Je vous suis très reconnaissante de m'avoir permis de réaliser mes expériences dans vos locaux, dans votre souci de faire avancer les connaissances scientifiques sur nos compagnons félins. Au-delà d'avoir fondé ces cat-café, Christine et Charlotte sont les « mamans » des chats que nous avons étudiés. Elles m'ont donc épaulée dans la mise en œuvre des tests, avec beaucoup de patience. Pour cela également, un grand merci.

Je remercie vivement les étudiants qui m'ont accompagnée dans mes travaux, se retrouvant parfois au premier rang du spectacle de mes découragements, les chats faisant rarement ce qu'on attend d'eux... Chloé TAVERNIER, Benoit JANICOT, Marine GONTHIER, Alexandre CLASEN, Tyna NAUDIN, Clémence TANT et Guillaume FERRER, mille mercis. Je mesure la valeur de votre travail.

Aux doctorants du LECD, je souhaite adresser mes pensées chaleureuses. Votre contact a été un véritable soutien moral, donnant lieu à de d'excellentes opportunités d'évacuer les tensions : cela fait du bien de sentir qu'à différents niveaux et différentes étapes, on n'est pas seul dans ce bateau tourmenté qu'est le doctorat. Merci à Agatha, qui n'a jamais découragé ma folie d'entreprendre ce projet, même si elle sortait de ce parcours semé d'embûches. A Lucile, Alice A. et Uyen, pour leurs divers coups de pouce bienveillants, dans les enseignements comme dans méandres des formalités administratives de l'université. A Tiphonie, Romain, Annaëlle, Julie, d'avoir partagé sans filtre leur bonne humeur et parfois leurs émotions, quelques rires et quelques larmes... Pensez à vous retourner de temps en temps pour apprécier le chemin parcouru. A tous les autres que je ne cite pas mais pour lesquels j'ai une pensée amicale, que cette entreprise soit devant ou derrière eux. Bien-sûr, je n'oublie pas la meilleure co-doctorante du monde, Alice MIGNOT, qui a été un soutien extraordinaire dans les moments les plus difficiles. Alice, merci pour ton énergie positive et tes qualités de cinéaste hors du commun.

Aux membres du LECD avec qui j'ai eu la chance d'avoir des échanges pendant ces quelques années, merci pour votre gentillesse. Je pense à Mathieu AMY, Nathalie BEGUIN, Anne BOBIN-BEGUE, Dalila BOVET, Sébastien DEREGNAUCOURT, Tudor DRAGANOIU Rana ESSAILLY, Nicole GEBERZAHN, Pascal MALLET, Laurent NAGLE, Lauriane RATFISCHER, mais aussi à tous les autres. Merci aux animalières et secrétaires que j'ai croisées et dont le travail est précieux. Une pensée particulière pour Marie et sa grande gentillesse. Merci également à celles et ceux qui se sont prêtés au jeu de mes expériences « chat », bien que l'espèce que j'étudie ne cohabite pas toujours pacifiquement avec leurs sujets d'étude aviaires. Je souligne le plaisir d'avoir pu faire partie d'un laboratoire de recherche où la bienveillance est présente et les échanges avec les chercheurs toujours agréables et enrichissants.

A Sarah JEANNIN, merci de m'avoir passé le flambeau et de me donner, depuis, l'opportunité de participer à divers projets : livre, licence professionnelle, Pet Revolution... Ta confiance et ton amitié sont précieuses. A Thierry BEDOSSA, merci pour ton soutien bienveillant au début de ce projet et merci d'avoir toujours une pensée pour moi dans tes collaborations « chat ». Je suis honorée de la confiance que tu me donnes.

Merci à mes amies du « monde du chat », pour les échanges constructifs et enrichissants que nous avons régulièrement. Une pensée particulièrement chaleureuse pour mes cofondatrices du collectif CATUS, Brunilde RACT-MADOUX, Annick PEZZULLA, Charlotte ESCURIOLA et Cynthia GAUTHIER. Brunilde, c'est un plaisir de collaborer avec toi depuis des années dans divers projets, de façon toujours fluide et constructive. Je voudrais également remercier Gwendoline LE PEUTREC REDON, pour sa confiance dans les projets en cours et à venir. Je me réjouis de continuer à travailler avec toi, dans les rires et la bonne humeur. Merci pour ton énergie débordante, pour nos échanges interminables et pour cette amitié qui se développe. A Isabelle SEGUI, merci. Je n'aurais jamais pu me consacrer corps et âme à cette thèse sans ta présence aux manettes d'EthoCat. C'est tellement précieux de pouvoir te laisser gérer mon « premier bébé » en toute confiance et même les yeux

fermés. Une pensée pour tous les autres consultants en comportement du chat et adhérents de CATUS, qui font un travail formidable, cherchant quotidiennement des compromis entre les besoins des chats et les attentes des humains.

A tous les humains ayant participé à mes travaux : les étudiants de l'EnvA et de l'UPN, les personnes ayant aimablement fourni des vidéos de leurs chats et autorisé leur diffusion, les personnes ayant pris le temps de répondre à mes différents - et parfois longs - questionnaires, un immense merci. Votre contribution à ce doctorat est d'une grande valeur.

A Catherine TESTA, auteur du livre « Osez l'optimisme », qui par cette rencontre inspirante, un soir d'automne, m'a amenée à OSER ce projet. A Céline ANDRE qui m'accompagne depuis des années et qui, sans cesse, me redonne du courage et de l'optimisme, avec toute sa belle énergie. Merci à vous.

A mes extraordinaires amis, soutien incommensurable dans les moments difficiles, mais aussi partenaires de moments de joie et de décompression, merci. La liste serait trop longue, j'espère que vous vous reconnaîtrez dans ces lignes. Un merci tout particulier à mes amies docteurs, qui mesurant la teneur de cette entreprise, m'ont proposé leur aide lors de la dernière ligne droite de ma thèse, me redonnant un peu de souffle.

Enfin, je n'aurais jamais pu arriver à bout de ce travail sans le précieux soutien de ma famille la plus proche : ma sœur, un modèle de force et de détermination ; mon père, ce roc à l'épreuve de toutes les tempêtes ; ma mère, qui me porte depuis toujours, au sens propre puis au sens figuré. Maman, je ne te remercierai jamais assez pour ton soutien sans faille et pour tout ce que tu nous donnes, avec amour et générosité.

Charley, tu clôtures ces remerciements, last but not least. Merci à toi qui me donnes ta force et ton amour quotidiennement, qui comprends mes peurs et mes espoirs, tout ce que je dis et ne dis pas. Tu m'as soutenue avec brio dans cet éprouvant parcours, je ne te dirai jamais assez combien tu es précieux.

A tous les chats de ma vie, qui m'ont entraîné à observer, respecter, patienter... A mes nièces, mes neveux et tous les enfants qui suivront... Puissent-ils développer leur sensibilité autour du respect des animaux – humains et non-humains – et la compréhension du langage propre à chacun.

« Le chat est le seul animal qui soit arrivé à domestiquer l'homme. »

Marcel MAUSS

« Un chien est capable d'apprendre et de retenir le sens de cent vingt mots et comportements humains. Un chien sait compter jusqu'à dix et peut effectuer des opérations de mathématiques simples comme l'addition et la soustraction. Donc un chien a une pensée équivalente à celle d'un enfant humain de cinq ans. Un chat auquel on propose d'apprendre à compter, à réagir sur des paroles précises ou à reproduire des gestes humains vous signifie rapidement qu'il n'a pas de temps à perdre avec ce genre de niaiseries. Donc un chat a une pensée équivalente à celle d'un... adulte humain de cinquante ans. »

Benard WERBER

NOTE A L'ATTENTION DES LECTEURS

Cette thèse de doctorat est composée de plusieurs chapitres présentés sous forme d'articles. Les chapitres qui la composent ont été rédigés en anglais et sont destinés à être publiés indépendamment les uns des autres.

CHAPITRE 1 : La communication vocale adressée au chat, par l'humain

"How do you do my kitty-cat? Acoustic parameters of speech addressed to cats in human-cat interactions."

Soumis dans le journal *Behavioural Processes*, en révision mineure

CHAPITRE 2 : Perception des signaux de communication humains par le chat

"Discrimination of cat-directed speech from human-directed speech in a population of indoor companion cats (*Felis catus*)."

Soumis dans le journal *Animal Cognition*, accepté pour publication

CHAPITRE 3 : Signaux émis par le chat en réponse aux messages envoyés par l'humain

"Multimodal communication in the human-cat relationship: a pilot study."

Soumis dans le journal *Animal Cognition*.

CHAPITRE 4 : Perception des signaux de communication du chat par l'humain

"Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?"

En préparation pour publication dans *Journal of comparative Psychology*

Table des matières

AVANT-PROPOS.....	1
REMERCIEMENTS	3
NOTE A L'ATTENTION DES LECTEURS.....	10
INTRODUCTION GENERALE	15
1- L'appivoisement du chat : un processus de domestication incomplet.....	17
2- Le chat moderne : rythme biologique, comportement alimentaire et conséquences	23
a. Les rythmes biologiques, en lien direct avec le comportement alimentaire.....	23
b. Influence de l'alimentation sur le mode de regroupement.....	25
3 - Organisation spatiale et sociale	26
a. Organisation spatiale	26
b. Organisation sociale des colonies de chats.....	32
c. Le chat : solitaire, grégaire, social ?	34
d. Vers l'existence d'une hiérarchie chez le chat ?	38
e. En conclusion.....	40
4 - Les signaux de communication chez le chat	40
a. Les mécanismes de la communication.....	40
b. La communication chimique chez le chat	42
c. La communication tactile chez le chat	45
d. La communication visuelle chez le chat	46
e. La communication vocale chez le chat.....	47
f. L'importance de la multimodalité.....	48
5 - La communication humain-chat	49
a. Du côté du chat	51
b. Du côté de l'humain	53
6 - Objectifs de la thèse et présentation générale	55
a. Objectifs	55
b. Organisation des travaux	56

CHAPITRE 1 : LA COMMUNICATION VOCALE ADRESSEE AU CHAT, PAR L’HUMAIN	59
Contexte et résultats principaux	60
L’article : How do you do my kitty-cat? Acoustic parameters of speech addressed to cats in human – cat interactions”	61
CHAPITRE 2 : PERCEPTION DES SIGNAUX DE COMMUNICATION HUMAINS PAR LE CHAT, COMMUNICATION VOCALE.....	83
Contexte et résultats principaux	84
L’article : Discrimination of cat-directed speech from human-directed speech in a population of indoor companion cats (<i>Felis catus</i>)	85
CHAPITRE 3 : PERCEPTION DES SIGNAUX DE COMMUNICATION HUMAINS PAR LE CHAT ET EMISSION DE SIGNAUX RETOURS, COMMUNICATION VISUELLE ET VOCALE	107
Contexte et résultats principaux	109
L’article : Multimodal communication in the human – cat relationship: cats are more sensitive to visual and bimodal cues, compared to vocal cues only	111
CHAPITRE 4 : PERCEPTION DES SIGNAUX DE COMMUNICATION DU CHAT PAR L’HUMAIN, COMMUNICATION VISUELLE ET VOCALE	129
Contexte et résultats principaux	130
L’article : Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?	133
DISCUSSION GENERALE	151
1 - Contexte et principaux résultats	152
2 - L’attachement, au cœur de la relation	156
a. Les mécanismes de l’attachement.....	156
b. Du côté de l’humain	160
c. Du côté du chat	164
3 - Un risque de dérive : l’anthropomorphisme	166
4 - De l’importance de considérer le bien-être animal	169
a. Définitions et concepts.....	169
b. Le bien-être du chat	173
c. Retour sur l’Umwelt.....	178
5 - Un pont entre la recherche scientifique et la pratique professionnelle des consultants en comportement du chat	180

6 - Perspectives de recherche sur les comportements du chat.....	182
7 - S'il faut conclure	184
REFERENCES GENERALES.....	187
ANNEXES.....	210
ANNEXE 1 : CURRICULUM VITAE	211
ANNEXE 2 : QUESTIONNAIRE DU CHAPITRE 4	214
RESUME	215
ABSTRACT	216

INTRODUCTION GENERALE

On fait souvent référence à ce petit félin qui partage notre quotidien à travers la désignation de chat domestique. Et pourtant, la question de la domestication chez le chat fait aujourd'hui débat. Est-il réellement domestiqué ? Selon certains auteurs, le chat se serait domestiqué seul, contrairement à d'autres espèces ayant été artificiellement sélectionnées par l'humain (Crowley et al. 2020, Driscoll et al. 2009). Cette « autodomestication » aurait été favorisée par une tolérance accrue à l'humain, liée à une flexibilité sociale caractéristique des félidés (Kruuk 1976, Leyhausen 1988, Macdonald 1983, Macdonald et al. 2000). Flexibilité qui aurait permis au chat de se rapprocher de nos habitations et de s'adapter naturellement aux niches écologiques humaines. Pour d'autres auteurs, le chat n'est en réalité pas domestique dans la mesure où sa reproduction échappe largement au contrôle de l'humain : il serait plutôt un animal apprivoisé (Deputte 2016, Geigl & Grange 2018). On peut également proposer qu'il se situerait à mi-chemin entre animal sauvage et animal domestiqué (Cameron-Beaumont 1997) : en effet, le chat moderne est au plus proche de l'humain, qui souvent lui fournit gîte et couvert. Et pourtant, il conserve des comportements qui lui permettent de retourner relativement facilement à la vie férale.

Quoi qu'il en soit, le fait que *Felis catus* vive à proximité des foyers humains depuis plusieurs milliers d'années a engendré des modifications de pression de sélection, favorisant au fil des générations les chats les plus sociables et tolérants, dans leurs relations avec l'humain, mais aussi avec leurs congénères (Crowell-Davis 2004, Driscoll et al. 2009, Hu et al. 2014). En effet, une plus grande densité en nourriture amène à une plus grande densité de chats dans un même périmètre (Liberg et al. 2000). Dans un contexte où les contacts sociaux devenaient plus fréquents, il était essentiel de développer des mécanismes permettant de réduire les conflits potentiellement mutilants, afin de favoriser sa survie (Macdonald et al. 1989). Ainsi, il est fort probable que les signaux de communications du chat aient évolué parallèlement, l'éloignant progressivement de son ancêtre ganté d'Afrique *Felis silvestris lybica*, dont le mode de vie était plutôt solitaire.

L'objet de cette thèse est d'explorer la relation entre l'humain et le chat compagnon, l'abordant sous l'axe de l'étude de la communication qui a pu s'établir entre ces deux protagonistes d'espèces différentes, à travers des milliers d'années de vie côte à côte. Dans la partie introductive, nous nous attacherons à tenter d'appréhender qui est le chat domestique, ce grand oublié de l'éthologie qui a pourtant su faire sa place au cœur des foyers occidentaux. Nous aborderons donc son processus de domestication, ses rythmes biologiques, son organisation spatiale et sociale, ainsi que la façon dont il a adapté sa communication intra et interspécifique pour s'intégrer dans une relation avec l'humain.

1- L'apprivoisement du chat : un processus de domestication incomplet

Afin d'explorer la question de la domestication du chat, prenons le temps de définir quelques termes. Un animal domestique, du latin *domesticus*, « qui est lié au foyer », est « *celui qui, élevé de génération en génération sous la surveillance de l'homme, a évolué de façon à constituer une espèce différente de la forme sauvage primitive dont il est issu* » (Thévenin 1960). En général, les archéozoologistes utilisent le mot domestication lorsqu'ils ont des preuves de modifications morphologiques entre l'animal domestiqué et son ancêtre sauvage, telles qu'une diminution générale de la taille ou un rétrécissement de la face et de la dentition (Vigne et al. 2004). Or, nos chats « domestiques » conservent une morphologie très proche de leurs ancêtres sauvages : ainsi certains auteurs parlent plutôt d'apprivoisement ("taming") (Vigne et al. 2004, Driscoll et al. 2009). Driscoll et ses collaborateurs (2009) définissent l'apprivoisement comme des modifications de comportement conditionnées par l'humain, à l'échelle d'un individu. Selon eux, la domestication correspond à « *une modification génétique permanente d'une lignée qui amène - entre autres - à une prédisposition à la tolérance, voire à la sociabilité avec l'humain, cette prédisposition étant héritable* ». La place du chat dans ces considérations ne semble pas très claire...

INTRODUCTION GENERALE

Aujourd'hui présent sur la majeure partie du globe, le succès évolutif du chat ne fait aucun doute. Alors qu'on a longtemps pensé qu'il avait évolué à partir du chat sauvage *Felis silvestris silvestris*, que l'on trouve aujourd'hui encore dans nos forêts européennes, on sait – à la lumière des dernières études génétiques et archéologiques (Driscoll et al. 2009, Ottoni et al. 2017, Vigne 2021) – que notre chat domestique est originaire du Moyen-Orient. Son ancêtre serait donc, sinon le chat ganté d'Afrique *Felis silvestris lybica*, vivant dans les déserts et savanes de l'Afrique et de l'Arabie, un ancêtre commun à ces deux petits félins carnivores. Grâce à l'analyse d'ADN mitochondrial, Driscoll et al. (2007) ont pu élaborer un arbre phylogénétique de *Felis silvestris*, mettant en évidence une plus grande proximité génétique entre *Felis catus* et *Felis s. lybica* (figures 1 et 2). Des observations comportementales confirment cette proximité. En effet, la facilité d'appivoisement du chat ganté d'Afrique a fréquemment été rapportée (Turner & Bateson 2000), ce qui est loin d'être le cas du chat sauvage européen, qui reste difficilement approchable malgré des milliers d'années de vie en relative proximité avec les humains (Cameron-Beaumont 1997).

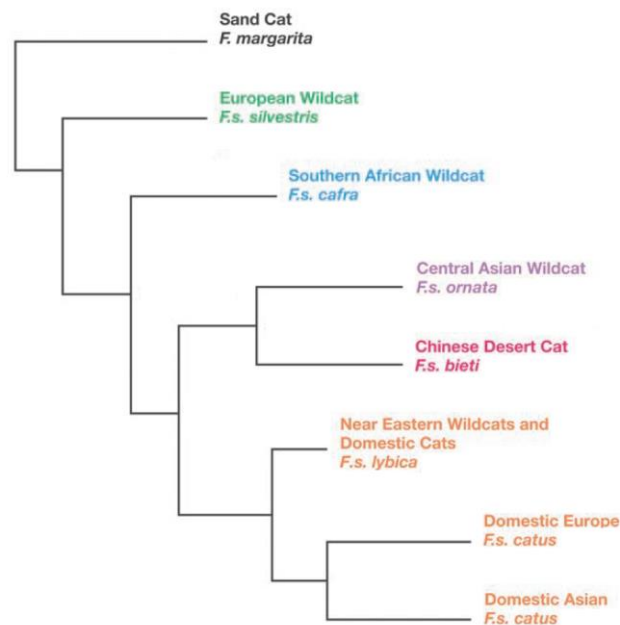


Figure 1. Arbre phylogénétique de *Felis silvestris*, d'après Driscoll et al. (2007)

INTRODUCTION GENERALE



Figure 2. **2a.** Chat sauvage du Moyen-Orient (*Felis silvestris lybica*) © EcoView, Fotolia. **2b.** Chat sauvage européen (*Felis silvestris silvestris*) © Fabrice Cahez, pronatura.ch. **2c.** Chats domestiques (*Felis silvestris catus*)

Les études zooarchéologiques menées par plusieurs équipes de chercheurs convergent vers une même histoire : la relation entre l'humain et le chat aurait commencé au Moyen-Orient il y a environ 10 000 ans, bien avant que l'humain ne commence à exercer une forme d'action sur sa reproduction (Driscoll et al. 2007, 2009, Geigl & Grange 2018, Ottoni et al. 2017). La présence du chat aux côtés de l'humain s'explique par des raisons « d'intérêts convergents ». Il aurait été attiré vers les villages par l'afflux de rongeurs provoqués par le stockage de céréales (Cailloce 2017). C'est donc la naissance de l'agriculture et la sédentarisation de l'humain, qui ont donné lieu à ce rapprochement. Il n'est pas possible, comme pour un événement soudain, de dater et de localiser précisément l'origine de la domestication du chat. C'est un processus dynamique et progressif ayant eu lieu dans de multiples lieux géographiques et dans des situations culturelles différentes (Bökönyi, 1989).

INTRODUCTION GENERALE

Une double sépulture d'un humain et d'un chat, retrouvée sur l'île de Chypre et datée d'il y a 9 500 ans, est aujourd'hui la preuve la plus précoce montrant qu'un lien spécial existait déjà entre les humains et les chats. Cependant à ce stade, on parle plutôt "d'appivoisement" que de réelle domestication. Puis, deux grandes vagues de diffusion ont été rapportées : la première au moment de la néolithisation il y a 5 000 à 6 000 ans, la seconde au cours de l'Antiquité classique, il y a environ 2 500 ans. Les chats ont suivi les populations qui migraient depuis le Proche-Orient, par voie terrestre et/ou maritime. C'est ainsi qu'ils se sont répandus en Grèce puis dans tout l'Empire romain. On trouve des traces de proximité entre chats et humains en Chine également, datant d'il y a environ 5 500 ans. Il y a environ 3 000 ans, les chats d'Égypte furent divinisés sous la forme de la déesse Bastet. Les Égyptiens participèrent alors à la reproduction massive des chats : pourrait-on à ce stade parler d'un début de domestication ? D'autre part, des références aux chats dans l'art et la littérature montrent que les chats domestiques étaient communs à travers l'Europe il y a déjà 2 000 ans. Cependant, ce n'est qu'au 19^e siècle que l'on voit apparaître en Angleterre les premières races de chats génétiquement sélectionnées par l'humain (figure 3).

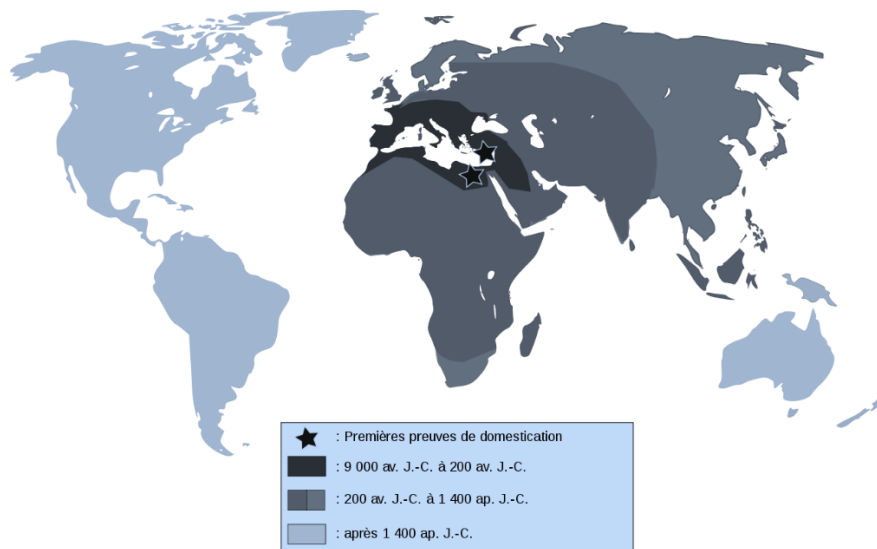


Figure 3. Dispersion du chat à travers le monde © creative commons BY-SA 3.0

On évoque souvent des relations commensales pour désigner les prémises de la relation entre les chats et les humains. Or, c'est plutôt le parasitisme murin qui a engendré un rapprochement

INTRODUCTION GENERALE

mutuellement bénéfique entre ces deux espèces. En effet, le commensalisme est un type d'interaction entre deux êtres vivants, dans laquelle un hôte fournit une partie de sa propre nourriture au commensal (du latin *commensalis* : qui partage la table). Le commensalisme est une relation facultative, bénéfique pour le commensal mais neutre pour l'hôte en matière de valeur sélective (Poreau 2011). En réalité, on devrait plutôt parler de mutualisme dans l'élaboration de la relation humain - chat : c'est bien pour leur aptitude à chasser les rongeurs que les chats ont suscité notre intérêt, il y a donc là une relation avec bénéfice mutuel (de Mouzon 2021).

Depuis quelques millénaires donc, les humains et les chats vivent côte à côte. On peut cependant s'interroger sur l'utilisation du terme domestication pour qualifier son intégration au sein de notre environnement. La domestication induit une action de l'humain sur l'espèce qu'il domestique. Helmer (1992) propose la définition suivante : « *la domestication est le contrôle d'une population animale par isolement du troupeau avec perte de panmixie, suppression de la sélection naturelle et application d'une sélection artificielle basée sur des caractères particuliers, soit comportementaux, soit structuraux. Les animaux vivants deviennent en fait la propriété du groupe humain et sont entièrement dépendants des hommes.* » A cette définition, Jacques Barrau (1978) ajoute que « *l'action de l'homme est d'abord dictée par trois exigences fondamentales qui doivent être satisfaites pour que les animaux qu'il convoite ou détient survivent à la fois en tant qu'individus et en tant qu'espèces [...] : la protection contre les agressions de toute nature (intempéries, prédateurs, etc.), l'alimentation et la reproduction* ». Barrau postule que c'est le degré d'intervention des humains à chacun de ces trois niveaux critiques de la vie et de la survie qui permet d'apprécier le degré de domestication d'une espèce. Ainsi, il paraîtrait que le terme « domestiqué » ne soit pas adapté au chat. En effet, grâce à sa flexibilité comportementale et par son adaptation à différents milieux, il semble que le chat jouisse d'une certaine liberté vis-à-vis de l'humain, contrairement à d'autres espèces domestiques telles que le chien ou de nombreuses espèces d'ongulés (Bouzick 2007, Izawa & Doi 1994). En comparaison à d'autres animaux domestiques, la dépendance du chat à l'humain n'est pas si grande. La plupart des chats ont conservé des aptitudes qui les rendent

INTRODUCTION GENERALE

capables de se nourrir et, dans une certaine mesure, de se protéger d'éventuelles menaces. Les chats harets, chats domestiques retournés à l'état sauvage, sont capables de subvenir à leurs propres besoins et peuvent se passer de l'humain pour se nourrir. Il est également incontestable que l'humain ne contrôle pas la reproduction des chats « de maison » qui, s'ils ne sont pas stérilisés et ont accès à l'extérieur, choisiront eux-mêmes leur partenaire (Driscoll et al. 2009). Seuls les chats de race, qui n'auraient jamais connu l'extérieur et dont la reproduction est contrôlée depuis plusieurs générations pourraient faire exception. En France, ils représentent moins de 5% des individus (CNR BEA 2021). Par ailleurs, la morphologie et la physiologie de la majorité des chats domestiques changent très peu par rapport à celles de leurs ancêtres gantés d'Afrique. Certains auteurs suggèrent que cela pourrait être en partie lié à des hybridations, et donc des échanges génétiques réguliers, avec diverses autres sous-espèces de *Felis silvestris* (Ottoni et al. 2017). La domestication peut être envisagée selon un point de vue biologique, comme un état de l'animal ou, selon un point de vue anthropologique, comme un processus (Digard 1990, Vigne et al. 1999). Le chat n'est vraisemblablement pas « domestiqué », mais une espèce encore en cours de domestication (de Mouzon 2021). Ce processus pourrait avoir été initié il y a environ 10 000 ans, mais a connu une nette accélération ces 150 dernières années, liée à l'apparition des premières races et à l'intégration du chat au cœur des foyers humains.

Tantôt adoré, tantôt diabolisé, le statut du chat n'a cessé d'évoluer depuis dix mille ans. L'histoire de sa domestication pourrait se résumer ainsi : par un processus de mutualisme, le chat a progressivement colonisé la niche écologique humaine, en plusieurs points et par plusieurs vagues. Sans que, pendant longtemps, l'humain n'exerce de pression de sélection directe, ce rapprochement s'est traduit par l'apprivoisement des individus et par une sélection indirecte progressive de traits comportementaux favorisant l'émergence des relations affectives actuelles entre l'humain et le chat d'aujourd'hui (Bouzick 2007, Serpell 2000). **Si la morphologie de la majorité des chats a très peu changé au cours de l'histoire de leur domestication, leurs comportements ont certainement subi plus de modifications.** D'une part, on observe une conservation de certaines caractéristiques

néoténiques au niveau des comportements telles que le jeu, le miaulement, le ronronnement, ou encore le pétrissage, réminiscence infantile d'un mouvement de pattes qui permettait de faire sortir le lait des mamelles de sa mère. D'autre part, comme l'atteste sa capacité à former des groupements stables et cohésifs, le petit félin au comportement ubiquiste et anthropophile (Vignes 2021) avec lequel nous partageons aujourd'hui notre quotidien a su développer des compétences sociales que son ancêtre sauvage, dont le mode de vie était solitaire, ne possédait pas (Bradshaw et al. 2012). La domestication, ou tout du moins l'adaptation à la niche écologique humaine, a donc engendré une évolution des comportements et du mode de vie du chat, marquée par une augmentation de sa sociabilité, dans ses relations intra mais aussi interspécifiques (Cameron-Beaumont 1997). C'est le chat que nous étudions au cours de ce doctorat : le chat moderne.

2- Le chat moderne : rythme biologique, comportement alimentaire et conséquences

a. Les rythmes biologiques, en lien direct avec le comportement alimentaire

Tout organisme vivant exprime des phénomènes physiologiques et comportementaux qui se répètent de façon régulière : ce sont les rythmes biologiques (Lumineau 2019). Par exemple, les animaux présentent généralement une activité journalière qui s'organise en alternance de veille – sommeil, une activité sexuelle qui peut suivre des cycles de durée extrêmement variable, etc. Les rythmes biologiques peuvent donc s'appliquer à différents niveaux : circadien (durée proche de 24h), ultradien (cycles inférieurs au rythme circadien, comme les différents cycles du sommeil ou les alternances de phases d'activité et de repos dans la journée) et infradien (cycles d'une durée supérieure au cycle circadien, comme les rythmes lunaires et saisonniers). Les rythmes sont – entre autres - étroitement liés à l'alimentation, les ressources pouvant varier au cours d'une journée, comme au fil des saisons.

INTRODUCTION GENERALE

Chez les carnivores stricts comme le chat, le rythme journalier dépend en partie du rythme des proies. Or, certaines proies du chat sont diurnes, comme c'est le cas de nombreux oiseaux ou de reptiles, alors que d'autres sont nocturnes, comme la plupart des rongeurs. Cette variabilité a probablement conduit à une flexibilité dans la rythmicité du comportement alimentaire du chat (Parker 2018). Sur cette base, il est difficile de caractériser le rythme journalier du chat, qui a souvent été qualifié d'aléatoire (Kane et al. 1981, Johnson et al. 1983, Randall et al. 1985). Comme le souligne Parker (2018), la dichotomie diurne-nocturne ne s'applique pas à toutes les espèces et cette flexibilité chez le chat pourrait simplement résulter de sa faculté à adopter différents modèles d'activité dans différentes conditions. La plasticité comportementale du chat s'exprime aussi à travers les variations de son rythme journalier, selon la saison ou selon l'habitat des individus. Par exemple, il a été rapporté une augmentation de l'activité de pendant les saisons chaudes en comparaison aux saisons froides (Goszczyński et al. 2009, Haspel & Calhoun 1993, Parker 2018, Weber & Dailly 1998).

De récentes études ont néanmoins permis d'avancer dans nos connaissances des rythmes biologiques du chat. Les travaux de Marine Parker (2018) ont montré que les rythmes d'activité et d'alimentation du chat reposent sur des modèles bimodaux et crépusculaires. En effet, il a été noté des pics majeurs de prise alimentaire et d'activité locomotrice à l'aube et au crépuscule, en dehors de toute influence humaine. Cette rythmicité a été mise en évidence chez des individus nourris *ad libitum*, alors que la nature crépusculaire du chat est présumée résulter d'une adaptation aux rythmes de vie de ses proies. Il semble donc qu'un rythme circadien intrinsèque se soit maintenu en dépit de la présumée domestication. D'ailleurs, cette rythmicité crépusculaire a été mise en évidence chez des chats captifs hébergés en intérieur aussi bien que chez des chats vivant à l'extérieur. Autre fait intéressant, chez les deux populations de chats étudiées, les interventions humaines ont eu un impact sur le rythme journalier des individus, entraînant une augmentation de l'activité et de la consommation alimentaire au moment des interventions humaines, même lorsque celles-ci n'étaient pas liées à une distribution alimentaire. Le rythme du chat apparaît comme un subtil mélange entre

INTRODUCTION GENERALE

conservation de rythmes endogènes et intégration de l'humain au cœur de son activité quotidienne, soulignant encore une fois l'adaptation singulière du chat à la niche écologique humaine.

b. Influence de l'alimentation sur le mode de regroupement

Une des caractéristiques conservées chez tous les félidés est leur condition de carnivores stricts. Au cours de leur évolution, ils ont développé et conservé une morphologie adaptée à la capture des proies : squelette souple, griffes rétractiles, puissante mâchoire équipée de longues canines, vision adaptée à l'obscurité permettant la capture de proies nocturnes... Les habitudes alimentaires et les techniques de chasse sont deux facteurs essentiels pour expliquer le développement de structures sociales au sein d'une espèce (Cameron-Beaumont 1997). Il n'est pas surprenant que la plupart des félins sauvages présentent un mode de vie solitaire. En effet, la théorie de la dispersion des ressources (Resource Dispersion Hypothesis : Macdonald 1983, Ideal Free Distribution : Milinski & Parker 1991) prédit qu'un mode de vie solitaire est plus avantageux pour un prédateur se nourrissant de petites proies. Pour les espèces solitaires, les comportements sociaux devraient se limiter à la période de reproduction, qu'il s'agisse de comportements sexuels ou parentaux. La plupart des félins présentent un mode de vie solitaire, mais ce n'est pas systématique. Pour les petits félidés qui se nourrissent de petites proies dispersées, comme le chat sauvage européen, un mode de vie solitaire constitue manifestement un avantage sélectif. Pour le lion, en revanche, il semble que la vie en groupe soit plus avantageuse, notamment parce que la grande taille des proies disponibles dans leur biotope nécessite de coopérer pour la chasse. **Cette variabilité de mode de regroupement peut se retrouver au sein d'une même espèce, c'est le cas de *Felis catus*.** A l'instar de son plus proche cousin *Felis silvestris lybica*, l'ancêtre de *Felis catus* présentait fort probablement un mode de vie solitaire. Aujourd'hui, le chat vit dans des niches écologiques extrêmement variées, en conséquence son mode d'alimentation est varié également. Il reste un carnivore, mais la nature de ses proies, leur distribution, voire la potentialité d'une alimentation fournie par l'humain, varient en fonction du milieu dans lequel il vit. Nous allons voir dans le point

qui suit comment la disposition des ressources a contribué à la grande flexibilité comportementale de notre chat domestique.

3 - Organisation spatiale et sociale

a. Organisation spatiale

On dit du chat que c'est une espèce ubiquiste, c'est-à-dire qu'on le rencontre dans des milieux variés. Sa répartition géographique est très large : on le retrouve sur presque tous les continents, dans des conditions écologiques et climats divers, dans des milieux aux degrés d'anthropisation (occupation humaine) très différents. En effet, les chats peuvent vivre loin des humains, dans de vastes zones où la densité de population est faible, mais les ressources rares. Ils peuvent aussi occuper des milieux agricoles ou urbains, dans lesquels l'espace est restreint et la densité de population plus forte, mais les ressources prévisibles, permanentes et concentrées (Liberg et al. 2000, Natoli 1985 b, Macdonald et al. 2000). Ce caractère ubiquiste est le signe, encore une fois, d'une grande capacité d'adaptation (Mattern et McLennan, 2000). Il est donc difficile de dégager un modèle commun illustrant un mode d'organisation spatiale des chats (Bouzick 2007).

Commençons par définir les modes de vie le plus souvent observés chez le chat. Car en fonction de son mode de vie, il peut être qualifié de chat haret, chat libre ou chat de maison. Dans tous les cas, il s'agit bien de la même espèce *Felis catus*, c'est sa proximité avec l'humain qui varie. Les **chats harets ou féraux** (« feral cats ») sont des chats qui vivent de façon libre et autonome : ils n'ont pas de lien avec les humains et sont capables de se nourrir uniquement du produit de leur chasse. Ils peuvent éventuellement solliciter les humains pour obtenir de la nourriture, mais ne dépendent pas d'eux. Le plus souvent, ces chats sont nés et ont passé leur vie en dehors des foyers humains. Les **chats libres**, ou chats errants, mènent une vie libre et passent la majeure partie de leur temps en extérieur. Ils peuvent être commensaux des humains mais ont également la capacité de se nourrir de leur chasse. Ils sont familiarisés à l'humain et cohabitent facilement avec lui. Ce sont

INTRODUCTION GENERALE

parfois des chats qui ont grandi dans un foyer mais qui sont retournés à la vie « sauvage », soit parce qu'ils ont été abandonnés, soit parce qu'ils sont partis d'eux-mêmes. Ils peuvent d'ailleurs être rattachés à un ou plusieurs foyers. Les chats de maison (« house cats ») aujourd'hui communément appelés **chats compagnons** (« companion cats », ou « pet cats »), vivent en relation étroite avec les humains, au sein de leurs foyers. Leur dépendance à l'humain peut être plus ou moins grande. Certains d'entre eux vivent en milieu clos toute leur vie et dépendent totalement de l'humain pour se nourrir, d'autres peuvent sortir et complètent parfois l'apport de nourriture humaine par leur chasse (Bouzick 2007, Cameron-Beaumont 1997, Liberg et al. 2000).

Le chat « domestique » est l'une des seules espèces de félidés capables de grégarisme, avec le lion (Schaller 1972) et le guépard (Caro & Collins 1987, Caro & Laurenson 1989, Eaton 1970). Cependant il est également tout à fait capable de vivre un mode de vie solitaire (Apps 1986, Corbett 1979, Fitzgerald & Karl 1986, Jones & Coman 1982, Leyhausen 1965). Il est aujourd'hui communément admis qu'un des facteurs déterminants pour le mode de regroupement du chat est la disposition des ressources (Tableau 1). En effet, la densité de population est un bon indicateur du mode de regroupement. Or, de nombreuses études menées sur des populations de chats libres et harets s'accordent à montrer qu'elle varie en fonction des ressources alimentaires (Corbett 1979, Grant et al. 1992, Liberg et al. 2000, Macdonald et al. 2000, Mertens & Turner 1986). Plus elles sont nombreuses et concentrées, plus la densité de chats peut être grande. Au contraire, plus elles sont éparses et dispersées, plus les chats auront tendance à adopter un mode de vie solitaire (Bouzick 2007, Cameron-Beaumont 1997, Liberg et al. 2000). Cette abondance de ressources est souvent liée à l'activité humaine. Par exemple, on observe des regroupements de chats très denses dans les ports de pêche ou dans les aires de nourrissage de chats urbains. A Rome et Jérusalem, la densité peut atteindre 2000 chats/km² (Mirmovitch 1995, Natoli 1985b). Dans des environnements plus lointains des installations humaines, lorsque les chats se nourrissent de petites proies pouvant parfois se faire rares, il est plus intéressant que les aires de chasse ne se chevauchent pas (Ewer 1973, Kleiman & Eisenberg 1973) : alors, le mode de vie solitaire est la stratégie évolutive la plus efficace. Ainsi, le

INTRODUCTION GENERALE

changement de niche écologique du chat, en lien direct avec son rapprochement de l'humain, aurait diminué la valeur adaptative de la vie solitaire (Cameron-Beaumont 1997, Liberg 1980).

Répartition des ressources alimentaires	Densité de chats (nombre de chats/km ²)
Ressources riches et concentrées (points « chauds » en zone urbaine : poubelles, décharges de pêche, sites de nourrissage, etc.)	Plus de 100
Concentration de ressources moyenne, ou proies nombreuses mais dispersées (zones semi-urbaines, fermes agricoles avec rongeurs, colonies d'oiseaux, etc.)	Entre 5 et 100
Faible concentration de ressources, ou proies rares et dispersées (zones rurales, forestières, désertiques, etc.)	Moins de 5

Tableau 1. Densités de population de chats en fonction de la concentration des ressources alimentaires. D'après Liberg et al. (2000) et Bouzick (2007)

A ce stade, il convient de clarifier la nuance entre territoire (« territory ») et domaine vital (« homerange »), parfois confus dans l'esprit de tout un chacun. De nombreuses espèces animales restent fidèles à un site pendant toute ou partie de leur vie et concentrent leurs activités et déplacements sur une surface limitée, appelée domaine vital. Le **domaine vital** se définit donc par l'ensemble de la surface dans laquelle l'animal vit et se reproduit. Ainsi, l'animal délimite une zone de l'espace qui lui est familière et dans laquelle il peut localiser des points d'intérêt (abris, ressources alimentaires, points d'eau, sites de reproduction, etc.) et mémoriser les chemins leur donnant accès (Fourcassié 2019, Mertens & Turner 1986, Say 2000). La fidélité à un site permet une certaine prédictibilité des ressources, donnant un avantage sélectif indéniable à l'animal. Le domaine vital est régulièrement exploré et peut faire l'objet de différents types de marquages (Benhamou 1998). Les domaines vitaux peuvent varier en fonction des saisons, si les ressources présentent une variation saisonnière.

INTRODUCTION GENERALE

Le **territoire**, lui, est défini comme tout ou partie du domaine vital, qui est défendu par l'animal contre les individus de sa propre espèce, voir des individus d'espèces différentes s'il y a compétition pour les ressources convoitées. La défense peut être active et donner lieu à des affrontements physiques, ou passive – le dépôt de marques visuelles et/ou olfactives permettant de renseigner les potentiels intrus sur l'appartenance du lieu, l'identité et l'état physiologique de son possesseur. La possession d'un territoire permet à l'animal de s'approprier de façon exclusive les ressources qu'il contient. La possession d'un territoire confère également un avantage sélectif à l'animal, en permettant un accès privilégié aux ressources et à la reproduction. Cependant, la possession d'un territoire a également un coût, car sa défense peut être coûteuse en temps et en énergie – et même affecter la survie de l'animal s'il se retrouve impliqué dans des combats mutilants, voire mortels.

La différence entre domaine vital et territoire se situe au niveau de l'appropriation exclusive d'un site par un animal ou un groupe d'animaux, caractérisé par sa défense. Certains félinés solitaires, comme le tigre, le léopard ou le puma, ont des domaines vitaux exclusifs qui ne se chevauchent pas ou très peu, ces zones étant défendues activement par leur occupant. Elles sont donc considérées comme des territoires (Leyhausen 1965, Muckunrhin & Eisenberg 1973, Panwar 1987). En général, ces félins vivent dans des milieux où les proies sont dispersées et non prévisibles. Les femelles sont solitaires et occupent des territoires plus ou moins contigus. Les territoires des mâles, également non recouvrants, englobent ceux de plusieurs femelles, notamment en période de reproduction (Bouzick 2007).

Il est difficile de trancher dans le cas du chat et la question fait débat, notamment en raison d'une grande variabilité interindividuelle dans l'appropriation des lieux de vie. Par ailleurs, si certaines zones peuvent être défendues, d'autres ne le sont pas : on note des « zones de tolérance », qui sont généralement des zones de passage utilisées et marquées par plusieurs chats, sans qu'il n'y ait d'appropriation ou de défense par un individu (Feldman 1994, Leyhausen 1965).

INTRODUCTION GENERALE

Dans le cas de chats formant des regroupements, un territoire commun peut être défendu mais chaque individu peut avoir un domaine vital qui lui est propre et qui dépasse largement les limites de ce territoire. Les domaines vitaux des femelles d'un même groupe se recouvrent largement. Cependant, on observe très peu de chevauchements des domaines vitaux de femelles de groupes différents, suggérant que les colonies défendraient des territoires conjointement (Liberg & Sandell, 1988). Dans tous les cas, plusieurs études ayant examiné des regroupements de chat libres et/ou harets s'accordent sur les points suivants :

- Les domaines vitaux des mâles sont en moyenne trois fois plus grands que ceux des femelles (Liberg 1980, Corbett 1979) et ont tendance à recouvrir les domaines vitaux de plusieurs femelles (dans le cas des chats solitaires) ou de plusieurs groupes de femelles (dans le cas des chats grégaires ; Liberg 1980).
- La taille des domaines vitaux des femelles est relativement faible dans les endroits à forte densité où les ressources alimentaires sont concentrées et riches. (Liberg et al. 2000, Macdonald et al. 2000, Mertens & Turner 1986).
- La taille moyenne des domaines vitaux des mâles est influencée par leur statut reproducteur - dans les populations de chats harets, le domaine vital des mâles reproducteurs est significativement plus grand que celui des mâles non reproducteurs (Barrat 1997, Langham & Porter 1991, Mertens & Turner 1986), la saison de reproduction - elle augmente en période de reproduction (Corbett 1979, Izawa et al. 1982) et la taille des groupes de femelles – plus les groupes sont grands, plus les domaines vitaux des mâles sont grands (Liberg et al. 2000).

Contrairement aux félidés sauvages solitaires, les domaines vitaux des chats étudiés se chevauchent largement, particulièrement autour des sources de nourriture. Il semblerait qu'aucune étude n'ait encore démontré le caractère exclusif des domaines vitaux des chats (Cameron-Beaumont 1997, Liberg 1980, Liberg et al. 2000, Mertens & Turner 1986). Les domaines vitaux des mâles recouvrant ceux de groupes de femelles sont très chevauchants et ne sont pas défendus activement, même en

INTRODUCTION GENERALE

période de reproduction. Ces mâles, bien que ne formant pas des groupes, ne sont donc pas territoriaux (Liberg et al., 2000).

Malgré les nombreuses références à la territorialité chez le chat, il est délicat de qualifier le chat d'animal territorial. Chez les espèces territoriales, le lieu de vie est défendu de façon active et systématique et les animaux émettent des signaux clairs aux bordures du territoire (chimiques, visuels et même vocaux). Par ailleurs, les territoires adjacents des individus de même sexe ne se superposent pas (Lehner 1996). Les domaines vitaux des chats se recouvrent très régulièrement les points d'élimination et de griffades, permettant aux chats de déposer des marques dans leur environnement, se font à l'intérieur du domaine vital plutôt que dans des zones périphériques (Crowell-Davis 2007, Feldman 1994). On note également des marques au niveau de « routes de passage communes » régulièrement utilisées par les chats, zones dans lesquelles les congénères sont tolérés. Si les marquages avaient une fonction territoriale d'intimidation, les chats rencontrant ces marques opéreraient logiquement un demi-tour. Or les chats qui rencontrent ces marques flairent, continuent leur route ou, en plus, apposent leurs propres marques (Deputte 2017, Leyhausen 1979).

Faut-il réellement tirer des conclusions définitives sur la territorialité du chat ? Chez certaines espèces, le territoire se limite à la période de reproduction, il peut donc y avoir une dimension saisonnière à la notion de territoire. Il a d'ailleurs été mis en évidence que les chats pouvaient modifier leur distribution spatiale au fil du temps, de façon saisonnière (Corbett 1979) ou circadienne (Laundre 1977). Chez d'autres espèces, comme cela a notamment observé chez les coyotes, certains individus possèdent un territoire, d'autres non (Fourcassié 2019). Ainsi, on pourrait émettre l'hypothèse suivante : en fonction de leurs expériences, de leur physiologie, des conditions du milieu de vie dans lequel ils évoluent, certains chats pourraient défendre un territoire, d'autres non. Sachant que les mammifères peuvent tout à fait laisser des marques informatives dans leur domaine vital sans qu'il ne s'agisse nécessairement d'un territoire *stricto sensu* (Benhamou 1998), cela

paraîtrait cohérent. Ainsi, chercher à catégoriser le chat en tant qu'espèce territoriale ou non, n'a pas de sens. Il n'y aurait pas là de dimension spécifique mais plutôt une dimension individuelle. On peut noter, ici encore, l'incroyable plasticité comportementale du chat. Il n'y a pas un chat mais, peut-être, autant de chats que de milieux de vie.

b. Organisation sociale des colonies de chats

Il existe une relation directe entre la disponibilité des ressources et la répartition spatiale des individus : en découle une relation entre la distribution des ressources et les modes de regroupement (Clutton-Brock 1989, Davis 1991, Sandell 1989). Chez le chat, **on observe davantage de regroupements lorsque les ressources sont concentrées**. A partir d'une revue de la littérature concernant la distribution spatiale des chats (Liberg et al. 2000), Bouzick (2007) a établi une table de contingence entre le mode de groupement et la dispersion des ressources, qui confirme cette relation (tableau 2). En effet, sur 25 « populations » de chats étudiées par différentes équipes de chercheurs, 13 étaient regroupées en colonies lorsque les ressources étaient concentrées, alors que seulement 2 vivaient de façon solitaire. A l'inverse, dans les milieux où les ressources étaient dispersées, seules deux populations vivaient en groupe, les autres individus évoluant selon un mode de vie solitaire.

Modes de groupements Distribution des ressources	GROUPE	SOLITAIRE	TOTAL
Ressources concentrées	13	2	15
Ressources dispersées	2	8	10
Total	15	10	25

Tableau 2. Influence de la répartition des ressources alimentaires sur le mode de regroupement des chats (Bouzick 2007)

INTRODUCTION GENERALE

Pour être précis, il semblerait que le regroupement des femelles se fasse autour de sources de nourritures abondantes et prévisibles et que la répartition spatiale des mâles se calque ensuite sur celle des femelles. Ainsi, contrairement aux femelles qui se regroupent en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires, la nourriture n'est pas le facteur déterminant pour les mâles (Liberg & Sandell 1988, Liberg et al. 2000). Des études ont mis en évidence que les femelles d'un même groupe sont généralement affiliées, la dispersion des jeunes ne concernant le plus souvent que les mâles (Izawa & Doï 1994, Liberg et al. 2000, Macdonald et al. 2000). Les groupes de femelles sont donc organisés de façon matrilineaire : l'unité sociale de base repose sur une tolérance accrue entre les femelles, basée sur l'association continue de chattes affiliées et de leurs filles matures, au fil de générations successives.

Le niveau d'anthropisation a également une influence sur la structuration des groupes de chats. Les activités humaines ont provoqué une fragmentation de l'habitat, faisant varier la distribution des ressources alimentaires. En milieu urbain, les chats sont plus dépendants de l'humain pour la nourriture. En effet, les proies naturelles sont généralement peu abondantes et constituent une faible part de l'alimentation, contrairement à ce qui est observé en milieu rural (Bouzick 2007, Liberg 1984). Les restes des activités humaines, ainsi que les aliments fournis par les particuliers, constituent donc la principale source alimentaire (Haspel & Calhoon 1990, Izawa et al. 1982, Page et al. 1992). Ainsi, la nourriture est abondante, mais sa répartition irrégulière : elle ne se trouve que dans certains endroits, comme les parcs, les jardins privés, les cimetières, les zones industrielles, les hôpitaux (Chagot 1993, Courchamp 1996, Say 2000, Tabor 1983). C'est donc principalement dans ces lieux que les études portant sur le comportement des chats en milieu urbain ont été menées (Izawa & Doï 1994, Say 2000, Natoli & de Vito, 1991, Natoli et al. 2001). En milieu urbain, la densité de population est plus importante et la taille des groupes est généralement supérieure à celle observée en milieu rural, les domaines vitaux sont réduits et très chevauchants, entre femelles et entre mâles (Haspel & Calhoon 1989, Ishida & Shimizy 1998, Izawa et al. 1982, Mirmovitch 1995, Tabor 1983). En outre, il semblerait que le partage des ressources (nourriture et

abris) soit plus important qu'en milieu rural. Les mâles, autant que les femelles, expriment peu de comportements agonistiques, les individus se montrent au contraire assez tolérants (Izawa et al. 1982, Yamane et al. 1996). Bien que l'organisation reste matrilineaire, il semblerait que les mâles en milieu urbain puissent aussi faire partie du groupe de façon quasi permanente, contrairement à ce qui est observé en milieu rural : le sex-ratio est donc plus équilibré (Izawa & Doï 1994, Natoli et al. 1991).

c. Le chat : solitaire, grégaire, social ?

« Tous les groupements d'animaux ne sont pas d'ordre social [...]. Quand un soir d'été, des centaines d'insectes se rassemblent autour d'une lampe, leur comportement n'est pas nécessairement social. Il se peut fort bien qu'ils soient venus un par un, et que leur rencontre soit purement accidentelle ; s'ils se réunissent, c'est parce que chacun d'entre eux est attiré par la lampe. Mais quand, les soirs d'hiver, les étourneaux exécutent leurs fascinantes manœuvres aériennes avant de s'installer pour la nuit, ils réagissent réellement les uns aux autres ; ils se suivent les uns les autres en un ordre si parfait que nous pourrions même être tentés de croire qu'ils ont un pouvoir de communication surhumain. [...] Ainsi cette habitude de rester ensemble parce que l'on réagit les uns aux autres est un autre signe de comportement social. » (Tinbergen 1967).

