



**HAL**  
open science

# Spatio-temporal dynamics of an introduced predator on a sub-antarctic island : toward the example of the feral cat (*Felis silvestris catus*) on the grand Terre Island of the Kerguelen Archipelago

Hugues Santin-Janin

► **To cite this version:**

Hugues Santin-Janin. Spatio-temporal dynamics of an introduced predator on a sub-antarctic island : toward the example of the feral cat (*Felis silvestris catus*) on the grand Terre Island of the Kerguelen Archipelago. Agricultural sciences. Université Claude Bernard - Lyon I, 2010. English. NNT : 2010LYO10348 . tel-00811532

**HAL Id: tel-00811532**

**<https://theses.hal.science/tel-00811532>**

Submitted on 10 Apr 2013

**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.

**THÈSE**

présentée devant l'Université Claude Bernard–LYON I

pour l'obtention du  
**Diplôme de Doctorat**  
(arrêté du 25 avril 2002)

Soutenue publiquement le 20 décembre 2010

par

**Hugues SANTIN-JANIN**

**Dynamique spatio-temporelle des  
populations d'un prédateur introduit  
sur une île sub-antarctique**

**L'exemple du chat (*Felis silvestris catus*) sur  
la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen**

Jury

M. Philippe Aubry, Ingénieur de recherches  
M. Christophe Barbraud, Chargé de recherches  
M. Sylvain Dolédec, Professeur  
M. Bernard Hugueny, Directeur de recherches  
M<sup>me</sup> Dominique Pontier, Professeur  
M. Roger Pradel, Directeur de recherches

UMR CNRS 5558  
Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive  
Université Claude Bernard–LYON I– Bât G. Mendel  
43, boulevard du 11 novembre 1918  
69622 Villeurbanne



**THÈSE**

présentée devant l'Université Claude Bernard–LYON I

pour l'obtention du  
**Diplôme de Doctorat**  
(arrêté du 25 avril 2002)

Soutenue publiquement le 20 décembre 2010

par

**Hugues SANTIN-JANIN**

**Dynamique spatio-temporelle des  
populations d'un prédateur introduit  
sur une île sub-antarctique**

**L'exemple du chat (*Felis silvestris catus*) sur  
la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen**

Jury

M. Philippe Aubry, Ingénieur de recherches  
M. Christophe Barbraud, Chargé de recherches  
M. Sylvain Dolédec, Professeur  
M. Bernard Hugueny, Directeur de recherches  
M<sup>me</sup> Dominique Pontier, Professeur  
M. Roger Pradel, Directeur de recherches

UMR CNRS 5558  
Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive  
Université Claude Bernard–LYON I– Bât G. Mendel  
43, boulevard du 11 novembre 1918  
69622 Villeurbanne



## UNIVERSITE CLAUDE BERNARD – LYON 1

Vice-président du Conseil d'Administration	M. A. Bonmartin
Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. le Professeur G. Annat
Vice-président du Conseil Scientifique	M. le Professeur D. Simon
Secrétaire Général	M. le Professeur J-F. Mornex

### COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard	Directeur : M. le Professeur J. Etienne
Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux	Directeur : M. le Professeur F-N. Gilly
UFR d'Odontologie	Directeur : M. le Professeur D. Bourgeois
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur : M. le Professeur F. Locher
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation	Directeur : M. le Professeur Y. Matillon
Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directeur : M. le Professeur P. Farge

### COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur : M. le Professeur F. De Marchi
Département Biologie	Directeur : M. le Professeur F. Fleury
Département Chimie Biochimie	Directeur : Mme le Professeur H. Parrot
Département GEP	Directeur : M. N. Siauve
Département Informatique	Directeur : M. le Professeur S. Akkouche
Département Mathématiques	Directeur : M. le Professeur A. Goldman
Département Mécanique	Directeur : M. le Professeur H. Ben Hadid
Département Physique	Directeur : Mme S. Fleck
Département Sciences de la Terre	Directeur : Mme le Professeur I. Daniel
UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives	Directeur : M. C. Collignon
Observatoire de Lyon	Directeur : M. B. Guiderdoni
Ecole Polytechnique Universitaire de Lyon 1	Directeur : M. P. Fournier
Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique	Directeur : M. G. Pignault
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. le Professeur C. Coulet
Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur : M. le Professeur J-C. Augros
Institut Universitaire de Formation des Maîtres	Directeur : M. R. Bernard



Les milieux sub-antarctiques sont très sensibles aux perturbations environnementales et en particulier aux invasions biologiques. Ces dernières représentent l'une des menaces les plus sérieuses de perte de biodiversité. Deux espèces introduites jouent un rôle majeur dans la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème des Kerguelen : le chat *Felis silvestris catus* et le lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus*. Le chat est un prédateur généraliste opportuniste constituant un problème écologique par la prédation qu'il exerce sur les populations d'oiseaux marins nicheurs. Le lapin