Comme le souligne Tinbergen, un ensemble d'individus réunis en un même lieu pour une raison quelconque (ressource alimentaire, abri etc.), mais sans organisation particulière ne peut pas être qualifié de social. Afin d'être qualifiée de sociale, une espèce doit remplir certains critères (Bernstein & Williams 1986), notamment une **interattraction** (attraction mutuelle) entre **individus de la même espèce**, l'existence de **groupements permanents** portés par un noyau d'individus adultes et fondés sur des **relations interindividuelles**, (coopération, rôles...). L'interattraction est indispensable à la formation d'un groupe, mais ce dernier ne peut être qualifié de social que si elle perdure et permet la création de relations entre les individus (Espinass, 1935). Par exemple, l'interattraction au

INTRODUCTION GENERALE

moment de la reproduction peut être une base de la socialité, mais n'en est pas constitutive. De la même façon, la communication est également un critère indispensable au phénomène social, mais insuffisant. En effet, même s'il n'existe pas de société sans communication (Altmann 1962), la capacité à communiquer ne suffit pas à la constitution d'un groupe social. Chez les espèces solitaires, il existe des échanges de signaux de communication entre individus, mais ils ne sont qu'occasionnels – et généralement en lien avec la reproduction ou la compétition.

Rappelons ici les différents niveaux d'organisation sociale : l'interaction, la relation et le réseau (Hinde 1976). **L'interaction sociale** est un évènement limité dans le temps, impliquant deux ou plusieurs individus, interagissant à travers différents canaux de communication. Les interactions sociales se définissent donc par les comportements à travers lesquels les individus agissent les uns sur les autres. Au sein des interactions sociales, on distingue les comportements affiliatifs des comportements agonistiques. Les comportements affiliatifs, parfois qualifiés de positifs, se traduisent par le rapprochement ou le maintien d'une proximité entre des partenaires, pouvant aboutir à des contacts physiques positifs (de Waal 2003). On peut citer par exemple le toilettage mutuel, aussi appelé allotoilettage (ou *allogrooming*, en anglais). Au-delà de l'aspect sanitaire, il convient de noter la fonction sociale de ce comportement, qui permet de renforcer la cohésion entre les membres d'un groupe. Par exemple, chez les primates non-humains, l'épouillage ne se réalise pas seulement lorsque les animaux sont parasités : il a aussi pour effet d'apaiser les individus en cas de tensions. D'autres comportements affiliatifs incluent le lissage des plumes chez les oiseaux, le jeu chez de nombreuses espèces, la « salutation » par flairage de l'autre (Bouzick 2007). A l'inverse, les comportements agonistiques, aussi qualifiés de négatifs, se traduisent par la mise à distance et/ou l'éloignement des partenaires. Ils peuvent se caractériser soit par des conduites agressives (postures de menace, morsures, coups, etc.), soit par de l'évitement (fuite, aplatissement au sol, postures de soumission, etc.). L'ensemble des comportements positifs et négatifs constitue la base des interactions et – le cas échéant – des relations entre individus (Bouzick 2007). La **relation sociale**, elle, implique une succession d'interactions entre partenaires qui se connaissent. Les interactions

INTRODUCTION GENERALE

futures dépendent des interactions passées, ce qui permet d'anticiper le comportement de l'autre. Pour qu'une relation sociale se mette en place, il faut que des individus soient capables de se reconnaître individuellement et de mémoriser leurs interactions. Enfin, le **réseau social** se définit comme l'ensemble des relations sociales existant entre les membres d'un groupe. Il peut s'agir de relations affiliatives ou de relations de dominance - subordination (Thierry 2020).

Afin de mieux comprendre où se situe le chat dans sa « socialité », il convient par ailleurs de distinguer socialité de grégarisme. Chez les espèces sociales, le groupe est structuré et les rapports entre individus ne sont pas distribués au hasard, ce qui aboutit à l'émergence de relations. Ces éléments n'existent pas chez les espèces grégaires, les regroupements n'étant ni structurés, ni organisés. Les critères pour différencier le premier du second sont résumés dans le tableau 3 (Deputte, dans Bouzick 2007).

	Espèce solitaire	Espèce grégaire	Espèce sociale
Comportement reproducteur	+	+	+
Comportement maternel exclusif	+	+	+
Comportement biparental		+	+
Interactions intraspécifiques		+	+
Groupement spécifique cohésif sur une période et/ou un emplacement		+	+
Relations intraspécifiques (individus adultes)			+
Groupe permanent et cohésif			+
Coopération			+

Tableau 3. Les degrés de socialité chez les mammifères. D'après Bouzick (2007)

Au sein d'un groupe social, on note l'apparition de relations stables entre des individus adultes, constituant un groupe permanent et cohésif. On note également des comportements de coopération entre les membres du groupe. La coopération confère un avantage pour la survie des

jeunes, la récolte de nourriture et la défense de sites particuliers (notamment de repos et d'alimentation).

Ces bases théoriques ayant été posées, qu'en est-il du chat ?

Le chat est souvent observé vivant de façon grégaire, formant des groupes variant de 2 à 50 individus (Liberg & Sandell 1988). Au sein de groupes de chats urbains comme de chats ruraux, de nombreuses études ont répertorié des interactions sociales plus fréquentes que s'il s'agissait du fruit du hasard. (Izawa & Doi 1994, Macdonald et al. 1987, Mirmovitch 1995, Natoli & de Vito 1991, Natoli et al. 2001, Say 2000). Celles-ci sont, d'une part, plus nombreuses entre individus apparentés que non apparentés, et d'autre part, asymétriques – elles ne concernent pas tous les individus et ne sont pas toujours réciproques ni complémentaires. Il semblerait donc que le flux d'interactions ne soit pas dirigé au hasard (Bouzick 2007). De plus, il a été rapporté un plus grand nombre d'interactions entre les mâles résidents et les femelles d'un même groupe, qu'entre les femelles de ce groupe et les mâles irréguliers (Natoli & De Vito 1991). Les interactions entre femelles de groupes différents sont rares et plutôt de nature agonistique, alors que celles échangées entre femelles apparentées sont plus fréquentes et amicales : la tolérance est donc accrue entre les membres du groupe (Liberg et al. 2000). Ces résultats militent en faveur de l'existence d'une certaine cohésion entre les membres d'un groupe de chats, et d'une capacité de discrimination envers les « satellites » ou étrangers au groupe. Il a également été observé, notamment chez des chats ruraux, des femelles prodiguant des soins communs aux chatons et s'associant pour la défense des jeunes (Macdonald et al. 1987). Ce phénomène est également régulièrement rapporté chez les chats de maison, lorsque des femelles adultes vivant dans un même foyer mettent bas de façon concomitante.

Ainsi, il semblerait que les groupes de chats ne soient pas « de simples agrégats non structurés d'individus asociaux autour d'une source commune de nourriture, mais des groupes sociaux communiquant activement » (Macdonald et al. 2000). Les groupements de chats présentent certains caractères d'une société, notamment la cohésion spatiale entre les membres (les individus partagent

INTRODUCTION GENERALE

les sites de repos, d'alimentation et aussi d'élevage des jeunes), l'existence d'un noyau permanent formé par des adultes, l'établissement de relations préférentielles, et – de façon non systématique – une coopération pour l'élevage des jeunes et la défense du groupe (Izawa & Doï 1994, Liberg et al. 2000, Macdonald et al. 1987, Macdonald et al. 2000, Mertens & Turner 1986, Say 2000).

Pour certains auteurs, le chat est un animal solitaire (Fitzgerald & Turner 2000). D'autres le qualifient de social et n'hésitent pas à parler de « structure sociale » ou de « socialité » (Kleiman & Eisenberg 1973, Macdonald et al. 2000, Liberg et al. 2000). En réalité, il ne semble pas y avoir de règle et tout dépend du biotope dans lequel les chats évoluent. La présence de sources de nourriture concentrées et abondantes est vraisemblablement liée aux activités humaines qui, depuis plusieurs siècles, transforment la niche écologique dans laquelle évoluent les animaux non-humains. Dans des milieux naturels, les ressources sont rarement permanentes et prévisibles (Bouzick 2007). Ainsi, il est probable que la proximité du chat avec l'humain ait accentué sa flexibilité comportementale et influencé l'émergence de traits comportementaux favorisant la vie en groupe.

d. Vers l'existence d'une hiérarchie chez le chat ?

Des systèmes de communication basés sur des interactions affiliatives et agonistiques permettent de maintenir des relations entre les membres d'un groupe et de réduire les agressions. Le maintien d'un équilibre au sein d'un groupe peut dépendre de l'élaboration d'une hiérarchie de dominance, basée sur des réseaux de relations de dominance – subordination. Notons que l'existence d'une hiérarchie de groupe n'est pas un critère indispensable à la socialité. Selon Thierry (2020), il n'existerait aujourd'hui aucune preuve que les animaux non-humains, en dehors des grands singes, soient capables de concevoir ou d'avoir une vue d'ensemble la structure de leurs sociétés.

Quelques études ont rapporté la mise en place d'un système hiérarchique au sein de groupes de chats (Baron et al. 1957, Cole & Shafer 1966, Masserman & Siever 1944). Cependant, ces études, relativement datées et très probablement anthropocentrées, ne considéraient comme seul critère de

INTRODUCTION GENERALE

hiérarchie que l'accès privilégié à la nourriture. De plus, elles ont été menées chez des chats de laboratoire, hébergés dans des conditions de densité supérieure à des conditions naturelles (Cameron-Beaumont 1997).

Des études plus récentes sur des colonies de chats libres n'ont pas mis en évidence de hiérarchie linéaire stricte au sein des groupes, mais plutôt des individus ayant un succès reproducteur supérieur à d'autres, des individus plus centraux et d'autres plus périphériques (Kerby & Macdonald 1988, Liberg 1983, Natoli & de Vito 1991). En effet, il a été mis en évidence une organisation centripète au sein de groupes de chats : les femelles adultes évoluant au centre du groupe – donc au plus proche des ressources – pouvant jouir d'un accès direct à l'alimentation et partageant les soins aux jeunes avec des apparentées, ce qui permettrait un meilleur taux de survie chez les plus jeunes (Bouzick 2007, Macdonald et al. 2000). Les chats adultes évoluant en périphérie du groupe (mâles ou femelles), plus loin des ressources, seraient ainsi moins favorisés. Il semble donc que la position spatiale de l'individu lui confère un certain avantage sélectif. Cependant, contrairement à ce qui est observé dans les sociétés animales hiérarchisées, l'accès aux ressources alimentaires n'est pas strictement régulé chez les chats. Les conflits entre individus d'un même groupe sont peu fréquents : le plus souvent, ceux-ci se tolèrent ou s'évitent (Bouzick 2007). Ainsi, plutôt que le développement de comportements agonistiques potentiellement coûteux, la communication entre les chats au sein des colonies se ferait selon des signaux plus subtils, dont l'un des objectifs est de diminuer la fréquence des agressions. En effet, les combats directs peuvent être extrêmement coûteux, voir mortels chez des espèces particulièrement bien équipées pour la chasse (Cameron-Beaumont 1997). Le développement de signaux de communication adaptés est donc extrêmement important pour le maintien de relations pacifiques au sein des groupes de chats. Nous aborderons ces signaux dans la section suivante.

e. En conclusion

Solitaire, social, territorial... rien de tout cela et un peu tout à la fois. Pendant longtemps, on s'est basé sur ce qu'on connaissait de ses homologues « sauvages » (chats harets et chats libres) pour définir les comportements et le mode de vie du chat compagnon. Or, les chats vivent dans des niches écologiques variées, le plus souvent créées par les humains et pouvant s'avérer très différentes des milieux occupés par d'autres félins. Cette disparité a inévitablement un effet sur leurs comportements. Le chat moderne est un animal dont le mode de vie dépend de nombreux facteurs : internes, externes, ontogéniques, évolutifs... La disposition des ressources, les expériences précoces, le tempérament, la sélection génétique directe et indirecte – ayant probablement favorisé les individus faisant preuve d'une plus grande sociabilité intra et interspécifique et d'une plus grande flexibilité comportementale... tous ces éléments peuvent entraîner des distributions spatiales et organisations sociales extrêmement variées. Il est temps de cesser de mettre les chats dans des cases. Malgré leur penchant pour les boîtes, il semblerait que cela ne convienne pas.

4 - Les signaux de communication chez le chat

a. Les mécanismes de la communication

Tout d'abord, il convient de définir dans les grandes lignes ce qu'on entend par **communication**. En éthologie, la communication est communément définie comme la production, la transmission et la réception d'un signal porteur d'information, impliquant au moins deux individus : un émetteur, qui envoie le signal et un récepteur, qui le perçoit (Beauchaud 2019). L'émetteur produit un signal qui se propage dans l'environnement puis est capté par le récepteur, à qui est destinée l'information. Le récepteur décode l'information et peut produire une réponse comportementale en retour, voir émettre lui-même un signal : on parle alors de *feedback* (figure 4).

INTRODUCTION GENERALE

Les **signaux** permettent la transmission d'informations aux autres organismes : les caractéristiques qui peuvent être perçues par d'autres mais qui n'ont pas été sélectionnées pour transmettre une information ne sont pas des signaux, mais peuvent être qualifiées de signes, ou d'indices (Otte 1974). Les signaux sont sélectionnés au cours de l'évolution en fonction de leur efficacité (Otte 1974). En effet, les signaux devant être perçus par le récepteur, il est sans nul doute avantageux de transmettre un message en utilisant les sens les plus développés chez le récepteur. Ainsi, dans le cadre de communication intraspécifique, la mise en place des signaux est gouvernée par les forces et faiblesses des différents sens d'une espèce donnée (Cameron-Beaumont 1997). Ce mécanisme est plus complexe en cas de communication interspécifique, les protagonistes de l'interaction n'ayant pas nécessairement les mêmes compétences sensorielles.

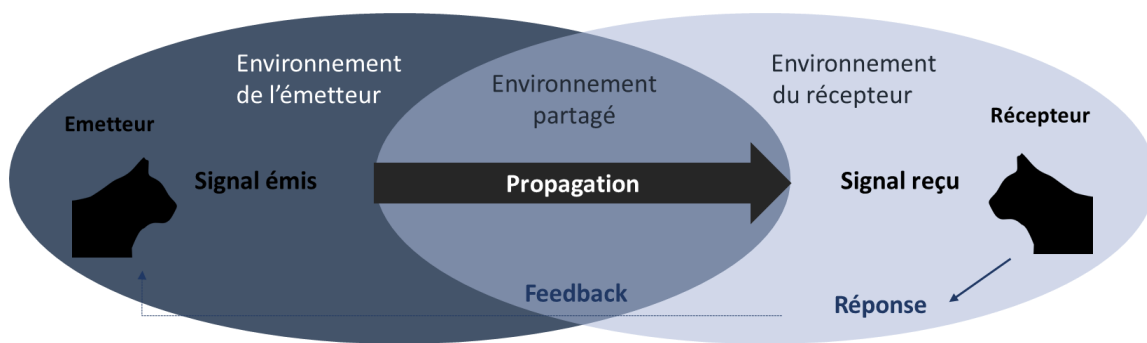


Figure 4. Propagation des signaux de communication. Adapté de Beauchaud (2019)

Les informations codées par l'émetteur peuvent renseigner sur son identité, son état physiologique, ses émotions et motivations. Elles peuvent aussi être relatives à des informations liées à l'environnement, comme la présence de nourriture, de prédateurs, de concurrents. Elles jouent également un rôle dans la régulation des distances interindividuelles, la sélection sexuelle et la coordination des comportements reproducteurs. Ainsi, la communication est essentielle dans bien des aspects de la vie d'un individu, quel que soit son mode de regroupement (Beauchaud 2019).

Les informations individuelles ou spécifiques peuvent être échangées à travers différents **canaux** de transmission, également sélectionnés selon leur efficacité dans le milieu dans lequel vivent les individus qui communiquent et selon la physiologie de chaque espèce, notamment ses

sens. Il existe quatre grands canaux de communication : acoustique, visuel, tactile et chimique. Les modes de communication peuvent être unimodaux (un seul canal de communication impliqué) ou multimodaux (plusieurs canaux utilisés). On parle alors de communication multimodale (Partan & Marler 1999).

b. La communication chimique chez le chat

Le sens de l'odorat est extrêmement développé chez le chat et la communication chimique semble tenir une grande place au sein des interactions intraspécifiques. L'humain n'étant vraisemblablement pas capable de percevoir un grand nombre des molécules olfactives d'intérêt pour le chat, il est fort probable que la communication chimique soit largement sous-estimée (Crowell-Davis 2007). En effet, le chat semble façonné pour déposer des marques : des glandes sébacées sont dispersées sur tout son corps, en particulier sur la tête, la région périnéale et la région interdigitée. Les glandes anales et urétrales permettent également la sécrétion de messagers chimiques (figure 5).

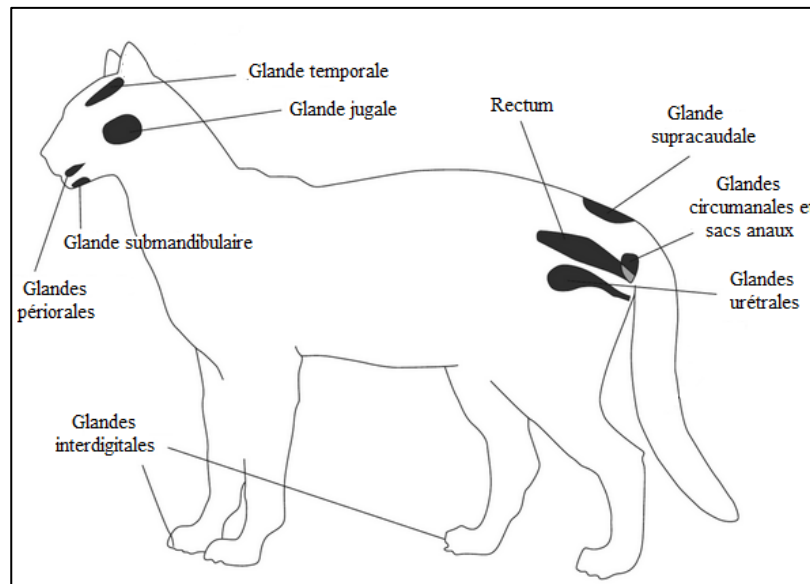


Figure 5. Principales structures productrices de marques olfactives chez le chat mâle. Chevalier (2016), adapté de Brown & Bradshaw (2014)

INTRODUCTION GENERALE

Bien que la communication chimique du chat ne soit pas toujours perceptible pour l'humain, des observations comportementales peuvent nous aiguiller sur l'importance de ce mode de communication chez le chat.

Dans le cadre de la **communication directe** entre deux chats, on peut noter les effleurements nez à nez, le reniflement du congénères, l'allomarquage (frottements tête contre tête, ou flanc contre flanc – voir figure 6). Des chats familiers se frottant l'un contre l'autre sont généralement dans une interaction affiliative directe, qui permet entre autres un échange olfactif et vraisemblablement la création d'une odeur « commune » (Brown & Bradshaw 2014). En effet, il a été rapporté que les allomarquages sont plus fréquents chez les chats féraux que chez les chats captifs n'ayant pas d'accès à l'extérieur. Chez les chats féraux, ils sont généralement observés au moment d'une réunion consécutive à une séparation, pour la chasse ou l'exploration (Barry & Crowell-Davis 1999, Sung 1998). Ainsi, ils permettraient de retrouver l'odeur de l'autre. Le toilettage mutuel (aussi appelé allogrooming, ou allotoilettage) entre deux chats familiers favorise également la communication chimique. Dans ce contexte, on observe fréquemment des comportements de flehmen, permettant d'acheminer les signaux olfactifs vers l'organe vomerosasal pour une analyse plus fine des éléments olfactifs perçus (Verberne & de Boer 1976).

La communication chimique peut être directe, mais aussi **indirecte**. Dans ce cas, elle peut avoir lieu entre des individus non familiers. En effet, l'une des caractéristiques des signaux olfactifs est leur capacité à être transmis de l'émetteur au récepteur sans qu'il n'y ait de contact direct, ce qui permet d'éviter les confrontations et de réduire le risque d'agression. Ils permettent également l'attraction à distance d'un partenaire sexuel potentiel.

Le **marquage par élimination** est l'exemple le plus évident de communication chimique indirecte. Il permettrait de véhiculer indirectement des informations sur l'identité de l'individu émetteur, son statut reproducteur ou son état émotionnel (Verberne & de Boer 1976, Natoli 1985b, Passanisi & Macdonald 1990, Feldman 1994). Les marques odorantes peuvent être déposées par

INTRODUCTION GENERALE

pulvérisation des urines, à travers l'expression d'un comportement caractéristique chez le chat : queue droite et verticale, animée d'un mouvement de frétillement, parfois accompagné d'un pétrissage du sol avec les pattes arrière (Feldman 1994, Leyhausen 1965, Natoli 1985a, Verbeme & de Boer 1976). Ce comportement est joint de la propulsion d'un jet horizontal sur un support vertical. Passanisi & Macdonald (1990) ont mis en évidence que les chats sont capables de différencier les urines projetées horizontalement des urines déposées sous forme de flaques, position accroupie, suggérant une différence de signification entre les deux messages. Les selles peuvent également contribuer à la communication olfactive, notamment lorsqu'elles sont laissées à l'air libre de façon ostensive, formant généralement de petits amas (Feldman 1994).

Dans le cadre de la communication chimique indirecte, on peut également citer le **marquage par griffades**, des marques olfactives étant déposées sur les supports griffés grâce aux glandes interdigitées. Enfin, les **frottements** du museau et du flanc sur des objets inanimés, permettant le dépôt de marques odorantes dans l'environnement à l'aide de différentes structures glandulaires faciales, mais aussi de glandes sudoripares présentes sur tout le corps.

En miroir de ces marques déposées par un individu émetteur, on peut noter chez l'individu récepteur un **comportement de flehmen** succédant au reniflement des zones marquées par griffades, frottements ou éliminations et parfois un marquage équivalent en retour, constituant un feedback (Feldman 1994). Le flehmen est un comportement caractéristique de certains mammifères, notamment félins et équidés, qui permet d'orienter la prise d'air vers l'organe voméronasal, situé derrière les incisives, afin de détecter et analyser des phéromones ou d'autres molécules olfactives. Chez le chat, il est caractérisé par un retroussement léger des babines laissant apparaître les canines, accompagné d'inhalations et exhalaisons d'air par bouffées saccadées, gueule ouverte. On peut généralement observer un regard dans le vague, conférant à certains individus un air « absent ».

c. La communication tactile chez le chat

Elle va de pair avec la communication chimique directe. Les chats vivant dans un même groupe ont régulièrement des contacts tactiles, permettant l'entretien de liens positifs à travers ces interactions le plus souvent affiliatives. Les comportements cités précédemment reviennent : allomarquage (figure 6), allotoilettage, contacts nez à nez, mais aussi dormir l'un contre l'autre (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Brown & Bradshaw 2014). La fréquence et l'intensité des contacts tactiles permettent une bonne évaluation du lien social existant entre deux chats (Crowell-Davis 2007).

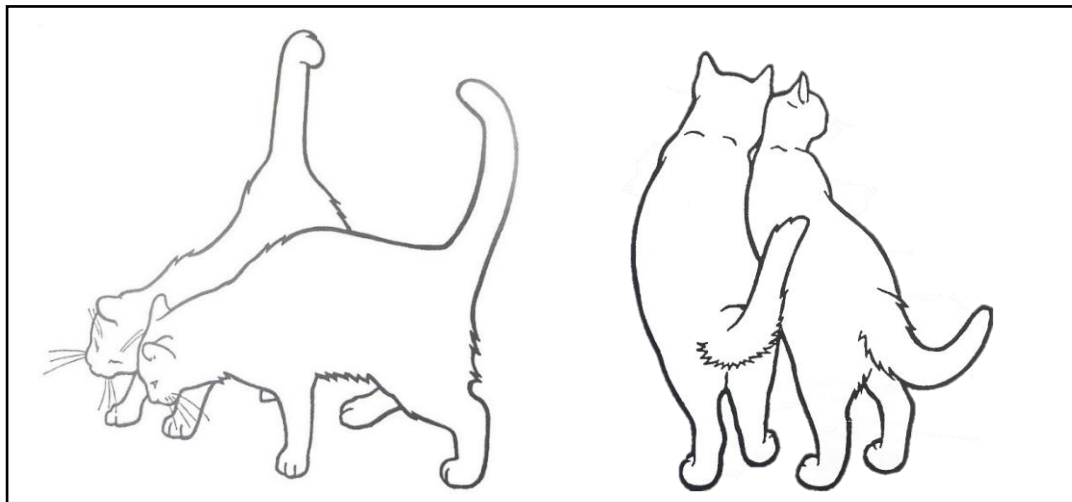


Figure 6. Allomarquage, communication tactile et chimique : frottements tête contre tête et flanc contre flanc (Brown & Bradshaw 2014)

De façon intéressante, l'allogrooming n'est pas systématiquement associé à un échange affiliatif. Il a été rapporté, dans le cadre d'une étude menée auprès d'une colonie de 25 chats, que les individus plus agressifs toillaient les individus moins agressifs plus souvent que l'inverse (van den Bos 1998). Environ un tiers des séquences d'allotoilettage se terminaient par une conduite agressive du chat ayant initié l'interaction. Ainsi, chez le chat, l'allogrooming pourrait servir à l'entretien du lien, mais aussi être une manière pacifique d'apaiser les tensions, voire de gérer l'occupation d'un même espace.

d. La communication visuelle chez le chat

Le canal visuel est également très utilisé par le chat et permet notamment de renseigner sur l'état émotionnel, ou l'intention amicale ou agressive de l'émetteur (Crowell-Davis 2007). La position des oreilles, de la queue et la posture du corps en général sont de très bons indicateurs. Par exemple, il a été mis en évidence que le comportement de « tail-up » (approche queue dressée à la verticale sans piloérection) était utilisé dans les colonies de chats afin d'envoyer un signal amical (Cafazzo & Natoli 2009). A l'inverse, une queue dressée mais accompagnée d'une piloérection est plutôt le signe d'une menace. Des oreilles aplaties en arrière sont généralement associées à la peur, des oreilles tendues vers l'avant ou couchées sur le côté à la menace (Leyhausen 1979, figure 7a). Considérés séparément, comme c'est souvent le cas (figure 7b), les positions et mouvements des oreilles et de la queue peuvent être des indicateurs de l'état émotionnel du chat. Cependant, ils ont parfois des significations multiples. Ainsi, il est important de considérer tous les signaux visuels combinés, car c'est la configuration de ces différents signaux qui permet une compréhension plus fine de l'état émotionnel ou du message émis par le chat (Deputte et al.2021).

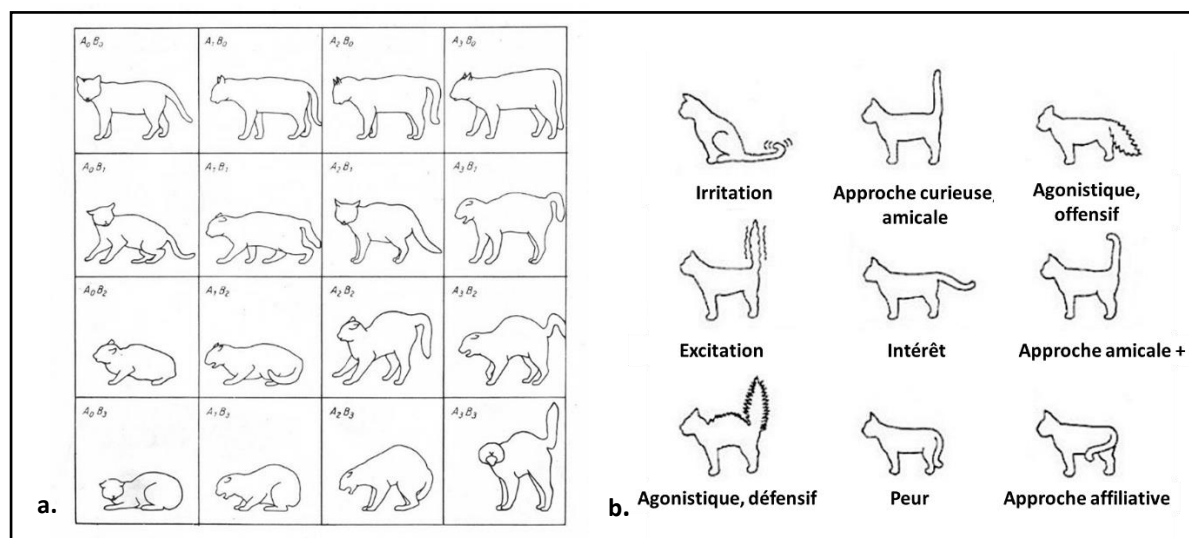


Figure 7. 7a. Position des oreilles, de la queue et posture générale, associées avec l'agression (augmentation de gauche à droite) et la peur (augmentation du haut vers le bas) ; Leyhausen (1979). **7b.** Comportements associés à la position de la queue ; adapté d'une source inconnue

INTRODUCTION GENERALE

Comme pour la communication chimique, la communication visuelle peut être indirecte. Alors, elle permet de laisser un message bien après le passage de l'individu émetteur. Les marques visuelles déposées par le chat dans son environnement renseignent notamment sur sa présence. Comme mentionné précédemment, elles sont généralement effectuées sur zones de passage au sein du domaine vital, plutôt qu'en ses bordures (Feldman 1994). Les griffades laissant des marques bien visibles sur les supports griffés, elles jouent un rôle dans la communication visuelle (Brown & Bradshaw 2014). Les dépôts d'élimination non recouverts constituent également des signaux visuels pouvant être à destination de récepteurs.

e. La communication vocale chez le chat

Bien qu'utilisé dans une moindre mesure entre les individus adultes – en dehors des combats et de la reproduction – le canal vocal reste néanmoins un véhicule de communication intraspécifique chez le chat. Bradshaw (1992) définit trois types de vocalisations (Tableau 4) :

- Les sons produits bouche fermée :

Ronronnement et trille (sorte de roucoulement habituellement émis dans le contexte d'une approche amicale). Ils sont généralement de nature affiliative, bien que le ronronnement puisse également être produit en cas de douleur ou dans des situations de stress (Leyhausen 1979, Tavernier et al. 2020).

- Les sons produits avec ouverture et fermeture de la bouche :

Ils incluent une grande variété de miaulements, plus ou moins longs et plus ou moins aigus en fonction des contextes. Dans le cadre de la communication intraspécifique, ils sont généralement produits par les chatons vers leur mère ou lors de la parade nuptiale. **Ils sont beaucoup plus fréquents et variés dans le cadre de la communication adressée à l'humain, nous y reviendrons.** Dans les deux cas, ils ont pour point commun d'être généralement émis dans une démarche de recherche d'attention (Cameron-Beaumont 1997).

- Les sons produits avec la bouche ouverte et tendue :

Feulement, grognement, hurlement, caquètement à la vue d'une proie. Ils sont généralement produits dans des contextes agonistiques ou de prédation. Plusieurs hypothèses ont été émises concernant le caquètement. Il pourrait s'agir d'un son automatiquement produit dans une sorte de frustration lorsque la proie semble inaccessible, ou d'un signal émis dans l'objectif d'attirer la proie. Schötz et al. (2017) distinguent différents types de caquètements, comme le claquement rapide de mâchoires [k̠ = k̠ = k̠ = k̠ = k̠ =] et les petits gazouillements rapides, très aigus et répétitifs [ʔεʔεʔε...]. Ceux-ci pourraient varier en fonction de la proie convoitée (oiseau, rongeur ou insecte), suggérant que ces vocalises seraient des signaux interspécifiques dirigés vers la proie.

Name	Typical duration (s)	Fundamental pitch (Hz)	Pitch change	Circumstances
Sounds produced with the mouth closed				
Purr	2+	25–30	–	Contact
Trill/chirrup (F) ^a	0.4–0.7	250–800	Rising	Greeting, kitten contact
Sounds produced while the mouth is open and gradually closed				
Miaow (B)	0.5–1.5	700–800	–	Greeting
Female call	0.5–1.5	?	Variable	Sexual
Mowl (male call)	?	?	Variable	Sexual
Howl (D)	0.8–1.5	700	–	Aggressive
Sounds produced while the mouth is held open in one position				
Growl	0.5–4	100–225	–	Aggressive
Yowl (D)	3–10	200–600	Rising	Aggressive
Snarl	0.5–0.8	225–250	–	Aggressive
Hiss (E)	0.6–1.0	Atonal	–	Defensive
Spit	0.02	Atonal	–	Defensive
Pain shriek (C)	1–2.5	900	Slight rise	Fear/pain

^aRefers to Table 1 of Brown *et al.* (1978).

Tableau 4. Caractéristiques acoustiques des signaux vocaux utilisés par les chats adultes (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000)

f. L'importance de la multimodalité

Comme nous l'avons vu, les signaux de communication peuvent être unimodaux ou multimodaux. En réalité, la complexité des expressions des émotions, chez les chats comme chez les humains – pour ne pas se prononcer sur les nombreuses autres espèces animales – induit rarement

une communication unimodale (Deputte et al. 2021). Par exemple, deux chats impliqués dans une séquence d'allotoilettage échangent des signaux chimiques, tactiles, visuels, et auditifs (ces séquences sont souvent associées à des ronronnements). Deux chats se trouvant dans une posture menaçante mais cherchant à éviter un conflit, communiqueront notamment par postures et vocalises ; l'observation récurrente de comportements de flehmen dans ce contexte suggère que la communication chimique est également impliquée.

Il est probable que des signaux unimodaux, utilisés seuls ou combinés avec une autre modalité, n'aient pas toujours la même signification (Partan & Marler 1999). Lorsque deux types de signaux sont associés, on parle de communication bimodale. Baraud et al. (2016) ont mis en évidence que, lorsqu'elles sont associées à différentes postures ou informations visuelles, les vocalises de singes mangabeys n'apportent pas des informations redondantes mais complémentaires, permettant de réduire les ambiguïtés potentielles de signaux visuels émis seuls. Il est fort probable que ce même mécanisme soit mis en œuvre dans la communication intraspécifique entre chats, mais aussi dans le cadre de la communication interspécifique entre l'humain et le chat : c'est l'un des points que nous aborderons au cours de cette thèse.

5 - La communication humain-chat

Les relations entre l'humain et les animaux non-humains qui l'entourent reposent sur une communication particulière. Chaque communication interspécifique est unique : elle dépend des habitudes de communication intraspécifique et des sensorialités de chacun des protagonistes, mais nécessite également une adaptation à l'autre. La communication interspécifique implique donc une adaptation du message émis par l'émetteur afin que le signal puisse être capté par le récepteur, avec sa sensorialité propre. L'élaboration des signaux est affectée par la psychologie et la physiologie de l'émetteur et du récepteur (Guilford & Dawkins 1991).

INTRODUCTION GENERALE

Le phénomène d'Umwelt, ou de monde propre, prend ici une dimension fondamentale : chaque individu perçoit le monde à travers les capacités sensorielles qui lui sont propres (von Uexküll 1934). Par les sens inhérents à notre espèce, nous percevons des choses que certains autres animaux partageant notre écosystème ne perçoivent pas nécessairement. Inversement, les animaux avec lesquels nous vivons sont capables de percevoir des choses que nous ne percevons pas. Ainsi, certains messages peuvent ne pas être décodés ni compris. Pour autant, il existe une zone de sensorialité dans laquelle nos mondes se rencontrent, ce qui permet la mise en place d'une communication interspécifique.

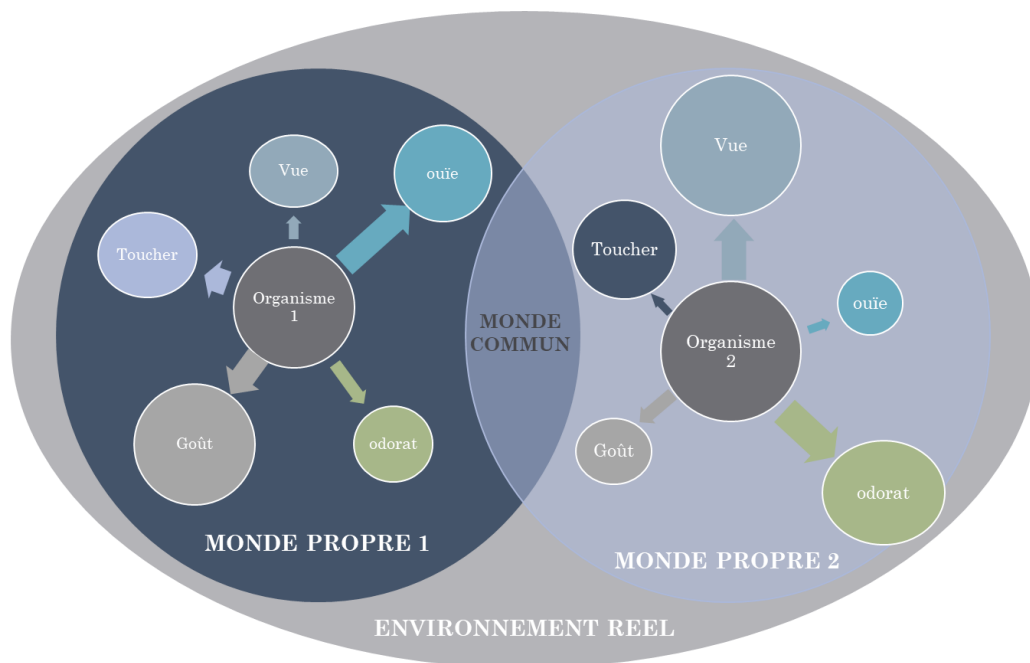


Figure 8. Le concept d'Umwelt, diagramme réalisé d'après les travaux de von Uexküll

Pour qu'une communication s'établisse entre deux individus, il doit y exister des concordances fonctionnelles entre leurs équipements perceptifs et cognitifs. Le partage d'informations entre individus d'une même espèce est naturellement fonctionnel, puisque les individus disposent du même univers sensoriel et du même répertoire comportemental, fruit de millions d'années d'évolution (Grandgeorge & Boivin 2019). Il est cependant légitime de s'interroger sur le partage d'un code commun entre individus d'espèces différentes, comme c'est le cas dans la communication entre l'humain et le chat.

INTRODUCTION GENERALE

a. Du côté du chat

Comme nous l'avons vu, la flexibilité comportementale des chats leur a permis de s'adapter à la niche écologique humaine, jusqu'à être intégrés au cœur de nos familles. Les signaux de communication intraspécifiques du chat moderne forment en grande partie la base des signaux de communication adressés aux humains (Crowell-Davis 2007). On retrouve notamment un certain nombre de comportements affiliatifs entre le chat et l'humain, dérivés de comportements exprimés entre chats d'une même colonie. Par exemple, chez les chats féraux, on peut observer des séquences d'allomarquage lorsqu'un membre du groupe du groupe revient d'une excursion (Sung 1998). Le frottement aux jambes de l'humain qui rentre à la maison est potentiellement dérivé de ce comportement, permettant de renforcer le lien entre le chat et son compagnon humain (Crowell-Davis 2007). De la même façon, le comportement de « tail-up » observé dans le cadre de l'approche amicale entre deux chats, est transféré à la communication du chat adressée à l'humain, (Deputte et al. 2021, Turner 2021). On peut aussi signaler le rétrécissement ou clignement lent des yeux, associé à une expression émotionnelle positive chez de nombreux de mammifères, notamment le chien (Handelman 2012), le cheval (Hintze et al. 2016), la vache (Proctor & Carder 2015, Sandem et al. 2002) et le mouton (Reefmann et al. 2009). Humphrey et al. (2020) ont rapporté qu'il était également associé à un message positif dans le cadre de la communication interspécifique entre l'humain et le chat. En effet, il a été mis en évidence que les chats émettent ce signal en réponse au clignement des yeux de l'humain – et ont tendance à approcher plus facilement un humain émettant ce signal. Par ailleurs, on recense un certain nombre de vocalises utilisées dans la communication entre chats et transférées à l'humain : trille dans le cadre de l'approche amicale, ronronnement dans le cadre d'une interaction affiliative, miaulement dans le cadre d'une sollicitation. Notons que ces vocalises, généralement émises dans le cadre de la communication du chaton vers sa mère, pourraient représenter une conservation de comportements juvéniles liés à la proximité avec l'humain. On retrouve également des comportements agonistiques dérivés de la communication intraspécifique dans la communication du chat adressée à l'humain, notamment à travers des

vocalises de mise à distance, comme le feulement et le grognement (Bradshaw 1992). Parmi tous les signaux qu'un individu émet normalement à destination de ses congénères, seuls certains sont reçus et sélectionnés comme porteurs de sens pour l'autre espèce. **Ainsi, il paraît logique que la communication adressée à l'humain par le chat diffère sensiblement de la communication adressée aux autres chats.**

En effet, les comportements intraspécifiques constituent une base ; cependant il existe un grand nombre de subtilités dans la communication interspécifique entre le chat et l'humain. En la matière, le miaulement est particulièrement intéressant (Prato Previde et al. 2020). Comme nous l'avons vu, les miaulements sont rares dans les interactions entre chats adultes (Yeon et al. 2011) mais typiques des interactions chat – humain (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Tavernier et al. 2020). Il est d'ailleurs intéressant de noter que les autres félins sauvages ne miaulent que très rarement à l'âge adulte (Cameron-Beaumont 1997). Yeon et ses collaborateurs (2011) ont mis en évidence que les paramètres acoustiques des miaulements émis par les chats de maison sont différents des miaulements émis par les chats harets ; ils ont notamment noté une fréquence fondamentale plus élevée, c'est-à-dire des miaulements plus aigus, lorsque des chats compagnons s'adressaient à l'humain qui prenait habituellement soin d'eux. Une augmentation de la fréquence fondamentale contexte-dépendante a également été rapportée dans le ronronnement des chats : dans un cadre de la sollicitation de nourriture, ils contiennent des composantes sonores de fréquence plus élevée que dans un cadre de non-sollicitation, suggérant une adaptation subtile d'un signal sonore habituellement émis à destination de l'humain (McComb et al. 2009). Les auteurs supposent que, ce faisant, les chats exploitent un biais sensoriel commun chez les mammifères : le réflexe de prodiguer des soins à des juvéniles lorsqu'ils émettent des cris. D'ailleurs, à l'entente de ronronnements émis dans des contextes de sollicitation vs non-sollicitation, les humains ont jugé les premiers plus « urgents » (McComb et al. 2009). En outre, les humains jugent les vocalises de chats domestiques (*Felis catus*) plus plaisantes que celles de leurs homologues et ancêtres gantés d'Afrique

INTRODUCTION GENERALE

(*Felis silvestris lybica* ; Nicastro 2004), suggérant que les miaulements des chats ont évolué dans une forme d'adaptation à la relation à l'humain.

Dans le cadre de la communication du chat adressé à l'humain, Leyhausen (1979) pose deux hypothèses intéressantes :

- La façon dont un chat adulte communique avec les humains est en partie basée sur la conservation de caractéristiques néoténiques (vocalises, jeu...). Cependant, cela dépend en partie de la relation tissée entre le chat et l'humain : tous les chats n'utilisent pas ces comportements juvéniles.
- Les chats seraient plus amicaux avec les humains qu'avec les membres de leur propre espèce car le mutualisme prend le pas sur la compétition : nous ne dépendons pas des mêmes ressources.

b. Du côté de l'humain

De la même façon que leur partenaire félin, de nombreux humains communiquent avec les chats en se basant sur leur propre communication intraspécifique. Là encore, la communication vocale est prépondérante. Nombreux sont les humains qui parlent régulièrement à leur chat comme s'ils s'adressaient à un autre humain, leur racontant même parfois leurs soucis quotidiens (Voith 1985). De façon intéressante, ce comportement anthropomorphe a été rapporté en plus grande proportion chez les propriétaires de chats que de chiens, comme si les chats étaient jugés plus à même de nous comprendre (Downey & Ellis 2008). L'étude de Voith (1985) a également rapporté que la plupart des humains avouaient parler à leur chat comme à un enfant. Dans une étude pilote, Schötz (2019) a mis en évidence que les humains utilisaient une voix plus aigüe lorsqu'ils s'adressaient à des chats que lorsqu'ils s'adressaient à d'autres humains. Les informations paralinguistiques constituant une part essentielle de la communication humaine, l'auteur suggère qu'en utilisant une voix plus aigüe, les humains signalent aux chats leur tendresse, contentement,

INTRODUCTION GENERALE

affiliation et coopération. En effet, l'utilisation d'une fréquence fondamentale plus élevée, en d'autres termes l'émission de sons plus aigus, constitue ce qu'on appelle un code biologique, généralement associé au sein du règne animal à des caractéristiques « mignonnes » : vulnérabilité, soumission, hésitation, gentillesse (l'auteur emploie le terme *small* ; Ohala 1984). La communication vocale étant centrale dans la communication entre l'humain et le chat, ce phénomène nécessite une attention particulière. Utilisons-nous un type de discours spécifique lorsque nous nous adressons aux chats ? Le cas échéant, les chats y sont-ils plus réceptifs ? C'est l'un des axes de recherche qui sera abordé au cours de cette thèse.

L'étude de la communication adressée aux chats par l'humain est largement sous-représentée dans la littérature scientifique de la relation humain-chat. On sait que la façon dont nous comprenons notre interlocuteur hétérosppécifique dépend de l'expérience que nous en avons (Bahlig-Pieren & Turner en 1999, Ellis et al. 2015a, Schötz & van de Weijer 2014). Il est également fort probable que ce soit le cas concernant la façon dont nous communiquons avec lui et dans le choix des signaux que nous utilisons. Les humains vivant avec des chats développent vraisemblablement des signaux permettant d'attirer plus efficacement l'attention de leur interlocuteur félin : voix plus douce ou plus aigüe, autres signaux acoustiques spécifiques (« pff pff pff », sifflement), main tendue, etc. Au contraire, les personnes n'ayant pas d'expérience avec les animaux non-humains sont parfois démunies dans leur façon de s'adresser à eux et peuvent peiner à envoyer les bons signaux (approche trop directe, voix trop forte, etc.). Il y aurait donc là une dimension ontogénique.

La façon dont chacun comprend l'autre sera abordée dans les chapitres afférents, à la lumière de nos travaux, mais aussi d'études récentes concernant, notamment, les capacités sociocognitives des chats. Nous aborderons également plus loin dans cette thèse les liens affectifs qui se construisent entre l'humain et le chat, à travers cette communication intersppécifique.

6 - Objectifs de la thèse et présentation générale

a. Objectifs

Le chat est de plus en plus présent dans les foyers français. De 9,7 millions d'individus en 2001, ce nombre est passé à 15,1 millions en 2021 - soit plus de deux fois les 7,5 millions de chiens recensés (FACCO 2021). De façon paradoxale, jusqu'à présent, bien plus de recherches ont été menées sur le chien que sur le chat (Merola et al. 2015) et on recense, comparativement, encore peu d'études scientifiques explorant les comportements de ce félin qui vit à nos côtés. Une des causes de cette disparité tient certainement à la difficulté d'observer ses comportements en situation standardisée, le chat exprimant une majorité de comportements liés au stress lorsqu'il sort de son environnement quotidien (Nibblett et al. 2015). Dans une société contemporaine où les chats sont intégrés dans le cercle familial, beaucoup d'humains considèrent leurs compagnons non-humains comme des membres de la famille à part entière, voire comme leurs enfants (Bouma et al. 2022). Compte tenu des bénéfices engendrés par les interactions entre l'humain et l'animal compagnon (Barker & Wolen 2008), considérer l'étude de la relation entre l'humain et les autres animaux non-humains comme un sujet de société prend tout son sens.

L'objectif de cette thèse est d'enrichir et d'approfondir les connaissances scientifiques sur l'éthologie du chat compagnon et sur les mécanismes de sa relation avec l'humain, afin de mieux appréhender ses besoins et réponses comportementales, au sein d'un environnement qui lui est souvent imposé. En effet, dans un contexte de vie qui n'est pas toujours ajusté à leurs besoins spécifiques, les chats peuvent développer un certain nombre de comportements, adaptatifs ou non, parfois problématiques pour les humains qui partagent leur quotidien. Une meilleure connaissance des chats et de la façon dont ils s'intègrent dans notre niche écologique contemporaine est nécessaire pour continuer à développer avec eux des relations harmonieuses et favoriser le bien-être de chacun. Ces travaux s'inscrivent dans l'un des courants actuels de l'éthologie, qui interroge les

INTRODUCTION GENERALE

relations entre l'espèce humaine et certaines espèces animales vivant dans son environnement, cela en se plaçant du point de vue de l'animal non-humain, de ses aptitudes comportementales, cognitives et émotionnelles (Bensky et al. 2013).

b. Organisation des travaux

Les études menées dans le cadre de cette thèse sont principalement centrées sur la communication interspécifique entre l'humain et le chat. Soucieux d'explorer aussi bien la perspective de l'humain que celle du chat, nous avons étudié la façon dont chacun s'exprime et décode les messages de l'autre, nous intéressant tour à tour au chat et à l'humain, en tant qu'émetteur et récepteur de la communication (figure 9). Ainsi, nous nous sommes intéressés aux interactions vocales et visuelles entre ces deux espèces différentes qui partageant un même écosystème - et doivent apprendre à communiquer efficacement pour cohabiter sereinement.

Dans la continuité des travaux de Sarah Jeannin explorant la relation humain – chien (Jeannin 2016), chacune des quatre études menées pendant cette thèse constitue un chapitre focalisé sur un protagoniste de la relation, en tant qu'émetteur ou récepteur (figure 9). Ainsi, le premier chapitre s'intéresse à l'humain en tant qu'émetteur, le second au chat en tant que récepteur. Le troisième chapitre est consacré au chat en tant qu'émetteur et enfin, le quatrième à l'humain en tant que récepteur.

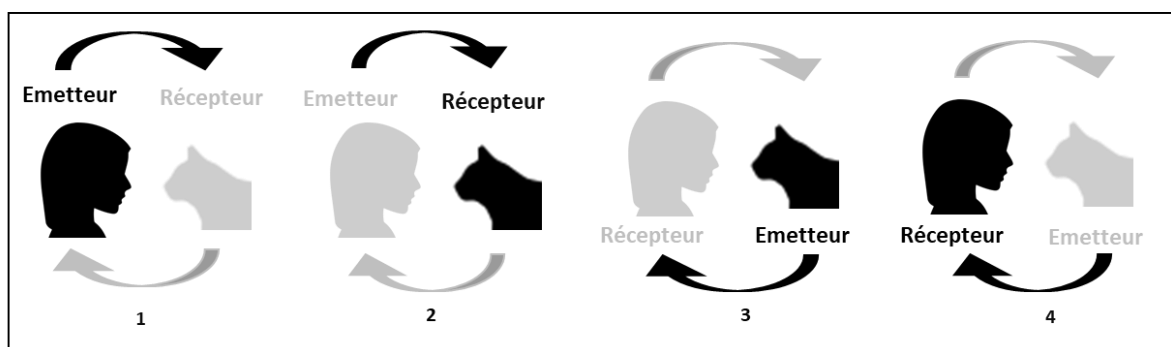


Figure 9. Organisation générale des travaux

L'étude 1 a été menée en partie à l'École nationale vétérinaire de Maisons-Alfort (EnvA), en partie au Laboratoire Ethologie Cognition Développement (LECD, Université Paris Nanterre). A l'EnvA, nous avons aménagé une salle « cat-friendly » (figure 10), afin d'enregistrer les humains et leurs chats dans des interactions réelles. En effet, les étudiants vétérinaires et leurs chats vivant sur le campus, l'intérêt était d'observer tous les chats dans un environnement standardisé en limitant au maximum le stress lié au déplacement.



Figure 10. Salle « cat-friendly » aménagée à l'EnvA, disposant de cachettes, accès en hauteur, supports de griffades variés, bac à litière de grande taille, jeux et enrichissements divers. Matériel fourni par Martin Sellier®

Ainsi, les chats ont été familiarisés à notre salle d'expérimentation à travers deux séances d'habituatation, avant le début des enregistrements. Ces séances ont également permis aux chats et à leurs humaines de se familiariser à l'expérimentatrice principale. Les participantes finales de notre cohorte vétérinaire étaient toutes des femmes. Des enregistrements vocaux d'humains non vétérinaires ont été réalisés au LECD, afin d'enrichir notre échantillon. Bien que ces enregistrements n'aient pas été réalisés à l'occasion d'interactions réelles (les stimuli déclencheurs étaient des vidéos de chats), ils ont permis de confirmer nos résultats auprès d'étudiants non vétérinaires, masculins et féminins. Ainsi, ce croisement de méthodes nous a permis d'obtenir des résultats complémentaires.

INTRODUCTION GENERALE

L'étude 2 a également été réalisée à l'EnvA, mais directement au domicile des étudiantes vétérinaires. En effet, nous avions prévu de mener les expériences de playback dans la salle « cat-friendly ». Cependant, de bruyants travaux ont commencé pendant la cette période, perturbant les chats qui avaient été habitués à la salle. Nous avons donc répliqué la totalité des diffusions au domicile des chats. S'agissant de logements étudiants, l'organisation spatiale restait néanmoins relativement similaire d'un participant à l'autre. Les participants félins de l'étude 2 étaient les chats des étudiantes vétérinaires dont nous avons enregistré les voix dans l'étude 1.

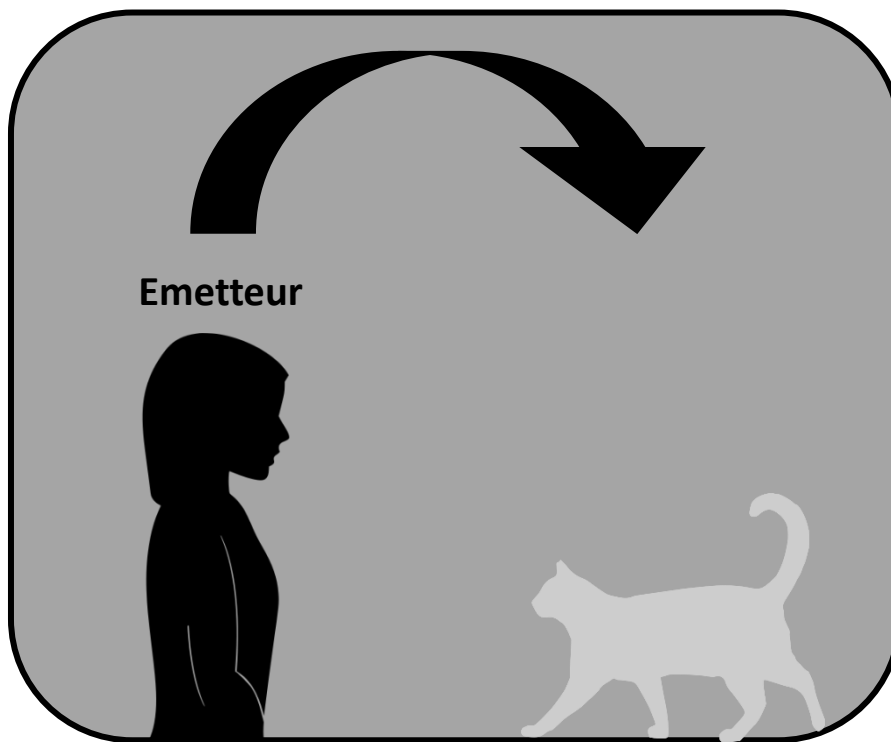
Dans un même souci de standardisation du lieu d'expérimentation, **l'étude 3** a été réalisée dans deux cat-café, comme c'est souvent le cas dans les études japonaises explorant les comportements des chats (Ito et al. 2016, Saito & Shinozuka 2013, Saito et al. 2019). Une attention particulière a été portée au bien-être des chats résidents, ce qui a amené à la sélection des cafés-chats de Bordeaux et Toulouse. Un second avantage de réaliser des expériences auprès de tels chats est leur habitude de côtoyer sereinement des humains inconnus (donc l'expérimentateur).

Enfin, en raison de la pandémie, **l'étude 4** a été menée à l'aide d'outils ayant permis sa mise en place à distance. Des vidéos de chats ont été récoltées de façon participative auprès de particuliers. Puis, la diffusion d'un questionnaire à grande échelle a permis la contribution d'un grand nombre de participants : 630 humains ont évalué des signaux de communication émis par les chats.

Les méthodes et résultats sont détaillés au sein des articles constituant chacun des chapitres.

CHAPITRE 1 :

LA COMMUNICATION VOCALE ADRESSEE AU CHAT, PAR L'HUMAIN



Contexte et résultats principaux

Il est aujourd'hui bien décrit que, lorsqu'ils s'adressent à de très jeunes enfants, les humains adultes utilisent un registre vocal particulier, caractérisé notamment par une voix aigüe et des modulations exagérées. Ce registre vocal est qualifié d'IDS, ou Infant-directed speech (Burnham et al. 2002, Katz et al. 1996, Trainor et al. 2000). Ces dernières années, la notion de PDS - Pet-directed Speech - a éveillé l'intérêt des scientifiques. Il s'agit d'un discours adressé spécifiquement à l'animal compagnon et dont les similitudes avec l'IDS ont été mises en évidence par différentes équipes de chercheurs (Ben-Aderet et al. 2017, Benjamin & Slocombe 2018, Burnham et al. 1998, Gergely et al. 2017, Jeannin et al. 2017a, b). Ainsi, dans nos cultures occidentales, les humains adultes produisent du PDS lorsqu'ils s'adressent à leur chien, de la même manière qu'ils produisent spontanément de l'IDS lorsqu'ils parlent à des nourrissons.

Jusqu'à présent, à l'exception de quelques études fondatrices (Acevedo 2017, Burnham et al. 1998, Schötz 2019), la notion de PDS a été explorée en grande majorité chez le chien. Aussi, avons-nous mené deux expériences complémentaires, afin d'investiguer l'existence d'un discours spécifique adressé au chat, qui serait différent du discours adressé aux humains adultes.

Nos résultats ont confirmé l'existence d'un type de discours spécifique lorsque les humains s'adressent aux chats, qu'il s'agisse de leur propre chat ou d'un chat inconnu. Ce discours est différent du discours adressé aux humains adultes, ou Adult-directed speech (ADS). Cependant, certaines modalités acoustiques mises en évidence dans le discours adressé aux chiens n'ont pas été retrouvées dans le discours adressé aux chats, notamment la plus grande modulation de la fréquence fondamentale, suggérant que l'humain adapte son discours en fonction de son interlocuteur hétérospécifique. Ainsi, comme Suzanne Schötz (2019), nous avons choisi d'utiliser la terminologie Cat-direct speech (CDS) pour faire référence au discours adressé au chat. A la lumière de ces résultats, nous discutons la fonction de l'utilisation du CDS, qui s'inscrit probablement, comme chez le chien, dans un double mécanisme de renforcement du lien et d'attraction de l'attention (Benjamin & Slocombe 2018).

L'article :

How do you do my kitty-cat? Acoustic parameters of speech addressed to cats in human – cat interactions”

How do you do my kitty-cat? Acoustic parameters of speech addressed to cats in human – cat interactions

Charlotte de Mouzon¹, Caroline Gilbert², Romain Di-Stasi¹ & Gérard Leboucher¹

¹Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, 92000 Nanterre, France.

²UMR 7179, CNRS/MNHN, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort (EnvA), 94700 Maisons-Alfort, France.

Corresponding author: Charlotte de Mouzon <cdemouzon@parisnanterre.fr>

Abstract

In Western cultures, humans tend to use a specific kind of speech when talking to their pets, characterised, from an acoustical point of view, by elevated pitch and greater pitch modulation. Pet-directed speech (PDS), which has been mainly studied in dogs, shares some acoustic features with Infant-directed speech (IDS), used when talking to young children. The purpose of this study was to test the hypothesis that adult humans also modify characteristics of their voice when talking to a cat. We compared acoustic parameters of speech directed to cats (CDS) and speech directed to adult humans (ADS). In a first experiment, we compared ADS and CDS utterances of men and women participants, addressing cats through video recordings, under controlled laboratory conditions. Both men and women used a higher pitch (mean fundamental frequency, or mean F0) in CDS vs ADS. The second experiment was conducted under conditions allowing direct cat-human interactions, in a cohort of women. Once again, mean F0 was significantly higher in CDS vs ADS. Overall, these data confirm our hypothesis that humans change the way they speak when addressing to a cat, mainly by increasing the pitch of their voice. Further research is needed to fully investigate specificities of this speech.

Keywords

Cat-directed speech; human-animal interaction; human-cat relationship; interspecific communication; pet-directed Speech; vocal communication

Declarations of interest: none

1. Introduction

Domestic cats (*Felis catus*) have been sharing our environment for over ten thousand years (Hu et al. 2014). Yet their relationship with humans really took a turn a few decades ago. With the major transformation of western societies mainly marked by urbanisation, human expectations of their feline companions have gradually changed. The role of cats in households is now less focused on mousing than on their companionship (Farnworth 2015). Animal companions are becoming increasingly prevalent in our lives, so much that we sometimes consider them as our “fur babies” (Greenebaum 2004). As different species sharing a common ecosystem, humans and cats have developed specific behaviours to communicate with their interspecific interlocutor, enabling emitted signals to reach their targeted receiver (Schötz 2019; Turner 2021).

Almost thirty years ago, Levinson (1982) suggested that more empirical research needed to be directed at the study of linguistic interactions with animals. He was well advised, as it is now increasingly documented that people, in Western cultures, use a special speech register when talking to their pets, qualified as Pet-directed Speech, or PDS (Ben-Aderet et al. 2017; Benjamin & Slocombe 2018; Burnham et al. 2002; Jeannin et al. 2017a, b; Lesch et al. 2019; Mitchell 2001, 2004; Ringrose 2015; Xu et al. 2013). In the same way, it is rather well described that when talking to infants, human adults use a special speech register characterised, from an acoustic point of view, by an elevated fundamental frequency (pitch), exaggerated intonation contours and high affect - qualified as infant-directed Speech, or IDS (Kaplan et al. 1995). PDS shares some prosodic features of IDS, including shorter utterances, more imperative sentences, more repetitions, elevated pitch and increased pitch variation that are distinct from the typical adult-directed speech or ADS (Burnham et al. 2002; Hirsh-Pasek & Treiman 1982; Jeannin et al. 2017b; Koda 2001; Mitchell 2001; Mitchell & Edmonson 1999; Ringrose 2015; Rogers et al. 1993). Interestingly, in most of the above-mentioned studies, PDS characteristics were described using speech addressed to dogs. Much less information is available relating to cats. Sims and Chin (2002) reported that when playing with a cat, humans used very short and repetitive utterances and a large percentage of imperatives, characteristics that can also be found in IDS and DDS as well (e.g., Jeannin et al. 2017b, Mitchell 2001). Nevertheless, their study did not investigate the acoustic characteristics of this speech addressed to cats. In her academic work, Acevedo (2017) reported that kitten-directed speech shows higher harmonicity than ADS. However, the differences found between ADS and cat-directed speech (CDS) remained limited, especially when speaking to an adult cat. Pitch was only marginally affected by recording conditions and speakers did not significantly modify their pitch when speaking to

adult cats. Finally, in a pilot study investigating CDS in four men and four women, Schötz (2019) reported a higher mean fundamental frequency in CDS than ADS.

Another issue with studies on pet-directed speech is *how* the speech itself is elicited. Some experiments used photos of animals or robotic avatars (Acevedo 2017; Ben-Aderet et al. 2017; Sinatra et al. 2012), others used live human-animal interactions (Benjamin & Slocombe 2018; Burnham et al. 2002; Gergely et al. 2017, 2021; Hirsh-Pasek & Treiman 1982; Jeannin et al. 2017a, b; Koda 2001; Lesch et al. 2019; Mitchell 2001, 2004; Mitchell & Edmonson 1999; Prato-Previde et al. 2006; Ringrose 2015; Sims & Chin 2002; Sinatra et al. 2012; Xu et al. 2013). The former method is obviously simpler than the latter and allows for a better control of the experimental parameters, but it has the disadvantage of being less ecological, which could lead to less relevant results. Sinatra et al. (2012) compared human interactions with robotic entities versus live animals, finding that a real dog elicited more speech than a robot-dog. However, in their experiment, the cat was not significantly more spoken to than the robot-dog. Later on, Pepe et al. (2015) found that when talking to a live dog, participants had a higher fundamental frequency than when talking to a robotic dog. This observation suggests that findings could differ when human participants interact with a live animal vs. a robot or a picture. Indeed, the potential effect of methodological differences on characteristics of PDS was recently pointed out by Gergely et al. (2021). We have addressed this issue using both video recordings – which allow a good control of the experimental conditions but has the advantage of being more realistic than simple photographs – and live interactions with cats, to elicit speech directed toward cats.

In this context, the aim of the present study was to investigate parameters of cat-directed speech, focusing on acoustic characteristics. Our primary hypothesis was that CDS displays a higher pitch than ADS. Secondly, based on previous findings that women used the baby talk speech register more than men when talking to dogs (Lesch et al. 2019, Mitchell 2001, 2004; Prato-Previde et al. 2006), we predicted that there would be differences between men and women's speech addressed to cats. We tested these hypotheses using video recordings in standardised laboratory settings (experiment 1) and in more ecological conditions through direct human-cat interactions (experiment 2), to investigate whether experimental conditions would affect the results.

2. Methods

2.1. Subjects

All participants were naïve to the experiment. In order for them to be as spontaneous as possible, the main objectives of the study were only briefly described in the consent form; participants received more specific information about the aims of the study at the end of the experiment.

For the video condition (experiment 1), thirty-two participants were recruited, on a voluntary basis, among students of Paris-Nanterre University (Sports, Sciences and Psychology departments). In order to test for gender specificity of the effects, the cohort included 16 women and 16 men of similar age (20.5 ± 0.2 vs. 21.4 ± 0.6 years respectively, Mann-Whitney $U = 99.00, p = 0.23$)

For direct human-cat interaction (experiment 2), we studied participants interacting with their own cat. Women were recruited on a voluntary basis among students of Ecole nationale vétérinaire d'Alfort, (EnvA). Twenty-three students owning a cat showed interest in participating (twenty-one women and two men). Applicants whose cats were aged under 6 months, presented significant health or hearing issues, aggressiveness, or exaggerated inhibition were excluded from the study. This was determined by declarative statement of their owners. Because of the gender disparity in the participants recruited at EnvA, men were excluded from the analysis for the sake of homogeneity. The final number of participants was fifteen women, aged 22.4 ± 0.16 years and their cats aged 8 months to 2.5 years, (mean 1.5 ± 0.13 years). Seven cats were spayed females, seven were neutered males and one was an intact male.

Ethics approval

All procedures in the present study were in accordance with the ethical standards of the institutional committee and with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments or comparable ethical standards. All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed and all procedures performed in studies involving cats were in accordance with the ethical standards of the institution at which the study was conducted. The following protocol was approved by the Ethics Committee for Clinical Research (Comité d'Ethique en Recherche Clinique, ComERC) of EnvA, Saisine n°2018-10-24.

Consent to participate

Informed consent was obtained from all individual participants included in the study. The main objectives of the study were described in the consent form.

2.2. Experimental settings and data collection

For both experiments, voices of human participants were recorded with a lapel microphone (Rode SmartLav+®) connected to a digital recorder (MARANTZ PMD620®). Stimuli were recorded as uncompressed wav Audio files at a sampling rate of 48 kHz and a resolution of 16 bits. The sensitivity was adjusted prior to recording to prevent clipping.

2.2.1 Experiment 1:

The investigation took place at the LECD (Laboratoire Ethologie Cognition Développement), Paris Nanterre University, in a quiet room. Participants were presented a 20-second video of a cat not paying attention to the camera, on a laptop computer (HP 15 Notebook®). In order to avoid pseudo-replication bias (Kroodsma 1989) we prepared a set of 16 cat-videos, so each female and male participant would see a different video from other participants of the same gender. The experimenter started the video, introduced the cat by its name and asked the participant to remind her what was the cat's name (ADS register) and to call the cat by its name in order to get its attention (assumed CDS). All cats on the videos were active, i.e., watching tv, playing with a toy, looking at the window, passing by the camera, etc., to motivate the participant to catch their attention. ADS and CDS production were counterbalanced randomly (experimenter elicited either ADS or CDS first).

2.2.2 Experiment 2:

The investigation took place at the Ecole nationale vétérinaire d'Alfort, (EnvA), in a room previously used for acoustic experiments with dogs (Jeannin et al. 2017a, b). The 24 m² room was adapted to become "cat friendly", with numerous hiding spots, height-access, a large litter box, various scratchers and games that best fit feline behavioural needs (Ellis 2009). Most equipment was supplied by Martin Sellier®, Valenciennes, France. A few days before the experiment, human and cat participants were allowed to freely spend two 1-hour visits in the room, in order to familiarise them with the setting conditions and experimenters. In order for the participants to feel as comfortable as possible, random discussions, free interactions and playing with cats were encouraged. Two female experimenters, Experimenter 1 and Experimenter 2, were involved in the study. Experimenters and participants spoke French through the whole experiment.

2.2.2.1 Preliminary phase

Experimenters greeted participants, and cats were let out of their carrier so they could explore the room freely and feel comfortable in the experimental setting. Experimenter 1 explained the different steps of the study, provided the microphone and started audio recording. Therefore,

participants were recorded when talking to a human adult (Experimenter 1), or to their cat at all times, whether the occurrences were spontaneous or not. A series of questions were asked, regarding the cat's environment, habits and behaviour. Then, unscripted free-flowing conversation took place so that human participants would feel comfortable with experimenters. The total duration of this preliminary phase was about 20 min.

2.2.2.2. *Experimental phases*

Three conditions of interaction were established, so speech from the owner to the cat in different types of interactions could be audio-recorded. The owner was asked to interact with her cat in the same manner as she would at home. The order of testing was (1) play and treat, (2) separation, (3) reunion.

2.2.2.2.1. Play and treat condition:

In a counterbalanced order, participants were asked to play with their cats and to give them a treat: half of the participants played first, the other half gave a treat first. While reproducing these everyday life conditions, experimenter 1 explicitly asked participants to say to their cat: “tu veux jouer ?” [ty vø ʒwe] (do you want to play?) or “tu veux manger ?” [ty vø mɑ̃.ʒe] (do you want a treat?); different toys and treats were available in the room, owners could also use their own if preferred. Play and treat condition lasted 10 minutes.

2.2.2.2.2 Separation condition:

The owner and experimenter 1 left the room while experimenter 2 stayed with the cat. Before leaving, the owner was asked to say “à tout à l’heure” [a tu.t_a l_œʁ] (see you later) to her cat, in the way she usually does. While outside the experimental room, experimenter 1 asked the owner to say to her the four standardised sentences, as if the experimenter was a friend or family member: “do you want to play?”, “do you want a treat?”, “how are you?” and “see you later”. Separation condition lasted 5 minutes.

2.2.2.2.3. Reunion condition:

The owner and experimenter returned to the room and the owner was free to greet and interact with her cat as she would normally do. Experimenter 1 specifically asked the owner to say to her cat “comment ça va ?” [kɑ̃.mɑ̃ sa va] (how are you?). Reunion condition lasted 5 minutes.

2.3. Acoustic analysis

Audacity® recording and editing software 2.2.0 were used to isolate utterances addressed either to cats (assumed CDS) or to human adults (ADS). For the first experiment two fragments, the cat's name in CDS and the cat's name in ADS, were isolated for each participant. For the

second experiment, eight fragments, four CDS and four ADS, were isolated for each woman, that is one fragment in ADS and one fragment in CDS for each type of sentence. In order to compare the four standardised sentences with random spontaneous utterances addressed to their cats, we also extracted utterances of spontaneous CDS fragments and aggregated them into a unique audio sequence, using Audacity®. The spontaneous CDS utterances were randomly extracted from 15-minute fragments of the recordings, i.e., we randomly selected 15-minute audio extracts for each participant of experiment 2 and selected all utterances addressed by the participant to her cat within these 15 minutes. The four standardised sentences uttered in CDS were also chained together for the purpose of this comparison.

Acoustic analyses were performed using PRAAT software 6.0.37 (Boersma 2001; Boersma & Weenink 2018), using the standard settings. Based on Jeannin et al.'s (2017b) findings in dogs, three parameters were isolated: (a) mean F0, the average fundamental frequency over the duration of the signal, which represents the pitch; (b) F0CV: the coefficient of variation of F0 over the duration of the signal, estimated as the standard deviation of F0 (F0SD) divided by mean F0. F0CV is a measure of the intonation and represents the pitch modulation; (c) IntCV: the coefficient of variation of the intensity contour, which represents the modulation of the energy in the sound. Mean F0 and F0_SD were measured using the “Voice report” function in PRAAT. Pitch settings were 75-600 Hz and fragments containing the considered ADS and CDS utterances were selected. F0CV was calculated as F0SD/mean F0. IntCV was calculated as IntSD/mean Int. Mean intensity (mean Int) was measured using the “Get intensity” function, standard deviation of intensity (IntSD) was measured using the query “Get standard deviation”.

2.4. Human evaluation of women’s utterances

In order to confirm that audio recordings of CDS collected through direct human-cat interactions would also be identified by naïve human raters as different from ADS, we chained together a randomised sample of the 8 standardised sentences, i.e. 4 ADS and 4 CDS, pronounced by all fifteen women recorded at EnvA. Fragments were aggregated together using Audacity® recording and editing software 2.2.0., with randomised CDS and ADS fragments alternated with 2-second silences, forming a 4-minute audio sequence. 15 independent raters – 3 men and 12 women (age 31.9 ± 3 years,) were presented the same 71 chained fragments but in a different order. They were asked to rate fragments as ADS or CDS, hearing them only once.

2.5. Statistical analysis

In the first experiment, because all data did not follow statistical normality (Shapiro-Wilk test for normality $p < 0.05$), we used non-parametric Wilcoxon signed rank test to compare acoustical characteristics of ADS and CDS utterances (Siegel & Castellan 1988). These analyses were made using SigmaPlot® 13.0 software. Acoustic characteristics of men and women's speech being clearly different (Torre & Barlow 2009), we analysed them separately. Two-tailed tests were used throughout.

In the second experiment, the effect of speech register (ADS vs. CDS) and phrase types (“do you want to play?”, “do you want a treat?”, “how are you?” and “see you later”) were analysed with linear mixed-effects models (LMM) using the *lme* function of the R package *nlme* (Pinheiro et al. 2019). Individual identity was included as a random factor. P-values were calculated with a permutation test (Monte Carlo sampling with 1000 permutations), using the *PermTest* function of the R package *pgirmess* (Giraudoux 2018). This statistical procedure can be performed even when normality is not present. If the results of the first analyses were significant, post-hoc analyses were performed using the *PermTest* function. For each post-hoc comparison, p-values were compared to alpha risk adjusted according to the number of pairwise comparisons with the Bonferonni sequential correction (Holm-Bonferroni method). These analyses were done with R, version 3.6.0 (R Core Team 2019).

Comparison of standardised CDS sentences versus spontaneously uttered CDS was made using a Wilcoxon signed rank test (Siegel & Castellan 1988). This same test was performed for human evaluation of women's utterances, to evaluate the difference between the number of correct answers and wrong answers given by naïve human raters. These analyses were made using SigmaPlot® 13.0 software.

We used Matched Pair Rank Biserical Correlation r to evaluate the effect size after non-parametric analyses (Tomczak & Tomczak, 2014), and Cohen's d after parametric analyses (Goulet-Pelletier & Cousineau, 2018). These analyses were performed using JASP 0.16.2 software.

3. Results

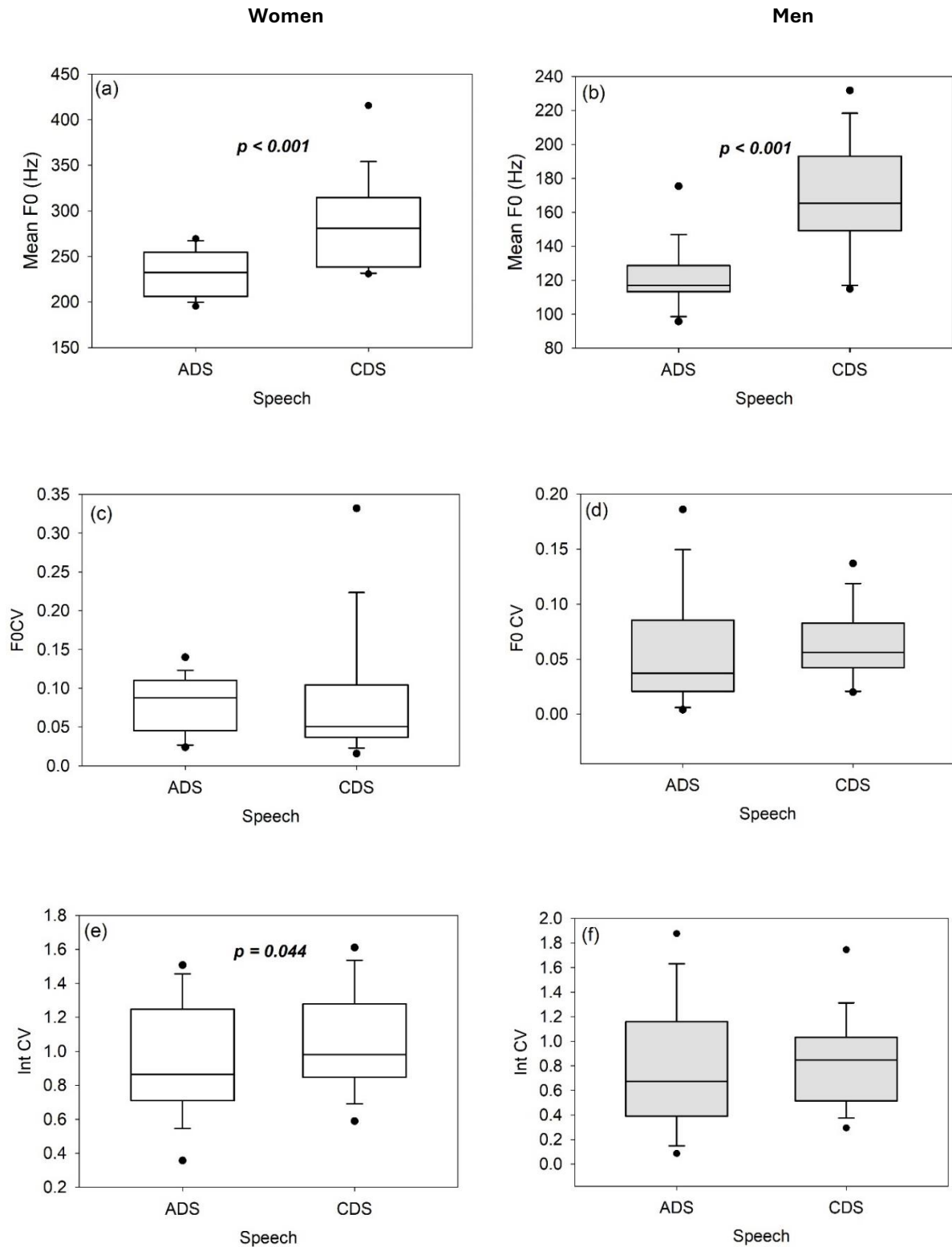
3.1. Experiment 1:

Mean fundamental frequency (mean F0), variation of frequency (F0CV) and variation of intensity contour (IntCV) were compared for ADS and CDS condition of utterances elicited in a standardised laboratory setting using video recordings. Detailed results are presented in Table 1 and data split according to gender of human participants are presented in Figure 1. Women had a significantly higher mean F0 in CDS than in ADS condition. Women also had a higher IntCV in CDS than in ADS condition. In contrast, no significant difference was found between CDS and ADS for F0CV. Men had a higher mean F0 in CDS than in ADS condition. However, there were no difference between CDS and ADS for IntCV or for F0CV.

Table 1 Effect of speech register (ADS vs. CDS) on mean F0, F0CV and IntCV for women (n = 16) and men (n = 16): mean values, significance tests (bold faces indicate statistically significant values) and effect size, *r*.

Acoustic characteristics	ADS	CDS	Wilcoxon signed rank test, w_{15}	p	Matched pair rank biserial correlation, <i>r</i>
Women					
Mean F0 (Hz)	231.83 ± 6.13	284.27 ± 12.29	136	< 0.001	1.000
F0CV	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.02	- 36	0.38	- 0.265
IntCV	0.95 ± 0.08	1.05 ± 0.07	78	0.044	0.574
Men					
Mean F0 (Hz)	120.37 ± 4.59	168.59 ± 7.95	132	< 0.001	0.971
F0CV	0.05 ± 0.01	0.06 ± 0.01	46	0.25	0.338
IntCV	0.78 ± 0.13	0.82 ± 0.09	- 13	0.74	- 0.096

Fig. 1 Comparison between “ADS” (telling the cat’s name to an adult) and “CDS” (calling a cat from a video) for mean F0 (in Hz) of women (a) and men (b), for F0 CV of women (c) and men (d), for Int CV of women (e) and men (f). Median, lower and upper quartile of the data are given, error bars represent the 10th and 90th percentiles; dots indicate 5th and 95th percentiles. Significant differences are indicated when present.



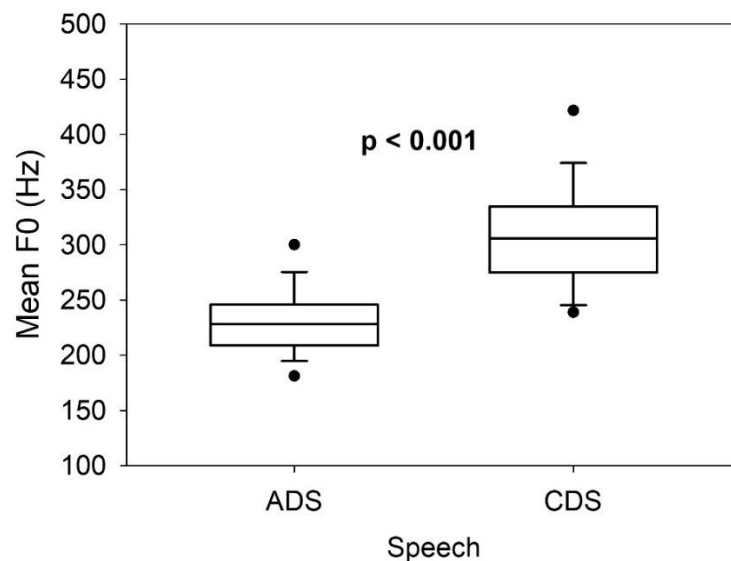
3.2. Experiment 2:

We analysed the same acoustic parameters of ADS and CDS register, i.e. mean F0, F0CV and IntCV, of participants interacting with another adult human or with their own cat, all being present in the same room. Results of the LMM are presented in Table 2. For mean F0, there was a significant effect of speech register ($p < 0.001$, see Figure 2): mean F0 was higher in the CDS than ADS condition (308.3 ± 6.38 Hz vs. 230.52 ± 4.29 Hz respectively), (Cohen’s $d = 1.656$). In contrast there was no significant effect of the type of sentence nor a significant interaction between the two factors. The analysis also indicates that F0CV was significantly influenced by the type of sentence ($p = 0.004$) but there was no significant effect of speech register nor a significant interaction between the two factors; post-hoc analyses revealed that participants had a higher F0CV when uttering the sentence “do you want to play?” than for each of the other sentences i.e. “how are you” ($p < 0.001$), “see you later” ($p = 0.001$) and “do you want a treat?” ($p = 0.003$). In addition, the sentence “do you want a treat?” presented a higher F0CV than “how are you?” ($p = 0.002$). For IntCV, there was no significant effect of the speech register nor of the type of sentence; however, the interaction between these two factors was significant ($p = 0.043$). Post-hoc analyses failed to reveal any significant difference (at least, $p > 0.1$).

Table 2 Results of LMM: effect of speech register (“ADS” or “CDS”), type of phrase (“do you want a treat”, “do you want to play”, “see you later” and “how are you”) and interaction between the two factors on mean F0, F0CV and IntCV. N = 15 women

Acoustic characteristics / Factors	Speech register	Types of phrase	Interaction
Mean F0	<0.001	0.289	0.977
F0CV	0.472	0.004	0.708
IntCV	0.366	0.741	0.043

Fig. 2 Effect of speech register on mean F0 (in Hz). Results for “ADS” and “CDS” of $n = 15$ women. Median, lower and upper quartile of the data are given, error bars represent the 10th and 90th percentiles; dots indicate 5th and 95th percentiles. Significant differences are indicated on the figure.



In order to confirm that the four standardised CDS sentences were equivalent to regular speech addressed to cats, we compared aggregated fragments of standardised sentences (mean duration = 3.09 ± 0.19 seconds) to aggregated fragments of spontaneous utterances addressed by human participants to their cats (mean duration = 5.08 ± 0.29 seconds). There were no significant differences between spontaneous CDS and standardised sentences in CDS for mean F0 (314.68 ± 12.96 Hz vs. 313.29 ± 8.17 Hz; $W_{14} = 6$, $p = 0.89$), (matched pair rank biserial correlation, $r = 0.05$); F0CV (0.22 ± 0.018 vs. 0.22 ± 0.013 ; $W_{14} = -4$, $p = 0.93$), (matched pair rank biserial correlation, $r = -0.033$) and IntCV (1.25 ± 0.045 vs. 1.28 ± 0.047 ; $W_{14} = -28$; $p = 0.45$), (matched pair rank biserial correlation, $r = -0.023$).

Acoustic evaluation of ADS and CDS by independent human raters revealed that the speech register was correctly identified in 61.7 ± 0.7 cases out of 71, i.e. 86.9%. The number of correct answers was significantly higher than the number of wrong answers (Wilcoxon signed rank test, $p < 0.001$) indicating that raters did not answer randomly.

Overall, data collected from both experiments confirm our primary hypothesis that humans use a specific vocal register when addressing cats, mainly characterised by a higher pitch in CDS than in ADS. For all data, the effect size analyses are in line with the results of the mean comparisons, with large values when the means differ significantly. Intergroup differences therefore appear to make sense.

4. Discussion

We report here that humans address cats using a particular speech with a higher pitch than they use when talking to adult humans. Under two different experimental conditions, in two different populations, our findings reinforce Schötz (2019) reports from her pilot study. In their founding work with a small cohort of dogs and cats, Burnham et al. (2002) used the broad term of pet-directed speech and did not discriminate speech addressed to cats and dogs. As recent studies now specifically mention dog-directed speech, or DDS (Ben-Aderet et al. 2017; Benjamin & Slocombe 2018 Gergely et al. 2017; Gergely et al. 2021; Ringrose 2015; Xu et al. 2013), we chose, as did Schötz (2019), to refer to the speech addressed to cats as cat-directed speech (CDS).

In the video condition, we observed a higher pitch (mean F0) in the CDS than in the ADS condition, regardless of the participant's gender. In a separate cohort allowing direct owner-cat interactions, we confirmed that women interacting with their own cat had a higher pitch in the CDS than in the ADS condition. To this regard, video recordings and direct interactions generate similar results. These high speech features are in line with the acoustical characteristics previously reported for speech addressed to dogs, with women (Ben-Aderet et al. 2017; Gergely et al. 2017; Jeannin et al. 2017a) as well as men (Gergely et al. 2017) displaying a higher pitch in DDS than in ADS conditions.

In addition to the high speech feature, the variation of intensity contour (IntCV) was higher in the CDS than in the ADS condition when women talked to an unknown cat (video recording). This was not observed in men. This is in line with findings of previous studies (Mitchell 2001, 2004; Prato-Previde et al. 2006), in which female participants displayed a more explicit DDS than male participants. This slight difference between men and women might relate to men feeling more constrained in speech than women and thus repressing their expression. In experiment 2, through direct owner-cat interaction, female participants did not increase the modulation of their voice intensity when talking to their own cat compared to an adult human. This finding is consistent with data collected in dogs under similar experimental conditions (Jeannin et al. 2017a). This slight discrepancy between experiment 1 and experiment 2 is in line with a previous study, in which participants used more DDS when interacting with an unfamiliar dog than with a familiar dog (Mitchell 2004).

The variation of fundamental frequency (FOCV) was not modified by speech register, in women nor in men, under both experimental settings, suggesting that adults do not increase the modulation of their pitch when talking to cats. This finding appears to be specific to cats, as it differs from results reported in dogs, under similar experimental conditions used for

experiment 2 (Jeannin et al. 2017a). Our results might be considered in the light of Xu et al. (2013)'s findings, who reported that the degree of vowel hyperarticulation increased from ADS and DDS to parrot-directed speech, then to IDS. Xu and colleagues hypothesised that the degree of hyperarticulation might be related to the audience's actual or expected linguistic competence. Hyperarticulation and pitch variation both play a role in speech expressivity (Audibert et al. 2005; Beller et al. 2008). Therefore, if the production of vowel hyperarticulation depends on humans' perception of their interlocutor's ability to understand their communicative intent, we could hypothesize that a greater pitch variation in DDS than CDS would reflect that humans expect more understanding or feedback from dogs than cats. To test this hypothesis, further experiments should compare CDS to DDS in the same study cohort. Interestingly, pitch modulation was significantly influenced by the type of sentence pronounced by the participants. Post-hoc analyses revealed that when uttering the phrase "do you want to play?" participants had a higher pitch modulation than for each of the other sentences. In addition, the sentence "do you want a treat?" presented a higher pitch modulation than "how are you?". In line with the above hypothesis, one could postulate that an emitter, regardless of the receiver's species, might want to increase expressivity when asking a question expecting a reaction rather than when simply expressing greetings.

Finally, when comparing audio extracts recorded in the second experiment, we did not find any difference between spontaneous speech and standardised sentences for mean F0, F0CV and IntCV. This suggests that our findings, obtained with standardised sentences, are consistent with what occurs in everyday spontaneous interactions. Furthermore, we found that naïve human raters correctly identified the speech register of unknown speakers. This observation tends to reinforce the credibility of audio extracts analysed in the present experiment.

The role of CDS has not been investigated yet and this particular kind of speech may have emerged through various routes during the domestication process. The development of closer human-cat relationships within the last decades (Turner 2017) may be one reason for the growing use of this speech register. Indeed, it is thought that infant directed speech (IDS) increases social bonding between infant and caregiver (Kaplan et al. 1995). Benjamin & Slocombe (2018) suggested that dog directed speech (DDS) may fulfil a dual function of strengthening the affiliative bond and improving the listener's attention. This hypothesis is consistent with earlier findings by Jeannin and co-workers (2017a), who reported that DDS draws dogs' attention more efficiently than ADS. Earlier on, Mitchell (2001) also noted that "baby talk" to dogs was used for attention-getting and enabled to express friendliness and affection. Additionally, Schötz (2019) pointed out that elevated pitch is usually associated with "small" meanings, including vulnerability, uncertainty, and friendliness, which also relates to

encouraging a closer interaction between partners using a higher pitch. Indeed, Schötz (2019) reported a higher mean fundamental frequency in interspecific than intraspecific utterances for both humans and cats. Taken together, there is a growing agreement for relating speech directed to animal companions, to attention-getting and attachment mechanisms. Topál and co-workers (1998) showed that adult dogs could be categorised along the secure-insecure attachment dimensions of Ainsworth's original test (Ainsworth & Bell 1970). Under similar experimental conditions, Vitale et al. (2019) reported that cats also display secure, ambivalent, and avoidant attachment styles toward human caregivers, which appear to be relatively stable and present in adulthood. These latest data support the hypothesis that, just as their canine counterparts, domestic cats display an ability to form strong bonding with human caregivers. The fact that, in return, humans might use a specific vocal register to strengthen this bond, seems only to be expected. Further research could investigate a potential link between the use of CDS by humans and their attachment to their cats. To this end, it would be interesting to combine the use of thorough questioning tools, such as the cat-owner relationship scale (CORS, Howell et al. 2017) to biologically relevant acoustic measures.

Acknowledgements

We would like to thank Laetitia Matray for helping to set up the cat friendly room at the veterinary school of Maisons-Alfort (EnvA), Chloe Tavernier and Benoit Janicot for their help with the data collection, members of the LECD for their participation at different stages of the study and Sylvie Hauguel for thorough proofreading. Many thanks to all human and cat participants.

Funding

This work was supported by the French Ministry of Research and Higher Education subsidies granted to MARTIN SELLIER®

Research data

The data sets generated and analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

References

- Acevedo, D. (2017). The Association of Feline Behavior to Acoustical Features of Kitten Directed Speech. *CUNY Academic Works*.
http://academicworks.cuny.edu/hc_sas_etds/184
- Ainsworth, M.D.S., & Bell, S.M. (1970). Attachment, Exploration, and Separation: Illustrated by the Behavior of One-Year-Olds in a Strange Situation. *Child Development* 41, 49–67.
<https://doi.org/10.2307/1127388>
- Audibert, N., Aubergé, V., & Rilliard, A. (2005). The prosodic dimensions of emotion in speech: the relative weights of parameters. In *Ninth European Conference on Speech Communication and Technology*. <http://dx.doi.org/10.21437/Interspeech.2005-332>
- Barton, K., & Barton, M.K. (2019). Package ‘MuMIn’. R package version 1.43.15. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Beller, G., Obin, N., & Rodet, X. (2008). Articulation degree as a prosodic dimension of expressive speech. In *in Fourth International Conference on Speech Prosody*.
- Ben-Aderet, T., Gallego-Abenza, M., Reby, D., & Mathevon, N. (2017). Dog-directed speech: Why do we use it and do dogs pay attention to it? *Proceedings of the Royal Society* 284, 20162429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2429>
- Benjamin, A., & Slocombe, K. (2018). ‘Who’s a good boy?!’ Dogs prefer naturalistic dog-directed speech. *Animal Cognition* 21, 353–364. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1172-4>
- Burnham, D., Kitamura, C., & Vollmer-Conna, U. (2002). What’s new, pussycat? On talking to babies and animals. *Science* 296,1435. <https://doi.org/10.1126/science.1069587>
- Ellis, S. L. (2009). Environmental enrichment: practical strategies for improving feline welfare. *Journal of Feline Medicine and Surgery*, 11(11), 901-912.
<https://doi.org/10.1016/j.jfms.2009.09.011>
- Farnworth, M.J. (2015). Cats have many lives: Applying behaviour to explore the cat-human relationship. *Applied Animal Behaviour Science* 173,1–2.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.029>
- Gergely, A., Faragó, T., Galambos, Á., & Topál, J. (2017). Differential effects of speech situations on mothers’ and fathers’ infant-directed and dog-directed speech: An acoustic analysis. *Scientific Reports* 7, 13739. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13883-2>

- Gergely, A., Tóth, K., Faragó, T., & Topál, J. (2021). Is it all about the pitch? Acoustic determinants of dog-directed speech preference in domestic dogs, *Canis familiaris*. *Animal Behaviour* 176, 167–174. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.04.008>
- Giraudoux, P., Antonietti, J.P., Beale, C., Pleydell, D., & Treglia, M. (2018). pgirmess: Spatial analysis and data mining for field ecologists. R Package version 1.6.9. <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>
- Goulet-Pelletier, J. C. & Cousineau, D. (2018). A review of effect sizes and their confidence intervals, Part I: The Cohen’s d family. *The Quantitative Methods for Psychology*, 14(4), 242-265.
- Greenebaum, J. (2004). It’s a Dog’s Life: Elevating Status from Pet to « Fur Baby » at Yappy Hour. *Society & Animals* 12, 117–135. <https://doi.org/10.1163/1568530041446544>
- Hirsh-Pasek, K., & Treiman, R. (1982). Doggerel: Motherese in a new context. *Journal of Child Language* 9: 229–237. <https://doi.org/10.1017/S0305000900003731>
- Howell, T. J., Bowen, J., Fatjó, J., Calvo, P., Holloway, A., & Bennett, P. C. (2017). Development of the cat-owner relationship scale (CORS). *Behavioural Processes*, 141, 305-315. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.02.024>
- Hu, Y., Hu, S., Wang, W., Wu, X., Marshall, F.B., Chen, X., Hou, L., & Wang, C. (2014). Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 116–120. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311439110>
- Jeannin, S., Gilbert, C., Amy, M., & Leboucher, G. (2017a). Pet-directed speech draws adult dogs’ attention more efficiently than Adult-directed speech. *Scientific Reports* 7, 4980. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04671-z>
- Jeannin, S., Gilbert, C., & Leboucher, G. (2017b). Effect of interaction type on the characteristics of pet-directed speech in female dog owners. *Animal Cognition* 20, 499–509. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1077-7>
- JASP Team (2022). JASP (Version 0.16.2)[Computer software].
- Kaplan, P.S., Goldstein, M.H., Huckleby, E.R., Owren, M.J., & Cooper, R.P. (1995). Dishabituation of visual attention by infant- versus adult-directed speech: Effects of frequency modulation and spectral composition. *Infant Behavior & Development* 18, 209–223. [https://doi.org/10.1016/0163-6383\(95\)90050-0](https://doi.org/10.1016/0163-6383(95)90050-0)
- Koda, N. (2001). Anthropomorphism in Japanese women’s status terms used in talk to potential guide dogs. *Anthrozoös* 14(2), 109–111. <https://doi.org/10.2752/089279301786999490>

- Kroodsmas, D. E. (1989). Suggested experimental designs for song playbacks. *Animal Behaviour* 37, 600–609. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90039-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90039-0)
- Lesch, R., Kotrschal, K., Schöberl, I., Beetz, A., Solomon, J., & Fitch, W.T. (2019). Talking to Dogs: Companion Animal-Directed Speech in a Stress Test. *Animals*, 9(7), 417. <https://doi.org/10.3390/ani9070417>
- Levinson, B. M. (1982). The Future of Research into Relationships Between People and Their Animal Companions. *International Journal for the Study of Animal Problems* 3(4), 283–294.
- Mitchell, R.W. (2001). Americans' Talk to Dogs: Similarities and Differences With Talk to Infants. *Research on Language & Social Interaction*, 34(2), 183–210. https://doi.org/10.1207/S15327973RLSI34-2_2
- Mitchell, R.W. (2004). Controlling the dog, pretending to have a conversation, or just being friendly? Influences of sex and familiarity on Americans' talk to dogs during play. *Interaction Studies. Social Behaviour and Communication in Biological and Artificial Systems*, 5(1), 99–129. <https://doi.org/10.1075/is.5.1.06mit>
- Mitchell, R. W., & Edmonson, E. (1999). Functions of repetitive talk to dogs during play: Control, conversation, or planning? *Society and Animals* 7(1), 55–81. <https://doi.org/10.1163/156853099X00167>
- Pepe, A. A., Ellis, L. U., Sims, V. K., & Chin, M. G. (2008). Go, Dog, Go: Maze Training AIBO vs. a Live Dog, An Exploratory Study. *Anthrozoös*, 21(1), 71–83. <https://doi.org/10.2752/089279308X274074>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2019). R Core Team. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-139. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Prato-Previde, E., Fallani, G., & Valsecchi, P. (2006). Gender Differences in Owners Interacting with Pet Dogs: An Observational Study. *Ethology* 112, 64–73. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01123.x>
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <https://www.R-project.org/>
- Ringrose, C.C. (2015). Pitch Change in Dog-Directed Speech. *Lifespans and Styles* 1, 28–35. <https://doi.org/10.2218/ls.v1i0.2015.1181>

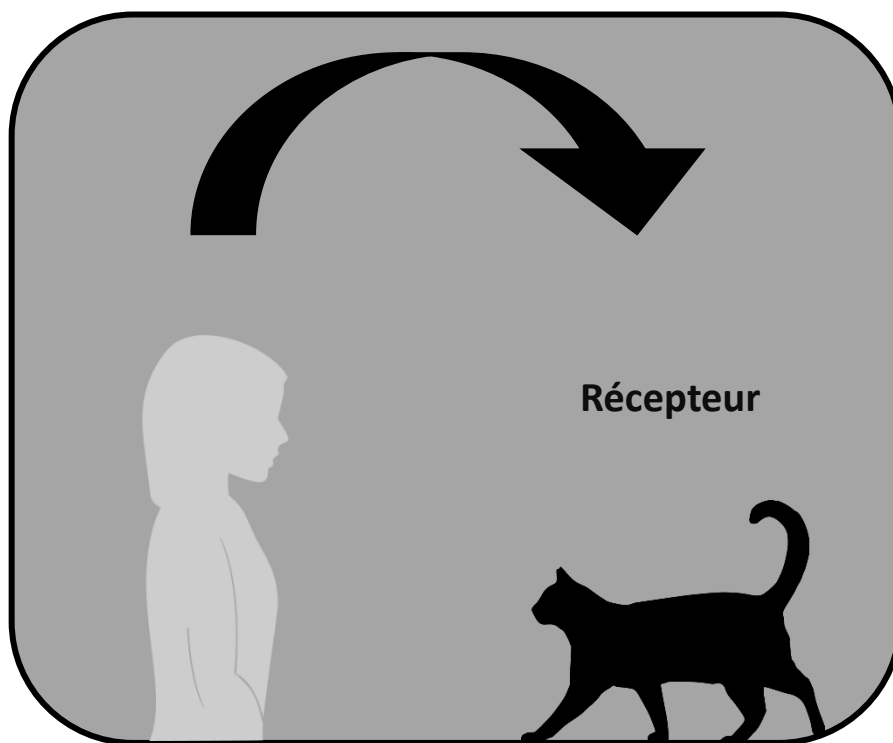
- Rogers, J., Hart, L. A., & Boltz, R. P. (1993). The role of pet dogs in casual conversations of elderly adults. *The Journal of Social Psychology* 133(3), 265–277. <https://doi.org/10.1080/00224545.1993.9712145>
- Schötz, S. (2019). Paralinguistic information and biological codes in intra- and interspecific vocal communication: A pilot study of humans and domestic cats. *Proceedings from FONETIK 2019*, Stockholm, pp. 67-72. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3246003>
- Sims, V.K., & Chin, M.G. (2002). Responsiveness and perceived intelligence as predictors of speech addressed to cats, *Anthrozoös* 15:2, 166-177. <http://dx.doi.org/10.2752/089279302786992667>
- Siegel, S., & Castellan, N. J. (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences (2nd ed.) *New York: McGraw-Hill*.
- Sinatra, A. M., Sims, V. K., Chin, M. G., & Lum, H. C. (2012). If it looks like a dog: The effect of physical appearance on human interaction with robots and animals. *Interaction Studies. Social Behaviour and Communication in Biological and Artificial Systems* 13(2), 235–262. <https://doi.org/10.1075/is.13.2.04>
- Tomczak, M., & Tomczak, E. (2014). The need to report effect size estimates revisited. An overview of some recommended measures of effect size. *Trends in Sport Sciences*, 1(21), 19-25.
- Topál, J., Miklósi, Á., Csányi, V., & Dóka, A. (1998). Attachment Behavior in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth's (1969) Strange Situation Test. *Journal of Comparative Psychology* 112(3), 219–229. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.112.3.219>
- Torre, P., & Barlow, J.A. (2009). Age-related changes in acoustic characteristics of adult speech. *Journal of Communication Disorders* 42, 324–333. <https://doi.org/10.1016/j.jcomdis.2009.03.001>
- Turner, D.C. (2017). A review of over three decades of research on cat-human and human-cat interactions and relationships. *Behavioural Processes* 141, 297–304. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.01.008>
- Turner, D.C. (2021). The Mechanics of Social Interactions Between Cats and Their Owners. *Frontiers in Veterinary Science* 8: 650143. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.650143>
- Vitale, K.R., Behnke, A.C., & Udell, M.A.R. (2019). Attachment bonds between domestic cats and humans. *Current Biology* 29, 864–R865. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.036>

CHAPITRE 1

Xu, N., Burnham, D., Kitamura, C., & Vollmer-Conna, U. (2013). Vowel Hyperarticulation in Parrot- Dog- and Infant- Directed Speech. *Anthrozoös*, 26(3), 373–380.
<https://doi.org/10.2752/175303713X13697429463592>

CHAPITRE 2 :

PERCEPTION DES SIGNAUX DE COMMUNICATION HUMAINS PAR LE CHAT, COMMUNICATION VOCALE



Contexte et résultats principaux

La mise en évidence, dans l'étude précédente, d'un type de discours spécifiquement adressé aux chats, amène à la question suivante : comme c'est le cas du chien (Ben-Aderet et al. 2017, Jeannin et al. 2017a) et du cheval (Lansade 2021), les chats sont-ils plus réceptifs à cette communication vocale qui leur est spécifiquement adressée ?

Une étude conduite par Saito & Shinozuka (2013) a montré que les chats sont plus sensibles à la voix de leur propriétaire qu'à celle d'un inconnu, ce qui implique qu'ils peuvent être réceptifs à certaines caractéristiques acoustiques de la communication vocale que l'humain leur adresse. Cette étude pose une base très intéressante, tant en termes de découverte scientifique que de protocoles expérimentaux. En diffusant des voix humaines à des chats selon un protocole d'habituation – déshabituaiton similaire, nous avons pu confirmer que les chats étaient plus réceptifs à la voix de leur humain qu'à celle d'un inconnu. Cette confirmation nous a permis de valider notre protocole expérimental. Ainsi, nous avons également pu mettre en évidence que les chats montraient une réaction plus grande à l'écoute de phrases prononcées en CDS en comparaison à des phrases prononcées en ADS. Seulement, ce résultat n'a été observé que lorsque les phrases étaient prononcées par leurs propriétaires. A l'écoute de phrases prononcées par des étrangers, les chats n'ont pas semblé discriminer les deux types de discours.

Ces résultats sont particulièrement intéressants car ils sous-tendent la mise en place d'une communication particulière au sein de chaque dyade humain – chat, venant étayer la récente littérature attestant d'une relation d'attachement entre les chats et les humains (Eriksson et al. 2017, Finka et al. 2019, Vitale et al. 2017, 2019).

L'article :

“Discrimination of cat-directed speech from human-directed speech in a population of indoor companion cats (*Felis catus*).”

Discrimination of cat-directed speech from human-directed speech in a population of indoor companion cats (*Felis catus*)

Charlotte de Mouzon^{1,2}, Marine Gonthier² & Gérard Leboucher¹

¹Laboratoire Ethologie Cognition Développement (LECD), Université Paris Nanterre, 92000 Nanterre, FR.

²EthoCat – Cat behaviour research and consulting, 33000 Bordeaux, France

Corresponding author: Charlotte de Mouzon <cdemouzon@parisnanterre.fr>

Abstract

In contemporary western cultures, most humans talk to their pet companions. Speech register addressed to companion animals shares common features with speech addressed to young children, which are distinct from the typical adult-directed speech (ADS). The way dogs respond to dog-directed speech (DDS) has raised scientists' interest. In contrast, much less is known about how cats perceive and respond to cat-directed speech (CDS). The primary aim of this study was to evaluate whether cats are more responsive to CDS than ADS. Secondly, we seek to examine if the cats' responses to human vocal stimuli would differ when it was elicited by their owner or by a stranger. We performed playback experiments and tested a cohort of 16 companion cats in a habituation-dishabituation paradigm, which allows for the measurement of subjects' reactions without extensive training. Here, we report new findings that cats can discriminate speech specifically addressed to them from speech addressed to adult humans, when sentences are uttered by their owners. When hearing sentences uttered by strangers, cats did not appear to discriminate between ADS and CDS. These findings bring a new dimension to the consideration of human – cat relationship, as they imply the development of a particular communication into human – cat dyads, that relies upon experience. We discuss these new findings in the light of recent literature investigating cats' sociocognitive abilities and human-cat attachment. Our results highlight the importance of one-to-one relationships for cats, reinforcing recent literature regarding the ability for cats and humans to form strong bonds.

Keywords

Companion cats; human-animal interaction; vocal communication; interspecific communication; interspecific social cognition; human-cat relationship.

Declarations

Funding This research was supported by French ministry of higher education and research (Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation) and MARTIN SELLIER® company, through the CIFRE program.

Conflicts of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethics approval All procedures performed in the present study were in accordance with the ethical standards of the institutional and/or national research committee and with the 1964 Helsinki Declaration and its later amendments or comparable ethical standards. All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed and all procedures performed in experiments involving animals were in accordance with the ethical standards of the institution at which the study was conducted. The study received the approval of the ethical committee of EnvA (COMERC), Saisine n°2018-10-24.

Consent to participate Informed consent was obtained from all individual participants included in the study.

Consent for publication All authors and cat owners gave their consent for publication.

Availability of data and material (data transparency) Data are available from the corresponding author on request.

Acknowledgements We would like to thank MARTIN SELLIER® for their financial support. Thanks to Caroline GILBERT for allowing this study to take place at EnvA and to Laëtitia MATRAY for helping in the recruitment of cat owners. Thanks to Chloé TAVERNIER and Alexandre CLASEN for their participation in these experiments. Many thanks to owners and to their cats, who accepted to take part in this study.

Introduction

Who has not, once in their lives, seen someone having a conversation with a non-human animal? It is no longer a standing secret that, in contemporary western cultures, most humans talk to their pet companions (Burnham et al. 1998, 2002; Lesch et al. 2019; Mitchell 2001, 2004; Xu et al. 2013). It has been reported that humans use a particular kind of speech register when addressing dogs (Ben-Aderet et al. 2017; Benjamin & Slocombe 2018; Gergely et al. 2017; Hirsh-Pasek and Treiman 1982; Jeannin et al. 2017a, b; Ringrose 2015), horses (Lansade et al. 2021) and cats (Schötz 2019, de Mouzon et al. submitted). The speech register addressed to companion animals shares common features with speech addressed to young children, or Infant directed speech (IDS), (Kaplan et al. 1995), including: hyperarticulation, shorter utterances, more repetitions, elevated pitch and increased pitch variation. These features are distinct from the typical adult-directed speech or ADS (Burnham et al. 1998; Gergely et al. 2021; Hirsh-Pasek & Treiman 1982; Jeannin et al. 2017b; Mitchell 2001; Mitchell & Edmonson 1999; Ringrose 2015; Xu et al. 2013). One might be tempted to merge IDS, PDS (Pet-directed speech), DDS (Dog-directed Speech) and CDS (Cat-directed Speech) into one category, sometimes referred to as “caregiver speech” (Rowland et al. 2003). However, it is likely that caregiver speech may subtly vary according to the receiver. For example, Ben-Aderet and coworkers (2017) found that, even though human adults produced DDS to dogs of all ages, pitch was higher when addressing to puppies compared to adult dogs. This subtle variation is most probably extra specific as well, as humans increase the modulation of their pitch when talking to dogs (Jeannin et al. 2017b) but not to cats (de Mouzon et al. submitted). Based on these observations, we chose to refer to speech addressed to cats as cat-directed speech (CDS) in the present study.

The way dogs respond to dog-directed speech has long drawn the attention of the research community. Mitchell (2001) noted that “baby talk” to dogs was used for attention-getting and enabled the expression of friendliness and affection. Using playback experiments, Jeannin et al. (2017a) found that DDS draws dogs’ attention more efficiently than ADS. Additionally, Ben-Aderet et al. (2017) reported that puppies showed a higher behavioural response to DDS than to ADS, even though in their study cohort dog’s response seemed to decrease with age. Benjamin and Slocombe (2018) investigated the possible function of DDS with adult dogs in a more ecological setting, where attention and affiliation towards the individuals who produced DDS was directly measured. Their results suggest that naturalistic DDS, comprising of both dog-directed prosody and dog-relevant content words, improves dogs’ attention. In contrast, much less is known about how cats perceive and respond to CDS. For instance, Sims and Chin (2002)

observed that the percentage of time that the cat spent next to humans was positively correlated with women's ratings of how much they liked cats and negatively correlated with the percentage of imperatives used by men. However, cats' responsiveness to CDS compared to ADS has not yet been investigated.

The primary aim of this study was to evaluate whether cats are more responsive to CDS than ADS, which would imply that they can evaluate when humans specifically address them. Secondly, we seek to examine if the cats' responses to human vocal stimuli would differ when it is elicited by their owner or by a stranger. In playback experiments performed with dogs, subjects' responses to DDS was evaluated using strangers' voices only. Based on previous findings in dogs (Jeannin et al. 2017b), we hypothesised that, similarly to dogs, cats would display a stronger behavioural response to CDS compared to ADS, either uttered by their owner or by a stranger.

Methods

Subjects and environmental conditions

Nineteen cats were recruited to participate to this study. Out of them, sixteen cats (9 males and 7 females) completed the whole study. All cats were indoor cats: twelve were single cats living with a female owner, four were kept in pairs and were living with heterosexual couples. All cats were adult with a mean age of 1.5 ± 0.1 years (8 months to two years). Cats were neutered, except for one male. To exclude a behaviour-changing effect of an unknown environment (Pongrácz & Onofer 2020) and cats being more likely to express stress-induced behaviours when taken out of their usual environment (Nibblett et al. 2015), the experiment was conducted in their homes. All cats were living in small studio apartments, their owners being veterinary students at the "Ecole nationale vétérinaire d'Alfort" (EnvA). Studying human – cat dyads at the EnvA was advantageous for two reasons: first, we recorded human voices through direct human – cat interactions, in the same room used by Jeannin and colleagues (2017a, b) in their experiments investigating Dog-directed speech. This enabled us to perform experiments in a similar context, except that the 24 m² room was adapted to become "cat-friendly" to best fit cats' behavioural needs (Ellis 2009). We provided our cat participants with numerous hiding spots, height-access, a large litter box, various scratchers and games. As they were living within a few minutes' walk from the cat-friendly room, the stress induced by transport was reduced. Secondly, when performing the play-back experiments in the cats' homes, we were able to measure cats' responses to the stimuli in very similar environments, i.e., small studio apartments.

Apparatus and stimuli

The following protocol was adapted from the study of Saito and Shinozuka (2013) investigating cats' response to their owner's voice compared to a stranger's voice. In line with this study, we used the habituation-dishabituation paradigm, which allows experimenters to measure subjects' reactions during a one-time visit; therefore, no extensive training was required (Saito & Shinozuka 2013). Three identical vocal stimuli were presented serially, followed by a fourth distinct vocal stimulus and then a fifth one, that was the same as the first three ones. If the subjects habituated to the three first stimuli and dishabituated to the fourth, a decrease, followed by a rebound of response to the presentation of the fourth stimulus should be observed. The number of stimuli (5 stimuli) and duration of the Inter-Stimulus Interval (ISI, 30 seconds) were determined following Saito and Shinozuka's protocol.

All vocal stimuli used in the present study were human utterances recorded in a previous study investigating acoustic characteristics of speech register addressed to cats (de Mouzon et al. submitted). Voices of human participants had been recorded with a lapel microphone (Rode SmartLav+®) connected to a digital recorder (MARANTZ PMD620®), under two separate conditions: through direct human – cat interactions (condition 1) and by human participants addressing cats presented through video recordings (condition 2). The first recording condition (1) took place at EnvA, in the cat friendly room. Direct interactions between owners and their cats allowed us to record human utterances addressed to cats in four types of interactions: play, treat, separation and reunion conditions. In the play and treat condition, humans were asked to play with their cats and to give them a treat in a counterbalanced order, while pronouncing the words: “tu veux jouer ?” [ty vø ʒwe] (French for “do you want to play?”) or “tu veux manger ?” [ty vø mɑ̃.ʒe] (do you want a treat?). In the separation condition, owners left the room and were asked to say “à tout à l’heure” [a tu.t_a l_œʁ] (see you later) to their cat, in the way they usually do when they leave home. In the reunion condition, owners returned to the room and were asked to say “comment ça va ?” [kɔ.mɑ̃ sa va] (how are you?), in the way they usually greet their cat. These four sentences addressed to cats constitute the CDS stimuli of the present study. The same four sentences were recorded in ADS condition, by the experimenter asking the owner to pronounce these sentences to her, in the way she would address a friend or family member. Through these direct human-cat interactions, we also recorded cat owners calling their cat's name. The second recording condition (2) was carried out in the LECD research Lab, at Paris Nanterre University. We recorded 16 different women calling the 16 different cats' names, addressing cats presented through video recordings. These latter recordings constitute the *stranger* stimuli presented in Series-1.

From the above-described audio recordings, three series of five-sound stimuli were prepared for each cat. Series-1 aimed at examining the response of cats to their owner's voice compared to that of a stranger. Stimuli 1,2, 3 and 5 were identical - i.e., the voice of a female stranger calling out the cat's name and stimulus 4 was the voice of the female owner calling her cat's name. As all stimuli consisted of the cat's own name presented to each cat, phonological elements were identical between the owners' and strangers' calls. The purpose of this first experiment was to validate our methodological approach by comparing our results to those of Saito and Shinozuka's (2013) study, obtained in a habituation-dishabituation setting. Series-2 aimed at examining cats' responses to their owner uttering a sentence in CDS compared to their owner uttering a sentence in ADS. Thus, stimulus 4 contained the voice of the owner uttering a sentence in CDS, stimuli 1,2, 3 and 5 contained the voice of the owner uttering the same sentence in ADS. Cats were randomly presented one of the four sentences described in the former paragraph, in ADS (stimuli 1,2,3 and 5) and CDS (stimulus 4). For each cat, the same sentence was used throughout Series-2. Series-3 aimed at comparing cats' responses to ADS and CDS utterances pronounced by a stranger. Thus, stimulus 4 contained the voice of a female stranger (owner of another cat from the same study) uttering a sentence in CDS, and stimuli 1,2, 3 and 5 contained the voice of the same stranger uttering the same sentence in ADS. In order to avoid inter-series habituation, the sentence used in series-3 was different from the sentence used in series-2. For example, if the cat heard "do you want to play" in series-2, they could hear "do you want a treat", "how are you" or "see you later" in series-3. Series 1 to 3 were presented in a randomised order.

The sound stimuli were prepared and adjusted to the same volume level using Audacity® recording and editing software 2.2.0. During the experiment, stimuli were presented through a speaker (Yamaha MS101 III) and a video camera (GoPro Hero CHDHB-501-RW) recorded cats' reactions during the playback of the stimuli.

Procedure

Experiments were conducted in the subject's homes. The experimenter was positioned next to the speaker. As this research was part of a broader project investigating human – cat vocal communication, cats knew the experimenter from previous visits. In order for the cats to feel as comfortable as possible, the owner was also present in the room and was sitting on a couch, approximately 2 to 3 meters away from the speaker. During stimulus presentations, the owner sat silently and was instructed not to interact with her cat. We used the habituation–dishabituation procedure for the presentation of the three above-described series. There was a 30 second ISI between stimuli, each series thus lasted around 2 minutes. The experimenter

waited until the subjects were calm before beginning the experiment, i.e. they were not moving around the room and their body language was not representative of apparent stress (e.g. head scan, escape attempt, hiding, distress vocalisation; Nibblett et al. 2015). The 5 stimuli of the first series were then played. The experimenter waited at least five minutes between the series, and – if relevant – waited until the subjects were calm again to start a new series. Between the series, owners, cats and the experimenter stayed in the room and could interact freely. Among each series, subjects' responses to the presentation of stimuli 1 through 3 were expected to decrease because of habituation. According to Saito and Shinozuka (2013)'s protocol, cats whose response did not decrease from stimulus 1 to 3 were rated as “non-habituated cats”, and their data were not used for the corresponding analysis. For series 1 and 2, ten out of the sixteen cats successfully habituated. For series-3, eleven cats successfully habituated.

Behavioural analysis

For each stimulus presentation, recorded videos of subjects' responses were clipped with VideoPad Video Editor 7.21, from 10 seconds before stimulus onset to 10 seconds after stimulus offset. Human voices in the clips were masked with a 300 Hz pure tone to allow blind evaluation. In total, 350 video clips of about 20 seconds each were created. Clips were anonymised and observed in a randomised order by a blinded rater. Although the protocol used in the present study resembled experiments described by Saito and colleagues (2013; 2019) in several ways, one main difference relied upon the way we generated behavioural data. In their experiments, Saito and co-workers compared cats' behaviours before and after the presentation of each stimulus, by subjectively rating the magnitude of the cat's responses to the stimuli from 0 (no response) to 3 (marked response). In our experiments, videos of trials were observed and coded using the Behavioral Observation Research Interactive Software (BORIS - Friard and Gamba 2016), which enabled us to measure the duration of behavioural responses before and after stimulation. The ethogram was designed according to previous research (Saito and Shinozuka 2013; Stanton et al. 2015) and a total of 14 behaviours were considered (see Table 1). All events in the ethogram were coded as “state events”, allowing us to export the total duration for each behaviour expressed by cats (a)-10 seconds before and (b)-ten seconds after the playback of each sound. To permit a thorough exploration of these data, all behaviours were analysed separately in the first instance: cats' responses were very different from one stimulus to another. For example, one cat could be performing an action - such as grooming - and the sound might have interrupted the action, whereas another cat might be resting quietly before the sound diffusion and start moving towards the experimenter or the owner afterwards (see supplemental figures 1 and 2 for illustrations of behavioural

changes). Of course, in some cases, cats' behaviours remained unchanged. Consequently, determining a behavioural score was the most accurate measure of cats' magnitude of response to each stimulus presentation. For this purpose, the difference of behaviour duration before and after the playback of each sound was calculated for each behaviour ($\text{DiffBD} = b - a$). The absolute values of all DiffBDs were then summed to obtain a time difference used as a behavioural score, representative of each cat's intensity of response to each sound: the higher the time difference, the stronger the cat's response. Thus, if behaviours expressed 10 seconds before the playback continued for 10 seconds after the stimulus presentation, the behavioural score was null. However, if behaviours that were absent before the stimulus appeared afterwards or if behaviours that were present before the stimulus disappeared afterwards, the behavioural score would be higher.

Table 1 Ethogram of considered behaviours for quantification with BORIS software

Behaviour	Description
Resting	Cat is resting
Grooming	Cat cleans itself by licking, scratching, biting or chewing the fur on its body
Scratching	Cat is scratching itself
Rolling	While lying on the ground, cat rotates body from one side to another
Freezing	Cat interrupts movement or activity and suddenly becomes immobile
Locomotion	Cat is moving around the room (more than one step displacements)
Ear moving	Ear(s) movement in any direction
Head moving	Head movement in any direction other than the owner or the experimenter
Experimenter	Cat is looking towards the experimenter/speaker
Owner	Cat is looking towards the owner
Blinking	Cat is blinking (eyes narrowing)
Mydriasis	The width of the cat's pupils is increasing
Tail moving	Any movement of tail
Vocalizing	Any vocalization

Statistical Analysis

Statistical Analysis was performed using jamovi® 2.2 Computer Software (The jamovi project 2021). A Friedman two-way analysis of variance by ranks, a non-parametric repeated measures ANOVA, was used to compare cats' responses to the five sound stimuli presented in each series. For post-hoc analysis, responses were compared pairwise and p-values were calculated using Conover's test (post-hoc Friedman Conover test, Pereira et al. 2015). P-values were adjusted using the Bonferroni method. For each ANOVA, it was necessary to perform ten

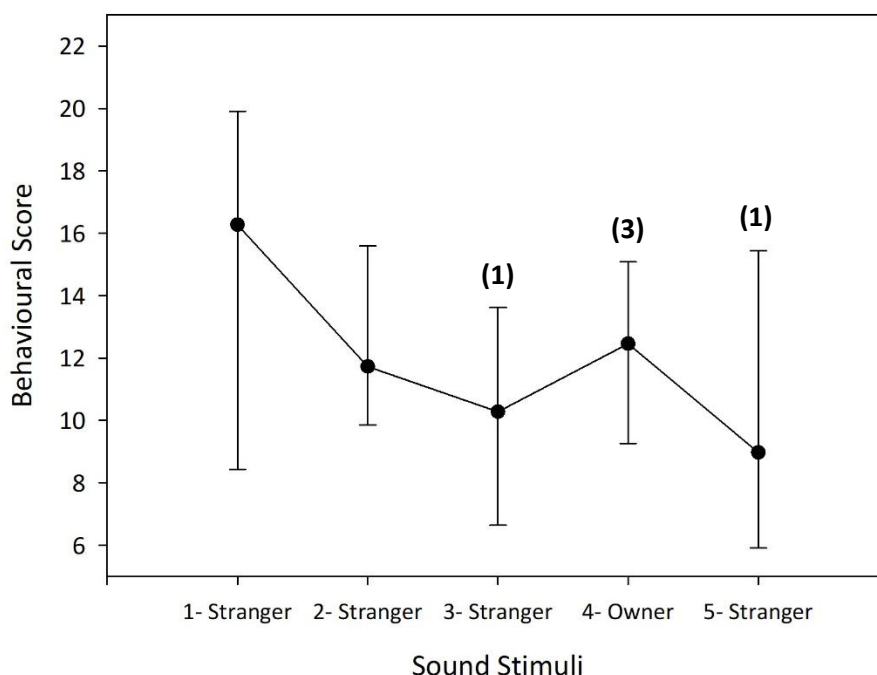
pairwise tests to compare the different conditions, so the p-values were multiplied by ten. Thus, p-values of 0.0029 and 0.069 before adjustment became 0.029 and 0.69 after adjustment and so on. Post-hoc comparisons were performed using the R package pmcmr under jamovi Rj Editor (R Core Team 2021).

Results

Owner’s voice discrimination, series-1:

Measures of discrimination between owner and stranger voices were assessed using behavioural scores, representing cats’ intensity of response to each presented stimulus (figure 1). Pairwise comparisons indicate that habituated cats significantly decreased response intensity from stimulus 1 (mean behavioural score = 14.08 ± 2.5) to stimulus 3 (9.44 ± 1.69 ; $p = 0.0002$), which was expected, as habituated cats were selected on this basis. These cats also increased their response from stimulus 3 to stimulus 4 (11.41 ± 1.64 ; $p = 0.012$). These data indicate that cats that were habituated to the voice of a stranger dishabituated when they heard their owner’s voice calling their name. This response rebound suggests that cats could discriminate their owner’s voice from that of a stranger.

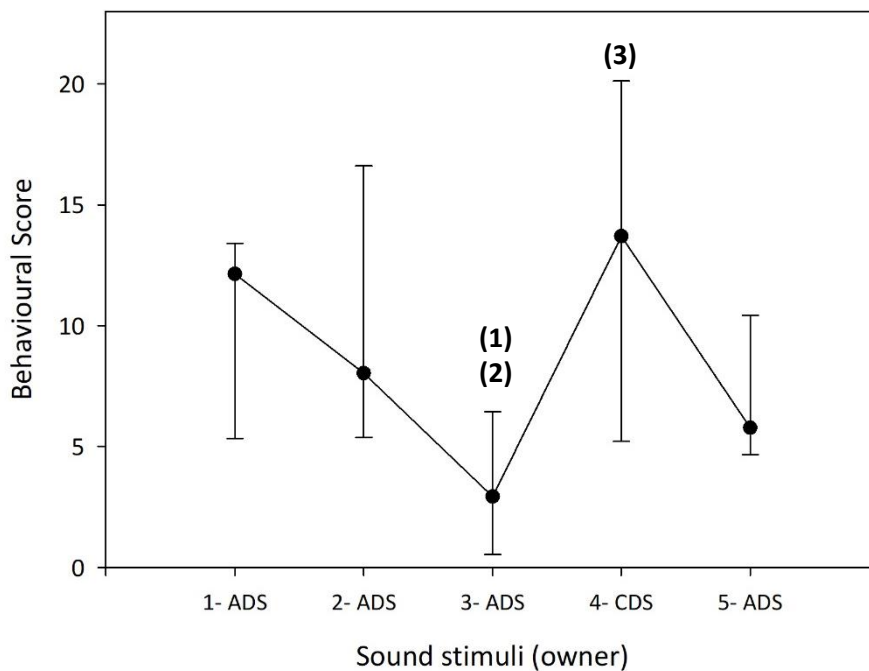
Fig. 1 Behavioural scores of habituated cats. Behavioural scores are represented by the time gap between expressed behaviours before and after sound stimuli, indicating cats’ responses to each sound stimulus. The numbers in brackets indicate significant differences: stimuli 3 and 5 differ from stimulus 1, stimulus 4 differs from stimulus 3. $n = 10$. Median, lower and upper quartile of the data are given, error bars indicate the 25th and 75th percentiles.



Speech register discrimination to the owner’s voice, series-2:

The behavioural scores of the cats’ responses to their owner uttering a sentence in ADS vs CDS are presented in Figure 2. Pairwise comparisons indicate that subjects significantly decreased response intensity from stimulus 1 (mean behavioural score = 10.15 ± 1.77) to stimulus 3 (3.92 ± 1.2 ; $p = 0.006$). These habituated cats also increased their response from stimulus 3 to stimulus 4 (12.82 ± 2.14 ; $p = 0.0001$). These data indicate that cats that were habituated to their owner’s voice uttering ADS dishabituated when they heard their owners’ voice using CDS, suggesting that they could discriminate CDS from ADS, when uttered by their owner.

Fig. 2 Behavioural scores of habituated cats. Behavioural scores are represented by the time gap between expressed behaviours before and after sound stimuli. The numbers in brackets indicate significant differences: stimulus 3 differs from stimuli 1 and 2, stimulus 4 differs from stimulus 3. $n = 10$. Median, lower and upper quartile of the data are given, error bars indicate the 25th and 75th percentiles.

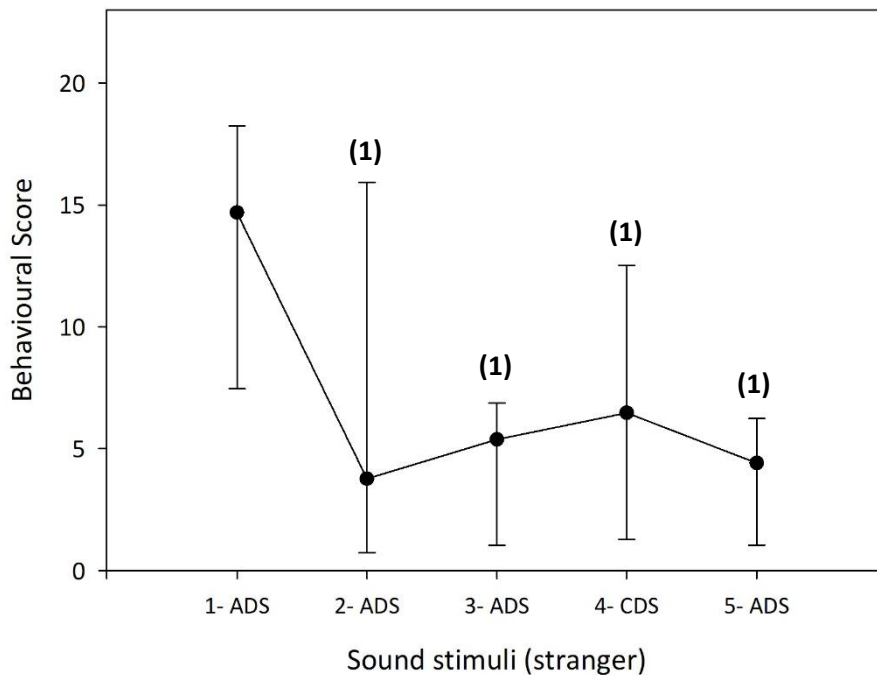


Speech register discrimination to a stranger’s voice, series-3

Behavioural scores in response to a stranger uttering a sentence in ADS vs CDS are presented in Figure 3. Pairwise comparisons indicate that cats significantly decreased response intensity from stimulus 1 (mean behavioural score = 13.43 ± 1.86) to stimulus 3 (4.48 ± 0.87 ; $p = 0.0003$), as expected. However, these habituated cats did not increase their response from stimulus 3 to stimulus 4 (7.64 ± 2.32). Actually, they showed a general habituation through series-3, as responses to stimuli 4 and 5 also significantly decreased compared to response to stimulus 1 ($p = 0.001$ and $p < 0.0001$, respectively). These data indicate that cats that were habituated to a

stranger’s voice uttering a sentence in ADS did not dishabituate when they heard the same stranger’s voice uttering this sentence in CDS. This general habituation suggests that cats did not discriminate CDS from ADS when uttered by a stranger.

Fig. 3 Behavioural scores of habituated cats. Behavioural scores are represented by the time gap between expressed behaviours before and after sound stimuli presentation, indicating cats’ responses to each sound stimulus. The numbers in brackets indicate significant differences: stimuli 2, 3, 4 and 5 all differ from stimulus 1. $n = 11$. Median, lower and upper quartile of the data are given, error bars indicate the 25th and 75th percentiles.



Discussion

Our results suggest that cats can discriminate speech specifically addressed to them (CDS) from speech addressed to adult humans (ADS). Interestingly, this pattern of discrimination was found only when sentences were uttered by the cats’ owners. Unlike our second prediction, when hearing sentences uttered by strangers, cats in our study cohort did not discriminate between ADS and CDS. As Jeannin et al. (2017) found that DDS drew adult dogs’ attention more efficiently than ADS, by using sentences uttered by strangers only, we expected that cats would discriminate CDS from ADS under the same conditions (i.e., when hearing sentences uttered by strangers). A lack of familiarisation to strangers, associated with less exposure to CDS from unfamiliar people, could be a contributing factor explaining the differences between dogs and cats. It can be hypothesised that cats having opportunities to interact with people outside of their home may be able to discriminate CDS from ADS, when uttered by strangers as well. In a

recent review investigating sociality in free-ranging cats, Vitale (2022) pointed out that cats' social behaviour towards humans was very complex and flexible. In this context, our results highlight the importance of one-to-one relationships for indoor companion cats, who do not seem to generalise the communication developed with one human to all human interlocutors. These findings bring a new light to the study of human – cat relationship, as they suggest the development of a particular communication into human – cat dyads, that relies upon experience of the other protagonist's way of communicating. Our results also highlight the importance of familiarity in cats' discrimination of different vocal stimuli, as we cannot exclude that cats could have been using familiarity to guide discrimination. This more parsimonious explanation implies that cats could detect a vocal difference between the stranger and the owner stimulus, without necessarily being able to “tag” the emitter as stranger or owner. Of note, the primary aim of the present study was to investigate cats' responses to CDS. The fact that our results regarding owner vs stranger discrimination (series-1) were concordant with Saito and Shinozuka's findings (2013), even though we used slightly different methods of behavioural analysis, strengthens the relevance of the newly reported findings in the present study.

Our findings bring a new dimension to the understanding of cats sociocognitive abilities. Having shared our ecosystem for over ten thousand years (Hu et al. 2014), cats have developed sociocognitive abilities toward humans, which enabled them to successfully adapt to the anthropogenic niche. These skills are also very dependant of life experiences, especially during early development. Positive interactions with humans are important for favouring cats' understanding of human cues. Consequently, cats' sociocognitive skills depend on both ontogenetic and evolutionary mechanisms. As pointed out by Jardat and Lansade (2022), these skills include: recognition of individual human features relying upon vocal cues (Saito & Shinozuka 2013), cross modal and multimodal mental representations of owner (Takagi et al. 2019, 2021), perception of human emotions (Galvan and Vonk 2016; Quaranta et al. 2020), interpretation of humans' attentional state (Vitale & Udell 2019), interspecific communication (Miklósi et al. 2005; Miklósi and Soproni 2006; Humphrey et al. 2020), social referencing (Merola et al. 2015), and sensitivity to ostensive cues (Pongrácz et al. 2019; Pongrácz & Onofer 2020). Ostensive cues are signals given specifically to attract an auditor's attention and initiate an interaction (Jardat & Lansade 2022). Therefore, responsiveness to ostensive cues can be used to determine whether non-human animals perceive that we are speaking to them and seeking interaction with them. In recent studies, cats followed an experimenter's gaze sooner and were more influenced by the experimenter producing ostensive cues – such as making calling noises and calling their name – than by the experimenter making other noises or reading

a poem (Pongrácz et al. 2019; Pongrácz & Onofer 2020). In the present study, CDS may be considered as an ostensive cue, compared to ADS, that cat owners can use when seeking interaction with their cat. The understanding of cats' socio-cognitive abilities is crucial for improving the quality of human-cat relationships, as well as cat welfare in the domestic environment (Quaranta et al. 2020). The knowledge that cats display the ability to understand a particular way of communicating from their owner, brings further evidence to encourage humans to consider cats as sensitive and communicative individuals.

Although our findings bring a new contribution to the animal cognition literature, limitations of the study should be mentioned, especially relating to our small sample size. Out of the 19 initial participants, only 16 cats completed the study, which is slightly fewer than the 20 cats of Saito and Shinozuka's study. Also, for the sake of standardisation, all cats that participated to this study were living with veterinary students. We are aware that this narrow demographic sample might impact the generalisation of our results.

The present study reinforces recent literature regarding the human-cat relationship. Indeed, cats – who were not so long ago considered as independent and ungrateful creatures – are in fact very well capable of creating and fostering attachment bonds with humans, as uncovered by recent research. For example, Eriksson et al. (2017) reported that cats spent more time with their owners after a longer period of separation. Vitale Shreve et al. (2017) pointed out that when given the choice, most cats would favour human social interaction over food, toys, and scents. Additionally, it was found that some human personality traits could impact the behaviour and affect the wellbeing of cats (Finka et al. 2019). This situation being commonly observed in parent-child relationships, the authors concluded that the relationship between a caregiver personality and the care received by a dependent, may extend beyond the human family, to human-cat relationships. Furthermore, Vitale and colleagues (2019) showed that, cats can display secure attachment toward their owners as previously observed in dogs (Topál et al. 1998). This was true for kittens, but also for adult cats, which indicates a stability overtime of attachment mechanisms between cats and humans. Most recently, Bouma et al. (2022) reported that more than half of their human participants considered their cat as a “family member”, more than a quarter as “a child”, while only 14% considered them as just “a pet animal”. Overall, increasing evidence brings us to consider the human-cat relationship as a close and valuable one. Communication being a major component in this interspecific relationship, our data underline the specificity of the relationship between cats and their owners. As it was previously reported, cats have developed specific types of vocalisations addressed to humans (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Tavernier et al. 2020). For example, Yeon and colleagues (2011) found that companion cats vocalisations were different

CHAPITRE 2

from feral cats' vocalisations, fundamental frequency of house cats being of significantly higher frequency than those of feral cats. In a pilot study, Schötz (2019) also reported a higher mean fundamental frequency in interspecific than intraspecific utterances for both humans and cats. Additionally, McComb et al. (2009) reported that cats purred differently when soliciting food from humans, as they found a high frequency voiced component within the purr, that they qualified as being a reminiscence of a cry. Indeed, when they were played purrs of cats actively seeking food, humans judged the 'solicitation' purrs to be more urgent than the non-solicitation purrs played at equal amplitude. The fact that, in return, cats show a greater reaction when their humans specifically address them, brings a new dimension to previous considerations of this reciprocal relationship.

References

- Ben-Aderet T, Gallego-Abenza M, Reby D, Mathevon N (2017) Dog-directed speech: Why do we use it and do dogs pay attention to it? *Proc R Soc B* 284:20162429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2429>
- Benjamin A, Slocombe K (2018) ‘Who’s a good boy?!’ Dogs prefer naturalistic dog-directed speech. *Anim Cogn* 21, 353–364. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1172-4>
- Bouma EMC, Reijgwart ML, Dijkstra A (2022) Family Member, Best Friend, Child or ‘Just’ a Pet, Owners’ Relationship Perceptions and Consequences for Their Cats. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 19: 193. <https://doi.org/10.3390/ijerph19010193>
- Bradshaw J, Cameron-Beaumont C (2000) The signalling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. In: *The Domestic Cat: the biology of its behaviour*, 2nd edn., Cambridge University Press, Cambridge, pp. 67-93.
- Burnham D, Francis E, Vollmer-Conna U, Kitamura C, Averkiou V, Olley A, Nguyen M, Paterson C (1998) Are You My Little Pussy-Cat? Acoustic, Phonetic and Affective Qualities of Infant- and Pet-Directed Speech. *ICSLP*. 4
- Burnham D, Kitamura C, Vollmer-Conna U (2002) What’s new, pussycat? On talking to babies and animals. *Science* 296:1435. <https://doi.org/10.1126/science.1069587>
- de Mouzon C, Gilbert C, Di-Stasi R, Leboucher G (2022 submitted) How do you do my kitty-cat? Acoustic parameters of Cat-directed speech in human – cat interactions.
- Ellis SL (2009) Environmental enrichment: practical strategies for improving feline welfare. *Journ of feline med and surg* 11(11), 901-912.
- Eriksson M, Keeling LJ, Rehn T (2017) Cats and owners interact more with each other after a longer duration of separation. *PLoS ONE* 12(10): e0185599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185599>
- Finka LR, Ward J, Farnworth MJ, Mills DS (2019) Owner personality and the wellbeing of their cats share parallels with the parent-child relationship. *PLoS ONE* 14(2): e0211862. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211862>
- Friard O, Gamba, M (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1324-1330. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>

- Galvan M, Vonk J (2016) Man's other best friend: domestic cats (*F. silvestris catus*) and their discrimination of human emotion cues. *Anim Cogn* 19:193–205.
<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0927-4>
- Gergely A, Faragó T, Galambos Á, Topál J (2017) Differential effects of speech situations on mothers' and fathers' infant-directed and dog-directed speech: An acoustic analysis. *Sci Rep* 7, 13739. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13883-2>
- Gergely A, Tóth K, Faragó T, Topál J (2021) Is it all about the pitch? Acoustic determinants of dog-directed speech preference in domestic dogs, *Canis familiaris*. *Anim Behav* 176, 167–174. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.04.008>
- Hirsh-Pasek K and Treiman R (1982) Doggerel: Motherese in a new context. *Journ of Child Language* 9: 229–237. <https://doi.org/10.1017/S0305000900003731>
- Hu Y, Hu S, Wang W, Wu X, Marshall FB, Chen X, Hou L, Wang C (2014) Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *Proc R Soc B Biol Sci* 111:116–120.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1311439110>
- Humphrey T, Proops L, Forman J et al (2020) The role of cat eye narrowing movements in cat–human communication. *Sci Rep* 10:16503. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73426-0>
- Jardat P, Lansade L (2022) Cognition and the human–animal relationship: a review of the sociocognitive skills of domestic mammals toward humans. *Anim Cogn* 25, 269–384
<https://doi.org/10.1007/s10071-021-01557-6>
- Jeannin S, Gilbert C, Amy M, Leboucher G (2017a) Pet-directed speech draws adult dogs' attention more efficiently than Adult-directed speech. *Sci Rep* 7:4980.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-04671-z>
- Jeannin S, Gilbert C, Leboucher G (2017b) Effect of interaction type on the characteristics of pet-directed speech in female dog owners. *Anim Cogn* 20, 499–509.
<https://doi.org/10.1007/s10071-017-1077-7>
- Kaplan PS, Goldstein MH, Huckleby ER, Owren MJ, Cooper RP (1995) Dishabituation of visual attention by infant- versus adult-directed speech: Effects of frequency modulation and spectral composition. *Infant Behav & Dev* 18:209–223. [https://doi.org/10.1016/0163-6383\(95\)90050-0](https://doi.org/10.1016/0163-6383(95)90050-0)
- Lansade L, Trösch M, Parias C et al (2021) Horses are sensitive to baby talk: pet-directed speech facilitates communication with humans in a pointing task and during grooming. *Anim Cogn* 24, 999–1006. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01487-3>

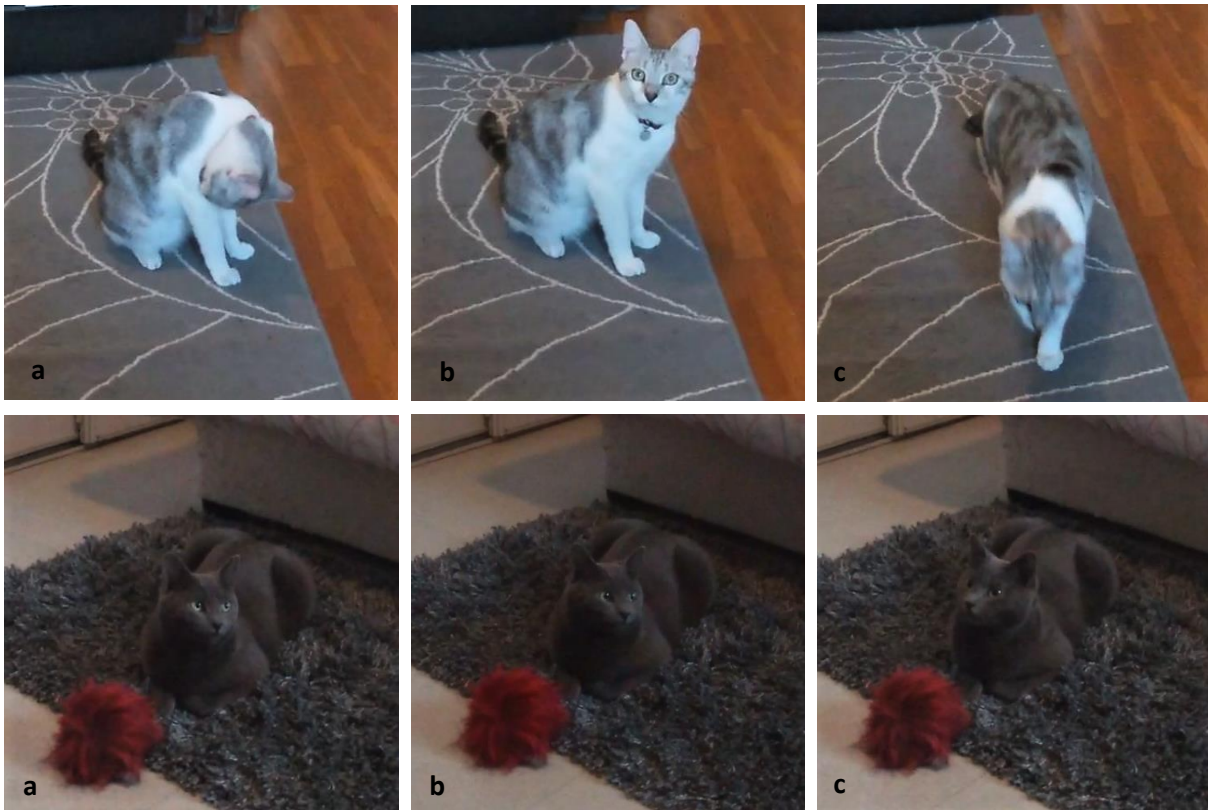
- Lesch R, Kotrschal K, Schöberl I, Beetz A, Solomon J, Fitch WT (2019) Talking to Dogs: Companion Animal-Directed Speech in a Stress Test. *Animals* 9(7), 417. <https://doi.org/10.3390/ani9070417>
- McComb K, Taylor AM, Wilson C, Charlton BD (2009) The cry embedded within the purr. *Curr Biol* 19: R507-R508. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.033>
- Merola I, Lazzaroni M, Marshall-Pescini S, Prato-Previde E (2015) Social referencing and cat-human communication. *Anim Cogn* 18, 639–648. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0832-2>
- Miklósi Á, Soproni K (2006) A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Anim Cogn* 9, 81–93. <https://doi.org/10.1007/s10071-005-0008-1>
- Miklósi Á, Pongrácz P, Lakatos G et al (2005) A comparative study of the use of visual communicative signals in interactions between dogs (*Canis familiaris*) and humans and cats (*Felis catus*) and humans. *J Comp Psychol* 119:179–186. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.2.179>
- Mitchell RW (2001) Americans' Talk to Dogs: Similarities and Differences With Talk to Infants. *Research on Language & Social Inter* 34(2), 183–210. https://doi.org/10.1207/S15327973RLSI34-2_2
- Mitchell RW (2004) Controlling the dog, pretending to have a conversation, or just being friendly? Influences of sex and familiarity on Americans' talk to dogs during play. *Interaction Studies. Social Behaviour and Communication in Biological and Artificial Systems* 5(1), 99–129. <https://doi.org/10.1075/is.5.1.06mit>
- Mitchell RW and Edmonson E (1999) Functions of repetitive talk to dogs during play: Control, conversation, or planning? *Society and Animals* 7(1), 55–81. <https://doi.org/10.1163/156853099X00167>
- Nibblett BM, Ketzis JK, GriggRoss EK (2015) Comparison of stress exhibited by cats examined in a clinic versus a home setting. *Appl Anim Behav Sci* 173 68-75. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.10.005>
- Pereira DG, Afonso A, Melo Medeiros F (2015) Overview of Friedman's Test and Post-hoc Analysis, *Communications in Statistics - Simulation and Computation*, 44:10, 2636-2653, <https://doi.org/10.1080/03610918.2014.931971>

- Pongrácz P, Onofer DL (2020) Cats show an unexpected pattern of response to human ostensive cues in a series of A-not-B error tests. *Anim Cogn* 23:681–689. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01373-4>
- Pongrácz P, Szapu JS, Faragó T (2019) Cats (*Felis silvestris catus*) read human gaze for referential information. *Intelligence* 74:43–52. <https://doi.org/10.1016/j.intell.2018.11.001>
- R Core Team (2021) R: A Language and environment for statistical computing. (Version 4.0) [Computer software]. Retrieved from <https://cran.r-project.org>. (R packages retrieved from MRAN snapshot 2021-
- Ringrose CC (2015) Pitch Change in Dog-Directed Speech. *Lifespans and Styles* 1, 28–35. <https://doi.org/10.2218/lis.v1i0.2015.1181>
- Rowland CF, Pine JM, Lieven EVM, Theakston AL (2003) Determinants of acquisition order in wh-questions: Re-evaluating the role of caregiver speech. *Journ of Child Language*, 30(3), 609–635. <https://doi.org/10.1017/S0305000903005695>
- Quaranta A, D'Ingeo S, Amoruso R, Siniscalchi M (2020) Emotion recognition in cats. *Animals* 10:1107. <https://doi.org/10.3390/ani10071107>
- Saito A, Shinozuka K (2013) Vocal recognition of owners by domestic cats (*Felis catus*). *Anim Cogn* 16:685–690. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0620-4>
- Saito A, Shinozuka K, Ito Y et al. (2019) Domestic cats (*Felis catus*) discriminate their names from other words. *Sci Rep* 9, 5394. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40616-4>
- Schötz S (2019) Paralinguistic Information and Biological Codes in Intra-and Interspecific Vocal Communication: A pilot study of Humans and Domestic Cats. In *Proceedings from FONETIK 2019 Stockholm*, p. 67-72. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3246003>
- Sims VK, Chin MG (2002) Responsiveness and perceived intelligence as predictors of speech addressed to cats, *Anthrozoös* 15:2, 166-177. <http://dx.doi.org/10.2752/089279302786992667>
- Stanton LA, Sullivan MS, Fazio JM (2015) A standardized ethogram for the felidae: A tool for behavioral researchers. *Appl Anim Behav Sci* 173:3– 16. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.04.001>

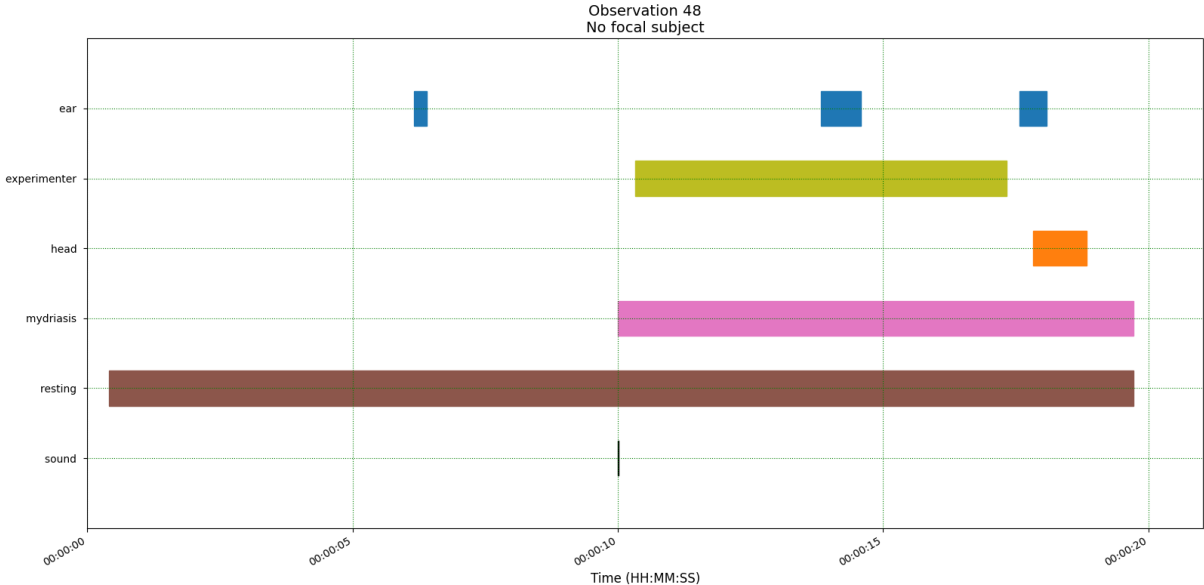
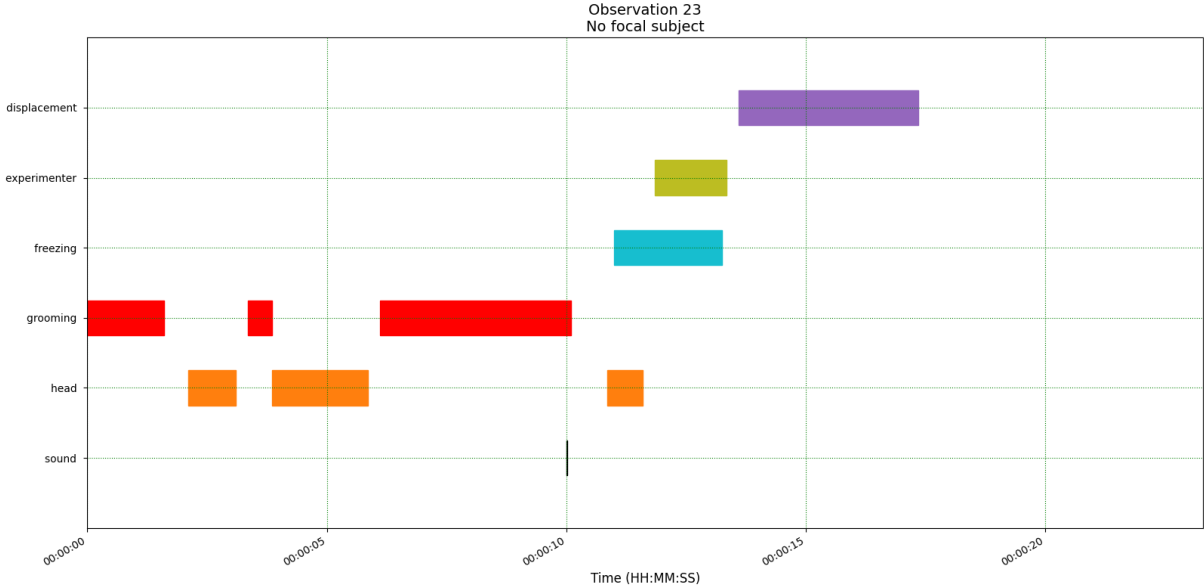
- Takagi S, Arahori M, Chijiwa H et al (2019) Cats match voice and face: cross-modal representation of humans in cats (*Felis catus*). *Anim Cogn* 22:901–906. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01265-2>
- Takagi S, Chijiwa H, Arahori M, Saito A, Fujita K, Kuroshima H (2021) Socio-spatial cognition in cats: Mentally mapping owner’s location from voice. *PLoS ONE* 16(11): e0257611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257611>
- Tavernier C, Ahmed S, Houpt KA, Yeon SC (2020) Feline vocal communication. *J. Vet. Sci.* 21, <https://DOI:10.4142/jvs.2020.21.e18>.
- Topál J, Miklósi Á, Csányi V, Dóka A (1998) Attachment Behavior in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth’s (1969) Strange Situation Test. *J Comp Psychol* 112(3), 219–229. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.112.3.219>
- The jamovi project (2021) Jamovi (Version 2.2) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>.
- Vitale Shreve K, Mehrkam L, Udell M (2017) Social Interaction, Food, Scent or Toys? A Formal Assessment of Domestic Pet and Shelter Cat (*Felis Silvestris Catus*) Preferences. *Behav Processes* 141: 322-328. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.03.016>
- Vitale KR, Behnke A, Udell, MAR (2019) Attachment bonds between domestic cats and humans. *Curr Biol* 29 (18): 864–865. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.036>
- Vitale KR, Udell MAR (2019) The quality of being sociable: the influence of human attentional state, population, and human familiarity on domestic cat sociability. *Behav Processes* 158:11–17. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.026>
- Vitale KR (2022) The Social Lives of Free-Ranging Cats. *Animals*12(1), 126. <https://doi.org/10.3390/ani12010126>
- Xu N, Burnham D, Kitamura C, Vollmer-Conna U (2013) Vowel Hyperarticulation in Parrot-, Dog- and Infant-Directed Speech. *Anthrozoös* 26(3), 373–380. <https://doi.org/10.2752/175303713X13697429463592>
- Yeon Sc, Kim YK, Park SJ, Lee SS, Lee SY, Suh EH, ..., Lee HJ (2011) Differences between vocalization evoked by social stimuli in feral cats and house cats. *Behav processes*, 87(2), 183-189. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.03.003>

Supplemental Figures

Supplemental figure 1. Examples of behavioural changes: before (a), during (b) and after (c) the stimulus onset. The upper cat (observation 23 in supplemental figure 2) is grooming before the stimulus onset. The vocal stimulus generates freezing, head orientation towards the speaker/experimenter and moving towards the experimenter. The lower cat (observation 48 in supplemental figure 2) is resting, the vocal stimulus generates mydriasis (pupil dilation) and head orientation towards speaker/experimenter.

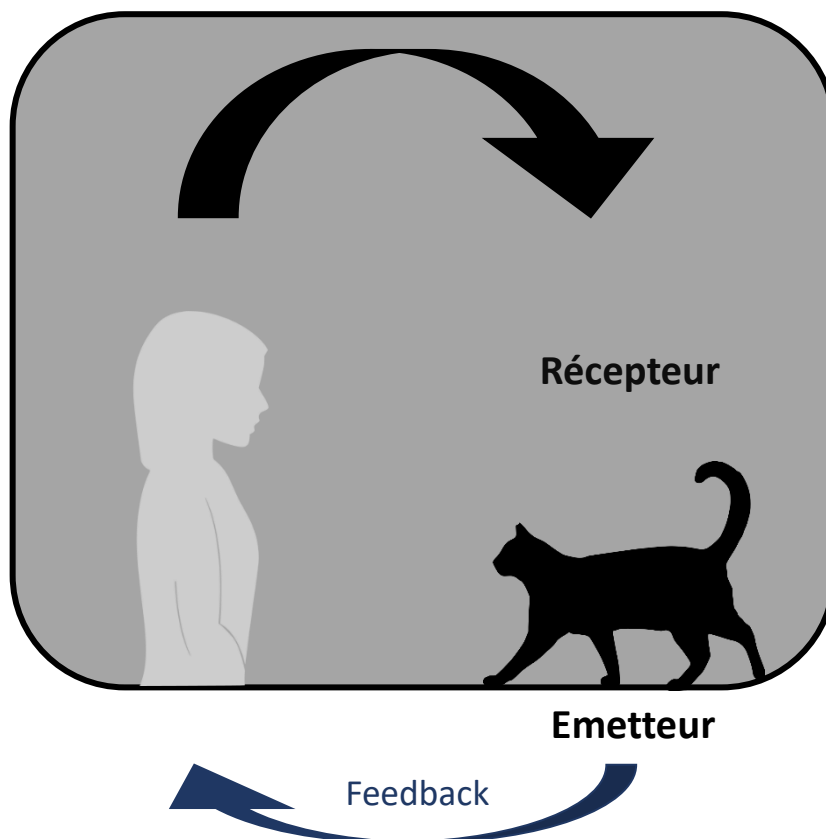


Supplemental figure 2. Behavioural changes illustrated in supplemental figure 1, as plotted with the BORIS® software. Observation 23 represents the upper cat, observation 48 the lower cat.



CHAPITRE 3 :

PERCEPTION DES SIGNAUX DE
COMMUNICATION HUMAINS PAR LE
CHAT ET EMISSION DE SIGNAUX
RETOURS, COMMUNICATION VISUELLE
ET VOCALE



Contexte et résultats principaux

Il convient de noter que les expériences précédentes impliquent des signaux unimodaux, seule la communication vocale étant explorée. Néanmoins, dans un contexte "écologique" la communication repose généralement sur des signaux multimodaux (vocaux, visuels, tactiles, chimiques), la place accordée à chaque modalité variant en fonction des espèces et des individus.

Comme nous l'avons vu dans la partie introductive de cette thèse, la communication intraspécifique chez le chat repose en grande partie sur des signaux visuels (Cafazzo & Natoli 2009, Crowell-Davis et al. 2004). A l'inverse, les miaulements sont les vocalises les plus utilisées dans la communication dirigée vers l'humain, alors qu'ils sont très peu utilisés par les chats adultes dans leur communication intraspécifique (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000). Par ailleurs, il a été rapporté que le comportement de « tail-up », queue droite positionnée à la verticale sans piloérection – habituellement utilisé entre les chats dans le cadre d'une approche amicale – a été transféré à la communication adressée à l'humain, dans le cadre de laquelle il devient même un signal visuel prépondérant (Deputte et al. 2021). Or, à l'occasion des expériences de playback menées précédemment (cf. chapitre 2), il n'a été répertorié aucun comportement de « tail-up » en réponse aux vocalisations humaines diffusées. En effet, si le signal reçu était vocal, pourquoi utiliser le canal visuel pour y répondre ?

Ainsi, dans le cadre de la communication interspécifique entre l'humain et le chat, il nous a semblé pertinent de s'intéresser à la communication selon une perspective bimodale : à la fois vocale et visuelle. Une étude réalisée par Ito et ses collaborateurs en 2016 a montré que, lorsqu'ils avaient le choix entre une personne qui les regardait en les appelant versus une personne qui les regardait silencieusement, les chats choisissaient le plus souvent d'aller demander de la nourriture à la personne qui avait renforcé le signal visuel par un signal vocal. Cette étude montre que les chats sont sensibles aux signaux visuels et vocaux émis par les humains, mais aussi qu'ils sont capables

d'adapter leur comportement en réponse à ces signaux. Cette expérience sort le chat du simple rôle d'auditeur passif : il est parfaitement capable de moduler son comportement face à un interlocuteur hétérosécifique, en fonction de signaux qu'il sait analyser. Il est récepteur, mais aussi émetteur.

L'objectif de cette troisième étude était d'explorer si les chats adaptent leurs canaux de communication en fonction des canaux de communication utilisés par l'humain. Dans ce but, l'expérimentateur s'est adressé aux chats à travers différents signaux de communication, afin de provoquer des réponses comportementales et ainsi observer les signaux émis par les sujets dans le cadre d'un feedback. Ainsi, nous avons proposé trois modalités d'interaction aux chats étudiés : vocale, visuelle et bimodale (vocale et visuelle). Nous nous attendions que les chats émettent des signaux différents en fonction des situations. Nous avons pu mettre en évidence que les chats venaient plus rapidement au contact de l'expérimentateur dans le cadre des interactions visuelles et bimodales que dans le cadre des interactions vocales seules. Ainsi, dans une interaction avec un humain peu familier, les chats auraient tendance à privilégier les signaux visuels aux signaux vocaux.

Notons que l'objectif initial de cette étude était de considérer le chat en tant qu'émetteur de signaux de communication, position que nos résultats ne nous permettent de considérer que très partiellement. En effet, nous n'avons pas trouvé de différence significative entre les différents comportements exprimés par les chats, en fonction de la modalité utilisée par l'humain. Cependant, il est intéressant de pointer que, dans le cadre de leur communication avec un humain, les chats semblent se reposer préférentiellement sur des signaux visuels pour évaluer les intentions de leur interlocuteur, alors qu'eux-mêmes ont tendance à privilégier le canal vocal lorsqu'ils sont émetteurs (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Turner 2021). Cela souligne une fois de plus leur très grande adaptabilité.

L'article :

Multimodal communication in the human – cat relationship: cats are more sensitive to visual and bimodal cues, compared to vocal cues only

Multimodal communication in the human - cat relationship: cats are more sensitive to visual and bimodal cues, compared to vocal cues only

Charlotte de Mouzon^{1,2} & Gérard Leboucher¹

¹Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, 92000 Nanterre, France.

²EthoCat – Cat behaviour research and consulting institute, 33000 Bordeaux, France

Corresponding author: Charlotte de Mouzon cdemouzon@parisnanterre.fr

Abstract

Across all species, a dyadic interaction entails that an emitter sends signals through one or more channels to a receiver. The receiver decodes the signals and reacts accordingly, potentially turning into an emitter himself. Like dogs and horses, cats can integrate visual and auditory signals sent by humans and modulate their behaviour according to the valence of the emotion perceived. However, the specific patterns and channels governing cat-to-human communication are poorly understood. This study addresses whether, in an extraspecific interaction, cats adapt their communication channel to those used by their human interlocutor. The study cohort included eighteen domestic cats, 3 to 9 years old, living in a cat-café setting. We examined three types of interactions: vocal, visual or bimodal (visual and vocal), through recording of video clips. Forty-eight video clips of 75 sec each were taped and clipped with VideoPad Video Editor. Video clips were observed and coded using BORIS Software. There was a significant effect of the modality of communication on the latency for cats to approach the human experimenter ($p = 0.013$). Cats interacted significantly faster in the visual (29 ± 6.9 sec) and bimodal (32 ± 8.7 sec) compared to the “no communication” pattern (57.5 ± 7.6 sec, $p = 0.029$ and 0.001 , respectively) as well as to the vocal condition (51.8 ± 7.3 sec, $p = 0.045$ and 0.001 , respectively). There was a significant effect of communication modality on the tail wagging behaviour ($p = 0.032$). Cats significantly displayed more tail wagging when the experimenter engaged no communication (13.9 ± 5.2 sec) compared to the visual (8.6 ± 5.0 sec, $p = 0.042$) and bimodal (0.39 ± 0.28 seconds, $p < 0.001$) conditions. Cats also displayed more tail wagging in the vocal (11.6 ± 5.5 sec) compared to the bimodal condition ($p = 0.002$). These results indicate that cats display a preference for both visual and bimodal cues addressed by non-familiar humans. Our data bring further evidence for the emergence of human-compatible socio-cognitive skills in cats, that favour their adaptation to a human driven niche.

Keywords: Cats; human-cat interaction; interspecific communication; vocal communication; visual communication; bimodal communication.

Declarations

Funding This research was supported by French ministry of higher education and research (Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation) and MARTIN SELLIER® company, through the CIFRE program.

Conflicts of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethics approval All procedures performed were in accordance with the ethical standards of the institutional and/or national research committee and with the 1964 Helsinki Declaration and its later amendments or comparable ethical standards. All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed and “all procedures performed in studies involving animals were in accordance with the ethical standards of the institution at which the study was conducted”. The study is part of a broader project that received the approval of the ethical committee of EnvA (COMERC), Saisine n°2018-10-24.

Consent to participate Informed consent was obtained from both cat owners

Consent for publication All authors and cat owners gave their consent for publication.

Availability of data and material (data transparency) Data are available from the corresponding author on request.

Code availability Not applicable.

Acknowledgements Thanks to the cat-cafes for allowing us to perform experiments in their facilities and many thanks Christine BONNEL and Charlotte BAILLAT for their kindness and availability throughout the tests. Thank you to Clémence TANT and Guillaume FERRER for their help with data collection and coding. We are grateful to our feline participants, who accepted to take part in this study. We would like to thank MARTIN SELLIER® for their financial support

Introduction

Talking to them, feeding them, cuddling them... All cat owners interact with their feline companions on a daily basis. For many cats and dogs living in human environments, humans act as central partners, and companion animals often spend more time with humans than conspecifics (Humphrey et al. 2020; Miklósi et al. 2005). Understanding the way our closest non-human companions perceive and react to their human environment is a contemporary topic, which has drawn research attention in the past decades.

Socio-cognitive skills have been largely investigated in dogs, showing their remarkable ability to communicate and form relationships with humans (Gácsi et al. 2009a; Hare & Tomasello 2005; Hubert et al. 2013). These studies provided evidence for high levels of attentiveness toward humans and increased readiness of dogs to look at human faces. By monitoring human faces, dogs seem to obtain a flow of social information, including communicative cues, emotional and attentive states. Looking at human faces also gives them the ability to differentiate between humans, recognize familiar persons, or even generate an internal representation of their owner's face (Adachi et al. 2007; Call et al. 2003; Gácsi et al. 2004; Miklósi et al. 1998; Racca et al. 2010; Schwab & Huber 2006; Soproni et al. 2001). Regarding vocal communication, dogs are more attentive when human talk to them using dog-directed speech, a register resembling "baby talk" (Ben-Aderet et al. 2017; Benjamin & Slocombe 2018; Jeannin et al. 2017).

Although scientific research interest in the last decades has been considerably higher in dogs compared to cats, (Galvan & Vonk 2016), recent studies have shown that, cats also have remarkable socio-cognitive abilities. Throughout their domestication process, cats have developed sensitivity to human communicative signals, along with human-compatible social skills that enable them to communicate with us. For example, cats can use human pointing gestures to locate hidden food (Miklósi et al. 2005) and follow the human gaze for referential information (Pongrácz et al. 2019). Cats display the ability to discriminate human emotional expressions (Galvan & Vonk 2016) and human attentional states (Ito et al. 2016; Vitale & Udell 2019). They also exhibit referential looking toward their owner in the presence of a potentially frightening object (Merola et al. 2015). Relying upon vocal cues, cats can discriminate their owner from a stranger (Saito & Shinozuka 2013) and speech specifically addressed to them from speech addressed to human adults (de Mouzon et al. submitted). Cats can predict their owner's face and mentally map their owner's location upon hearing their voice, suggesting cross-modal multimodal mental representation of at least one human (Takagi et al. 2019, 2021). Using a cross-modal paradigm, Quaranta et al. (2020) reported that, just like dogs

(Albuquerque et al. 2015) and horses (Trösch et al. 2019), cats can integrate visual and auditory signals to recognize human's emotion, and even appear to modulate their behaviour according to the valence of the emotion perceived.

Across all species, communication implies emitters and receivers. During a dyadic interaction, an emitter sends signals through one or more channels to a receiver (Beauchaud 2020). The receiver decodes these signals and is able to react accordingly, potentially turning into an emitter himself. Although cat-to-cat communication has received scientific attention in the past decades, the study of cat-to-human communication is still at its early stages (Turner 2021). The aim of the present study was to address whether, in an extraspecific interaction with humans, cats adapt their communication channel to those used by their human interlocutor. Based on previous observations that cats do not display tail-up behaviour during playback experiments (de Mouzon et al., submitted), and the tail up behaviour being one essential communicative visual cue for cats (Cafazzo & Natoli 2008; Cameron-Beaumont 1997; Deputte et al. 2021), we hypothesised that cats would favour visual communicative cues in response to visual communication, and vocal communicative cues in response to vocal communication. We tested our hypothesis using three types of interactions: vocal, visual or bimodal (visual and vocal).

Methods

Subjects

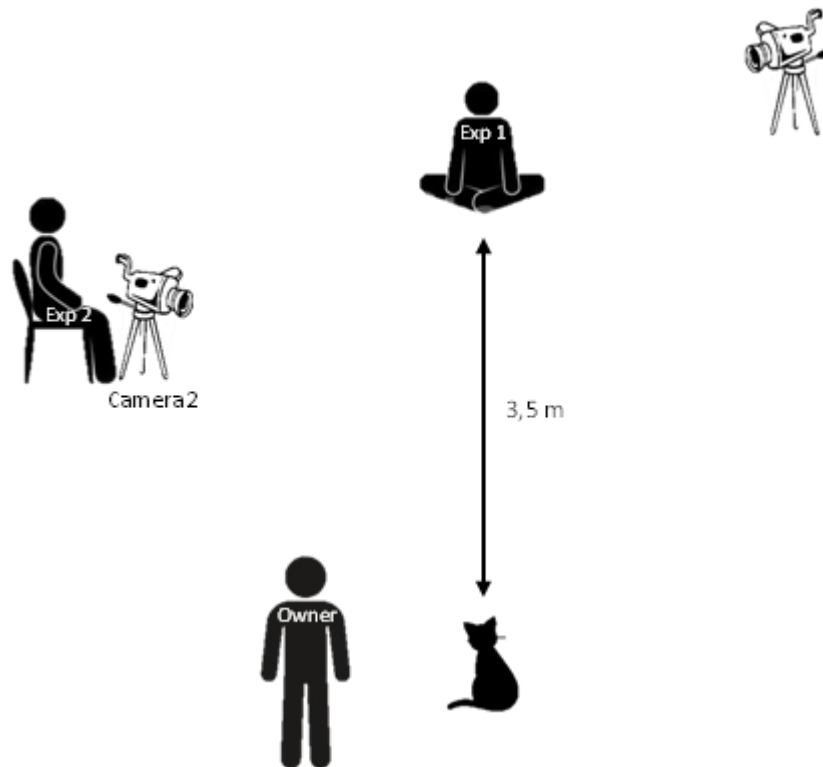
Our study cohort included eighteen domestic cats (8 females and 10 males), aged 3 to 9 years (mean 5.4 ± 0.3). All of them were neutered cats, living in cat-cafes (Bordeaux and Toulouse, France). Therefore, they were accustomed to interacting with unfamiliar humans. Two exclusion criteria were applied: cats exhibiting too many stress-related behaviours throughout habituation or tests phases, and cats who never came to the experimenter (see procedure section), were excluded from the analysis. Final participants were twelve cats (6 females and 6 males), aged 3 to 7 years (mean 5.1 ± 0.3): seven mixed breed, five pure breed (British Shorthair, Chartreux, Main Coon, Scottish Fold and Siberian).

Apparatus

Experiments were conducted in the cat-cafes – which were the everyday environment of the cat participants – outside of opening hours, to allow for a quiet environment. Two experimenters were present in the room. Experimenter 1 was sitting down at the end of the room and engaged communication according to each testing condition (see procedure

section), experimenter 2 was filming and sat still throughout experiments. Both cast owners were also the cafés managers. There was one owner for the cats in Bordeaux, one owner for the cats in Toulouse. For each test, the cat entered the room with their owner, who then stood still and was asked not to communicate with the cat. Experiments were recorded with two video cameras (GoPro Hero CHDHB-501-RW, News-TRONICS HD 1080P). Camera 1 was placed behind experimenter 1 and allowed wide-angle recording of the whole room, Camera 2 was held by experimenter 2 and focused on the cat at all times (Fig. 1).

Fig. 1 Experimental setup



Procedure

Habituation phase

In order for the cats to familiarise with the apparatus and experimenters, we set-up an habituation phase, prior to the four following test phases. The cat entered the room with the owner and was gently restrained for about 10 seconds in order to visualize the setup. Experimenter 1 was sitting at a distance of 3.5 m, holding a treat in her hand. Once released, the cat could explore the room freely, experimenter 1 also offered her hand to the cat so that they could smell it or rub against it if they wished. The habituation phase lasted until the cat came within a distance of 10 cm from experimenter 1 and for a maximum duration of 75

seconds. If the cat came to experimenter 1, they were rewarded with a treat. If the cat did not approach experimenter 1 within 75 seconds, they were escorted to the door, where they received a treat, to allow a positive reinforcement.

Testing conditions

The cat entered the room with the owner and was gently restrained for about 10 seconds in order to visualize the setup. Experimenter 1 was sitting at a distance of about 3.5 m and randomly engaged visual, vocal or bimodal communication. As a control test, we also set a modality with no communication engaged by the experimenter. The order of the testing conditions was previously randomized.

(a) *No communication engaged*: experimenter 1 did not look at nor spoke to the subject. If the cat came to the experimenter, they were rewarded with a treat. If the cat did not approach experimenter 1 within 75 seconds, they were escorted to the door, where they received a treat, to allow a positive reinforcement.

(b) *Visual communication*: experimenter 1 silently offered her hand to the cat and alternated gaze directed at the cat with gaze directed to the floor. Also, as it was recently suggested that eyes narrowing may function as a form of positive communication between cats and humans (Humphrey et al. 2020), experimenter 1 provided slow blink sequences. If the cat came to the experimenter, they were rewarded with a treat. If the cat did not approach experimenter 1 within 75 seconds, they were escorted to the door, where they received a treat, to allow a positive reinforcement.

(c) *Vocal communication*: experimenter 1 alternated calling the cat by their name and making cat specific calling noises (a sort of “pff pff” sound, widely used by French humans for calling cats), but did not offer visual interaction i.e., experimenter 1 was looking upwards to avoid eye contact. If the cat came to the experimenter, they were rewarded with a treat. If the cat did not approach experimenter 1 within 75 seconds, they were escorted to the door, where they received a treat, to allow a positive reinforcement.

(d) *Bimodal communication*: experimenter 1 offered her hand to the cat and alternated gaze directed at the cat, slow blinks, and gaze directed at the ground, while also calling the cat by their name and making cat specific calling noises. If the cat came to the experimenter, they were rewarded with a treat. If the cat did not approach experimenter 1 within 75 seconds, they were escorted to the door, and received a treat, to allow a positive reinforcement.

Behavioural analysis

For each testing condition, recorded videos of cats' responses were clipped with VideoPad Video Editor 7.21. A total of 48 video clips of about 75 seconds were created. Videos were observed and coded using BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software - Friard and Gamba 2016). The ethogram was designed according to previous research (Stanton et al. 2015) and a total of 11 behaviours were considered (see Table 1). All events in the ethogram were coded as "state events", allowing us to export the total duration for each behaviour expressed by cats after released by their owner. We also assessed the time duration for cats to come within a distance of 10 cm of experimenter 1 and qualified it as latency. When cats never came to the experimenter or when they expressed the willing of going out of the room before the end of the test, we assigned them the maximum latency of 75 seconds. As all cats' behaviours were not coded for the same duration (i.e., cats who came in contact with experimenter 1 very quickly had their behaviours coded for a very short time), we adjusted behaviours duration to observation duration, as follows: adjusted behaviour = (behaviour duration/observation duration) x 75 (i.e., maximum latency). This allowed us to compare behaviours expressed by cats in the different testing conditions.

Table 1 Ethogram of considered behaviours for quantification with BORIS software

Behaviour	Description
Vocalizing	Cat produces sounds originating from the throat and mouth
Blinking	Cat is blinking (eyes narrowing)
Looking up	Cat is avoiding eye contact by looking elsewhere, especially upwards
Sniffing	Cat is smelling the ground or any object
Grooming	Cat is quickly licking breastplate, flank or genitals
Locomotion	Cat is moving around the room (more than one step displacements)
Ear moving	Ear(s) movement in any direction
Experimenter	Cat is looking towards experimenter 1
Owner	Cat is looking towards owner
Tail wagging	Lateral tail movement
Tail up	Tail is held in an upright position

Statistical Analysis

Statistical Analysis were performed using jamovi® 2.2 Computer Software (The jamovi project 2021). We used Repeated Measures ANOVA (non-parametric) to compare cats' responses to the different testing conditions. For post-hoc comparison of the Friedman rank sum test, responses were compared pairwise and p-values were calculated using Conover's

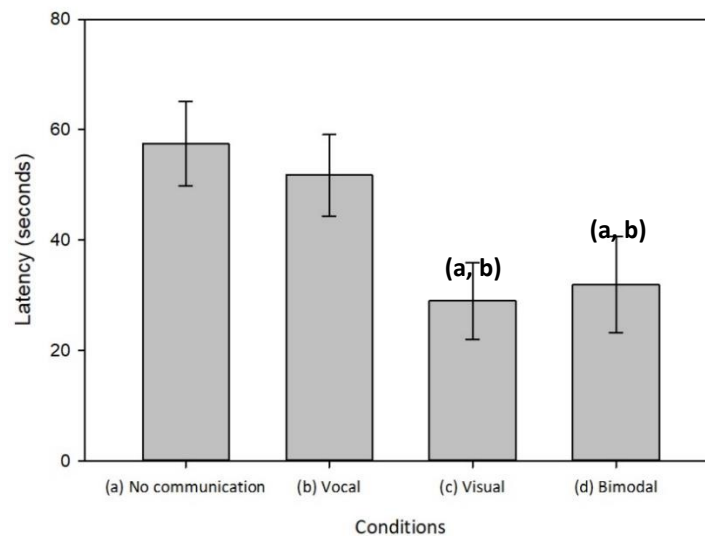
test for a two-way balanced incomplete block design (posthoc Friedman Conover test, Pereira et al. 2015). P-values were adjusted using the Bonferroni method. Post-hoc comparisons were performed using the R package *pmcmr* under jamovi Rj Editor (R Core Team 2021, Pohlert 2018).

Results

Latency of approach

There was a significant effect of the modality of communication on the latency for cats to approach the human experimenter within a distance of 10 cm (Friedman chi-squared = 10.77, $df = 3$, $p = 0.013$, Fig. 2). Post-hoc analysis revealed that cats came significantly faster in the visual (29 ± 6.9 sec) and bimodal (32 ± 7.0 sec) conditions, compared to the “no communication” (57.5 ± 7.6 sec, $p = 0.029$ and 0.001 , respectively) and vocal (51.8 ± 7.3 seconds, $p = 0.045$ and 0.001 , respectively) conditions.

Fig. 2 Latency for approaching the experimenter according to each testing condition. Data are graphed as mean \pm SE, $N = 12$. The letters in brackets indicate significant differences: visual and bimodal are different from (a) “no communication” and from (b) vocal.

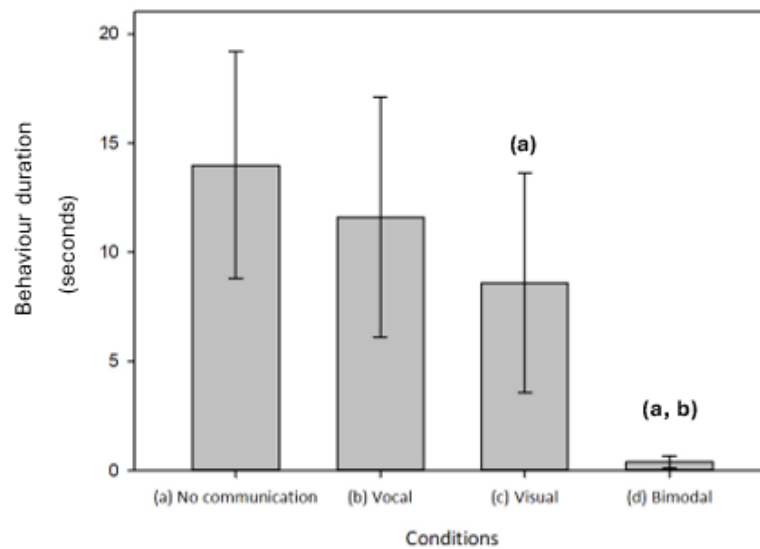


Other behavioural responses

Cats' behavioural responses were analysed according to the modality used by a human partner engaging communication with them. There was a significant effect of communication modality on the tail wagging behaviour (Friedman chi-squared = 8.812, $df = 3$, $p = 0.0319$, Fig. 3). Posthoc analysis revealed that cats significantly displayed more tail wagging when the experimenter engaged no communication (13.98 ± 5.21 second) compared to the visual (8.6 ± 5.03 seconds, $p = 0.042$) and bimodal (0.39 ± 0.28 sec, $p < 0.001$) conditions. Cats also

significantly displayed more tail wagging in the vocal (11.61 ± 5.51 seconds) compared to the bimodal condition ($p = 0.002$).

Fig. 3 Behaviour duration according to each testing condition for cats displaying tail wagging. Behaviour durations were adjusted to observation durations. Data are graphed as mean \pm SE, N = 12. The letters in brackets indicate significant differences: visual and bimodal are different from (a) “no communication”, bimodal is different from (b) vocal.



Several other behaviours of cats – i.e., vocalizing, blinking, looking up, sniffing, grooming, locomotion, ear moving, looking at the experimenter, looking at the owner and tail up – were analysed. We found no significant effect of the modality of communication engaged by the experimenter in any of these behaviours (Table 2).

Table 2 Repeated Measures ANOVAs (Friedman rank sum test) for all behavioural responses. Boldface characters underline significant results

	χ^2	df	P
Vocalizing	0.931	3	0.818
Blinking	6	3	0.112
Looking up	4.02	3	0.260
Sniffing	1.91	3	0.591
Grooming	5.00	3	0.172
Locomotion	4.16	3	0.245
Ear moving	4.79	3	0.188
Experimenter behaviour duration	5.12	3	0.163
Owner (seconds)	4.23	3	0.237
Tail wagging	8.81	3	0.032
Tail up	1.05	3	0.788
Latency for approaching	10.8	3	0.013

Discussion

The aim of the present study was to investigate communicative responses of cats to a human engaging dyadic interactions under different modalities. Based on previous observations, we hypothesized that cats would adapt their communication channel according to those used by the human experimenter. For example, we expected more vocalisations in the vocal condition compared to visual or bimodal conditions. In the same way, we expected more tail up behaviours in the visual condition compared to other conditions.

Our first outcome variable was the latency for cats to approach the human experimenter. We observed that cats came significantly faster when the human engaged visual or bimodal communication, compared to vocal communication or no communication engaged. These data suggest that cats are more sensitive to visual and bimodal communication proposed by a human interlocutor than when the same interlocutor engages vocal communication nor any communication at all. Latency to approach can be used as an indicator of how rewarding an object or an action is to an animal (Ratuski et al. 2021). A reduced latency to approach is thought to induce an increased attraction (Bensoussan et al. 2018). Our data are in agreement with studies by Mertens & Turner (1988), who reported that the latency for cats to initiate contact was higher in a situation where the human was not initiating contact nor paying attention to the cat. One hypothesis to explain this difference might be the incongruency of the signal, as the experimenter called the cats without looking at them. Not being used to this configuration, cats might have hesitated to come to the experimenter. Indeed, Quaranta et al. (2020) have reported that cats are more responsive to congruent than incongruent emotional stimuli. In other words, cats are able to associate corresponding emotional signals from different communication modalities (i.e., visual and vocal), whether they are intra or interspecific.

The second group of outcome variables were the behavioural responses of cats. Our data revealed that cats displayed more tail wagging when a human experimenter did not engage communication with them, compared to the same human offering visual or bimodal communication. Cats displayed higher tail wagging behaviour in response to vocal compared to bimodal communication. Lateral tail movements tend to occur when cats are facing a frustrating situation (Kiley-Worthington 1976), therefore our data suggest that being in a room with an unfamiliar human ignoring them might somehow be uncomfortable for cats, if not frustrating. Our findings also suggest that within the framework of human-cat communication, relying on vocal cues only, might be more frustrating for cats than using bimodal communication.

The other behavioural responses examined were: vocalizing, blinking, looking up, sniffing, grooming, locomotion, ear moving, looking at the experimenter, looking at the owner and tail up. There were no significant differences according to the different modalities of communication engaged by the experimenter. However, descriptive analysis suggested that cats displayed more tail up behaviour in visual and bimodal conditions than in vocal condition or when no communication was engaged. Similarly, cats spent more time looking at the experimenter in visual and bimodal conditions than in the vocal or “no communication” condition, as if their attention was caught more efficiently. We cannot exclude that the lack of statistically significant differences for these behavioural responses may be due to the sample size of our cat cohort.

Taken together, our results indicate that cats display a preference for visual and bimodal cues addressed by humans. These findings underline the tremendous adaptative skills of cats. Indeed, even though most animal species use several senses to communicate, they often specialise in one or two privileged senses. As signals must ultimately be detectable by the receiver, it is advantageous to convey the message using the mode of sense most highly developed in the receiver (Cameron-Beaumont 1997). In case of extraspecific interactions, this implies to identify the favoured senses of the other species. In the context of human-cat interactions, cats, as receivers, appear to rely more upon visual cues. Yet, it is generally well described that cats, as emitters, have specifically developed vocal communication for interacting with humans (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000; Turner 2021; Yeon et al. 2011). Yet, when it comes to intraspecific interactions, cats tend to favour chemical and visual communication over vocal cues (Cameron-Beaumont 1997). Consequently, vocal communication addressed to humans, carried by a mowing ostensive cue, is probably the best channel for cats to catch humans' attention. Our data bring further evidence for the emergence of human-compatible socio-cognitive skills in cats, that favour their adaptation to a human driven niche. Overall, cats' adaptation to the human social environment is a fine combination of ontogenetic and evolutionary processes, that provide the basis for complex forms of interspecific communication.

There is growing evidence for a special attachment bond between companion cats and their owners (Bouma et al. 2022; de Mouzon et al submitted, Eriksson et al. 2017; Finka et al. 2019; Vitale et al. 2017; Vitale Shreve et al. 2017). Subsequently, the impact of familiarity with the human experimenter needs to be taken into account in evaluating the communicative skills of our feline companions. Cats respond differently to familiar and unfamiliar humans (de Mouzon et al. submitted; Ellis et al. 2015; Galvan & Vonk 2016; Saito & Shinozuka 2013; Tagaki

et al. 2019; Vitale & Udell 2019). Additionally, Tagaki et al. (2019) reported that cats could predict their owners' face upon hearing their voice. However, this ability appeared to be limited to the owners and was not extended to unfamiliar people. Also, cats favour cat-directed speech over human-directed speech, again, only when sentences were uttered by their owner (de Mouzon et al submitted). The above-mentioned studies imply that cats are sensitive to human vocal communication. In the present study, with communication elicited by an unfamiliar human, cats seemed poorly receptive to vocal communication, as compared to visual and bimodal communication. We postulate that, into a human-cat dyad driven by ontogenetic mechanisms, cats put more emphasis on vocal cues, whereas visual cues become preponderant when it comes to communication with a human stranger. Our results underline, once again, the special relationship that develops between a cat and their human, illustrated, *inter alia*, by the development of a particular communication into human – cat dyads.

A better understanding of cats' socio-cognitive abilities and human-cat communication is essential for improving the quality of human-cat relationships as well as promoting cat welfare. This information may serve as a basis for practical recommendation to navigate the codes of human-cat interactions. Humans should be encouraged to use proper visual communicative cues when engaging interactions with cats, especially when interacting with unknown cats. Apprehending how humans interact with their living environment is a major issue for developing a respectful relationship with our ecosystems in the years to come. In this regard, the relationships we develop with non-human animals is one central key to this puzzle.

References

- Adachi I, Fujita K (2007) Cross-modal representation of human caretakers in squirrel monkeys. *Behav Proc* 74:27–32. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.09.004>
- Adachi I, Kuwahata H, Fujita K (2007) Dogs recall their owner's face upon hearing the owner's voice. *Anim Cogn* 10:17–21. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0025-8>
- Beauchaud M (2020) La communication animale. In: Darmaillacq AS, Lévy F (2n ed) *Ethologie animale. Une approche biologique du comportement*, 127-146. Ed. De Boeck Supérieur.
- Bensoussan S, Tigeot R, Lemasson A, Meunier-Salaün MC, Tallet C (2019) Domestic piglets (*Sus scrofa domestica*) are attentive to human voice and able to discriminate some prosodic features. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 210, 38–45. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2018.10.009>
- Bradshaw JWS, Cameron-Beaumont C. The signalling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. In: Turner DC, Bateson P, editors. *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press (2000). p. 67–93
- Bouma EMC, Reijgwart ML, Dijkstra A (2022) Family Member, Best Friend, Child or 'Just' a Pet, Owners' Relationship Perceptions and Consequences for Their Cats. *Int J Environ Res Public Health* 24;19(1):193. <https://doi.org/10.3390/ijerph19010193>.
- Call J, Bräuer J, Kaminski J, Tomasello M (2003) Domestic dogs (*Canis familiaris*) are sensitive to the attentional state of humans. *J Comp Psychol*, 117 257–263. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.117.3.257>
- Diamond R, Carey S (1986) Why faces are and are not special: an effect of expertise. *J Exp Psychol Gen* 115:107–117. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.115.2.107>
- d'Ingeo S, Quaranta A, Siniscalchi M, Stomp M, Coste C, Bagnard, C, Hausberger M, Cousillas H (2019) Horses associate individual human voices with the valence of past interactions: A behavioural and electrophysiological study. *Sci. Rep.* 9 11568. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47960-5>
- Deputte BL, Jumelet E, Gilbert C, Titeux E (2021) Heads and Tails: An Analysis of Visual Signals in Cats, *Felis catus*. *Animals* 11, 2752. <https://doi.org/10.3390/ani11092752>

- Galvan M, Vonk J (2016) Man's other best friend: domestic cats (*F. silvestris catus*) and their discrimination of human emotion cues. *Anim Cogn* 19:193–205. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0927-4>
- Gácsi M, Miklósi Á, Varga O, Topál J, Csányi V (2004) Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention. *Anim Cogn* 7, 144–153. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0205-8>
- Gácsi, M, Györi B, Virányi Z, Kubinyi E, Range F, Belenyi B, et al. (2009) Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures: Selection for synergistic shifts in the development of some social skills. *Public Library of Science One*, 4, e6584.
- Gácsi M, McGreevy P, Kara E, Miklósi A (2009) Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behavioral and Brain Functions*, 5, 31.
- Gergely A, Petró E, Oláh K, Topál J (2019) Auditory–visual matching of conspecifics and non-conspecifics by dogs and human infants. *Animals* 9, 17. <https://doi.org/10.3390/ani9010017>
- Hare B, Tomasello M (2005) Human-like social skills in dogs? *Trends in Cogni Sci*, 9, 439–444. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.07.003>
- Huber L, Racca A, Scaf B, Virányi Z, Range F (2013) Discrimination of familiar human faces in dogs (*Canis familiaris*). *Learn. Motiv.* 44, 258–269. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2013.04.005>.
- Humphrey T, Proops L, Forman J, Spooner R, McComb K (2020) The role of cat eye narrowing movements in cat–human communication. *Sci reports* 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73426-0>
- Kiley-Worthington M (1976) The Tail Movements of Ungulates, Canids and Felids with Particular Reference to Their Causation and Function as Displays, *Behaviour*, 56(1-2), 69–114. <https://doi.org/10.1163/156853976X00307>
- Kendrick KM, Atkins, K.; Hinton, M.R.; Broad, K.D.; Fabre-Nys, C.; Keverne, B. Facial and vocal discrimination in sheep. *Anim. Behav.* 1995, 49, 1665–1676. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90088-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90088-8)
- Knolle F, Goncalves RP, Morton AJ (2017) Sheep recognize familiar and unfamiliar human faces from two-dimensional images. *Royal Soc. Open Sci.* 4, 171228. <https://doi.org/10.1098/rsos.171228>

- Leyhausen P (1979). *Cat Behavior. The Predatory and Social Behaviour of Domestic and Wild Cats*. Transl. from the 5th ed. *Katzen eine Verhaltenskunde*, Paul Parey. New York, NY: Garland STPM Press.
- Miklósi Á, Polgárdi R, Topál J, Csányi V (1998) Use of experimenter given cues in dogs. *Anim Cogn* 1, 113–121. <https://doi.org/10.1007/s100710050016>
- Miklósi Á, Pongrácz P, Lakatos G et al (2005) A comparative study of the use of visual communicative signals in interactions between dogs (*Canis familiaris*) and humans and cats (*Felis catus*) and humans. *J Comp Psychol* 119:179–186. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.2.179>
- Miklósi A. (2007) *Dog behaviour, evolution, and cognition*. New York: Oxford University Press Inc.
- Pohlert T (2018) PMCMR: Calculate Pairwise Multiple Comparisons of Mean Rank Sums. [R package]. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=PMCMR>.
- Pongrácz P, Szapu JS, Faragó T (2019) Cats (*Felis silvestris catus*) read human gaze for referential information. *Intelligence* 74:43–52. <https://doi.org/10.1016/j.intell.2018.11.001>
- Proops L, McComb K (2012) Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*) extends to familiar humans. *Proc. R. Soc. B* 279, 3131–3138. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0626>
- Quaranta A, D'Ingeo S, Amoruso R, Siniscalchi M (2020) Emotion recognition in cats. *Animals* 10:1107. <https://doi.org/10.3390/ani10071107>
- R Core Team (2021). *R: A Language and environment for statistical computing*. (Version 4.0) [Computer software]. Retrieved from <https://cran.r-project.org>. (R packages retrieved from MRAN snapshot 2021-04-01).
- Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D (2010) Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* 13, 525–533. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0303-3>
- Racca A, Guo K, Meints K, Mills D (2012) Reading faces: Differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children. *Public Library of Science One*, 7, e36076.

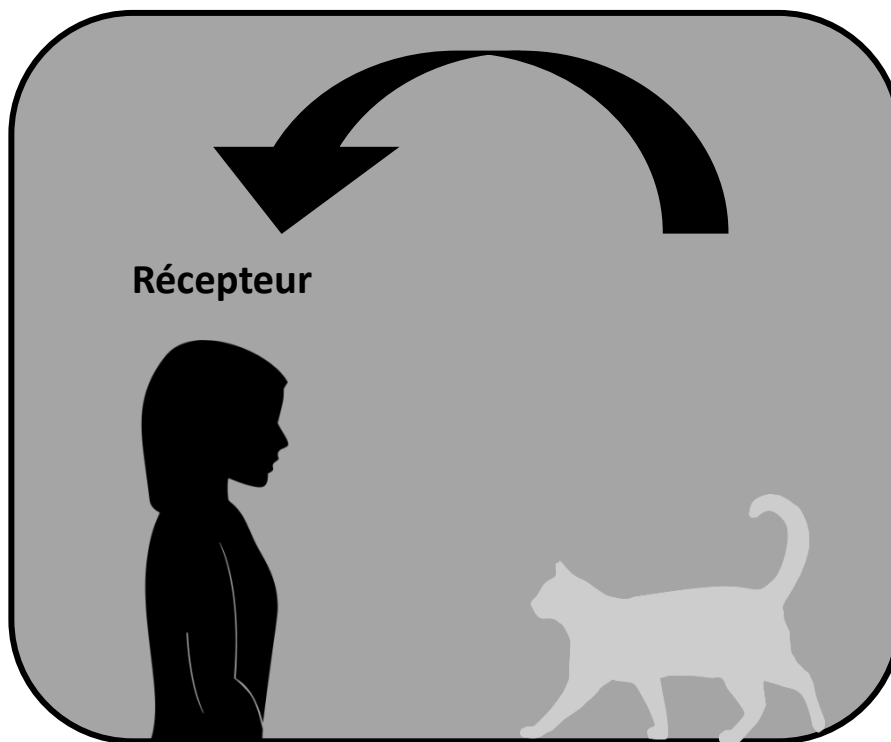
- Ratuski AS, Makowska IJ, Dvorack KR et al. (2021) Using approach latency and anticipatory behaviour to assess whether voluntary playpen access is rewarding to laboratory mice. *Sci Rep* 11, 18683 (2021). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98356-3>
- Schwab C, Huber L (2006) Obey or not obey? Dogs (*Canis familiaris*) behave differently in response to attentional states of their owners. *J Comp Psychol*, 120, 169–175. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.120.3.169>
- Soproni K, Miklósi A, Topál J, Csányi V (2001) Comprehension of human communicative signs in pet dogs (*Canis familiaris*). *J Comp Psychol*, 115, 122–126. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.115.2.122>
- Stone SM (2010) Human facial discrimination in horses: Can they tell us apart? *Anim. Cogn.* 13, 51–61. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0244-x>
- The jamovi project (2021) jamovi. (Version 2.2) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>.
- Takagi S, Arahori M, Chijiwa H et al (2019) Cats match voice and face: cross-modal representation of humans in cats (*Felis catus*). *Anim Cogn* 22:901–906. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01265-2>
- Takagi S, Chijiwa H, Arahori M, Saito A, Fujita K, Kuroshima H (2021) Socio-spatial cognition in cats: Mentally mapping owner’s location from voice. *PloS one*, 16(11), e0257611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257611>
- Trösch M, Cuzol F, Parias C, Calandreau L, Nowak R, Lansade L (2019) Horses Categorize Human Emotions Cross-Modally Based on Facial Expression and Non-Verbal Vocalizations. *Animals* 9, 862. <https://doi.org/10.3390/ani9110862>
- Vitale KR, Behnke A, Udell, MAR (2019) Attachment bonds between domestic cats and humans. *Current Biology* 29: 864–865. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.036>
- Vitale KR, Udell MAR (2019) The quality of being sociable: the influence of human attentional state, population, and human familiarity on domestic cat sociability. *Behav Processes* 158:11–17. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.026>
- Vitale Shreve K, Mehrkam L, Udell M (2017) Social Interaction, Food, Scent or Toys? A Formal Assessment of Domestic Pet and Shelter Cat (*Felis Silvestris Catus*) Preferences. *Behavioural Processes* 141: 322-328. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.03.016>

CHAPITRE 3

Yeon SC, Kim YK, Park SJ, Lee SS, Lee SY, Suh EH, et al. (2011) Differences between vocalization evoked by social stimuli in feral cats and house cats. *Behav Process* 87:183–9. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.03.003>

CHAPITRE 4 :

PERCEPTION DES SIGNAUX DE
COMMUNICATION DU CHAT PAR
L'HUMAIN, COMMUNICATION VISUELLE
ET VOCALE.



Contexte et résultats principaux

Afin d'exprimer différents états émotionnels, les chats adressent des miaulements aux humains dans des contextes quotidiens variés. Cependant, il semblerait que les vocalises félines soient encore assez mal comprises par les humains. Une étude exploratoire réalisée par Ellis et ses collaborateurs (2015a) a mis en évidence que des propriétaires de chats étaient capables de comprendre certaines vocalises de leur propre chat, mais quasiment aucune lorsqu'il s'agissait de chats inconnus. Schötz (2015) a également mis en évidence une capacité limitée des humains à classer des vocalises de chats selon six catégories d'émotions. Cependant, en réduisant les types de vocalises à deux catégories (demande de nourriture vs visite chez le vétérinaire), la proportion de bonnes réponses passe de 38% à 65% (Schötz & van de Weijer 2014). Il est à noter que les participants ayant une connaissance des chats obtiennent généralement de meilleurs résultats que les participants inexpérimentés (Prato-Previde 2020, Schötz & van de Weijer 2014). A notre connaissance, la compréhension des signaux visuels des chats par les humains a été très peu étudiée (Bahlig-Pieren & Turner 1999, Dawson et al. 2019).

Bien que la façon dont les chats comprennent les humains ait reçu une attention croissante ces dernières décennies (Jardat & Lansade 2022), il semblerait que la façon dont les humains comprennent les chats ait été moins étudiée et soit principalement focalisée sur la communication vocale. Ainsi, dans cette quatrième étude, nous nous sommes intéressés à la manière dont les humains perçoivent les signaux de communication des chats, en considérant la notion de modalité de communication. L'objectif de cette étude était d'explorer si un canal de communication était mieux compris par l'humain dans sa perception des signaux émis par le chat. Pour ce faire, nous avons sélectionné des vidéos de chats compagnons communiquant à la fois visuellement et vocalement. Ces vidéos ont été présentées aux participants humains selon trois modalités – visuelle seule, vocale seule, visuelle et vocale. Nos résultats indiquent que les humains comprennent mieux la double expression vocale et visuelle (bimodale). A l'inverse, la modalité « vocale » était la moins bien

CHAPITRE 4

comprise par nos participants. Nous avons également observé que le comportement de mécontentement était le moins bien compris des comportements présentés, en comparaison avec le contentement, la demande et la prédation. Ces résultats soulignent que, si la modalité vocale est la plus utilisée par les chats dans leur communication adressée aux humains (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Brown & Bradshaw 2013), ces derniers décodent mieux les signaux lorsqu'ils sont accompagnés d'indices visuels. Il est donc possible que, dans le cadre de la communication interspécifique entre le chat et l'humain, le canal vocal soit un bon outil pour attirer l'attention, le canal visuel permettant d'affiner la compréhension du message transmis. A notre connaissance, c'est la première fois qu'une étude s'intéresse à la compréhension par les humains des signaux de communication des chats selon une perspective bimodale. Mieux comprendre la façon dont les humains comprennent les chats pourrait aider les propriétaires de chats, mais aussi les professionnels du chat, à optimiser leurs soins et ainsi favoriser le bien-être de nos compagnons félins.

L'article :

Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?

Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?

Charlotte de Mouzon^{1,2} & Gérard Leboucher¹

¹ Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Nanterre, 92000 Nanterre, France.

² EthoCat – Cat behaviour research and consulting institute, 33000 Bordeaux, France

Corresponding author: Charlotte de Mouzon cdemouzon@parisnanterre.fr

Abstract

How humans decode the signals used by their feline companions is a question central to apprehend human-cats communication. Specifically, the influence of signal modality is poorly understood. We aimed to investigate whether people can identify precise information using mono-modal (visual or vocal) and bimodal (visual and vocal) cat signals. Participants (n=630) were recruited via online advertisement on social media. Each participant viewed 24 video clips of cats in carefully operationalized emotional/behavioural conditions. Four categories: happiness/content, unhappiness/discontent, solicitation (food or attention) and predatory behaviour were included. Clips were presented as vocal only, visual only, or bimodal (visual and vocal). Video clips showing a bimodal expression were identified with the highest score (91,8% of correct ratings) compared with the visual only (87,3%) and the vocal only (72,2%). All modalities considered, contentment returned the highest identification score (90,1% correct), followed by solicitation (87,2%), then predatory behaviour (86,3%). Discontentment was the most difficult behaviour to be correctly identified (71,6%). For all behavioural categories and modalities, professionals working with animals returned a higher score than lay people (86.2% vs 82.9%, $p < 0.001$), so did women (84.1 %) compared to men (80.2%) Taken together, our data underline the influence of the signal modality on interspecific communication between cats and humans. Information emitted by cats as a bimodal signal (visual and vocal) is better understood by humans than visual signals. By contrast, vocal signals sent on their own are less deciphered by humans. A better understanding of humans' abilities to understand their feline counterparts, could potentially help pet owners, and animal care practitioners to optimize cat care and welfare.

Key words: interspecific communication; human-cat communication; vocal communication; visual communication; bimodal communication.

Declarations

Funding This research was supported by French ministry of higher education and research (Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation) and MARTIN SELLIER® company, through the CIFRE program.

Conflicts of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethics approval All procedures performed in studies involving human participants were in accordance with the ethical standards of the institutional and/or national research committee and with the 1964 Helsinki Declaration and its later amendments or comparable ethical standards. All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed and “all procedures performed in studies involving animals were in accordance with the ethical standards of the institution at which the study was conducted”. The study is part of a broader project that received the approval of the ethical committee of EnvA (COMERC), Saisine n°2018-10-24.

Consent to participate Informed consent for the diffusion of video clips was obtained from all video providers, who thereby gave copyright to the researchers.

Consent for publication All authors and cat owners gave their consent for publication.

Availability of data and material (data transparency) Data are available from the corresponding author on request.

Acknowledgements We would like to thank Tyna NAUDIN and Guillaume FERRER for their help with video clipping and preparation of questionnaires. Many thanks to video providers, cat-behaviour specialists for their helpful advice in the preliminary test, and to all human participants who accepted to take part in this study.

Introduction

Despite their worldwide popularity, characteristics of cats' behaviour are poorly studied, and people's abilities to read this apparently 'inscrutable' species have attracted negligible research (Dawson et al. 2019). Indeed, most research investigating human – cat communication has focused on cats' socio-cognitive abilities (Galvan & Vonk 2016, Ito et al. 2016, Merola et al. 2015, Miklósi et al. 2005, Pongrácz et al. 2019, Quaranta et al. 2020, Saito & Shinozuka 2013, Takagi et al. 2019, 2021, Vitale & Udell 2019). By contrast, fewer research has focused on humans' abilities to understand cats' communicative cues. Furthermore, research has mainly focused on unimodal vocal cues (Ellis et al. 2015, Prato-Previde 2020, Schötz 2014, Schötz & van de Weijer 2014) and visual cues (Bahlig-Pieren & Turner 1999, Dawson et al. 2019).

In a pilot study, Schötz pointed the limited ability of human participants to categorize cats' vocalizations into five categories: joy (happy or content), sorrow/fear (sad or afraid), anger (angry or discontent), desire (questioning, begging wanting or hungry) and neutral, with only 38% of correct ratings. In another exploratory study, Ellis and colleagues (2015) also reported that cat owners were able to understand some of their cat's vocalizations but were less effective in identifying the context in which unknown cats' meows were emitted. Comparing vocalizations recorded during feeding (food related meows) and while waiting at the veterinarian office (vet related meows), humans increased their accuracy of understanding with 65% of correct answers (Schötz & van de Weijer 2014). Prato-Previde et al. (2020) observed that less than half of their participants correctly rated the context in which meows were emitted. These observations suggest that humans are not good at extracting precise information from cats' vocalizations and show a limited capacity of discrimination. This is a surprising finding, given that meowing is mainly a human-directed vocalization, barely used to address adult congeners (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Brown & Bradshaw 2013). Thus, we could imagine that's mowing should represent a useful tool for cats to communicate their emotional states to their owners (Prato-Previde et al. 2020). Women seemed more successful than men at correctly rating cats' vocalizations, suggesting that human capacity to correctly apprehend meow meanings is influenced by gender. Furthermore, it has been reported that participants having professional experience with cats had better results in correctly rating cat vocalizations (Schötz & van de Weijer 2014).

Similarly, Bahlig-Pieren & Turner (1999) found that, using visual cues, people with a greater experience of companion animals tended to evaluate behaviour of both cats and dogs in a

more ethological way, whereas inexperienced people presented more anthropomorphic interpretations. To determine whether people can identify feline emotions from cats' faces, Dawson et al. (2019) presented participants with video clips of cats in positively or negatively valenced states. They reported that the average scores of participants were low (59% of correct answers), but overall above chance. Also, women were more successful than men, and younger participants more successful than older, as were participants with professional feline experience. In contrast, personal experience with cats (i.e., pet-owning) had little effect. Moreover, positive states were most likely to be correctly identified than negative states.

Although in ecological conditions, communication tends to be multimodal (Deputte et al. 2021), the above-mentioned studies essentially focused on unimodal signals and did not investigate how humans understand cat's communicative cues in a multimodal perspective. The influence of signal modality as relates to human – cat communication, is still poorly understood. Baraud et al. (2016) suggested that vocalizations reduce the possible ambiguity of signal in association with visual behaviours. Based on these premises, the aim of the present study was to investigate whether people can accurately rate the emotional communicative behaviours of cats, using unimodal (visual or vocal) and bimodal (visual and vocal) cat signals. We hypothesized that bimodal communication would provide the information best decoded by humans for correctly rating cats' behaviour. Additionally, we hypothesized that experience with cats would improve the understanding of cats' communicative signals by human individuals.

Methods

Preliminary test

Thirty videos of cats displaying both vocal and visual cues were selected by the main experimenter and sorted into 5 categories, adapted from Ellis et al. (2015) and Schötz et al. (2014):

- 1- Contentment (state of happiness),
- 2- Discontentment (state of unhappiness),
- 3- Solicitation (either for food or human attention),
- 4- Predatory behaviour (e.g., when a bird, rodent or insect catches their attention and cats become riveted to the prey, making a chirp, tweet or teeth chattering sound - very quick clicking sequences of sounds with the jaws juddering, [k̩ = k̩ = k̩ = k̩ = k̩ = k̩ =]; Schötz et al. 2017)
- 5- Agonistic behaviour (behaviour associated to threat or aggression)

In order to avoid subjective rating, ten cat-behaviour specialists rated the 30 bimodal (visual and vocal modality) video recordings of cats, according to the five predefined categories. Videos which scored less than 80% agreement at the preliminary test were not selected for the main test. All these videos, which belonged to category 5, were often misjudged as discontentment. Therefore, the category “agonistic behaviour” was not included in the main test.

Video clips

The remaining 24 videos were clipped using the Shotcut© video editing software. They were mounted as soundless videos (visual modality), sound without image (vocal modality) or full videos (visual and vocal modality) in equal proportion. Four categories of emotion/behaviour expression were selected for viewing: happiness/content, unhappiness/discontent, solicitation, or predatory behaviour. Representative photographs of each behaviour category are provided in Supplemental Figure 1. Therefore, final videos for the main test were 24 videos (mean duration $9.54 \text{ s} \pm 0.45 \text{ s}$): six videos for each four categories: two vocal, two visual, two bimodal.

Main test

Human participants were recruited to take part in the main test through an online questionnaire posted on social media. The participants volunteered to screen 24 video and/or sound recordings of cats showing a panel of emotions and to grade them into the 4 categories validated in the preliminary test. There was no recommendation or limit for the duration of the online test, each participant going through the videos at his/her own pace.

Two more options for the participants to choose from were added to these 4 categories: play behaviour or “I don’t know”. Participant were also asked to rate emotional valence from 1 to 5, 1 being very negative emotional state and 5 being very positive emotional state. Finally, participants were asked to rate behaviour intensity from 1 to 5, 1 being very low intensity and 5 very high.

Statistical analyses

The data obtained as scores and estimates of intensity and valence on a Likert scale, did not follow a normal distribution. Therefore, non-parametric tests (Siegel & Castellan 1988) were used for statistical analysis. Repeated values were analysed using Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks, followed by Tukey pairwise multiple comparison tests, if necessary. We compared the scores of lay people vs professionals working with

animals and estimated the influence of gender on scores using Mann-Whitney test. Two-tailed tests were used throughout. All data were processed using Sigmaplot 12.5™.

Results

The final number of participants was six hundred and thirty people, 574 women, 51 men and 5 “non-binary”. Demographics of contributors are presented in Supplemental Figure 2. There were 464 lay people and 166 professional individuals working with animals (veterinary, ethologists, animal behaviourists, veterinary students or students in ethology, professional pet-sitters, etc.).

The modality of presentation influenced the identification of the cats’ behaviour (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks, Chi sq = 516.38 with 2 degrees of freedom, $p < 0.001$). The video clips showing a bimodal (visual and vocal) expression were correctly identified with the highest score (91.8% of correct ratings) compared with visual only (87.3%) and vocal only (72.2%) clips. See Figure 1 for detailed statistical results. The proportion of correct ratings also depended on the type of behaviour displayed (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks, Chi sq = 506.68 with 3 degrees of freedom, $p < 0.001$). Among the four behavioural categories, contentment returned the highest identification score (90.1% correct), followed by solicitation (87.2%), then predatory behaviour (86.3%), Discontentment was the most difficult behaviour to be correctly identified (71.6%) by the participants. See Figure 2 for detailed statistical results. For all the categories analysed, professionals working with animals returned a higher score than lay people (86.2% vs 82.9%, Mann-Whitney U = 31119.5 $p < 0.001$). Moreover, the 574 women returned better scores (84.1%) than the 51 men (80.2%), (Mann-Whitney U = 11066, $p < 0.003$).

Figure 1. Scores according to communication modality. Data are graphed as mean score \pm SE. The letters in brackets indicate significant differences: bimodal (a) and visual (b) are different from vocal (c), visual (b) is different from bimodal (c) Tukey Test, $p < 0.05$ in each case.

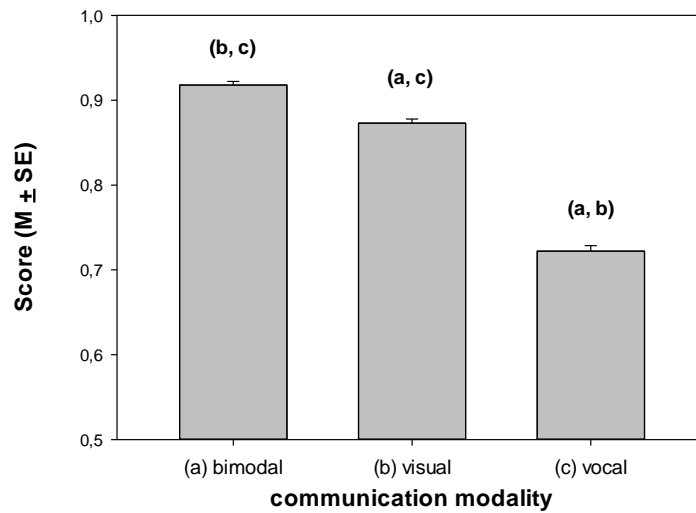
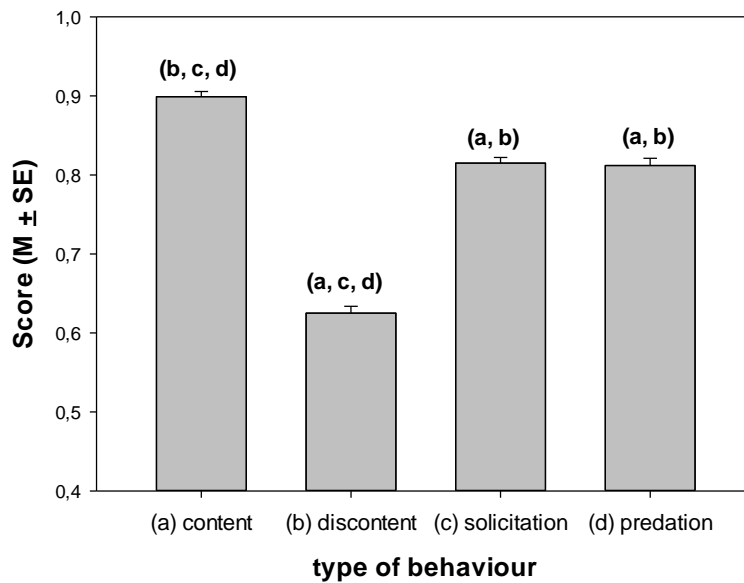


Figure 2. Scores according to the behaviours of the cats. Data are graphed as mean score \pm SE. The letters in brackets indicate significant differences: content (a) is different from discontent (b), solicitation (c) and predation (d); discontent (b) is also different from solicitation (c) and predation (d). Results Tukey Test, $p < 0.05$ in each case.



Evaluation of valence and intensity were affected by the type of behaviour displayed (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks; for valence, $\text{Chi sq} = 1609.53$ with 3 degrees of freedom, $p < 0.001$; for intensity, $\text{Chi sq} = 118,919$ with 3 degrees of freedom, $p < 0.001$). There were 6 stimuli presentation for each behaviour: 2 bimodal, 2 vocal, 2 visual. Therefore, emotional valence and intensity could grade from 6 to 30. The highest emotional

valence was given to clips showing content cats (26 ± 0.1) whereas discontentment obtained the lowest score (12.2 ± 0.1). Solicitation and predatory behaviour were given intermediate emotional valence (19.9 ± 0.1 and 18.5 ± 0.1 , respectively). See Figures 3 for detailed statistical results. As regard to intensity, predatory behaviour was rated lower than all other behaviours (Tukey test, $p < 0.05$; see Figure 4).

Figure 3. Emotional valence according to the behaviour of the cats. Data are graphed as mean \pm SE. The letters in brackets indicate significant differences: content (a) is different from discontent (b), solicitation (c) and predation (d); discontent (b) is also different from solicitation (c) and predation (d); solicitation (c) is different from predation (d). Tukey Test, $p < 0.05$ in each case.

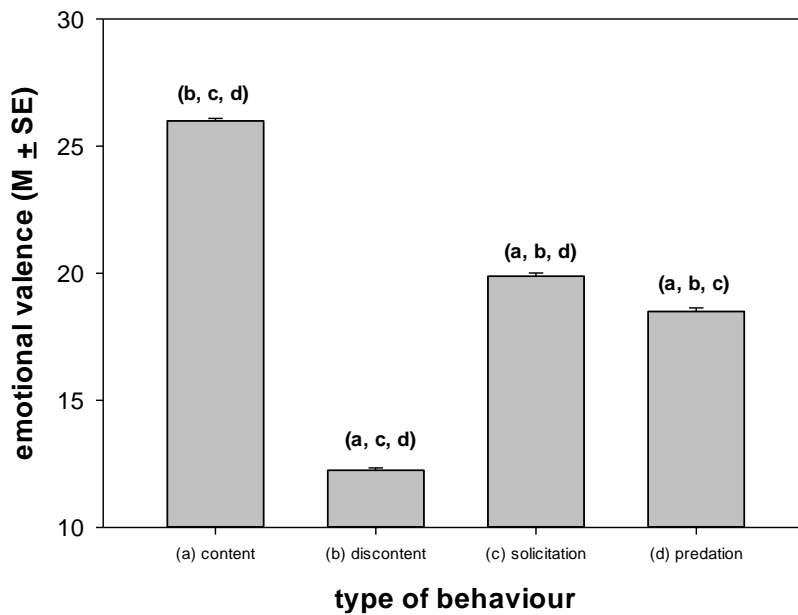
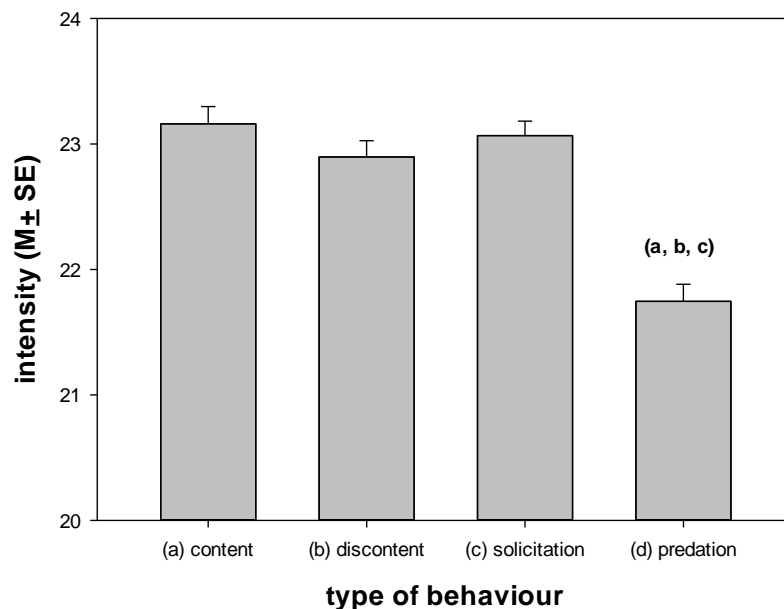


Figure 4. Intensity according to the behaviour of the cats. Data are graphed as mean score \pm SE. The letters in brackets indicate significant differences: predation (d) is different from content (a), discontent (b) and solicitation (c). Tukey Test, $p < 0.05$ in each case.



Discussion

Accurate decoding of emitted and received signals from human to cats and cats to human is central to harmonious human-cats co-habitation. In this study we designed cats as emitter and humans as receivers.

All behaviours taken together, the participants of this study decoded signals emitted as a bimodal (visual and vocal) better than visual and vocal unimodal signals; vocal signals were less well understood. Because cats mainly use meows to communicate with humans, it is tempting to speculate that vocalization are efficient means of cat-human communication (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Brown & Bradshaw 2013, Yeon et al. 2011). However, one aspect to consider when investigating bi-modal communication is the importance of redundant information. In our urban complex environment, where vocal information is often buffered by other sounds/noises, it must be complemented by visual cues. Baraud et al. (2016) have observed that vocal and visual signals do not bring redundant but complementary information. Rather, they minimize potential ambiguity from visual clues only. For example, it is well reported that purring can be exhibited in stressful or painful situations and not only for expressing contentment, as commonly believed in the past (Tavernier et al. 2020). When petting the cat lying on their lap without looking at them (e.g., while watching TV), if the cat purrs, people might be tempted to think that their cat is expressing satisfaction. However, taking a closer look at cats' visual signals, we might observe signs of stress or discomfort: rolling skin (rolling of the skin in the dorsal lumbar area), tail moving, ears back, mydriasis, etc. Only the combination of both visual and vocal signal can give an accurate information about the cat's emotional valence. It is therefore important to impress upon cat owners and caregivers that both visual and vocal cues must be considered when interpreting cats' communication.

Secondarily, we found that contentment behaviour received the most accurate ratings, whereas discontentment was the most difficult behaviour to be correctly identified. This result is in line with other findings suggesting that humans are more likely to correctly identify positive than negative emotional states, based on cat's behavioural expressions (Dawson et al. 2019). Yet, understanding cats' negative emotional states is essential for improving human – cat cohabitation, allowing a better respect of cats' integrity. We also report that contentment was rated as having a significantly more positive emotional valence than all other behaviours, discontent as more negative, this was obviously expected. It is interesting to note that the cats' solicitation behaviour was moderately appreciated by humans, while one could argue that

when being in need, cats could experience a rather negative emotional state. Additionally, predatory behaviour was rated as significantly less intense than all other behaviours. This finding needs further research, as the understanding of predatory behavior has not been investigated before.

In this study as in other studies published so far, professional knowledge of cats had a positive effect on the rate of correct answers. As 93% of participant lived or had previously lived with cats, we could not test for the effect of personal experience with cats on the accuracy of rating. Additionally, gender seemed to affect the proportion of correct answers, women returning significantly better scores than men. Even though, with 91% of women, our sample is rather unbalanced speaking of gender, this finding is consistent with previous research (Dawson et al. 2019). Dawson and colleagues hypothesised that this difference of rating accuracy between men and women could be explained to the “primary caretaker hypothesis”, natural selection favouring caretakers who can readily detect changes in indicators of both negative and positive states in their infants. If such an ability was transferred to the reading of cats’ emotional states, this could be further evidence for a “parent-child” like bond between humans and cats.

The rate of correct answers in our survey was higher than that from previous studies investigating visual and vocal signal from cats (Dawson et al. 2019, Ellis et al. 2015, Prato-Previde et al. 2020, Schötz 2014, Schötz & van de Weijer 2014). This may be due to the types of behavioural categories chosen in our study, that had minimal overlap to avoid ambiguity. In addition, the video clips we used had previously received over 80% agreement amongst cat behaviour specialists assessing cats’ emotions or behaviours during the preliminary test, also minimizing the ambiguity of the signals. A major difference in our study compared to previous reports, is the testing of unimodal as well as bimodal signals, rather than unimodal signals that only send partial information. Also, Dawson et al. (2019) eliminated obvious cues such as ears position and mouth opening, generating a less ecologically valid communication. Besides, Ellis et al. (2015) asked their participants to choose between four categories: food preparation, food withholding, attention solicitation and negotiating a barrier (cat asking to exit a room). They report that, when rating vocalisations of unknown cats, the proportion of correct answers did not reach a level above chance. Yet, the four types of mowing used in their study appear more ambiguous, as they all relate to solicitation. The variation in success rates in identifying the right context of behavioural expression, suggests that humans can interpret correctly very different emotions of cats, but are less successful when it comes to apprehending more precise or subtle information. For all that, the main objective of our study was to assess

whether the modality of communication had an influence on humans' perception of cats' communicative cues, but not if they were any good at all.

Taken together, our data underline the influence of the signal modality on interspecific communication between cats and humans. Information emitted by cats as a bimodal signal (visual and vocal) is better understood by humans than visual and vocal signals alone, vocal signals sent on their own being the least deciphered by humans. To the best of our knowledge this study is the first to investigate human understanding of cats' communicative cues through a bimodal perspective. We postulate that, in this interspecific interaction, vocal signals from the emitter allow to send a global signal which attracts the receiver's attention, while both visual and vocal signals together provide a more precise idea of the communication for both the emitter and the receiver

Scientific research and publication are required for a better knowledge of the mechanisms driving human – cat communication. In turn, a large diffusion of scientific data to lay audiences will help pet owners and caregivers to optimize cat welfare.

References

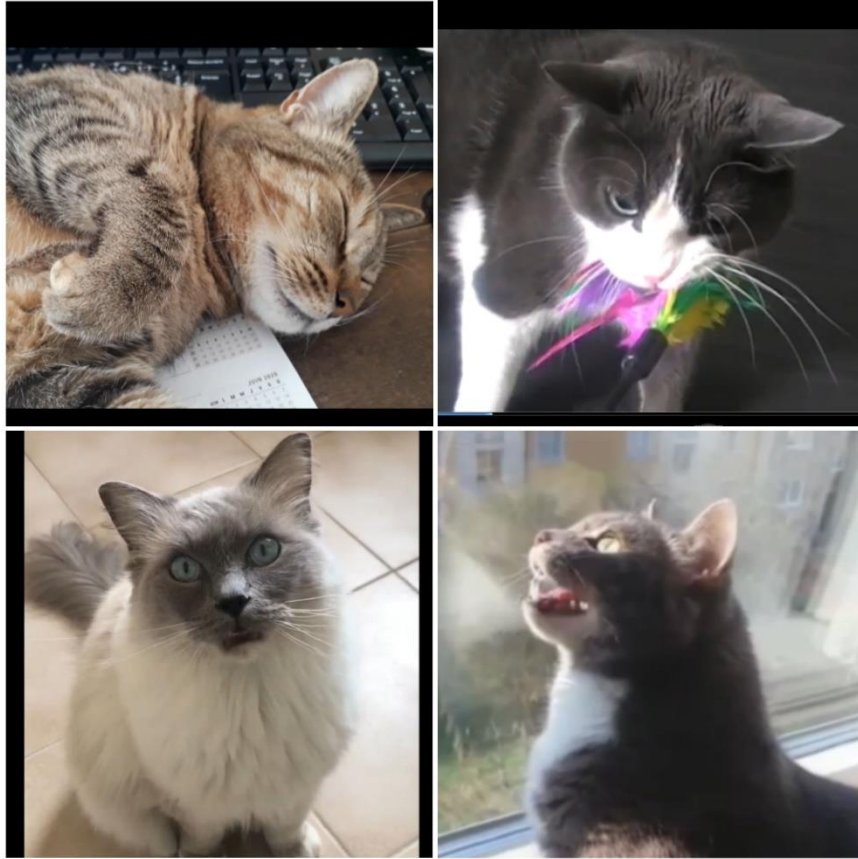
- Bahlig-Pieren, Z., & Turner, D. C. (1999). Anthropomorphic interpretations and ethological descriptions of dog and cat behavior by lay people. *Anthrozoös*, 12(4), 205-210. <https://doi.org/089279399787000075>
- Baraud, I., Deputte, B. L., Pierre, J. S., & Blois-Heulin, C. (2016). Informative value of vocalizations during multimodal interactions in red-capped mangabeys. In *Discovering Hidden Temporal Patterns in Behavior and Interaction* (pp. 255-277). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3249-8_14
- Dawson, L. C., Cheal, J., Niel, L., & Mason, G. (2019). Humans can identify cats' affective states from subtle facial expressions. *Animal Welfare*, 28, 519-531. <http://hdl.handle.net/10214/17526>
- Deputte, B.L., Jumelet, E., Gilbert, C., & Titeux, E. (2021). Heads and Tails: An Analysis of Visual Signals in Cats, *Felis catus*. *Animals*, 11, 2752-2766. <https://doi.org/10.3390/ani11092752>
- Ellis, S. L., Swindell, V., & Burman, O. H. (2015). Human classification of context-related vocalizations emitted by familiar and unfamiliar domestic cats: an exploratory study. *Anthrozoös*, 28(4), 625-634. <https://doi.org/10.1080/08927936.2015.1070005>
- Galvan, M., & Vonk, J. (2016). Man's other best friend: domestic cats (*F. silvestris catus*) and their discrimination of human emotion cues. *Animal Cognition*, 19(1), 193-205. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0927-4>
- Ito, Y., Watanabe, A., Takagi, S., Arahori, M., & Saito, A. (2016). Cats beg for Food from the Human who Looks at and Calls to Them: Ability to Understand Humans' attentional States. *Psychologia*, 59(2-3), 112-120. <https://doi.org/10.2117/psysoc.2016.112>
- Merola, I., Lazzaroni, M., Marshall-Pescini, S. & Prato-Previde, E. (2015). Social referencing and cat-human communication. *Animal Cognition* 18(3): 639-48. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0832-2>
- Miklósi, Á., Pongrácz, P., Lakatos, G., Topál, J., & Csányi, V. (2005). A comparative study of the use of visual communicative signals in interactions between dogs (*Canis familiaris*) and humans and cats (*Felis catus*) and humans. *Journal of comparative psychology*, 119(2), 179. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.2.179>
- Pongrácz, P., Szapu, J. S., & Faragó, T. (2019). Cats (*Felis silvestris catus*) read human gaze for referential information. *Intelligence*, 74, 43-52.

<https://doi.org/10.1016/j.intell.2018.11.001>

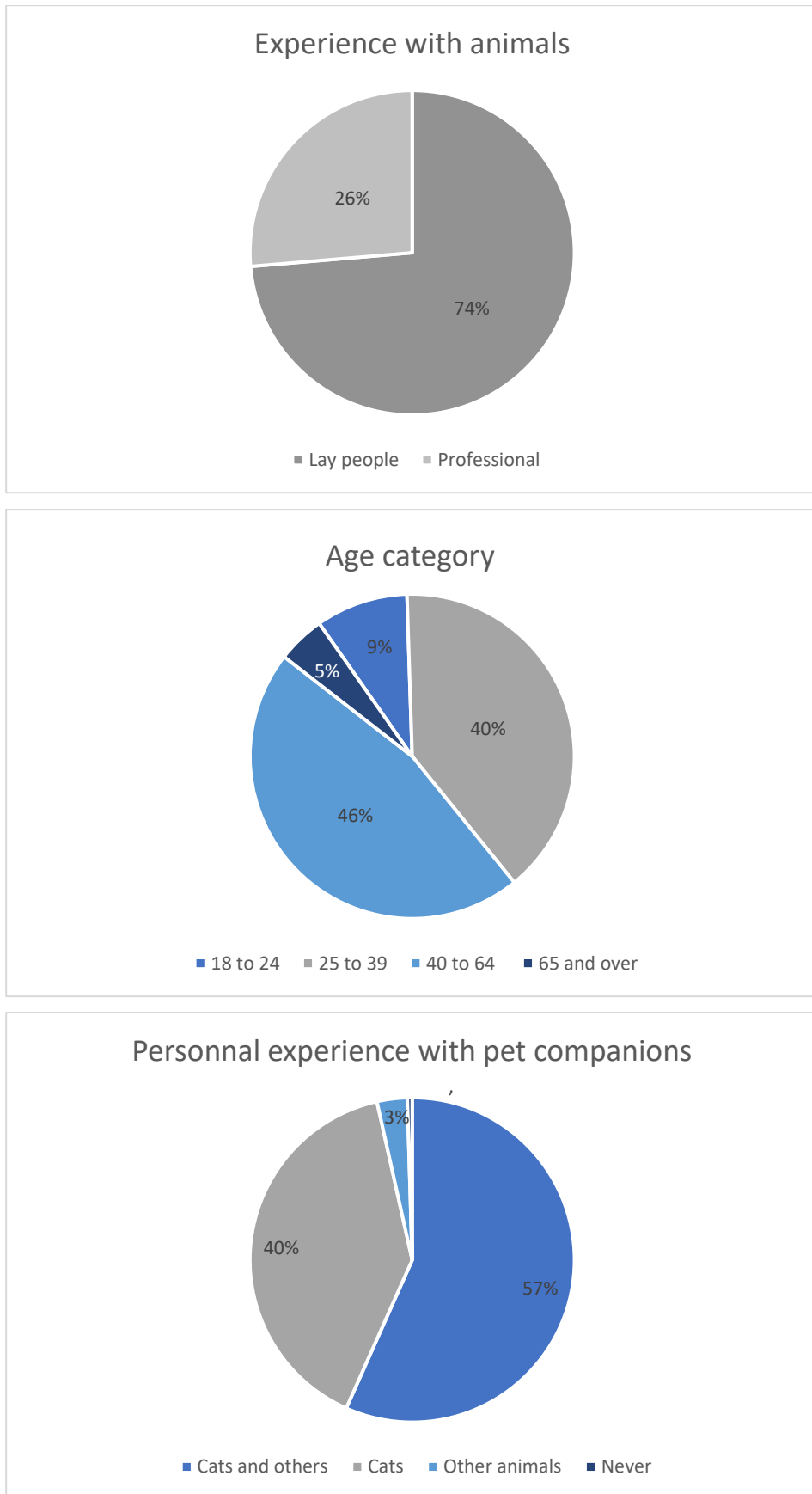
- Prato-Previde, E., Cannas, S., Palestrini, C., Ingraffia, S., Battini, M., Ludovico, L.A., Ntalampiras, S., Presti, G. & Mattiello, S. (2020). What's in a Meow? A Study on Human Classification and Interpretation of Domestic Cat Vocalizations. *Animals* 10, 2390. <https://doi.org/10.3390/ani10122390>
- Quaranta, A., d'Ingeo, S., Amoruso, R., & Siniscalchi, M. (2020). Emotion recognition in cats. *Animals*, 10(7), 1107. <https://doi.org/10.3390/ani10071107>
- Saito, A., & Shinozuka, K. (2013). Vocal recognition of owners by domestic cats (*Felis catus*). *Animal cognition*, 16(4), 685-690. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0620-4>
- Schötz, S. (2014). A pilot study of human perception of emotions from domestic cat vocalisations. In *Proceedings of Fonetik* (Vol. 201, pp. 95-100).
- Schötz, S., & van de Weijer, J. (2014). A Study of Human Perception of Intonation in Domestic Cat Meows. In N. Campbell, D. Gibbon, & D. Hirst (Eds.), *Social and Linguistic Speech Prosody: Proceedings of the 7th international conference on Speech Prosody* <https://fastnet.netsoc.ie/sp7/sp7book.pdf>
- Siegel S, Castellan NJ (1988) Nonparametric statistics for the behavioral Sciences, 2nd edn. McGraw-Hill, New York.
- Takagi, S., Arahori, M., Chijiwa, H., Saito, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2019). Cats match voice and face: cross-modal representation of humans in cats (*Felis catus*). *Animal cognition*, 22(5), 901-906. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01265-2>
- Takagi, S., Chijiwa, H., Arahori, M., Saito, A., Fujita, K., & Kuroshima, H. (2021). Socio-spatial cognition in cats: Mentally mapping owner's location from voice. *PLoS one*, 16(11), e0257611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257611>
- Vitale, K.R., Udell, M.A.R. (2019). The quality of being sociable: the influence of human attentional state, population, and human familiarity on domestic cat sociability. *Behavior Processes* 158:11–17. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.026>

Supplementary Material

Supplemental figure 1. Screenshots of a selection of presented videos, representative of the four behavioural categories: contentment, discontentment, solicitation, predatory behaviour.



Supplemental figure 2. Participants demographics. Experience with animals, age categories and personal experience with pet companions.



DISCUSSION GENERALE

1 - Contexte et principaux résultats

L'objectif de cette thèse était d'explorer la communication entre l'humain et le chat compagnon, afin d'apporter une meilleure compréhension de la relation pouvant se construire entre les individus de ces deux espèces différentes et, ainsi, mieux situer la place actuelle du chat au sein des foyers humains. Cet objectif est à replacer dans le contexte global de l'importance de favoriser le bien-être des chats et subséquemment des humains qui partagent leur quotidien, la connaissance de l'autre s'avérant essentielle à la construction de relations paisibles et enrichissantes, pour l'un comme pour l'autre.

Nous avons pu mettre en évidence que, lorsqu'ils s'adressent aux chats, les humains utilisent un type de discours dont les caractéristiques acoustiques se rapprochent du discours adressé aux très jeunes enfants, utilisant notamment une voix plus aigüe. Nous avons donc mis en évidence l'existence d'un « Cat-directed Speech » (CDS) spécifiquement adressé aux chats. L'utilisation de ce type de discours témoigne de la place particulière qu'occupent les chats au sein de nos foyers et de l'attachement que les humains ont pour leurs compagnons félins puisque, comme le confirme une étude récente (Bouma et al. 2022), sinon comme des enfants, nous les considérons *a minima* comme des membres de la famille à part entière.

Puis, nous avons pu voir que les chats portaient une plus grande attention au CDS, mais seulement lorsqu'il était émis par leur propre humain. A la diffusion de la voix d'un inconnu émettant du CDS, les chats de notre étude n'ont pas montré de réaction plus importante qu'à l'écoute de ces mêmes voix en ADS (discours adressé à un adulte humain). Ces résultats soulignent la relation particulière qui se construit au sein d'une dyade humain-chat, les chats ne généralisant pas leur attention accrue au CDS à tous les humains, comme c'est le cas des chiens. Ainsi, il y a manifestement une forme d'apprentissage de la part des chats : lorsque leur humain utilise une voix plus aigüe, cela leur est adressé et ils y répondent. Le message véhiculé par l'humain est donc

efficace, puisque son chat le reçoit ; pourtant, lorsque ce message provient d'un inconnu, le chat semble y prêter peu d'attention.

Les premiers travaux de cette thèse ont exploré la communication vocale entre l'humain et le chat. En nous basant sur des protocoles expérimentaux établis, nous avons pu mettre en évidence de nouveaux éléments de compréhension sur la communication vocale adressée au chat par l'humain et sur la réceptivité du chat à ce type de communication. Dans un second temps, il nous a paru opportun de nous intéresser également à la communication visuelle, afin de nous rapprocher d'un mode de communication plus naturel. En effet, comme nous l'avons vu, les signaux de communication sont rarement unimodaux et dans un contexte écologique, plusieurs canaux sont habituellement mis à contribution. Nous avons donc voulu explorer l'importance des différentes modalités dans le cadre de la communication entre l'humain et le chat.

Dans une troisième étude, nous avons pu mettre en évidence que les chats s'approchaient plus volontiers d'un humain qui envoyait des signaux visuels et bimodaux (visuels et vocaux), que des signaux vocaux seuls, voire aucun signal. D'ailleurs, la situation dans laquelle l'expérimentateur ne proposait pas de communication aux chats semblait être la plus inconfortable pour ces derniers, qui remuaient significativement plus la queue que dans les situations où la communication était engagée, de façon visuelle et bimodale. Ainsi, alors que les chats utilisent généralement des vocalises dans leur communication adressée aux humains, ils semblent se reposer plus volontiers sur des signaux visuels dans leur compréhension des messages que ces derniers leur envoient. L'utilisation du canal vocal par les chats pour s'adresser à un interlocuteur hétérosppécifique – qui semble favoriser ce mode de communication avec ses propres congénères – pourrait donc constituer une adaptation des chats à notre monde propre.

Au sujet de cette troisième étude, il nous a semblé opportun de revenir sur plusieurs points. D'une part, il est possible que l'incongruence du signal proposé dans le cadre de la modalité vocale – l'expérimentateur appelant le chat sans le regarder – ait constitué un élément perturbateur pour les

chats, qui alors auraient été moins prompts à venir au contact. En effet, Quaranta et ses collaborateurs (2020) ont montré que les chats avaient une préférence pour les signaux visuels et vocaux congruents plutôt qu'incongruents. Ils sont notamment capables d'associer un visage joyeux ou en colère, aux signaux vocaux correspondant, chez leurs conspécifiques comme chez l'humain. Par ailleurs, une autre étude a mis en évidence que les chats venaient plus facilement au contact d'un expérimentateur proposant des clignements lents des yeux (« slow blink ») que d'un expérimentateur adoptant une expression neutre (Humphrey et al. 2020). Or, dans la présente étude, la modalité vocale était la seule au sein de laquelle l'expérimentateur n'a pas proposé de clignements des yeux aux chats. D'autre part, l'objectif de cette troisième étude était de voir si les chats adaptent leurs canaux de communication en fonction des canaux de communication utilisés par l'humain. Dans l'hypothèse où les chats adapteraient leurs signaux de communication à l'humain, nous nous attendions à observer un plus grand nombre de comportements de « tail-up » (queue droite positionnée à la verticale, constituant une approche amicale) dans le cadre des communications visuelles et bimodales que vocales, ainsi qu'un plus grand nombre de miaulements dans le cadre des interactions vocales et bimodales que visuelles. Bien que nous n'excluons pas l'éventualité que cela soit lié à notre effectif réduit, nos résultats n'ont pas fait apparaître de différences significatives dans l'expression de ces comportements, en fonction des différentes modalités d'interaction proposées par l'humain. Il est également probable que les chats eussent exprimé des comportements différents dans le cadre d'une interaction avec un humain familier. En effet, l'expérimentateur étant peu familier, on ne peut exclure que les chats aient été partiellement inhibés dans leur communication, malgré les précautions prises par l'expérimentateur pour proposer une approche paisible. Il serait donc intéressant de répliquer ce protocole en remplaçant l'expérimentateur par un humain familier, avec lequel chaque chat testé entretiendrait une relation privilégiée. En effet, comme nous l'avons vu dans la seconde expérience de cette thèse, la communication entre un chat et un humain familier semble se distinguer de la communication entre un chat et un humain non familier.

Enfin, dans une dernière étude interrogeant la compréhension par les humains des signaux émis par les chats, nous avons pu mettre en évidence, là encore, une influence de la modalité du signal sur la compréhension interspécifique. En effet, les participants humains ayant répondu à notre questionnaire ont mieux compris les chats dans leur expression bimodale (vocale et visuelle) que visuelle, elle-même mieux interprétée que l'expression vocale. En d'autres termes, les signaux que nous comprenons le moins bien chez le chat sont les signaux vocaux. Alors que les miaulements sont un moyen de communication développé par les chats pour communiquer spécifiquement avec les humains (Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000, Brown & Bradshaw 2014, Yeon et al. 2011), on pourrait imaginer que c'est un outil de communication efficace pour eux (Prato-Previde et al. 2020). Or, il semblerait qu'encore aujourd'hui, alors que les chats font partie des animaux compagnons les plus populaires à travers le monde, les humains aient des difficultés à interpréter des signaux de communication qui leur sont destinés (Prato-Previde et al. 2020). Ainsi, bien que nous aurions tendance à considérer nos compagnons félins comme des membres de notre famille, il reste encore un peu de chemin à faire quant à la compréhension des signaux qu'ils nous envoient. Notons cependant un bien meilleur taux de réponses correctes que dans les dernières études ayant exploré la compréhension des signaux visuels et vocaux de chats par les humains (Dawson et al. 2019, Ellis et al. 2015a, Prato-Previde et al. 2020, Schötz 2014, Schötz & van de Weijer 2014), peut-être lié au choix des catégories des émotions et comportements présentés, qui étaient assez différents les uns des autres pour ne pas nécessiter trop de finesse d'analyse. Toutefois, comme dans les études citées, le niveau d'expérience avec les animaux s'est avéré avoir un effet significatif sur la proportion de bonnes réponses. A notre connaissance, c'est la première fois qu'une étude s'intéresse à la compréhension par les humains des signaux de communication des chats selon une perspective multimodale.

L'un des aspects abordés lorsque l'on considère la communication sous un angle multimodal, est l'importance de la redondance d'informations : dans les milieux encombrés, lorsque les informations visuelles sont difficiles à obtenir, la communication vocale doit être très claire. Dans le

cadre de la communication directe, il est possible d'être un peu moins précis en termes de signaux vocaux, ceux-ci étant complétés par des signaux visuels. D'ailleurs, Baraud et al. (2016) ont mis en évidence que les signaux vocaux et visuels n'apportent pas des informations redondantes mais complémentaires, permettant de réduire les ambiguïtés potentielles de signaux visuels émis seuls. Dans le cadre de la communication interspécifique entre l'humain et le chat, on pourrait émettre l'hypothèse que les signaux vocaux permettent d'attirer l'attention de l'interlocuteur, voire d'envoyer un message global un peu « flou ». Il est donc très important que ces signaux vocaux soient complétés par des signaux visuels, permettant d'affiner le sens du message véhiculé, pour l'émetteur comme pour le récepteur. Ainsi, il est logique que le message vocal seul, pour l'humain comme pour le chat, véhicule des informations incomplètes. D'où l'importance d'encourager les humains à porter une attention particulière aux signaux visuels proposés par leurs chats et de ne pas simplement se baser sur des modalités vocales pour interpréter les comportements de leurs compagnons félins. On peut citer notamment l'exemple du ronronnement qui, en fonction du contexte, peut avoir des significations très différentes : c'est la lecture globale des signaux émis par le chat qui permettra de trancher.

Comme nous l'avons vu à travers ces différents travaux, la communication entre l'humain et le chat repose sur des mécanismes qui lui sont propres. Le chat moderne n'est pas un simple commensal avec lequel nous partageons un environnement commun, c'est un compagnon au cœur de la famille, dont nous prenons soin et avec lequel nous interagissons quotidiennement.

2 - L'attachement, au cœur de la relation

a. Les mécanismes de l'attachement

Au cours de leur existence, les animaux humains et non-humains établissent des rapports de diverses natures. Ils forment des liens qui peuvent être plus ou moins durables, impliquer deux individus ou plus, et même présenter, chez certaines espèces, une valeur affective. C'est notamment

le cas de l'attachement (Grisé-Blais 2017). Un des cadres théoriques les plus utilisés dans l'étude de l'attachement est celui défini par le psychiatre anglais John Bowlby, à travers ses travaux sur la relation mère-enfant. Selon Bowlby (1958), le lien d'attachement permettrait à un organisme non encore autonome de recevoir protection et soins de la part d'un organisme mature, habituellement le parent biologique. Ainsi, dans une perspective évolutive, il met l'emphase sur la valeur adaptative des comportements d'attachement. Pour lui, l'attachement est un système biologique de comportements « instinctifs » destinés à assurer la survie d'une espèce, en maintenant une proximité entre un juvénile et sa figure d'attachement, qui prendra soin de lui. Il s'agit donc d'un besoin primaire, vital et distinct des besoins de sustentation ou de reproduction. Pour construire sa théorie, Bowlby s'est inspiré des travaux de ses contemporains, notamment les éthologistes Lorenz et Hinde et le psychologue Harlow. Il s'est principalement intéressé à ce phénomène chez les humains, sans pour autant considérer qu'il leur serait propre (Bowlby, 1991).

Dans le cadre de la relation mère-petit, c'est l'interaction entre les deux protagonistes qui favoriserait la construction d'un lien affectif particulier, ayant comme résultat l'apparition de comportements de recherche de proximité et de contact, l'un envers l'autre. Bowlby (1958) décrit des comportements apparaissant spontanément chez le nouveau-né humain, qu'il juge analogues à ceux observés chez les jeunes de différentes espèces. Cet éventail de comportements inclut par exemple les cris ou les pleurs, à même d'attirer l'attention et l'empathie du congénère adulte, l'agrippement, qui contribue à maintenir le contact, ou encore le sourire (Leboucher & Mallet 2021). Ces comportements permettent au jeune de recevoir, en retour, soins et protection de la part de ses parents. Ce lien est indispensable à la survie du jeune individu, mais aussi à son bon développement psychique, comme en témoignent les travaux de Harlow (1958), qui révèlent les conséquences dévastatrices de l'isolement précoce chez de jeunes macaques rhésus. Ainsi, la réponse adaptée et sensible du parent aux besoins de son enfant aura pour résultat essentiel de le sécuriser, afin qu'il puisse plus tard s'éloigner et aller explorer son environnement avec confiance (Grisé-Blais 2017). Cet

effet de base sécure, théorisé par Ainsworth (1989), est fondamental pour le bon développement des enfants.

L'instauration du comportement maternel chez les mammifères dépend donc de la coïncidence entre deux événements : d'une part, l'émission, par le nouveau-né, de certains stimuli (odeurs, cris, contacts) ; d'autre part, une modification de l'état neuroendocrinien de la mère, qui la rend plus sensible à ces stimuli (Leboucher 2012). Cette théorie oblige à reconnaître que si l'enfant entretient des relations affectives avec ses parents, ce n'est pas seulement parce qu'ils ont pris soin de lui, mais aussi parce qu'il a lui-même cherché à établir un lien avec eux. Il leur doit beaucoup, mais il est aussi en partie responsable de la mise en place du lien qui les unit (Leboucher & Mallet 2021).

Par la suite, la théorie de l'attachement a été transférée à d'autres situations de la vie d'un animal, avec notamment le développement, à partir des années quatre-vingt, d'études concernant « l'attachement social », c'est-à-dire la mise en place et le maintien de liens affectifs particuliers durables entre partenaires autres que les parents et leurs enfants (Brent et al. 2014, Feldman 2017, Hazan & Shaver 1987, Young & Wang 2004). On voit donc le terme « attachement » accompagné du qualificatif social désormais utilisé *« pour décrire les liens motivés par un besoin de sécurité individuelle et une recherche de proximité à l'autre, qu'un animal, humain ou non humain, développe avec un congénère privilégié – parent, enfant, partenaire sexuel ou ami ou avec un individu d'une autre espèce – liens qui, lorsqu'ils s'instaurent harmonieusement, affectent positivement l'existence des individus qui les établissent »* (Leboucher & Mallet 2021).

Par exemple, les comportements qui suscitent l'attachement sont des activités gratifiantes, qui procurent du plaisir. De récentes observations s'appuyant sur la neuro-imagerie humaine confirment l'implication, dans les phénomènes d'attachement social, de régions nerveuses impliquées dans le circuit de la récompense (Bartels & Zeki 2004, Fisher et al. 2006, Fisher et al. 2010). Le circuit de la récompense, réseau de neurones du système nerveux central, a pendant longtemps été étudié pour son implication dans les phénomènes d'addiction, avant que l'on ne s'aperçoive que son rôle

« naturel » était le renforcement positif des comportements indispensables à la survie de l'espèce (Leboucher & Mallet 2021). Chez l'humain, il a été mis en évidence que l'activation de certaines structures nerveuses liées au circuit de la récompense était plus marquée chez les personnes rejetées mais toujours amoureuses que chez les personnes heureuses en amour. Ce qui suggère une addiction au partenaire perdu. L'attachement social reposerait-il sur des mécanismes d'addiction ? Dans un article au titre provocateur (« *Is social attachment an addictive disorder?* »), Insel (2003) a recensé de nombreuses études dévoilant l'importance du circuit de la récompense chez l'animal humain et non-humain, tant dans l'attachement parental que dans celui que notre espèce qualifierait de « conjugal » (Leboucher 2012).

On sait que le circuit de la récompense met en œuvre des messagers chimiques, ou neuromédiateurs, tels que la dopamine, la sérotonine ou la noradrénaline. Dans le cadre des mécanismes biologiques de l'attachement, l'importance d'une autre molécule, ainsi que de son action stimulante sur ce circuit, a été mise en évidence : l'ocytocine (Donaldson & Young 2008, Young & Wang 2004). De façon anecdotique, c'est chez la chatte parturiente qu'a été découverte, au début du 20^e siècle, cette molécule produite par l'hypophyse, en premier lieu pour des propriétés contractiles (Santi 2018). Commercialisée et prescrite dès le milieu du 20^e siècle pour induire le travail lors de l'accouchement et favoriser la lactation, l'ocytocine a par la suite largement été étudiée pour ses autres propriétés, notamment pour son effet sur les comportements affiliatifs. En effet, s'il a d'abord été mis en évidence que l'ocytocine avait un rôle, dès la naissance, dans l'attachement entre les mammifères femelles et leurs petits, on sait aujourd'hui qu'elle joue aussi un rôle dans les comportements reproducteurs (Garrison et al. 2012). En outre, chez l'humain, elle est impliquée dans les comportements sexuels mais aussi les comportements sociaux ; elle augmenterait même la confiance (Bartz et al. 2011, Carter 1992, Kosfeld et al. 2005). A la fois hormone, agissant au niveau périphérique (utérus, mamelles) et neuromédiateur agissant sur le système nerveux central, l'ocytocine est communément appelée « hormone de l'attachement », ou « hormone du plaisir ».

Comme mentionné plus haut, l'attachement dans l'acception actuelle du terme, peut également intervenir dans des relations interspécifiques. Il a d'ailleurs été mis en évidence que des mécanismes biologiques similaires étaient mis en œuvre. Dans le cadre de la relation humain – chien, il a été rapporté que des interactions calmes et positives induisent une augmentation de la concentration d'ocytocine chez les deux protagonistes de la relation (Handlin et al. 2011, Miller et al. 2009, Nagasawa et al. 2009, Odendaal & Meintjes 2003). Nagasawa et ses collaborateurs (2015) parlent d'une « boucle positive » régulée par l'ocytocine. Les résultats de leur étude montrent que l'administration d'ocytocine par voie nasale à des chiens augmente le nombre de regards vers leur propriétaire. Ces échanges de regard conduisent à une augmentation de la sécrétion d'ocytocine chez l'humain et facilitent ses comportements affiliatifs, ce qui entraîne en retour une augmentation de la concentration d'ocytocine chez le chien. Ce système de sécrétion d'ocytocine réciproque, similaire à ce qui a été rapporté chez l'humain dans les interactions parent - bébé, pourrait être à l'origine des effets bénéfiques psychophysiologiques des interactions humain – animal (Beetz et al. 2012, Jeannin 2016).

Ainsi, bien que la sécrétion d'ocytocine n'ait pas encore été explorée dans le cadre de la relation humain – chat, on peut supposer que ce même mécanisme pourrait favoriser la mise en place de liens préférentiels entre les humains et les chats. Un nombre croissant d'études scientifiques pointent d'ailleurs l'existence de mécanismes d'attachement au sein de la relation humain-chat, parfois comparables à ceux de la relation parent-enfant, que l'on se positionne point de vue de l'humain, comme de celui du chat.

b. Du côté de l'humain

L'attachement de l'humain envers les chats est un sujet encore relativement peu étudié, bien qu'une attention croissante y ait été portée ces dernières décennies. Dans une étude considérant à la fois le point de vue de l'humain et celui du chat, Eriksson et ses collaborateurs (2017) ont mis en

évidence qu'après une plus longue période de séparation, les humains initiaient plus de contacts vocaux avec leurs chats, indiquant l'importance de ce petit félin dans leur quotidien. Par ailleurs, diverses recherches ont montré que les humains développent des liens émotionnels forts avec leurs animaux compagnons et que ces liens engendrent des bénéfices physiques et psychologiques (Barker & Wolen 2008, Janssens et al. 2020). Ils nous apaisent, nous sécurisent, deviennent même le réceptacle de manques ou de besoins affectifs (Jeannin 2016). Les animaux compagnons permettent également de diminuer le stress et l'anxiété, les personnes vivant à leur contact sembleraient moins déprimées. Les personnes vivant avec des chiens et des chats seraient également en meilleure santé : ils présentent moins de problèmes cardiaques grâce à la diminution de pression sanguine et vont moins consulter le médecin.

L'un des mécanismes qui pourrait être impliqué dans l'attachement de l'humain aux animaux compagnons est la présence, chez ces derniers, de caractéristiques néoténiques. La néoténie correspond à la conservation, à l'âge adulte, de caractères juvéniles physiques et/ou comportementaux. Les caractéristiques faciales infantiles incluent un visage large et rond, un front haut et saillant, de larges yeux, un petit nez et une petite bouche (figure 11 ; Lorenz 1971). Chez le chien, les caractéristiques néoténiques ont été favorisées par la domestication, avec l'apparition au fil du temps de races d'apparence de plus en plus juvénile. Bien que l'apparence du chat soit très peu modifiée par rapport à son ancêtre sauvage, on retrouve dans sa physionomie les caractéristiques néoténiques précitées. De plus, comme nous l'avons vu en introduction de ce manuscrit, on retrouve également chez le chat compagnon une forme de néoténie comportementale, notamment avec les miaulements, le ronronnement, ou encore le comportement de « tail-up ». Il a par ailleurs été mis en évidence que les caractéristiques faciales infantiles sont des stimuli qui captent l'attention de manière très rapide et inconsciente, induisant des réponses affectives, dont une tendance aux soins et à l'engagement social (Sherman & Haidt 2011). Il est donc probable que la présence de caractéristiques physiques et comportementales juvéniles chez les animaux compagnons contribue à

notre attirance pour ces espèces, les caractéristiques faciales infantiles étant préférées aussi bien chez les chiens que chez les chats (Archer & Monton 2011, Serpell 2004).

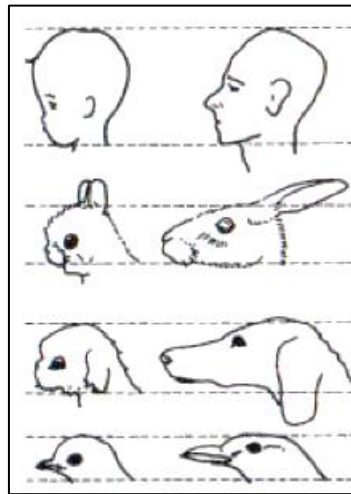


Figure 11. Caractéristiques faciales juvéniles. Lorenz, 1971.

Ainsi, les caractéristiques néoténiques des chats induiraient chez nous une propension à leur prodiguer des soins, à les considérer comme des êtres dépendants, parfois même comme notre propre progéniture. La notion de PDS illustre bien ce mécanisme. Pour rappel, lorsqu'ils s'adressent à leur animal compagnon, les humains produisent un type de discours spécifique, communément appelé PDS (Pet-directed Speech). Il a été mis en évidence que ce discours, caractérisé notamment par une intonation plus aiguë et des modulations de voix plus grandes, présente une grande similarité avec le discours adressé aux bébés humains (Ben-Aderet et al. 2017, Benjamin & Slocombe 2018, Burnham et al. 1998, 2002, Jeannin et al. 2017b). Cette notion ayant jusqu'à présent été majoritairement étudiée chez le chien, la mise en évidence d'un Cat-directed Speech spécifiquement adressé au chat, confirme la place du chat compagnon en tant qu'être d'attachement. En effet, une des hypothèses pour expliquer l'existence de ces discours spécifiques adressés aux bébés et aux animaux compagnons, est qu'ils permettraient d'attirer l'attention de l'interlocuteur, de connecter avec ses besoins émotionnels et ainsi de motiver l'interaction affiliative (Benjamin & Slocombe 2018).

Récemment, il a été rapporté que certains traits de personnalité chez les humains, pouvaient exercer une influence sur le bien-être et le comportement de leurs chats, mécanisme que l'on retrouve dans la relation parent-enfant (Finka et al. 2019). Déjà en 2005, Bagley & Gonsman examinaient la relation entre la personnalité des humains et leur attachement à leurs animaux, en utilisant un test de personnalité associé au « Lexington attachment to pets scale » (LAPS), un outil développé pour mesurer l'attachement aux animaux compagnons (Johnson, et al. 1992). Dans leur étude, les personnes idéalistes avaient ainsi des scores d'attachement plus forts que les personnes rationnelles. Ils ont également rapporté que la force de l'attachement augmentait avec le temps de vie partagé avec les animaux compagnons et le nombre d'animaux au sein du foyer. On peut noter que l'attachement aux animaux n'était corrélé ni au genre de l'humain, ni à son statut marital, ni à sa préférence pour les chiens ou les chats. Dans une étude réalisée auprès de propriétaires de chats et de volontaires d'association de protection animale, Dinis & Martins (2016) ont couplé d'utilisation du LAPS à des mesures du rythme cardiaque et de la pression sanguine. Leurs résultats ont mis en évidence que le temps passé avec des chats peut réduire le rythme cardiaque et la pression sanguine – et que cette réduction est généralement plus prononcée chez les propriétaires de chats. Chez ces derniers, les niveaux d'attachement mesuré par le LAPS étaient positivement associés à la réduction des mesures métaboliques en présence de leur chat. Ici encore, la durée de vie partagée avec un chat était corrélée au niveau d'attachement rapporté. Ainsi, il est intéressant de noter que, dans les bénéfices associés à la vie en compagnie des animaux, le niveau d'attachement pour l'animal compagnon est un facteur à prendre en compte.

L'attachement des humains aux animaux qui partagent leur vie ne fait donc aujourd'hui plus de doute. Seulement, les animaux compagnons ne doivent pas se substituer pas aux relations humaines : ils doivent les compléter et les enrichir, apportant à la vie des humains une dimension complémentaire.

c. Du côté du chat

Notons que la notion de lien émotionnel fait référence au lien qu'un individu entretient avec un autre individu (Ainsworth 1989). Le lien n'implique pas nécessairement de réciprocité, à la différence de la relation qui implique un échange entre deux protagonistes. Ainsi, bien qu'il soit possible d'affirmer qu'un humain soit lié affectivement à son animal compagnon, cela ne signifie pas nécessairement que ce dernier partage un lien affectif avec son propriétaire (Jeannin 2016).

Un lien d'attachement potentiel des animaux non-humains envers leurs donneurs de soins (« caregivers ») a été étudié à plusieurs reprises, à travers l'adaptation du test de la situation étrange d'Ainsworth, test conçu à l'origine pour de jeunes enfants (Ainsworth 1981). Ce test, réalisé en laboratoire, avait pour objectif de mettre les enfants dans une situation non familière, permettant d'observer directement leurs comportements d'attachement. La procédure inclut des périodes de séparation et de réunion avec le parent – qui dans les expériences fondatrices était la mère – et des épisodes où un étranger entre la pièce. À l'aide de cette méthode, Ainsworth a examiné les relations mère-enfant et a mis en évidence que, bien que la majorité de ces relations impliquent réconfort et sécurité, d'autres semblent conflictuelles et/ou tendues. Elle a ainsi identifié ce qu'il est convenu d'appeler des patrons d'attachement : le patron sécure, le patron ambivalent et le patron évitant (Grisé-Blais 2017). Selon Ainsworth, les enfants sécures utilisent leur mère comme une base de sécurité, ou d'ancrage, pour l'exploration. Ils peuvent protester si elle sort de la pièce, mais sont suffisamment rassurés par son retour pour recommencer à explorer. Ils montrent une nette préférence pour leur figure d'attachement, bien qu'un étranger puisse les rassurer en son absence. Les enfants évitants montrent peu de signes de stress au départ de leur mère. Ils initient peu d'échanges affectifs et se comportent avec elle de la même façon qu'avec les étrangers. Les enfants ambivalents peuvent rechercher la proximité physique de leur mère, mais ils ne l'utilisent pas comme une base de sécurité pour l'exploration. Ils sont préoccupés par la disponibilité de leur mère et

recherchent son contact avant qu'elle sorte de la pièce, mais résistent à ce contact ou à l'offre de réconfort lorsqu'elle revient (Ainsworth et al. 2015).

Ainsi, en 2007 déjà, Edwards et ses collaborateurs avaient conclu à un attachement du chat envers son humain donneur de soins, il leur a cependant été reproché d'avoir trop simplifié la procédure élaborée par Ainsworth et ses collaborateurs (Grisé-Blais 2017, Potter & Mills 2015). Il a par la suite été mis en évidence que les chats peuvent montrer un attachement sécurisé envers leurs humains et présentent même les trois patrons d'attachements définis par Ainsworth (Vitale et al. 2019). En utilisant un test dérivé du test de « la situation étrange », Vitale et ses collaborateurs ont trouvé que 60 % des chats montrent un attachement sécurisé envers leur propriétaire alors qu'environ 40% des chats montrent un attachement insécuré (ambivalent ou évitant), ce qui est assez proche des résultats observés chez les enfants et les chiens (Ainsworth et al. 2015, Palestrini et al. 2005, Palmer & Custance 2008, Prato-Previde et al. 2003, Rehn & Keeling 2016, Topál et al. 1998). Les auteurs ont trouvé cette distribution chez les chatons comme chez les chats adultes, ce qui suggère une stabilité de l'attachement dans le temps. Ainsi, les chats sécurés considèrent leur humain comme une base d'ancrage, ce qui leur permet d'explorer leur environnement en toute confiance. Cela implique que cet attachement interspécifique pour l'humain existe bel et bien et que les chats compagnons sont des animaux doués de capacités sociales, qui peuvent s'attacher aux humains selon des mécanismes proches de ceux de la relation parent – enfant.

D'autres études récentes vont également dans le sens d'un attachement du chat envers l'humain. Par exemple, il a été mis en évidence que les chats interagissaient plus avec leurs propriétaires après une longue séparation (Eriksson et al. 2017). Cette étude, mentionnée dans la section précédente, s'est intéressée aux comportements des humains, mais aussi à ceux des chats, les intégrant au sein d'une relation réciproque. Du côté des chats, il a été mis en évidence que ces derniers ronronnaient et initiaient plus d'interactions avec leurs humains après une plus longue période de séparation, suggérant que l'humain joue une part importante dans l'environnement

relationnel du chat. Le lecteur suivant le fil de cet écrit pourrait être tenté de considérer que la réaction du chat serait liée à l'augmentation de l'initiation des contacts par l'humain. Or, les auteurs de l'étude en question n'ont pas trouvé de corrélation entre le temps de ronronnement et le temps du contact initié par l'humain. Dans une étude réalisée la même année, Kristin Vitale et ses collaborateurs ont observé que la plupart des chats, y compris les chats de refuge, lorsqu'ils avaient le choix entre plusieurs stimuli, choisissaient l'interaction sociale avec l'humain en priorité, plutôt que de la nourriture, des odeurs ou des jouets (Vitale et al. 2017). On est bien loin de l'image du chat ingrat et indépendant que l'inconscient collectif veut encore parfois lui donner. Le chat moderne est bien un membre à part entière de nos familles, un compagnon.

A ce constat d'un attachement intégré au cœur de la relation entre l'humain et l'animal compagnon, Leboucher et Mallet (2021) posent la question suivante : serions-nous parvenus au stade ultime de la désanthropisation du concept d'attachement, ou ne faut-il y voir que le reflet de l'anthropisation de nos animaux compagnons ?

3 - Un risque de dérive : l'anthropomorphisme

Rappelons que l'anthropomorphisme est l'attribution de caractéristiques de la morphologie ou du comportement humain à d'autres entités, tels que des animaux, des objets, des dieux, etc. En littérature on parle parfois de « personnification ». Une des raisons du choix de vivre avec des animaux compagnons est qu'ils sont pour l'humain une source de support « social » et émotionnel, fonction particulièrement observée chez les humains attribuant des caractéristiques humaines à leurs animaux (Ines et al. 2021, Serpell 2003). Beaucoup d'humains pensent que leur chat ressent leurs émotions et peut percevoir lorsqu'ils éprouvent des hauts et des bas. Par extension, ces personnes considèrent leur chat comme un compagnon en capacité d'écouter leurs problèmes émotionnels (Downey & Ellis 2008). Or, considérer son chat comme un ami, un membre de la famille,

DISCUSSION GENERALE

voire comme un enfant, pourrait engendrer une dérive liée au fait de lui attribuer des caractéristiques ou capacités de compréhension humaines.

En effet, à travers un questionnaire en ligne diffusé à grande échelle et ayant permis d'obtenir des réponses auprès de plus de 1800 propriétaires de chats allemands, Bouma et ses collaborateurs (2022) ont cherché à identifier l'influence d'une perception anthropomorphique potentielle des chats sur le mode de vie de ces derniers. Leurs résultats ont montré que 52% des humains questionnés considéraient leur chat comme un membre de la famille, 27% comme un enfant et 7% comme leur meilleur ami, alors que seuls 14% le considéraient comme un animal de compagnie. Ainsi, la majorité des humains ont décrit leur relation avec leurs chats utilisant une terminologie humaine. Par ailleurs, la représentation que les humains avaient de leurs chats s'est effectivement avérée avoir des conséquences sur le mode de vie de ces derniers. Les humains considérant leurs chats comme un enfant ou un meilleur ami les décrivent comme loyaux, empathiques, égaux à la famille, et dépendant d'eux pour l'attention et les soins. Leurs chats sont moins souvent gardés par des personnes en leur absence, ont plus souvent accès à la chambre et moins souvent un accès libre à l'extérieur. De plus, les humains considérant leurs chats comme des enfants ont plus souvent plusieurs chats. Presque 80% des humains considérant leurs chats comme un animal compagnon leur permettent un accès à l'extérieur, alors que seuls 52% des personnes considérant leurs chats comme des enfants les laissent sortir, seuls 22% de ces derniers ayant un accès libre à l'extérieur.

Ainsi, les personnes ayant une perception intime de leur relation avec leur chat auraient une plus grande tendance à anthropomorphiser les comportements de ces derniers. Percevoir les chats comme de petits humains peut provoquer une inadéquation entre les attentes des humains et les besoins des chats. Par exemple, les humains témoignent de leur affection en se serrant dans les bras, ce qu'ils font souvent avec leurs chats. Cependant, ces derniers peuvent percevoir ces étreintes, sinon comme une agression, comme une intrusion dans leur espace personnel, voire une contention les empêchant d'être libre de leurs mouvements. L'anthropomorphisme peut également avoir des conséquences sur la perception des signaux de communication des chats par les humains, qui,

comme nous l'avons vu, n'excellent pas toujours dans leur compréhension des signaux visuels et vocaux émis par les chats. Par ailleurs, il est possible que les humains surinterprètent les capacités sociales de leurs chats, ne comprenant pas qu'ils ne s'entendent pas nécessairement avec leurs conspécifiques. De la même façon, les humains peuvent surinterpréter les capacités de compréhension de leurs chats, s'attendant à ce qu'ils puissent comprendre et respecter les règles de vies imposées par un cadre humain : ne pas monter sur la table, ne pas faire ses griffes, ne pas « voler » les restes dans les poubelles... et tant d'autres choses encore.

Par ailleurs, il a été mis en évidence que les personnes n'ayant pas d'expérience avec les chiens et les chats, interprétaient leurs comportements et expressions faciales de manière plus anthropomorphique qu'éthologique, le pourcentage de bonnes réponses étant significativement plus important chez les propriétaires d'animaux (Bahlig-Pieren & Turner en 1999). Ainsi, l'expérience que nous avons des animaux dans notre vie quotidienne pourrait nous aider à mieux les comprendre. De quoi réfléchir à l'importance de sensibiliser les propriétaires de chiens et de chats aux signaux de communication utilisés par leurs compagnons. Ainsi, les humains pourraient intégrer que, s'ils peuvent considérer l'animal avec lequel ils partagent leur vie comme un membre de la famille, il s'agit bien d'une espèce différente, avec des besoins et des capacités qui lui sont propres, dont il faut apprendre à cerner et respecter les besoins et façons de communiquer.

Bien sûr, quand affect et mécanismes d'attachement entrent en jeu, il est difficile d'éviter toute forme d'anthropomorphisme, celui-ci favorisant d'ailleurs l'empathie envers les animaux non-humains (Young 2018) et donc la création de liens intimes avec eux. Cependant, une meilleure connaissance des animaux avec lesquels nous vivons pourrait permettre de considérer leurs comportements de manière plus objective et ainsi favoriser une meilleure intégration de ces derniers dans notre environnement. Dans une société contemporaine où la place des chats se retrouve au cœur des foyers, une meilleure connaissance de leurs comportements et une meilleure diffusion de cette connaissance auprès des humains qui partagent leurs vies, est nécessaire pour respecter leur intégrité et favoriser leur bien-être.

4 - De l'importance de considérer le bien-être animal

a. Définitions et concepts

Comme nous l'avons vu, beaucoup d'humains considèrent aujourd'hui leur animal compagnon comme un membre de la famille à part entière. La loi accompagne l'évolution de ces représentations : depuis 2015, le Code civil ne considère plus les animaux comme des « biens meubles » mais comme des « êtres vivants doués de sensibilité » (Loi du 16 février 2015, Article 515-14). Il est important de considérer les deux dimensions du terme « sensible » : une dimension strictement sensorielle – qui peut éprouver des sensations – et une dimension psychique – qui est capable de ressentir des émotions. Bien qu'il ait été reconnu dès les années 1960 que les animaux étaient des êtres sensibles et pouvaient souffrir, l'attribution de capacités cognitives au-delà de la souffrance était alors considérée comme anthropomorphique et non scientifique (Mormède et al. 2018). De façon paradoxale, la vision contemporaine du bien-être des animaux était pourtant anthropocentrée, puisqu'il incombait aux humains de satisfaire les besoins des animaux, besoins eux-mêmes définis par les humains. Ainsi, l'analyse portait sur la bientraitance plus que sur la compréhension du point de vue de l'animal non-humain. Le bien-être des animaux qui vivent sous la dépendance des humains prend une place de plus en plus importante dans notre société, en particulier dans le contexte des productions animales. Concepts et mises en œuvre initialement plutôt orientés vers les animaux d'élevage, de laboratoire ou de parc zoologique, ils intègrent progressivement l'animal compagnon, comme en témoigne une récente proposition de loi visant à améliorer le bien-être des animaux de compagnie (Dombrevail 2020).

Afin d'aborder ce sujet, il convient, dans un premier temps, de définir ce qu'on entend par « bien-être animal ». La définition qui nous a paru la plus actuelle, est celle proposée par l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (Anses 2018) : « *Le bien-être animal peut être défini comme l'état mental et physique positif lié à la satisfaction de ses*

besoins physiologiques et comportementaux, ainsi que de ses attentes. Cet état varie en fonction de la perception de la situation par l'animal ».

Et l'Anses de préciser :

*« Un **besoin** est une exigence de survie et de qualité de vie liée au maintien de l'homéostasie et aux motivations comportementales. On peut citer par exemple la soif, le couchage, l'exploration de l'environnement, les interactions avec les congénères. La non-satisfaction d'un besoin entraîne un état de mal-être et/ou de frustration pouvant induire des perturbations comportementales et/ou physiologiques (état de stress chronique par exemple) ainsi qu'un accroissement du risque de maladie. » (Anses 2018)*

*« Une **attente** est un processus mental généré par l'anticipation d'un évènement, auquel l'animal va se référer pour évaluer la valence de cet évènement, d'agréable à désagréable. Les attentes se traduisent par des réponses comportementales et physiologiques anticipatoires. Selon le niveau de satisfaction de ses attentes, l'individu ressent des émotions positives ou négatives. Les émotions négatives peuvent se traduire par des comportements de frustration ou de redirection. » (Anses 2018)*

L'Anse parle « d'état mental et physique » : il y a donc une **dimension mentale**, qui souligne le fait qu'une bonne santé n'est pas suffisante, il faut aussi prendre en compte ce que l'animal ressent. On peut considérer la présence d'émotions négatives, telles que le stress, la frustration, la douleur ou la souffrance, mais il faut surtout s'intéresser en premier lieu à la présence d'émotions positives, telles que la satisfaction ou le plaisir. Ces expériences positives peuvent se distinguer à travers le jeu, les comportements affiliatifs, ou encore certaines vocalisations. Favoriser les expériences positives est aussi une façon d'améliorer la santé des animaux et de façon plus globale, de leur donner une meilleure qualité de vie (Boissy 2007). Ainsi, le concept de bien-être prend aujourd'hui en compte une dimension qui ne l'était pas auparavant : celle du ressenti de l'animal dans son environnement, de sa perception. S'intéresser à son ressenti implique de considérer l'animal au niveau individuel, mais aussi dans son contexte. On détermine alors un niveau de bien-être pour un individu particulier

dans un environnement donné. L'environnement considéré peut être aussi bien physique, que relationnel (intra ou interspécifique).

La définition de l'Anses prend également en compte la notion de **satisfaction des attentes** des animaux. On évolue ici vers la considération de l'animal en tant qu'individu avec *des motivations, des préférences et des attentes qui lui sont propres* (Anses 2018).

Cette définition se démarque du concept de bien-être, cité plus haut, qui fait référence aux actions humaines positives envers l'animal qui est sous sa dépendance, mises en œuvre pour son bien-être. En effet, il est de la responsabilité de l'humain que la relation de l'animal à son environnement soit la plus harmonieuse possible. Si la bien-être est un préalable indispensable au bien-être des animaux, il est nécessaire cependant de s'intéresser à l'animal pour s'assurer de l'efficacité des mesures prises pour assurer son bien-être (Anses 2018). En effet, le bien-être dépend de la perception de chaque animal. La bien-être représente en quelque sorte le « moyen » et le bien-être le « résultat ». Ce sont deux choses différentes à évaluer : la bien-être est nécessaire mais n'est pas suffisante.

On ne peut aborder le bien-être animal et la bien-être sans évoquer le principe des cinq libertés (ou « five freedoms »), publiées par le Farm Animal Welfare Council en 1967. Il ne définit pas effectivement le bien-être animal, mais donne les conditions requises pour qu'il adienne. On peut en quelques sortes dire qu'il s'agit d'une définition opérationnelle, mettant en avant le caractère multidimensionnel du bien-être animal (FAWC 2009, Mormede et al. 2018). Ces conditions sont les suivantes :

- 1 - **Absence de faim et de soif**, par la possibilité d'accéder librement à de l'eau et de la nourriture saines pour le maintien d'un bon niveau de santé et de vigueur
- 2 - **Absence d'inconfort**, grâce à un environnement approprié, incluant abris et aires de repos confortables
- 3- **Absence de douleur, de blessures et de maladie**, par des mesures de prévention ou un diagnostic rapide, suivi du traitement approprié

4 - **Liberté d'expression d'un comportement normal**, grâce à un espace suffisant, des installations adaptées et la compagnie appropriée de congénères

5 - **Absence de peur et de détresse**, en veillant à garantir des conditions de vie et un traitement des animaux évitant toute souffrance mentale.

Le bien-être animal dépend donc de la satisfaction simultanée de l'ensemble de ces cinq composantes, mais aussi du respect des attentes psychologiques de l'individu. Ainsi, dans l'évaluation du bien-être animal, il convient d'utiliser des indicateurs liés à l'observation des animaux, notamment sanitaires et comportementaux.

Dans une version mise à jour de ce modèle, Mellor et al. (2020) intègrent les interactions humain – animal dans l'évaluation du bien-être animal. Ils ne parlent plus des cinq libertés mais de « 5 domaines », le point 4 ne concerne plus simplement les « comportements », mais les « interactions comportementales » que l'animal est en mesure de créer avec son environnement, aussi bien physique que relationnel. Cette actualisation permet de prendre en compte les conséquences positives ou négatives des comportements humains sur le bien-être des animaux dont ils ont la responsabilité, qu'il s'agisse de professionnels travaillant au contact d'animaux domestiques ou captifs, ou de propriétaires d'animaux compagnons. Mellor et al. (2020) décrivent explicitement les situations dans lesquelles les interactions humain – animal peuvent avoir un effet négatif ou positif sur le bien-être de l'animal, afin de compléter le modèle précédent.

Face à l'attente des citoyens français de mieux prendre en compte l'animal dans sa dimension d'être sensible, le ministère de l'Agriculture a mis en place un « Plan d'action prioritaire en faveur du bien-être animal, 2016-2020 », dont une des actions majeures a été création du Centre national de référence pour le bien-être animal. Le CNR BEA « *fédère les acteurs de la recherche, du développement et de la formation afin de valoriser et diffuser les connaissances, les innovations et les savoir-faire et faciliter l'intégration du bien-être animal dans la conception de systèmes d'élevage durables (animaux d'élevage, animaux de compagnie, faune sauvage captive).* » Il est intéressant de

noter que les travaux d'expertise du CNR BEA, acteur principal de la question du bien-être animal en France, concernent en grande majorité les animaux de ferme et très peu les animaux compagnons : ce déséquilibre serait-il représentatif de la considération et des moyens alloués à l'étude du bien-être des animaux compagnons dans notre pays ? En effet, la « Stratégie de la France pour le bien-être des animaux 2016 – 2020 », document édité par le ministère de l'agriculture (2016), traite surtout des animaux d'élevage, du lien entre bien-être animal et production, de l'importance de favoriser l'innovation. On ne voit qu'une mention très marginale des animaux de compagnie, concernant le commerce des animaux de compagnie, la lutte contre l'abandon et le trafic des chiens et des chats, la réglementation des rassemblements d'animaux de compagnie. Qu'en est-il des moyens alloués à la compréhension de leurs besoins et comportements ? au partage des connaissances à leur sujet ? Qu'en est-il de la régulation de leurs conditions de vie chez les particuliers ? du respect de leur intégrité et de leurs besoins spécifiques ?

b. Le bien-être du chat

Si les animaux compagnons sont peu représentés dans les études françaises s'intéressant au bien-être animal, les anglosaxons ont pris un peu d'avance sur le sujet. Dans le cadre de la recherche sur le bien-être du chien, ce sont les chiens de travail qui sont considérés, plutôt que les chiens compagnons. Il est par ailleurs intéressant de noter que les lignes directrices des organisations s'intéressant au bien-être des chiens de travail se sont faites en l'absence d'appui de la littérature scientifique. Une collaboration entre les organisations, la recherche et les intervenants semble nécessaire pour dégager des indicateurs fiables de bien-être (Mignot 2022).

Concernant le bien-être du chat, l'International Society of Feline Medicine publie en 2013 des directives sur la prise en charge et le bien-être des populations de chats, co-écrit par un collectif de vétérinaires, éthologues et spécialistes du comportement des chats (Sparkes et al. 2013). L'accent est

mis sur la responsabilité des humains dans la prise en charge et le respect du bien-être des chats, êtres sensibles avec lesquels ils coexistent.

Malgré le succès manifeste des chats à travers le monde, les connaissances scientifiques sur l'adéquation des foyers humains à leurs besoins spécifiques restent assez limitées (Foreman-Worsley & Farnworth 2019). L'accès à l'extérieur paraît bénéfique pour les chats, tant en termes de santé physique que mentale, leur permettant d'exprimer des besoins d'exploration et de prédation. Or, avec une urbanisation croissante, les accès à des espaces extérieurs se réduisent et un nombre croissant de chats sont hébergés strictement à l'intérieur. Les conséquences de la vie captive sur leur comportement et leur bien-être sont très peu explorées, les études manquant d'ailleurs parfois d'uniformité, standardisation et rigueur scientifique (Foreman-Worsley & Farnworth 2019). La diversité des foyers humains contribue fort probablement à la difficulté de développer des méthodes d'évaluation rigoureuses. La vie captive implique un degré de contrôle important de l'humain sur la vie du chat : ses lieux de repos, de griffades, d'élimination... son alimentation, sa reproduction... les individus – conspécifiques ou non – avec lesquels il partage son environnement... ses sorties, son rythme journalier, etc. Mieux appréhender les répercussions de la vie d'intérieur sur le bien-être des chats captifs et favoriser des aménagements pour minimiser ses potentiels effets négatifs, est un sujet de recherche essentiel et pourtant trop peu exploré.

i. L'influence de l'environnement social :

Dans le cadre de leur « captivité », les chats peuvent être exposés à des contextes sociaux représentant pour eux des défis (Finka 2022). Lorsque les capacités sociales individuelles ne permettent pas une adaptation suffisante, le bien-être des chats peut être compromis. Pour des animaux dont l'ancêtre était plutôt solitaire, les chats montrent une impressionnante capacité à cohabiter avec les humains, mais aussi avec d'autres chats. Cependant, on observe une grande variabilité interindividuelle dans cette capacité. De nombreux facteurs sont en jeu, comme les la sélection génétique, les expériences précoces, le tempérament, l'environnement physique et

relationnel... Ces facteurs peuvent avoir une influence sur l'adaptabilité des chats à des contextes variables et, *in fine*, leur bien-être. Par exemple, il a été mis en évidence que le nombre de chats dans un foyer, ainsi que l'ajout récent d'un chat inconnu dans un foyer, pouvait augmenter le nombre de conflits entre chats (Elzerman et al. 2020). Ce sont des paramètres sur lesquels les chats n'ont pas de contrôle et qui peuvent affecter leur bien-être. Cependant, la quantité et la distribution des ressources sembleraient être des éléments clés dans la prévention et la prise en charge des conflits intraspécifiques (Ramos & Reche 2016). Il a également été rapporté que la quantité de bacs à litière et de points d'alimentation était associée à une augmentation des comportements affiliatifs entre chats (Elzerman et al. 2020).

ii. L'influence de l'environnement humain :

On sait aujourd'hui que les caractéristiques des humains et la façon dont ils interagissent avec leurs compagnons non-humains peuvent influencer le comportement des chats (Mertens 1991), constituant même un facteur déterminant dans la mise en œuvre du bien-être de ces derniers. Par exemple, il a rapporté que la zone du corps caressée avait une influence sur la réponse comportementale des chats (Ellis et al. 2015b). Une stimulation de la région caudale ayant tendance à entraîner plus de comportements agressifs ou indicateurs d'inconfort, une stimulation de la zone temporale ayant tendance à favoriser les comportements affiliatifs dirigés vers l'humain. On peut également noter que l'humeur des humains influence la façon dont ils interagissent avec leurs chats, ayant pour effet une conséquence directe sur le bien-être de ces derniers (Turner & Rieger 2001).

La façon d'interagir, mais aussi certaines expressions faciales ou posturales des humains peuvent encourager une réponse positive des chats, représentative de leur perception positive de la présence de l'humain et donc de leur bien-être. On peut citer pour exemple l'étude d'Humphray et ses collaborateurs (2020), ayant mis en évidence que des chats approchaient plus facilement un humain inconnu s'il présentait des séquences de clignement lent des yeux, plutôt qu'une expression neutre. Il a également été rapporté que les chats passaient plus de temps en contact avec leur

humain lorsqu'il affichait une expression faciale et posturale joyeuse plutôt que de colère (Galvan & Vonk 2016).

De façon plus globale, certains traits de personnalité chez les humains peuvent exercer une influence sur le comportement de leur chat, mais aussi sur son bien-être (Finka et al. 2019). Dans cette étude déjà citée, les personnalités des humains ont été mesurées à l'aide du « Big Five Inventory », questionnaire permettant de faire ressortir cinq dimensions de la personnalité : l'agréabilité, le caractère consciencieux, l'extraversion, le névrosisme et l'ouverture. Les personnes avec un plus grand névrosisme ont montré une plus grande tendance à limiter l'accès à l'extérieur, et à percevoir leurs chats comme ayant des « problèmes comportementaux », exprimant plus de comportements agressifs et anxieux, plus de maladies liées au stress, plus de problèmes de santé et de surpoids. Les autres dimensions étaient généralement corrélées avec des conditions de vie et des comportements plus positifs. Par exemple, une plus grande extraversion était associée à une plus grande probabilité que le chat bénéficie d'un accès libre à l'extérieur, une plus grande agréabilité était associée à des humains rapportant être satisfaits de leur chat et considérant ce dernier comme ayant un poids normal. Enfin, les personnes les plus consciencieuses étaient associées à des chats exprimant moins de comportements d'anxiété, d'agressivité et d'évitement, mais ayant un mode de vie plus grégaire. Les auteurs concluent que le lien existant entre la personnalité d'un donneur de soin (« care giver ») et les soins donnés au dépendant, peuvent sortir du cadre de la famille et s'étendre aux soins apportés aux animaux compagnons, tout du moins ici au chat. Cette dimension, affectant le comportement de ces derniers, apparaît être en lien direct avec le bien-être des animaux considérés.

iii. La difficulté d'objectiver le bien-être du chat compagnon

Il est important de noter que la plupart des études ayant exploré les facteurs environnementaux, sociaux ou relationnels pouvant influencer le bien-être des chats compagnons, sont basées sur des déclarations subjectives faites par leurs propriétaires (Finka 2022). Pourtant,

comme le souligne Serpell (2019), la capacité à évaluer le bien-être des animaux non-humains de façon juste et objective est influencée par un certain nombre de facteurs, y compris la nature de notre relation avec eux. Notre perception des animaux compagnons, qui partagent nos foyers et avec lesquels de fortes relations d'attachement peuvent s'établir, est parfois biaisée par la vision anthropomorphique que nous avons d'eux. Or, des biais subjectifs dans la perception de la qualité de vie d'un animal peuvent avoir des conséquences sur son bien-être. Sans compter que certains traits physiques et comportementaux sélectionnés par les humains ont pu l'être au détriment du bien-être des chiens et des chats, comme c'est le cas par exemple des races brachycéphales, qui ont très souvent des problèmes respiratoires. Ainsi, selon Serpell (2019), l'anthropomorphisme et la subjectivité peuvent limiter notre capacité à former des jugements fiables quant à la réalité du bien-être des animaux compagnons, même lorsque des indicateurs de souffrance pourraient paraître évidents. Il note que les animaux ayant des problèmes de santé handicapants ou des manifestations plus grandes de peur et d'anxiété, ont tendance à être plus facilement adoptés dans des refuges. Selon lui, le mécanisme en œuvre serait une augmentation de la perception de la vulnérabilité et de la dépendance de ces individus, renforçant par la même occasion leur désirabilité en tant qu'objet de soins et d'attachement. Serpell (2019) va même jusqu'à formuler l'hypothèse que les humains auraient inconsciemment sélectionné des animaux compagnons petits, anxieux, en mauvaise santé, vulnérables et dépendants – traits pouvant compromettre leur bien-être – parce que ce sont précisément des traits qui satisfont un besoin de parentalité et de soin.

J'aimerais terminer ce point en revenant vers des considérations plus universelles au sujet du bien-être animal. Comme nous l'avons vu dans la section précédente, il ne s'agit pas seulement de s'assurer de l'absence d'émotion négative pour les animaux considérés, mais de façon plus juste, de s'assurer qu'ils ressentent des émotions positives. Il est communément admis que les émotions positives peuvent être considérées sous un angle temporel : expériences passées (ex. satisfaction post-consommatoire), présentes (ex. activité sensorielle plaisante) et futures (ex. perspectives positives ; Boissy et al. 2007). Ainsi, améliorer la qualité de vie des animaux dont nous avons la

responsabilité passe par la promotion d'expériences positives, en termes de possibilité de contrôle sur l'environnement et de résolution positive des défis rencontrés, d'enrichissement du milieu et d'anticipations positives. Répandue dans le monde de l'élevage, cette approche devrait être également formalisée et appliquée au bien-être des animaux compagnons et *a fortiori* du chat.

c. Retour sur l'Umwelt

Il convient de faire le lien entre le bien-être animal et la façon dont l'humain conçoit le non-humain en général, avec la nécessité de ne plus se placer en haut de la pyramide du vivant, mais bien au cœur d'un environnement partagé, sans chercher à opposer l'humain au non-humain. La notion d'Umwelt, définie en introduction, permet de sortir de cette discontinuité que l'on a tendance à poser entre l'humain et les autres espèces animales, mais aussi de l'idée qu'il y aurait une continuité, plaçant l'être humain en haut de l'échelle de l'évolution (figure 12).

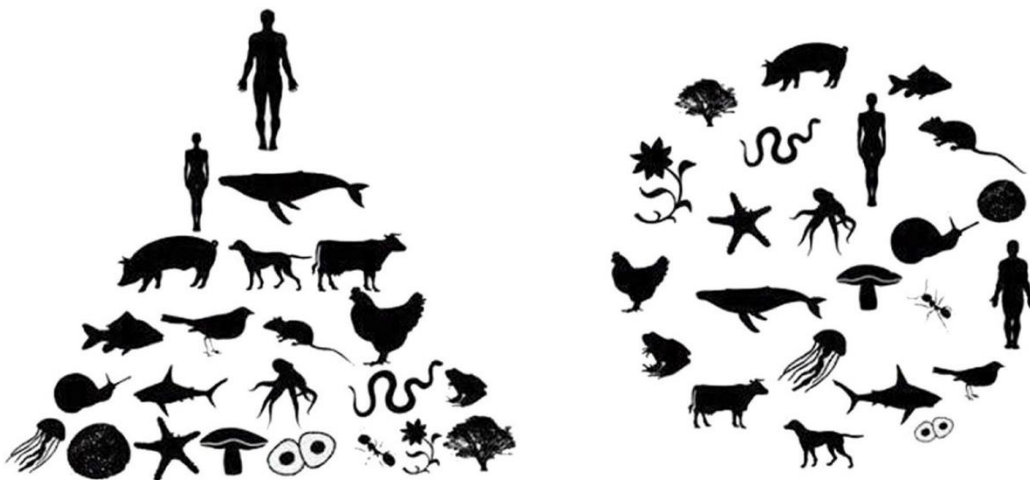


Figure 12. La notion d'Umwelt permet de replacer l'humain au cœur du vivant et non plus au-dessus.
©DierAnimal

D'après von Uexküll (1934), une des erreurs des humains est de juger les comportements des animaux à travers leur propre Umwelt. En d'autres termes, on leur reproche de ne pas exprimer certains comportements qui seraient pertinents dans notre monde, mais qui pourtant ne le sont pas nécessairement dans le leur (Del-Torre 2016). En prenant en compte la notion de monde propre, on

ne cherche plus à savoir ce que l'humain a de plus que les autres animaux, on envisage quelles sont les différentes perceptions du monde, relatives à chaque espèce. Ainsi, il existe autant de comportements pertinents que de rapports au monde et l'on considère les animaux non-humains dans leur individualité, sans chercher à les englober dans une animalité philosophique dont on chercherait à justifier que l'humain ne fait pas partie (Del-Torre 2016). Alors, des comportements qui nous paraissent absurdes, prennent sens dans le monde propre de l'individu que l'on considère. On ne considère plus l'animal non-humain comme un objet, mais comme un sujet, qui perçoit et agit : il est capable d'être acteur dans son monde. Trop longtemps, nous avons sous-estimé les aptitudes des animaux non-humains, chaque espèce ayant son intelligence propre, différente de la nôtre. Frans de Waal (2016) le souligne dans son livre retraçant l'ascension et la chute de la vision mécaniste des animaux : sommes-nous trop « bêtes » pour comprendre l'intelligence des animaux ?

Cette vision des choses doit également s'appliquer dans les questionnements des chercheurs lorsqu'ils considèrent les comportements des espèces qu'ils étudient. Il est important d'appréhender les capacités cognitives propres à chaque espèce, mais aussi l'importance des signaux en fonction des milieux dans lesquels les animaux non-humains évoluent. On pourrait, par exemple, noter un effet de l'anthropisation sur l'expression de certains comportements. A ce sujet, comme l'exprime parfaitement Vinciane Despret (2014), que diraient les animaux, si... on leur posait les bonnes questions ?

La prise en compte du bien-être animal est en pleine évolution, très certainement en lien avec les questionnements de l'humain au sujet de ses relations avec le vivant qui l'entoure et dont il fait partie. Néanmoins, cela reste un large domaine, pluridisciplinaire, dont le potentiel d'amélioration est certain et devrait passer par la coordination des différents acteurs en jeu (Mignot 2022). Il est aujourd'hui essentiel que les acteurs français du bien-être animal consacrent plus de ressources à l'étude des animaux compagnons, comme il est essentiel que les acteurs économiques français de l'animal compagnon s'intéressent à la question du bien-être animal.

5 - Un pont entre la recherche scientifique et la pratique professionnelle des consultants en comportement du chat

On m'a souvent demandé pourquoi, après des années de vie active, j'ai décidé de revenir vers la vie académique et d'entamer le chemin périlleux qu'est le doctorat. Le constat est simple : en France, il n'y a pas de force de recherche en éthologie s'intéressant à des aspects du comportement du chat compagnon qui pourraient contribuer à mieux le comprendre et gérer son intégration dans nos foyers. Les seules recherches actuellement menées sont financées et organisées par des laboratoires privés, issus de l'industrie alimentaire ou du médicament vétérinaire. Malheureusement, ces recherches sont souvent orientées sur l'appétence ou la sémiologie et sont très rarement publiées en raison des enjeux économiques sous-jacents. Ponctuellement, des étudiants vétérinaires s'intéressant au comportement des chats orientent leur thèse de fin d'études vers cette thématique, mais ils restent rares et le temps alloué à la rédaction d'une thèse de doctorat vétérinaire n'est pas suffisant pour approfondir un sujet d'étude et mener des recherches en lien avec ce sujet. Ainsi, lorsque je participais à des colloques d'éthologie, je regrettais systématiquement de ne pouvoir enrichir ma pratique de consultante en comportement du chat par de nouvelles connaissances scientifiques. Pratique en grande partie basée sur des observations empiriques, les sous-basements scientifiques aux recommandations données aux propriétaires de chats manquent cruellement.

Pour se situer dans un contexte plus global, depuis quelques décennies des chercheurs en éthologie s'intéressent enfin au chat compagnon. On recense notamment des forces vives de recherche sur la relation humain – chat, la communication et/ou la cognition du chat en Angleterre (Ellis, Farnworth, Finka, Mills, McComb, etc.), en Hongrie (Faragó, Miklósi, Pongrácz, etc.), en Italie (Marshall-Pescini, Merola, Natoli, Prato-Previde, Quaranta, etc.), aux Etats-Unis (Serpell, Vitale, Udell, etc.) et au Japon (Ito, Saito, Takagi, etc.). En Suisse, Turner a apporté une contribution majeure à la compréhension et le partage des connaissances sur les comportements du chat. En Suède, Schötz

travaille depuis quelques années sur les caractéristiques acoustiques de la communication vocale entre l'humain et le chat. Bien entendu, cette liste n'est pas exhaustive et de nombreuses autres personnes s'intéressent aux chats sous divers aspects. Il est regrettable de constater que la France est en retard dans ce domaine. Je reçois très régulièrement des demandes de stages d'étudiants en éthologie souhaitant travailler sur les comportements du chat. Malheureusement, aujourd'hui, s'ils n'ont pas la capacité de proposer leur candidature à l'étranger, je ne sais pas où les aiguiller. Il serait souhaitable de créer des forces de recherche sur les comportements du chat au sein des universités françaises, ou simplement que les chercheurs étudiant d'autres espèces, en viennent à s'intéresser également aux chats en les abordant sous les thématiques pour lesquelles ils ont développé une expertise. Au cours de mes études en éthologie, professeurs et tuteurs de stage étaient unanimes : ce n'est pas l'espèce étudiée qui compte, mais la thématique de recherche. J'en reste convaincue et ne souhaite pas me faire l'avocat du chat. Simplement, il faut pouvoir s'intéresser à tous les animaux non-humains et le chat manque encore cruellement d'attention, dans de nombreux domaines.

Malgré un intérêt croissant pour la thématique de la communication interspécifique, peu d'études ont exploré la capacité des chats à communiquer avec les humains dans ce qui est devenu leur environnement quotidien, le foyer humain (McComb 2009). D'ailleurs, même à l'échelle internationale, la recherche semble souffrir d'un manque de lien avec des applications concrètes pour le bien-être des chats compagnons dans leur niche écologique actuelle. Encore aujourd'hui, la plupart des recommandations données dans le cadre des consultations en comportement, notamment au sujet de l'enrichissement de l'environnement des chats captifs, restent non testées scientifiquement même lorsqu'elles font consensus, ce qui n'est d'ailleurs pas toujours le cas (Foreman-Worsley & Farnworth 2019). Une multitude de sujets restent à étudier, explorer, tester scientifiquement, afin de favoriser le bien-être des chats modernes.

La connaissance est un élément clé de la progression en matière de bien-être animal. Il s'agit de l'avancée de la recherche, mais également de la diffusion des résultats. Comme le souligne la

quatrième étude de cette thèse, venant renforcer la littérature scientifique existante sur ce sujet, les humains sont manifestement moins bons pour comprendre les miaulements, signaux qui leur sont pourtant spécifiquement adressés (Prato-Previde et al. 2020). En outre, le mécontentement semble être l'expression émotionnelle la moins bien perçue, alors qu'elle est essentielle pour favoriser le respect du bien-être et de l'intégrité des chats. Ainsi, il paraît indispensable de diffuser les connaissances sur cette espèce qui partage notre quotidien, mais aussi d'éduquer les propriétaires de chats. La mise en place d'une forme de certificat de capacités, avec un minimum de connaissances prérequis à l'adoption d'un animal compagnon, semble une suite logique à la mise en œuvre du bien-être animal. En ce sens, les consultants en comportement du chat ont un rôle de médiateur primordial, qu'il conviendrait de valoriser, tout en s'assurant de leur propre connaissance des besoins et comportements de l'espèce qu'ils représentent auprès des humains, au regard des dernières avancées scientifiques dans le domaine. En effet, pour participer à la médiation entre les besoins des chats et les attentes des humains qui les intègrent dans leur foyer, il est indispensable d'avoir une connaissance précise des comportements et signaux de communication de chacun.

6 - Perspectives de recherche sur les comportements du chat

A ce stade, il apparaît important de mentionner une des raisons potentielles pour lesquelles pendant si longtemps, malgré son succès auprès des humains, le chat n'a pas semblé susciter l'intérêt de la communauté scientifique. Il faut bien se rendre à l'évidence, le chat est un « *poseur de défis aux éthologistes et autres psychologues comparatistes* » Deputte (2017). L'expérience personnelle des travaux menés pendant ce doctorat ne peut qu'attester de cette présomption. En effet, les chats ne semblent pas entendre dévoiler leurs secrets avec grande facilité, leurs comportements étant d'une certaine façon « biaisés », lorsque leurs habitudes quotidiennes sont perturbées. Au-delà de l'observation populaire, il a été rapporté que les chats expriment plus de

comportements liés au stress lorsqu'on les sort de leur environnement quotidien (Nibblett et al. 2015).

Dans le cadre des deux premiers protocoles de cette thèse, nous avons porté un soin particulier à étudier les chats dans un environnement standardisé, tout en limitant au maximum le stress lié à la découverte d'un nouvel environnement. Ainsi, nous avons consacré du temps à aménager une salle « cat-friendly », puis à promouvoir la familiarisation des chats à cette salle. Deux séances d'habituation, suivies d'une séance d'enregistrement vocal de leurs propriétaires, auraient dû permettre aux chats, qui vivaient à quelques minutes à pied de la salle en question, d'être sereins dans la salle d'expérimentations au moment des expériences de playback. Il a d'ailleurs été observé une diminution des manifestations de stress au fil des trois premières séances. Or, des travaux bruyants ont commencé à proximité de la salle pendant la période de tests, perturbant suffisamment la plupart de nos participants félins pour que les résultats de l'étude soient corrompus. Entendons-nous bien, les chats ne sont en aucun cas à blâmer pour ces perturbations. Ce qu'il faut néanmoins souligner est la fragilité d'une familiarisation acquise au prix de longues heures d'adaptation à la sensibilité de nos sujets d'étude. Afin de mener à bien notre protocole, nous avons finalement assuré la diffusion des voix humaines chez les chats eux-mêmes, ce qui s'est avéré bien plus constructif.

Dans un même souci de standardiser autant que possible notre environnement expérimental, nous avons mené le troisième protocole dans des « cat – cafés », ce qui nous a permis d'étudier deux populations de chats dans des environnements relativement similaires. S'ajoutait au contexte précédent que les chats étaient testés dans leur environnement quotidien, dans l'objectif de limiter la perturbation liée au fait de les en sortir. Bien que cette étude nous ait permis de faire ressortir des résultats intéressants sur les modalités privilégiées par les chats dans leur compréhension des signaux humains, il nous a semblé que les signaux de communication émis par les chats auraient probablement été plus ostensifs s'ils avaient été déclenchés par une interaction avec leur propriétaire.

Ces constats nous amènent à formuler deux recommandations pour la recherche future sur les comportements des chats et la relation humain - chat :

1 - Afin de s'adapter à notre sujet d'étude et de respecter au mieux son bien-être, il paraît opportun d'explorer les comportements du chat dans son milieu quotidien. En effet, étudier en laboratoire les comportements d'un animal stressé n'a pas de sens. Déjà en 1988, Mertens et Turner formulaient cette recommandation : *“And, with respect to human-cat relationships, we can now recommend the use of these methods in a less restricted environment (e.g., the normal home setting) and for longer observation periods”*. D'ailleurs, un certain nombre d'études récentes semblent avoir pris en compte cette dimension (Eriksson et al. 2017, Galvan & Vonk 2016, Pongrácz et al. 2018, Quaranta et al. 2020, Takagi et al. 2019).

2 - En ce qui concerne spécifiquement les études sur la relation humain – chat : il pourrait dans certaines conditions être intéressant de mettre à contribution les propriétaires des chats plutôt qu'un expérimentateur non familier, voir inconnu. Bien que changer d'humain pour chaque sujet étudié nous éloignerait un peu plus d'une forme de standardisation des expériences, cela permettrait probablement d'obtenir des résultats personnalisés et plus représentatifs des mécanismes en œuvre au sein d'une dyade humain - chat.

Dans tous les cas, il convient de trouver la juste mesure entre environnement scientifique standardisé et approche écologique plus réaliste. L'idéal serait de pouvoir quantifier de façon exacte et rigoureuse, des comportements exprimés dans des contextes naturels. A cet égard, les outils audiovisuels modernes pourraient s'avérer particulièrement utiles.

7 - S'il faut conclure

Ces dernières décennies, un tournant majeur s'est opéré pour le chat, qui, nous suivant dans notre exode rural, est passé de chasseur de rongeurs vivant dans les granges à un compagnon avec

lequel nous partageons l'intimité de nos foyers. Après des milliers d'années de vie « côte à côte », cette rapide évolution a eu des répercussions sur ses comportements – notamment en lien avec ses capacités sociales – mais surtout sur sa relation avec l'humain, pour qui il devient un être d'attachement. Cette évolution se répercute également sur la façon dont nous nous occupons de lui. Ainsi, il paraît important de rappeler la nécessité de laisser le chat être un chat, d'éviter de sombrer dans des dérives anthropomorphiques trop poussées, ou encore de considérer nos chats comme des chiens. Ils restent une espèce à part entière, avec des besoins et des comportements qui leur sont propres. Une espèce, oui, mais représentée par une riche palette d'individus très différents les uns des autres. Les expériences et la personnalité de chaque chat influencent sa flexibilité comportementale, sa tolérance dans ses relations intra et interspécifiques, son besoin de contact... Il convient donc également d'éviter de tomber dans le piège de la généralisation. Il n'y a pas un chat mais des chats, dans toute leur individualité.

REFERENCES GENERALES

Références citées dans le corps du manuscrit, hors articles

REFERENCES GENERALES

- Acevedo, D. (2017). The Association of Feline Behavior to Acoustical Features of Kitten Directed Speech. *CUNY Academic Works*. http://academicworks.cuny.edu/hcsas_etds/184
- Ainsworth, M. (1989). Attachments beyond infancy. *American Psychologist* 44, 709-716. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.44.4.709>
- Ainsworth, M. D. S., Bell, S. M., & Steinberg, L. D. (1981). Attachment, Exploration, and Separation: Illustrated by the Behavior of One-Year-Olds in a Strange Situation. In *The life cycle* (pp. 57-71). Columbia University Press.
- Ainsworth, M. D. S., Blehar, M. C., Waters, E., & Wall, S. N. (2015). *Patterns of attachment: A psychological study of the strange situation*. Psychology Press.
- Altmann, S. A. (1962). Social behavior of anthropoid primates: Analysis of recent concepts. *Roots of behavior: genetics, instinct, and socialization in animal behavior/by thirty-one authors*; edited by Eugene L. Bliss (pp. 277-285).
- Anses. (2018). AVIS de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif au « Bien-être animal : contexte, définition et évaluation ». Saisine n° 2016-SA-0288. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SABA2016SA0288.pdf>
- Apps, P. J. (1986). Home ranges of feral cats on Dassen Island. *Journal of Mammalogy*, 67(1), 199-200. <https://doi.org/10.2307/1381026>
- Archer, J., & Monton, S. (2011). Preferences for Infant Facial Features in Pet Dogs and Cats. *Ethology*, 117:217-26 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01863.x>
- Bagley, D. K., & Gonsman, V. L. (2005). Pet attachment and personality type. *Anthrozoös*, 18(1), 28-42. <https://doi.org/10.2752/089279305785594333>
- Bahlig-Pieren, Z., & Turner, D. C. (1999). Anthropomorphic interpretations and ethological descriptions of dog and cat behavior by lay people. *Anthrozoös*, 12(4), 205-210. <https://doi.org/089279399787000075>
- Baraud, I., Deputte, B. L., Pierre, J. S., & Blois-Heulin, C. (2016). Informative value of vocalizations during multimodal interactions in red-capped mangabeys. In *Discovering Hidden Temporal Patterns in Behavior and Interaction* (pp. 255-277). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3249-8_14
- Barker, S. B., & Wolen, A. R. (2008). The benefits of human-companion animal interaction: A review. *Journal of veterinary medical education*, 35(4), 487-495 <https://doi.org/10.3138/jvme.35.4.48>

REFERENCES GENERALES

- Barker, S. B., & Wolen, A. R. (2008). The benefits of human–companion animal interaction: A review. *Journal of veterinary medical education*, 35(4), 487-495. <https://doi.org/10.3138/jvme.35.4.487>
- Baron, A., Warren, J. M., & Stewart, C. N. (1957). Patterns of social interaction in cats (*Felis domestica*). *Behaviour*, 11(1), 56-66. <https://doi.org/10.1163/156853956X00084>
- Barratt, D. G. (1997). Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. *Ecography*, 20(3), 271-280. <https://doi.org/10.1111/j.16000587.1997.tb00371.x>
- Barrau, J. (1978). Domesticamento. *Enciclopedia. Einaudi, Turin*, 49-71.
- Barry, K. J., & Crowell-Davis, S. L. (1999). Gender differences in the social behavior of the neutered indoor-only domestic cat. *Applied Animal Behaviour Science*, 64(3), 193-211. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00030-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00030-1)
- Bartels, A., & Zeki, S. (2004). The neural correlates of maternal and romantic love. *Neuroimage*, 21(3), 1155-1166. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.11.003>
- Bartz, J. A., Zaki, J., Bolger, N., & Ochsner, K. N. (2011). Social effects of oxytocin in humans: context and person matter. *Trends in cognitive sciences* 15, 301-309. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.05.002>
- Beauchaud, M. (2019) La communication animale. Dans : *Ethologie animale. Une approche biologique du comportement*. 2^e édition. Coordonné par Darmaillacq, A.S & Lévy, F. Ed. De Boeck Supérieur, p 127-148.
- Bedossa, T., & Jeannin, S. (2021). Comportement et bien-être du chat : une approche interdisciplinaire. Éducagri éditions.
- Beetz, A., Uvnäs-Moberg, K., Julius, H., & Kotrschal, K. (2012). Psychosocial and psychophysiological effects of human-animal interactions: the possible role of oxytocin. *Frontiers in psychology* 3, 234. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00234>
- Ben-Aderet, T., Gallego-Abenza, M., Reby, D., & Mathevon, N. (2017). Dog-directed speech: Why do we use it and do dogs pay attention to it? *Proceedings of the Royal Society* 284, 20162429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2429>
- Benhamou, S. (1998). Le domaine vital des mammifères terrestres. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 53(4), 309-335. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03529063>

REFERENCES GENERALES

- Benjamin, A., & Slocombe, K. (2018). 'Who's a good boy?!' Dogs prefer naturalistic dog-directed speech. *Animal Cognition* 21, 353–364. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1172-4>
- Bensky, M. K., Gosling, S. D., & Sinn, D. L. (2013). The world from a dog's point of view: a review and synthesis of dog cognition research. *Advances in the Study of Behavior*, 45, 209-406. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407186-5.00005-7>
- Bernstein, I. S., & Williams, L. E. (1986). The study of social organization. *Comparative primate biology*, 2, 169-194.
- Boissy, A., Manteuffel, G., Jensen, M. B., Moe, R. O., Spruijt, B., Keeling, L. J., ... & Aubert, A. (2007). Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & behavior*, 92(3), 375-397. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2007.02.003>
- Bökönyi, S. (1989). Definitions of animal domestication. The walking larder. *Patterns of domestication, pastoralism, and predation*, 24-27.
- Bouma, E. M., Reijgwart, M. L., & Dijkstra, A. (2022). Family Member, Best Friend, Child or 'Just'a Pet, Owners' Relationship Perceptions and Consequences for Their Cats. *International journal of environmental research and public health*, 19(1), 193. <https://doi.org/10.3390/ijerph19010193>
- Bouzick, M. (2007) Le chat deviendrait-il une espèce sociale ? Thèse pour l'obtention du doctorat vétérinaire. Ecole nationale vétérinaire d'Alfort
- Bowlby, J. (1958). The nature of the child's tie to his mother. *International Journal of Psycho-Analysis* 39, 350-373. e-Book ISBN9780429475931
- Bowlby, J. (1991). Ethological light on psychoanalytical problems. In P. Bateson ed., *The development and integration of behaviour. Essays in honor of Robert Hinde*. New York, Cambridge University Press : 301-313.
- Bradshaw, J. (1992). *The Behaviour of the Domestic Cat*. Redwood Press, Bristol.
- Bradshaw, J., & Cameron-Beaumont, C. (2000). The signaling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. In: *The domestic cat: The biology of its behaviour* (Ed 2). Cambridge University Press pp 67 - 93
- Bradshaw, J. W. S., Casey, R. A., & Brown, S. L. (2012). The cat: domestication and biology. *The behaviour of the domestic cat*, (Ed. 2), 1-15.
- Brambell, F. W. R. (1965). Report of the Technical Committee to Enquire into the Welfare of Animals kept under Intensive Livestock Husbandry Systems, Cmd. 2386. *H.M. Stationery Office*.

<http://docplayer.net/1260087-Technical-committee-to-enquire-into-the-welfare-of-animals-kept-under.html>

- Brent, L. J., Chang, S. W., Gariépy, J. F., & Platt, M. L. (2014). The neuroethology of friendship. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1316(1), 1-17.
- Brown, S. L., & Bradshaw, J. W. (2014). Communication in the domestic cat: within-and between-species. In: *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour* (Third Ed), Cambridge University Press, pp 37-59.
- Burnham, D., Kitamura, C., & Vollmer-Conna, U. (2002). What's new, pussycat? On talking to babies and animals. *Science* 296, 1435. <https://doi.org/10.1126/science.1069587>
- Cafazzo, S., & Natoli, E. (2009). The social function of tail up in the domestic cat (*Felis silvestris catus*). *Behavioural processes*, 80(1), 60-66. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.09.008>
- Cailloce, L. (2017). Comment le chat a conquis le monde. Le journal du CNRS. https://lejournald.cnrs.fr/articles/comment-le-chat-a-conquis-le-monde?fbclid=IwAR0Qq2JPW1ccS9iTVWb209kJOuWJa77hIKJ4wzf_AbQ7DTtBeKrzNdlHiM
- Cameron-Beaumont, C. L. (1997). Visual and tactile communication in the domestic cat (*Felis silvestris catus*) and undomesticated small felids. *PHD THESIS University of Southampton, UK*
- Carter, C. S. (1992). Oxytocin and sexual behavior. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 16, 131-144. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(05\)80176-9](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(05)80176-9)
- Carter, C. S. (2014). Oxytocin pathways and the evolution of human behavior. *Annual review of psychology*, 65, 17-39. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010213-115110>
- CNR BEA. (2021). Rapport d'expertise sur le bien-être des carnivores domestiques (chiens et chats) en contexte d'évènements. *Centre national de référence pour le bien-être animal*. <https://www.cnr-bea.fr/wp-content/uploads/2022/04/Rapport-CNR-BEA-e%CC%81ve%CC%80nements-de-carnivores-domestiques.pdf>
- Caro, T. M., & Collins, D. A. (1987). Male cheetah social organization and territoriality. *Ethology*, 74(1), 52-64 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1987.tb00921.x>
- Caro, T.M., & Laurenson, K. (1989). The Serengeti cheetah project. *Swara*, 12(2), 28-31.
- Chagot, P. (1993) Organisation socio-spatiale du chat domestique (*Felis catus*). Cas de la population féline du cimetière parisien de Montmartre. *DESS d'éthologie appliquée de Chronologie du comportement*. Université Paris XIII, 25p.

REFERENCES GENERALES

- Chevalier, A.J. (2016) Marquages et facteurs environnementaux chez le chat domestique. *Thèse pour l'obtention du Doctorat Vétérinaire*. Ecole nationale vétérinaire d'Alfort
- Clutton-Brock, T. H. (1989). Review lecture: mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, 236(1285), 339-372.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1989.0027>
- Cole, D. D., & Shafer, J. N. (1966). A study of social dominance in cats. *Behaviour*, 39-53.
<https://www.jstor.org/stable/4533150>
- Corbett L.K. (1979) Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. *PhD. Thesis, University of Aberdeen*.
- Courchamp, F. (1996) Etude de l'épidémiologie du virus de l'immunodéficience féline dans les populations de chats domestiques (*Felis catus*). *Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon I, 263p*.
- Crowell-Davis, S.L. (2007). Cat Behaviour: Social Organization, Communication and Development. In: Rochlitz, I. (eds) in *The Welfare of Cats. Animal Welfare, vol 3*. Springer, Dordrecht.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3227-1_1
- Crowley, S. L., Cecchetti, M., & McDonald, R. A. (2020). Our wild companions: Domestic cats in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(6), 477-483.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.01.008>
- Darmaillacq, A.S & Lévy, F. (2019). *Éthologie animale. Une approche biologique du comportement*. De Boeck Supérieur, 2019. [E-BOOK](#)
- Davies, N.B. (1991) Mating systems in Endler, J. A., Krebs, J. R., & Davies, N. B. (1991). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Krebs J.R. & Davies N.B., Blackwell Scientific Publications, 263-299.
- Dawson, L. C., Cheal, J., Niel, L., & Mason, G. (2019). Humans can identify cats' affective states from subtle facial expressions. *Animal Welfare*, 28, 519-531. <http://hdl.handle.net/10214/17526>
- Del-Torre, Y. (2016). Von Uexküll - Les relations aux animaux. *Penseur sauvage* CH.1 EP.11
<https://www.youtube.com/watch?v=1QKqzHj0DgU&t=30s>
- de Mouzon, C. (2021). Commensal, apprivoisé, domestiqué, compagnon... où en est le chat dans nos vies ? Dans : *Comportement et bien-être du chat : une approche interdisciplinaire*. Educagri éditions.

REFERENCES GENERALES

- de Mouzon, C., Gilbert, C., Di-Stasi, R. & Leboucher, G. (2022). *ARTICLE 1 under review*. How do you do my kitty cat? Acoustic parameters of cat-directed speech.
- de Mouzon, C., Gonthier, M., & Leboucher, G. (2022) *ARTICLE 2 under review*. Discrimination of cat-directed speech from human-directed speech in a population of indoor companion cats (*Felis catus*)
- de Mouzon, C., & Leboucher, G. (2022). *ARTICLE 3 submitted*. Multimodal communication in the human - cat relationship: a pilot study.
- de Mouzon, C., & Leboucher, G. (2022). *ARTICLE 4 (in prep)*. Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?
- Deputte, B.L. (2016). Le chat ne nous appartient pas, c'est nous qui lui appartenons. *Interview pour le journal GEO*.
- Deputte, B.L. (2017). Comportements et bien-être du chat, *Felis catus*. Communication orale, *L'Animal en Marche*. Université Paris Nanterre
- Deputte, B.L., Jumelet, E., Gilbert, C., & Titeux, E. (2021). Heads and Tails: An Analysis of Visual Signals in Cats, *Felis catus*. *Animals*, 11, 2752-2766. <https://doi.org/10.3390/ani11092752>
- Despret, V. (2014). Que diraient les animaux, si... on leur posait les bonnes questions ? *Ed. La Découverte 2014*.
- De Waal, F.B.M., Tyack P.T. (2003). Animal society complexity: intelligence, culture and individualized societies. *Harvard University Press*, 616p.
- De Waal, F.B.M. (2016). Sommes-nous trop « bêtes » pour comprendre l'intelligence des animaux ? *Éditions Les Liens qui libèrent*.
- Digard, J.-P. (1990). L'Homme et les animaux domestiques : anthropologie d'une passion, *Fayard eds*, Paris.
- Dinis, F. A., & Martins, T. L. F. (2016). Does cat attachment have an effect on human health? A comparison between owners and volunteers. *Pet Behaviour Science*, (1), 1-12. <https://doi.org/10.21071/pbs.v0i1.3986>
- Dombreval, L. (2020). Proposition de loi n° 3265 visant à améliorer le bien-être des animaux de compagnie. https://www.assemblee-nationale.fr/dyn/15/textes/l15b3265_proposition-loi
- Donaldson, Z., & Young, L. (2008). Oxytocin, Vasopressin, and the Neurogenetics of Sociality. *Science* 322/5903 p. 900-904

REFERENCES GENERALES

- Downey, H., & Ellis, S. (2008). Tails of animal attraction: Incorporating the feline into the family. *Journal of Business Research*, 61(5), 434-441. <https://doi.org/10.1016/j.jbusres.2007.07.015>
- Driscoll, C. A., Menotti-Raymond, M., Roca, A. L., Hupe, K., Johnson, W. E., Geffen, E., ... & Macdonald, D. W. (2007). The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, 317(5837), 519-523. <https://doi.org/10.1126/science.1139518>
- Driscoll, C. A., Clutton-Brock J., Kitchener A. C. and O'Brien S. J. (2009) The Taming of the cat', *Sci. Am.*, vol. 300, no. 6, pp. 68–75. PMID: [19485091](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19485091/)
- Ellis, S. L., Swindell, V., & Burman, O. H. (2015a). Human classification of context-related vocalizations emitted by familiar and unfamiliar domestic cats: an exploratory study. *Anthrozoös*, 28(4), 625-634. <https://doi.org/10.1080/08927936.2015.1070005>
- Ellis, S. L. H., Thompson, H., Guijarro, C., & Zulch, H. E. (2015b). The influence of body region, handler familiarity and order of region handled on the domestic cat's response to being stroked. *Applied Animal Behaviour Science*, 173, 60-67. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.11.002>
- Elzerman, A. L., DePorter, T. L., Beck, A., & Collin, J. F. (2020). Conflict and affiliative behaviour frequency between cats in multi-cat households: a survey-based study. *Journal of feline medicine and surgery*, 22(8), 705-717. <https://doi.org/10.1177/1098612X19877988>
- Eriksson, M., Keeling, L. J., & Rehn, T. (2017). Cats and owners interact more with each other after a longer duration of separation. *PLoS One*, 12(10), e0185599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185599>
- Espinass, A.V. (1935). Des sociétés animales, (4ème éd.) Paris: Felix Alcan, 454p.
- Eaton, R. L. (1970). Hunting behavior of the cheetah. *The Journal of Wildlife Management*, 56-67.
- Facco (2018). <https://doi.org/10.2307/3799492>
- Ewer, R. F. (1998). *The carnivores*. Cornell University Press.
- Facco/Kantar-TNS : Le détail de l'enquête. Début d'ascension pour la population canine ? *Enquête FACCO / KANTAR*
- Facco (2021). Plus d'un français sur deux possède un animal de compagnie ! *Enquête FACCO / KANTAR*
- FAWC, F. A. W. C. (2009). Report on Farm Animal Welfare in Great Britain: Past, Present and Future, *Department for Environment, Food & Rural Affairs*, London.

REFERENCES GENERALES

- Feldman, R. (2017). The neurobiology of human attachments. *Trends in cognitive sciences*, 21(2), 80-99. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.11.007>
- Feldman, H.N. (1994). Methods of scent marking in the domestic cat. *Canadian J. Zoology* 72, 1093-1099. <https://doi.org/10.1139/z94-147>
- Finka, L.R., Ward, J., Farnworth, M.J., & Mills, D.S. (2019). Owner personality and the wellbeing of their cats share parallels with the parent-child relationship. *PLoS ONE* 14(2): e0211862. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211862>
- Fisher, H. E., Aron, A., & Brown, L. L. (2006). Romantic love: a mammalian brain system for mate choice. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1476), 2173-2186. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1938>
- Fisher, H. E., Brown, L. L., Aron, A., Strong, G., & Mashek, D. (2010). Reward, addiction, and emotion regulation systems associated with rejection in love. *Journal of neurophysiology*, 104(1), 51-60. <https://doi.org/10.1152/jn.00784.2009>
- Fitzgerald, B. M., & Karl, B. J. (1986). Home range of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 9, 71-82. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=7433157>
- Fitzgerald, B.M., & Turner, D.C. (2000). Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations, In: *The domestic cat, the biology of its behaviour* (Ed 2) Cambridge University Press p 151-175
- Fourcassié, V. (2019). L'utilisation de l'espace. Dans : *Ethologie animale. Une approche biologique du comportement*. 2^e édition. Coordonné par Darmaillacq, A.S & Lévy, F. Ed. De Boeck Supérieur, p 71-91.
- Galvan, M., & Vonk, J. (2016). Man's other best friend: domestic cats (*F. silvestris catus*) and their discrimination of human emotion cues. *Animal Cognition*, 19(1), 193-205. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0927-4>
- Garrison, J. L., Macosko, E. Z., Bernstein, S., Pokala, N., Albrecht, D. R., & Bargmann, C. I. (2012). Oxytocin/vasopressin-related peptides have an ancient role in reproductive behavior. *Science*, 338(6106),540-543. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1226201>
- Geigl, E-M. & Grange, T. (2018). Of Cats and Men: Ancient DNA Reveals How the Cat Conquered the Ancient World. In: Lindqvist C., Rajora O. (eds) *Paleogenomics. Population Genomics*. Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/13836201826>

REFERENCES GENERALES

- Gergely, A., Tóth, K., Faragó, T., & Topál, J. (2021). Is it all about the pitch? Acoustic determinants of dog-directed speech preference in domestic *dogs, Canis familiaris*. *Animal Behaviour* 176, 167–174. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.04.008>
- Goszczyński, J., Krauze, D., & Gryz, J. (2009). Activity and exploration. <https://doi.org/10.11.420.2014>
- Grandgeorge, M., & Boivin, X. (2019). Les relations humain-animal : éthologie animale et humaine. Dans : *Ethologie animale. Une approche biologique du comportement*. 2^e édition. Coordonné par Darmaillacq, A.S & Lévy, F. Ed. De Boeck Supérieur, p 241-262.
- Grant, J. W. A., Chapman, C. A., & Richardson, K. S. (1992). Defended versus undefended home range size of carnivores, ungulates and primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(3), 149-161. <https://doi.org/10.1007/BF00168642>
- Grisé-Blais, A. (2017). L'étude de l'attachement chez le chat domestique (*Felis silvestris catus*). Doctoral dissertation, Université du Québec à Montréal.
- Guilford, T. & Dawkins, M. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* 42(1): 1-14. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80600-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80600-1)
- Handelman, B. (2012). *Canine Behavior: A Photo Illustrated Handbook* (Dogwise Publishing, Wenatchee).
- Handlin, L., Hydbring-Sandberg, E., Nilsson, A., Ejdebäck, M., Jansson, A., & Uvnäs-Moberg, K. (2011). Short-term interaction between dogs and their owners: effects on oxytocin, cortisol, insulin and heart rate—an exploratory study. *Anthrozoös*, 24, 301-315. <https://doi.org/10.2752/175303711X13045914865385>
- Harlow, H. (1958). The nature of love. *American Psychologist* 13: 673-685. <https://doi.org/10.1037/h0047884>
- Haspel, C., & Calhoun, R. E. (1989). Home ranges of free-ranging cats (*Felis catus*) in Brooklyn, New York. *Canadian Journal of Zoology*, 67(1), 178-181. <https://doi.org/10.1139/z89-023>
- Haspel, C., & Calhoun, R. E. (1990). The interdependence of humans and free-ranging cats in Brooklyn, New York. *Anthrozoös*, 3(3), 155-161. <https://doi.org/10.2752/089279390787057630>
- Haspel, C., & Calhoun, R. E. (1993). Activity patterns of free-ranging cats in Brooklyn, New York. *Journal of Mammalogy*, 74(1), 1-8. <https://doi.org/10.2307/1381900>

REFERENCES GENERALES

- Hazan, C., & Shaver, P. (1987). Romantic love conceptualized as an attachment process. *Journal of Personality and Social Psychology* 52/3 p. 511-524. [CRID 1573950399033031168](#)
- Helmer, D. (1992). La domestication des animaux par les hommes préhistoriques. [FeniXX.184p ISBN 2402095857](#)
- Hinde R.A. (1976) Interactions, relationships and social structures. *Man* 11: 1-17 <https://doi.org/10.2307/2800384>
- Hintze, S., Smith, S., Patt, A., Bachmann, I. & Würbel, H. (2016). Are eyes a mirror of the soul? What eye wrinkles reveal about a horse's emotional state. *PLoS ONE* 11, e0164017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164017>
- Hu, Y., Hu, S., Wang, W., Wu, X., Marshall, F.B., Chen, X., Hou, L. & Wang, C. (2014). Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:116–120. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311439110>
- Humphrey, T., Proops, L., Forman, J., Spooner, R., & McComb, K. (2020). The role of cat eye narrowing movements in cat–human communication. *Scientific reports*, 10(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73426-0>
- Ines, M., Ricci-Bonot, C., & Mills, D. S. (2021). My cat and me—A study of cat owner perceptions of their bond and relationship. *Animals*, 11(6), 1601. <https://doi.org/10.3390/ani11061601>
- Insel, T. R. (2003). Is social attachment an addictive disorder? *Physiology & behavior*, 79(3), 351-357. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(03\)00148-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(03)00148-3)
- Ishida Y., Shimizu, M. (1998) Influence of social rank on defecating behaviours in feral cats. *J. Ethol.*, 16, 15-21. <https://doi.org/10.1007/BF02896349>
- Ito, Y., Watanabe, A., Takagi, S., Arahori, M., & Saito, A. (2016). Cats beg for Food from the Human who Looks at and Calls to Them: Ability to Understand Humans' attentional States. *Psychologia*, 59(2-3), 112-120. <https://doi.org/10.2117/psysoc.2016.112>
- Izawa, M., Doi, T., Ono, Y. (1982). Grouping patterns of feral cats living on a small island in Japan. *Japan Journal of Ecology*, 32, 373-382. https://doi.org/10.18960/seitai.32.3_373
- Izawa, M., & Doi, T. (1994). Flexibility of the social system of the feral cat, *Felis catus*. *Animal Societies*, 237-247. Kyoto University Press. https://eurekamag.com/research/031/464/03146_4918.php

REFERENCES GENERALES

- Janssens, M., Eshuis, J., Peeters, S., Lataster, J., Reijnders, J., Enders-Slegers, M. J., & Jacobs, N. (2020). The pet-effect in daily life: An experience sampling study on emotional wellbeing in pet owners. *Anthrozoös*, 33(4), 579-588.
<https://doi.org/10.1080/08927936.2020.1771061>
- Jardat, P., & Lansade, L. (2022). Cognition and the human–animal relationship: a review of the sociocognitive skills of domestic mammals toward humans. *Animal cognition* 25, 369-384.
<https://doi.org/10.1007/s10071-021-01557-6>
- Jeannin, S. (2016). La relation homme-animal : étude de la communication vocale adressée au chien (*Canis familiaris*). *Thèse de doctorat en neurosciences*, Université Paris Nanterre.
- Jeannin, S., Gilbert, C., Amy, M., & Leboucher, G. (2017a). Pet-directed speech draws adult dogs' attention more efficiently than Adult-directed speech. *Scientific Reports* 7, 4980.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-04671-z>
- Jeannin, S., Gilbert, C., & Leboucher, G. (2017b). Effect of interaction type on the characteristics of pet-directed speech in female dog owners. *Animal Cognition* 20, 499–509.
<https://doi.org/10.1007/s10071-017-1077-7>
- Johnson, R. F., Randall, S. et Randall, W. (1983) Free running and entrained circadian rhythms in activity, eating and drinking in the cat, *Biological Rhythm Research*, 14(4), 315-327.
<https://doi.org/10.1080/09291018309359825>
- Johnson, T. P., Garrity, T. F., & Stallones, L. (1992). Psychometric evaluation of the Lexington attachment to pets scale (LAPS). *Anthrozoös*, 5(3), 160-175.
<https://doi.org/10.2752/089279392787011395>
- Jones, E., & Coman, B. J. (1982). Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.), in south-eastern Australia III.* Home ranges and population ecology in semiarid north-west Victoria. *Wildlife Research*, 9(3), 409-420. <https://doi.org/10.1071/WR9820409>
- Kane, E., Rogers, Q. R. et Morris, J. G. (1981) Feeding behavior of the cat fed laboratory and commercial diets, *Nutrition Research*, 1(5), 499-507. [https://doi.org/10.1016/S0271-5317\(81\)80053-X](https://doi.org/10.1016/S0271-5317(81)80053-X)
- Katz, G.S., Cohn, J.F., & Moore, C.A. (1996). A combination of vocal f0 dynamic and summary features discriminates between three pragmatic categories of infant-directed speech. *Child Dev* 67, 205-217. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.1996.tb01729.x>

REFERENCES GENERALES

- Kerby, G., & Macdonald, D.W. (1988). Cat society and the consequences of colony size, In: *The domestic cat: the biology of its behaviour* (1st Ed). Cambridge University Press p 222
- Kleiman, D.G, Eisenberg, J.F (1973) Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour*, 21, 637-659. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(73\)80088-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(73)80088-0)
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U., & Fehr, E. (2005). Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 435(7042), 673-676. <https://doi.org/10.1038/nature03701>
- Kruuk, H. (1976). Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris Desmarest*). *African Journal of Ecology*, 14(2), 91-111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1976.tb00155.x>
- Langham, N.P.E., Porter R.E.R. (1991) Feral cats (*Felis catus*) on New Zeland farmland. I. Home range. *Wildlife Research*, 18, 741-760. <https://doi.org/10.1071/WR9910741>
- Lansade, L., Trösch, M., Parias, C., Blanchard, A., Gorosurreta, E., & Calandreau, L. (2021). Horses are sensitive to baby talk: Pet-directed speech facilitates communication with humans in a pointing task and during grooming. *Animal cognition*, 24(5), 999-1006. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01487-3>
- Leboucher, G. (2012). Quand l'éthologie s'intéresse au lien social. Processus biologiques et plaisir. *Études rurales*, (189), 47-56. <https://doi.org/10.4000/etudesrurales.9559>
- Leboucher, G., & Mallet, P. (2021). Attachement, empreinte et circuit de la récompense. Allers et retours entre psychologie, éthologie et neurosciences. *L'animal désanthropisé. Interroger et redéfinir les concepts*. <https://hal.parisnanterre.fr/hal-03510357>
- Lehner, P. N. (1996). *Handbook of Ethological Methods.*, 2nd edn.(Cambridge University Press: Cambridge, UK.).
- Leyhausen, P. (1965). The communal organization of solitary mammals. In *Symposia of the Zoological Society of London* (Vol. 14, pp. 249-263).
- Leyhausen, P. (1979). *Cat behavior: the predatory and social behavior of domestic and wild cats*. Garland Pub.
- Leyhausen, P. (1988). tame and the wild--another just-so story? *Domestic cat: the biology of its behavior/edited by Dennis C. Turner and Patrick Bateson*. Cambridge University Press.

REFERENCES GENERALES

- Liberg, O. (1980). Spacing patterns in a population of rural free roaming domestic cats. *Oikos*, 336-349.
- Liberg, O. (1981). *Predation and social behaviour in a population of domestic cat. An evolutionary perspective*. <https://doi.org/10.2307/3544649>
- Liberg, O. (1984). Home range and territoriality in free ranging house cats. *Acta Zoologica Fennica* 1984.
- Liberg, O., & Sandell, M. (1988). Spatial organization and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: *The domestic cat: the biology of its behaviour (1st Ed)*. Cambridge University Press
- Liberg, O., Sandell, M., Pontier, D., & Natoli E. (2000). Density, spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids, In: *The domestic cat, the biology of its behaviour (2nd Ed)*. Cambridge University Press, 119-148.
- Lorenz, K. (1971). *Studies in animal and human behaviour* (Vol. II). London: Methuen & Co. Ltd.
- Lumineau, S. (2019). Les rythmes et les comportements. Dans : *Ethologie animale. Une approche biologique du comportement*. Coordonné par Darmaillacq, A.S & Lévy, F. Ed. De Boeck Supérieur, p 169-186.
- Macdonald, D.W. (1983) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301, 379-384. <https://doi.org/10.1038/301379a0>
- Macdonald, D. W., Apps, P. J., Carr, G. M., & Kerby, G. (1987). Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, *Felis catus*. *Ethology* 28, suppl 66.
- Macdonald, D. W., & Carr, G. M. (1989). Food security and the rewards of tolerance. *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and animals*, 8, 75-99. Blackwell Scientific Oxford.
- Macdonald, D. W., Yamaguchi, N., & Kerby, G. (2000). Group-living in the domestic cat: its sociobiology and epidemiology. In: *The domestic cat: the biology of its behaviour (2nd Ed)*. Cambridge University Press, 95-118.
- Masserman, J. H., & Siever, P. W. (1944). Dominance, neurosis, and aggression: an experimental study. *Psychosomatic Medicine*. <https://doi.org/10.1097/00006842-194401000-00002>
- Mattern, M. Y., & McLennan, D. A. (2000). Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics*, 16(2), 232-253. <https://doi.org/10.1006/clad.2000.0132>
- McComb, K., Taylor, A.M., Wilson, C., & Charlton, B.D. (2009). The cry embedded within the purr. *Current Biology* 19: R507-R508. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.033>

REFERENCES GENERALES

- Mellor, D. J., Beausoleil, N. J., Littlewood, K. E., McLean, A. N., McGreevy, P. D., Jones, B., & Wilkins, C. (2020). The 2020 five domains model: including human–animal interactions in assessments of animal welfare. *Animals*, *10*(10), 1870. <https://doi.org/10.3390/ani10101870>
- Merola, I., Lazzaroni, M., Marshall-Pescini, S. & Prato-Previde, E. (2015). Social referencing and cat–human communication. *Animal Cognition* *18*(3): 639-48. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0832-2>
- Mertens, C., & Turner, D. C. (1986). Home range size, overlap and exploitation in domestic farm cats (*Felis catus*). *Behaviour*, *99*(1-2), 22-45. <https://doi.org/10.1163/156853986X00397>
- Mertens, C., & Turner, D. C. (1988). Experimental analysis of human-cat interactions during first encounters. *Anthrozoös*, *2*(2), 83-97. <https://doi.org/10.2752/089279389787058109>
- Mertens, C. (1991). Human-cat interactions in the home setting. *Anthrozoös*, *4*(4), 214-231. <https://doi.org/10.2752/089279391787057062>
- Mignot, A. (2022). Bénéfices de l’approche pluridisciplinaire dans la compréhension des mécanismes de la médiation animale et dans l’évaluation du bien-être du chien médiateur. Thèse en cotutelle présentée pour l’obtention du grade de docteur de l’université de Liège et de l’université de Paris Nanterre.
- Milinski, M., & Parker, G. A. (1991). Competition for resources. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford, UK: Blackwell Scientific, 137-168.
- Mirmovitch V. (1995) Spatial organisation of urban feral cats (*Felis catus*) in Jerusalem. *Wildlife Research*, *22*, 299-310. <https://doi.org/10.1071/WR9950299>
- Miller, S. C., Kennedy, C. C., DeVoe, D. C., Hickey, M., Nelson, T., & Kogan, L. (2009). An examination of changes in oxytocin levels in men and women before and after interaction with a bonded dog. *Anthrozoös*, *22*, 31-42. <https://doi.org/10.2752/175303708X390455>
- Ministère de l’Agriculture. (2016). Stratégie de la France pour le bien-être des animaux 2016-2020. http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/160627_ani_bea_strategie.pdf
- Mirmovitch, V. (1995). Spatial organization of urban feral cats (*Felis catus*) in Jerusalem. *Wildlife Research*, *22*(3), 299-310. <https://doi.org/10.1071/WR9950299>
- Mormède, P., Boisseau-Sowinski, L., Chiron, J., Diederich, C., Eddison, J., Guichet, J. L., ... & Meunier-Salaün, M. C. (2018). Bien-être animal : contexte, définition, évaluation. *INRA Productions Animales*, *31*(2), 145-162.

REFERENCES GENERALES

- Nagasawa, M., Kikusui, T., Onaka, T., & Ohta, M. (2009). Dog's gaze at its owner increases owner's urinary oxytocin during social interaction. *Horm Behav*, 55, 434-41. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.12.002>
- Nagasawa, M., Mitsui, S., En, S., Ohtani, N., Ohta, M., & Sakuma, Y., et al. (2015). Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science*, 348, 333-336. <https://doi.org/10.1126/science.1261022>
- Natoli, E. (1985 a). Behavioural responses of urban feral cats to different types of urine marks. *Behaviour*, 94, 234-243. <https://www.jstor.org/stable/4534463>
- Natoli, E. (1985 b). Spacing pattern in a colony of urban stray cats (*Felis catus*) in the historic centre of Rome. *App. Anim. Behav. Sc.*, 14, 289-304. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(85\)90009-7](https://doi.org/10.1016/0168-1591(85)90009-7)
- Natoli, E., & De Vito, E. (1991). Agonistic behaviour, dominance rank and copulatory success in a large multi-male feral cat, *Felis catus L.*, colony in central Rome. *Anim. Behav.*, 42, 227-241. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80554-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80554-8)
- Natoli, E., Baggio, A., & Pontier, D. (2001). Male and female agonistic and affiliative relationships in a social group of farm cats (*Felis catus L.*). *Behavioural processes*, 53(1-2), 137-143. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(00\)00145-5](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(00)00145-5)
- Nibblett, B.M., Ketzis, J.K. & GriggRoss, E.K. 2015. Comparison of stress exhibited by cats examined in a clinic versus a home setting. *Applied Animal Behaviour Science* 173: 68-75. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.10.005>
- Nicastro, N. (2004). Perceptual and Acoustic Evidence for Species-Level Differences in Meow Vocalizations by Domestic Cats (*Felis catus*) and African Wild Cats (*Felis silvestris lybica*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(3), 287. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.3.287>
- Odendaal, J.S.J, & Meintjes, R.A. (2003). Neurophysiological correlates of affiliative behaviour between humans and dogs. *Vet J Lond Engl*, 165, 296-301. [https://doi.org/10.1016/S1090-0233\(02\)00237-X](https://doi.org/10.1016/S1090-0233(02)00237-X)
- Ohala, J. J. (1984). An ethological perspective on common cross-language utilization of F 0 of voice. *Phonetica*, 41(1), 1-16. <https://doi:10.1159/000261706>
- Otte, D. (1974). Effects and Functions in the evolution of signalling systems. *A. Rev. Ecol. Syst.* 5: 385-417. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.002125>

REFERENCES GENERALES

- Otoni, C., Van Neer, W., De Cupere, B. *et al.* (2017). The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nat Ecol Evol* 1, 0139. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0139>
- Page, R. J. C., Ross, J., & Bennet, D. H. (1992). A study of the home ranges, movements and behaviour of the feral cat population at Avonmouth Docks. *Wildlife Research*, 19(3), 263-277. <https://doi.org/10.1071/WR9920263>
- Palestrini, C., Previde, E.P., Spiezio, C., Verga, M. (2005). Heart rate and behavioural responses of dogs in the Ainsworth's Strange Situation: a pilot study. *Appl Anim Behav Sci* 94:75-88. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.02.005>
- Palmer, R., & Custance, D.A. (2008). Counterbalanced version of Ainsworth's Strange Situation Procedure reveals secure-base effects in dog-human relationships. *Appl Anim Behav Sci* 109, 306-319. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.04.002>
- Panwar, H. S. (1987). Project Tiger: the reserves, the tigers and their future. *Tigers of the world: The biology, biopolitics, management and conservation of an endangered species. New Jersey: Noyes Publications*, 110-117.
- Parker, M (2018). Ethologie et rythmes biologiques du chat. Thèse présentée pour l'obtention du grade de docteur de l'Université de Strasbourg
- Partan, S, Marler, P. Communication goes multimodal. *Science* 1999, 283, 1272–1273 <https://doi.org/10.1126/science.283.5406.1272>
- Passanisi, W. C., & Macdonald, D. W. (1990). Group discrimination on the basis of urine in a farm cat colony. *Chemical signals in vertebrates*, 5, 337-345.
- Pongrácz, P., Szapu, J. S., & Faragó, T. (2019). Cats (*Felis silvestris catus*) read human gaze for referential information. *Intelligence*, 74, 43-52. <https://doi.org/10.1016/j.intell.2018.11.001>
- Poreau, B. (2011). Commensalisme, mutualisme, parasitisme, une preuve d'Evolution pour Etienne Rabaud ? *ILUIL* 34 (74), pp. 355-374. ISSN: 0210-861534(74)
- Prato-Previde, E., Custance, D.M., Spiezio, C., & Sabatini, F. (2003). Is the dog-human relationship an attachment bond? An observational study using Ainsworth's strange situation. *Behaviour* 140:225-254. <https://doi.org/10.1163/156853903321671514>
- Prato-Previde, E., Cannas, S., Palestrini, C., Ingraffia, S., Battini, M., Ludovico, L.A., Ntalampiras, S., Presti, G. & Mattiello, S. (2020). What's in a Meow? A Study on Human Classification and Interpretation of Domestic Cat Vocalizations. *Animals* 10, 2390. <https://doi.org/10.3390/ani10122390>

REFERENCES GENERALES

- Prato-Previde, E., Cannas, S., Palestini, C., Ingrassia, S., Battini, M., Ludovico, L. A., ... & Mattiello, S. (2020). What's in a meow? A study on human classification and interpretation of domestic cat vocalizations. *Animals*, 10(12), 2390. <https://doi.org/10.3390/ani10122390>
- Proctor, H. S. & Carder, G. (2015). Measuring positive emotions in cows: do visible eye whites tell us anything?. *Physiology & Behaviour* 147, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.04.011>
- Quaranta, A., d'Ingeo, S., Amoroso, R., & Siniscalchi, M. (2020). Emotion recognition in cats. *Animals*, 10(7), 1107. <https://doi.org/10.3390/ani10071107>
- Ramos, D., & Reche-Junior, A. (2016). Prevention and management of stress and distress in multi-cat households. *ISFM guide to feline stress and health*. Tisbury: International Cat Care, 129-144.
- Randall, W., Johnson, R. F., Randall, S., & Cunningham, J. T. (1985). Circadian rhythms in food intake and activity in domestic cats. *Behavioral neuroscience*, 99(6), 1162.
- Reefmann, N., Wechsler, B. & Gyga, L. (2009). Behavioural and physiological assessment of positive and negative emotion in sheep. *Animal Behaviour* 78, 651–659. <https://psycnet.apa.org/doi/10.1016/j.anbehav.2009.06.015>
- Saito, A., & Shinozuka, K. (2013). Vocal recognition of owners by domestic cats (*Felis catus*). *Animal cognition*, 16(4), 685-690. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0620-4>
- Saito, A., Shinozuka, K., Ito, Y., & Hasegawa, T. (2019). Domestic cats (*Felis catus*) discriminate their names from other words. *Scientific reports*, 9(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40616-4>
- Sandem, A. I., Braastad, B. O. & Bøe, K. E. (2002). Eye white may indicate emotional state on a frustration-contentedness axis in dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science* 79, 1–10. [http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1591\(02\)00029-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1591(02)00029-1)
- Santi, P. (2018). L'ocytocine, déroutante hormone de l'amour. Dans *Le Monde du 5 septembre 2018, suppl. Science et Médecine*.
- Sandell, M. (1989). The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (pp. 164-182). Springer, Boston, MA.
- Say, L. (2000) Système d'appariement et succès de reproduction chez le chat domestique (*Felis catus* L.) ; conséquences sur la distribution de la variabilité génétique. *Thèse de doctorat de génétique et biologie des populations*, Université Claude Bernard, Lyon, 162p.

REFERENCES GENERALES

- Schaller, G.B. (1972). *The Serengeti lions: a study of predator-prey relations*. Chicago: the University of Chicago Press, 480p [e-BOOK](#)
- Schötz, S. (2014). A pilot study of human perception of emotions from domestic cat vocalisations. In *Proceedings from FONETIK* (Vol. 201, pp. 95-100).
- Schötz, S. (2019). Paralinguistic Information and Biological Codes in Intra-and Interspecific Vocal Communication: A pilot study of Humans and Domestic Cats. In *Proceedings from FONETIK 2019, Stockholm* (p. 67-72). <https://doi.org/10.5281/zenodo.3246003>
- Schötz, S., & van de Weijer, J. (2014). A Study of Human Perception of Intonation in Domestic Cat Meows. In N. Campbell, D. Gibbon, & D. Hirst (Eds.), *Social and Linguistic Speech Prosody : Proceedings of the 7th international conference on Speech Prosody* <https://fastnet.netsoc.ie/sp7/sp7book.pdf>
- Schötz, S., van de Weijer, J., & Eklund, R. (2017). Phonetic characteristics of domestic cat vocalisations. In *The 1st International Workshop on Vocal Interactivity in-and-between Humans, Animals and Robots, VIHAR 2017, 25–26 August 2017, University of Skövde, Sweden* (pp. 5-6).
- Serpell, J.A. (2000). Domestication and history of the cat, In: *The domestic cat: the biology of its behaviour*. (2nd Ed). Cambridge University Press, 180-192
- Serpell, J.A. (2003). Anthropomorphism and anthropomorphic selection — beyond the ‘cute response’. *Society & Animals* 11: 83-100. <https://doi.org/10.1163/156853003321618864>
- Serpell, J. A. (2004). Factors influencing human attitudes to animals and their welfare. *Anim Welf* 13,145-51.
- Serpell, J. A. (2019). How happy is your pet? The problem of subjectivity in the assessment of companion animal welfare. *Anim. Welf*, 28, 57-66.
- Sherman, G. D., & Haidt, J. (2011). Cuteness and disgust: the humanizing and dehumanizing effects of emotion. *Emotion Review*, 3, 245-251. <https://doi.org/10.1177/1754073911402396>
- Sparkes, A. H., Bessant, C., Cope, K., Ellis, S. L., Finka, L., Halls, V., ... & Yeates, J. (2013). ISFM guidelines on population management and welfare of unowned domestic cats (*Felis catus*). *Journal of Feline Medicine and Surgery*, 15(9), 811-817. <https://doi.org/10.1177/1098612X13500431>
- Sung, W. (1998) Effect of gender on initiation of proximity in free ranging domestic cats (*Felis catus*). *M.Sc. Thesis*, University of Georgia, Athens, GA.

REFERENCES GENERALES

- Takagi, S., Arahori, M., Chijiwa, H., Saito, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2019). Cats match voice and face: cross-modal representation of humans in cats (*Felis catus*). *Animal cognition*, 22(5), 901-906. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01265-2>
- Tavernier, C.; Ahmed, S.; Houpt, K.A.; Yeon, S.C. (2020). Feline vocal communication. *J. Vet. Sci* 21, <https://DOI:10.4142/jvs.2020.21.e18>.
- Thévenin, R. (1960). *L'Origine des animaux domestiques*, Paris, PUF (Que sais-je ?).
- Tinbergen, N. (1967). La Vie sociale des animaux : " Social behaviour in animals", *introduction à la sociologie animale*. Traduit de l'anglais par Laurent Jospin. Payot.
- Topál, J., Miklósi, Á., Csányi, V., & Dóka, A. (1998). Attachment behavior in dogs (*Canis familiaris*): a new application of Ainsworth's (1969) Strange Situation Test. *Journal of comparative psychology*, 112(3), 219. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.112.3.219>
- Trainor, L.J., Austin, C.M., & Desjardins, R.N. (2000). Is infant-directed speech prosody a result of the vocal expression of emotion? *Psychol Sci*, 11, 188-95. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00240>
- Turner, D.C. (2021). The Mechanics of Social Interactions Between Cats and Their Owners. *Frontiers in Veterinary Science* 8: 650143. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.650143>
- Turner, D.C., & Bateson P. (1988). *The domestic cat: the biology of its behaviour*. 1st edition, Cambridge: Cambridge University Press.
- Turner, D.C., & Bateson P. (2000). *The domestic cat: the biology of its behaviour*. 2nd edition, Cambridge: Cambridge University Press, 244p.
- Turner, D. C., & Rieger, G. (2001). Singly living people and their cats: A study of human mood and subsequent behavior. *Anthrozoös*, 14(1), 38-46. <https://doi.org/10.2752/089279301786999652>
- Turner, D.C., & Bateson P. (2014). *The domestic cat: the biology of its behaviour*. 3rd edition, Cambridge: Cambridge University Press, 290p.
- Saito, A., Shinozuka, K., Ito, Y., & Hasegawa, T. (2019). Domestic cats (*Felis catus*) discriminate their names from other words. *Scientific reports*, 9(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40616-4>

REFERENCES GENERALES

- Van den Bos, R. (1998). The function of allogrooming in domestic cats (*Felis silvestris catus*); a study in a group of cats living in confinement. *Journal of Ethology*, 16(1), 1-13. <https://doi.org/10.1007/BF02896348>
- Verberne, G. and de Boer, J. (1976) Chemocommunication among domestic cats, mediated by the olfactory and vomeronasal senses. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 42, 86-109. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1976.tb00958.x>
- Vigne, J.-D., Buitenhuis, H. & Davis, S. (1999). Les premiers pas de la domestication animale à l'ouest de l'Euphrate : Chypre et l'Anatolie centrale. *Paléorient* XXV, 2 : 49-62. <https://www.jstor.org/stable/41496542>
- Vigne, J.-D. (2004). Early Taming of the Cat in Cyprus. *Science* 304 – 5668: 259. <https://doi.org/10.1126/science.1095335>
- Vigne, J.-D. (2021). D'où viennent nos chats ? La domestication des petits félidés. Dans : *Comportement et bien-être du chat : une approche interdisciplinaire*.
- Vitale Shreve, K., Mehrkam, L., & Udell, M. (2017). Social Interaction, Food, Scent or Toys? A Formal Assessment of Domestic Pet and Shelter Cat (*Felis Silvestris Catus*) Preferences. *Behavioural Processes* 141: 322-328. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.03.016>
- Vitale, K.R., Behnke, A., Udell, M.A.R. (2019). Attachment bonds between domestic cats and humans. *Current Biology* 29: 864–865. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.036>
- Voith, V.L. (1985). Attachment of people to companion animals. *Vet Clin North Am Small Anim Pract* 1985;15:289–95. [https://doi.org/10.1016/s0195-5616\(85\)50301-0](https://doi.org/10.1016/s0195-5616(85)50301-0)
- von Uexküll, J. (1934). A Stroll through the Worlds of Animals and Men. In *Instinctive behavior; the development of a modern concept*. Trans. and Ed. by Schiller, C.H. (1957). International Universities Press, New-York, Inc., 5–80.
- Weber, J. M. et Dailly, L. (1998) Food habits and ranging behaviour of a group of farm cats (*Felis catus*) in a Swiss mountainous area, *Journal of Zoology*, 245(2), 234-237. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00096.x>
- Yamane, A., Doit T., Ono, Y. (1996) Mating behaviours, courtship rank and mating success of male feral cats (*Felis catus*). *J. Ethol.*, 14, 35-44. <https://doi.org/10.1007/BF02350090>
- Yeon, S. C., Kim, Y. K., Park, S. J., Lee, S. S., Lee, S. Y., Suh, E. H., ... & Lee, H. J. (2011). Differences between vocalization evoked by social stimuli in feral cats and house cats. *Behavioural processes*, 87(2), 183-189. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.03.003>

REFERENCES GENERALES

Young, L. J., & Wang, Z. (2004). The neurobiology of pair bonding. *Nature neuroscience*, 7(10), 1048-1054. <https://doi.org/10.1038/nn1327>

Young, A., Khalil, K. A., & Wharton, J. (2018). Empathy for animals: A review of the existing literature. *Curator: The Museum Journal*, 61(2), 327-343.

ANNEXES

ANNEXE 1 : CURRICULUM VITAE

Charlotte de MOUZON

cdemouzon@parisnanterre.fr



Bordeaux, France



FORMATION

Master Ethologie fondamentale et comparée (M2R) – Université Paris 13	2011
Licence de Biologie, mention Sciences de la Vie – Université de Savoie	2009
Diplôme de consultante en comportement du chien et chat – <u>Vox Animae</u>	2012

EXPERIENCES DE RECHERCHE

<u>Laboratoire Ethologie Cognition Développement (LECD) – UPN</u> – Doctorat	2018-2022
<u>Behavioural Ecology Research Lab, University of Otago, Nouvelle-Zélande</u> – stage Master 2	2011
<u>Thème</u> : Les bases génétiques de la variabilité des capacités d'apprentissage chez l'abeille	
Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA), CNRS, Chambéry – stage Master 1	2010
<u>Thème</u> : Le comportement de vigilance chez le chamois	
Parc zoologique, Touroparc en Beaujolais, Mâcon – stage Licence 3	2009
<u>Thème</u> : Suivi d'un réseau de relations au sein d'un groupe de ouistitis à toupet blanc	

ENSEIGNEMENTS

UNIVERSITE PARIS NANTERRE

Licence Professionnelle des métiers de la relation à l'animal compagnon	2021-2022
<i>UE : Approche éthologique des espèces domestiques (S1)</i>	
<i>UE : Méthodologie de la pratique du consultant (S2)</i>	
Licence de psychologie : travaux dirigés de neurosciences (neuroanatomie)	2019
<u>ANIMAUTOPIA</u> - Organisme de formation professionnelle des comportementalistes du Chat et du Chien	
Chargée d'enseignement en éthologie générale	2021-2022
<u>SUP-VETO Bordeaux</u> - Organisme de formation d'auxiliaires de services vétérinaire (ASV)	
Chargée d'enseignement en éthologie du chat domestique	2019-2022
EAPAC (Ethologie Appliquée aux Animaux de Compagnie)	2014-2015
Les comportements du chat et la résolution des problématiques de la relation humain – chat	
Professeur vacataire de SVT, Collège de Modane (73)	2009-2010

MEMOIRES ET PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

de Mouzon, C., Gilbert, C., Di-Stasi, R. & Leboucher, G. (*under review*). How do you do my kitty cat? Acoustic parameters of cat-directed speech.

de Mouzon, C., Gonthier, M., & Leboucher, G. (*accepted*). Discrimination of cat-directed speech from human-directed speech in a population of indoor companion cats (*Felis catus*).

de Mouzon, C., & Leboucher, G. (*submitted*). Multimodal communication in the human - cat relationship: cats are more sensitive to visual and bimodal cues, compared to vocal cues only.

de Mouzon, C., & Leboucher, G. (2022). *ARTICLE 4 (in prep)*. Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?

[Lagisz, M., Mercer, A., de Mouzon, C., Santos, L., & Nakagawa, S. \(2015\). Association of Amine-Receptor DNA Sequence Variants with Associative Learning in the Honeybee. *Behavior Genetics*, 46, 242-251](#)

Réflexion sur la part de l'inné et de l'acquis dans le développement des comportements du chaton (2012)

Associative learning in honeybee - Relationships between appetitive and aversive responses (2011)

Prédation et facteurs associés : quelle influence sur le comportement de vigilance du chamois ? (2010)

Sélection du partenaire chez l'humain : l'odeur corporelle comme vecteur de molécules du CMH (2009)

CHAPITRES D'OUVRAGE

de Mouzon, C. (2021a). Commensal, apprivoisé, domestiqué, compagnon... où est le chat dans nos vies ? Dans : *Comportement et bien-être du chat : une approche interdisciplinaire*. Éducagri éditions.

de Mouzon, C. (2021b). La relation humain – chat : mécanismes d'une communication interspécifique. Dans : *Comportement et bien-être du chat : une approche interdisciplinaire*. Éducagri éditions.

COMMUNICATIONS AFFICHEES

de Mouzon, C., Gilbert, C., Di-Stasi, R. & Leboucher, G. (2021). Vocal communication in the human – cat relationship. Colloque annuel de la Société Française pour l'Étude du Comportement Animal (SFECA).

de Mouzon, C., Gilbert, C., Di-Stasi, R. & Leboucher, G. (2021). La communication vocale adressée au chat. Journée de la Recherche de la Fédération EPN-R, Université Paris Nanterre.

de Mouzon, C., Gilbert, C., Di-Stasi, R. & Leboucher, G. (2021). Vocal communication in the human – cat relationship. Colloque de l'institut francilien d'éthologie (IFE).

PRESENTATIONS ORALES ET CONFERENCES

La relation humain - chat : étude des mécanismes d'une communication interspécifique. (2022). RENCONTRES SCIENTIFIQUES ANRT. Le vivant, l'animal et la société : apport de la recherche des jeunes docteurs.

- L'éthologie peut-elle nous aider à mieux comprendre les mécanismes de la relation chat – humain ?** (2021). Organisme de formation Monde du Chat, Aubonne, Suisse.
- Le chat, nouveau meilleur ami de l'humain ? Ce que dit la Science.** (2020). Congrès Pet Revolution, Université Paris Nanterre.
- Mécanismes de la communication vocale entre l'humain et le chat domestique.** (2019). Séminaire scientifique du LECD, Université Paris Nanterre.
- Connaître les besoins des chats pour y répondre au mieux.** (2018). Séminaire commercial Martin Sellier, Valenciennes.
- Comprendre votre Chat : les premiers pas vers une relation harmonieuse.** (2017). Conférence, Bordeaux.
- Le Chat dans ses relations interspécifiques : les quiproquos possibles dans la communication.** (2016). Séminaire annuel des Etablissements La Croquetterie, La Rochelle.
- Introduction à l'éthogramme du Chat, gros plan sur les manifestations de stress et les signaux d'apaisement.** (2015). Séminaire annuel des Etablissements La Croquetterie, Bordeaux.
- Biologie et éthologie du Chat : application de nos connaissances au quotidien du comportementaliste.** (2014). Conférence privée, EAPAC, Toulouse.
- Et si l'on appliquait l'éthologie au chat ?** (2014). Conférence publique, Université Paris Sorbonne.

EXPERIENCES EN ETHOLOGIE APPLIQUEE

- Gestion d'un cabinet d'éthologie, profession libérale - EthoCat, Bordeaux** 2013-2022
 Ethologue, consultante en comportement du Chat. Consultations chez les particuliers, conseils aux entreprises, enseignement, conférences, relations presse, rédaction d'articles grand public et de chapitres d'ouvrages.
- Membre fondateur et vice-présidente du Collectif CATUS** 2019-2022
 Association de Consultants de la relation Chat – Humain. Objectifs : reconnaissance de la profession et promotion de la recherche sur les comportements du chat
- Consultante en besoins des animaux domestiques – Martin Sellier** 2018-2021
- Ethologie canine et féline : comportementaliste, Alsace et Ile de France** 2012-2013
 Entretiens à domicile, cours d'éducation canine, suivis en refuges SPA.
- Missions bénévoles pour la LPO Aquitaine (Ligue Pour la Protection des Oiseaux),** 2013
 Veille scientifique, traductions de textes, sensibilisation du grand public à la biodiversité.

INFORMATIQUE

Maîtrise parfaite de Microsoft office : Power Point, Word, Excel, Outlook, Picture Manager
 Bonne utilisation des logiciels : AIR, SYGMAPLOT, BORIS, PRAAT, AUDACITY, WINDOWS MOVIE MAKER

LANGUES ETRANGERES

Anglais : bilingue

Espagnol : courant

ANNEXE 2 : QUESTIONNAIRE DU CHAPITRE 4

Le questionnaire utilisé dans la partie principale de l'étude "Multimodal communication in the human – cat relationship: how do humans understand their feline companions?" est consultable en cliquant sur l'image ci-dessous, ou en inscrivant ce lien dans un navigateur :

<https://forms.gle/yep1GZ1uZqGPEDSe7>



RESUME

Dans une société contemporaine où les animaux compagnons sont intégrés au cercle familial, beaucoup d'humains considèrent leurs compagnons non-humains comme des membres de la famille à part entière, voire comme leurs enfants. La recherche doit suivre cette tendance et s'attacher à appréhender les mécanismes de relations qui se construisent entre différentes espèces amenées à cohabiter. L'objectif de cette thèse est d'enrichir et d'approfondir les connaissances scientifiques sur l'éthologie du chat compagnon (*Felis catus*), afin de mieux appréhender ses besoins et réponses comportementales, au sein d'un environnement souvent imposé par l'humain. Les travaux restitués sont principalement centrés sur la communication interspécifique entre l'humain et le chat. Soucieux d'explorer aussi bien la perspective de l'humain que celle du chat, nous avons étudié la façon dont chacun s'exprime et décode les messages de l'autre. Ainsi, nous nous sommes intéressés à la communication vocale et visuelle entre ces deux espèces différentes qui partagent un même milieu - et doivent apprendre à communiquer efficacement pour cohabiter sereinement. Nos études ont mis en évidence que les humains utilisaient un discours spécifique pour s'adresser à leur compagnons félins, caractérisé par l'utilisation d'une voix plus aiguë. Nous avons également rapporté que les chats étaient plus attentifs à ce type de discours, mais seulement lorsqu'il était prononcé par leur compagnon humain et non par un étranger. Dans une troisième étude, nous avons observé que les chats venaient plus volontiers au contact d'un humain peu familier si celui-ci proposait un contact bimodal (visuel et vocal), voire visuel unimodal, plutôt que vocal unimodal. Enfin, nous avons vu que les humains comprenaient mieux les chats dans leurs expressions bimodales et visuelles que vocales. Ainsi, bien que communément utilisée par chaque émetteur de cette communication interspécifique, la modalité vocale ne semble pas être suffisante pour la transmission et la réception d'un signal clair. Nous discutons ces résultats à la lumière des notions d'attachement, d'anthropomorphisme et de bien-être animal.

Mots clefs : chat domestique, relation humain - chat, communication interspécifique, communication vocale, communication visuelle, bien - être animal

ABSTRACT

In a society where pet companions have become part of the family, many humans consider their non-human companions as family members, and sometimes even as their children. In order to apprehend the mechanisms of such modern interspecific relationships, research in the field must follow that trend. The primary aim of this dissertation was to improve and expand the existing knowledge on the ethology of domestic cats (*Felis catus*). We sought to investigate cats' behavioural responses in order to better understand their needs in a human-driven environment. The data presented focus on interspecific human-cat communication. In order to approach both sides of the human-cat dyad, we have investigated how humans understand and decipher signals emitted by cats and vice versa. Our studies focused on vocal and visual communication signals. We have shown that humans use a specific speech register to address their feline companions, characterized by a higher pitch. This pitch could be viewed as Cat-directed speech as opposed to Adult-directed speech, classically addressed to other humans. Cats are more responsive to this type of speech when it is emitted by their own human companion but not by a stranger. In the third part of our studies, we report that cats preferentially respond to bimodal (visual and vocal) or visual communication signals emitted by humans, as compared to vocal unimodal signals. Finally, we found that humans get a better understanding of cats' bimodal and visual cues than vocal cues. Consequently, even though vocal signals are commonly used in the course of interspecific interactions between cats and humans, it does not seem fully effective to convey a clear signal from human to cat nor from cat to human. Our results are integrated and discussed in the context of attachment mechanisms, anthropomorphic considerations, and animal welfare.

Keywords: domestic cat, human – cat relationship, interspecific communication, vocal communication, visual communication, animal welfare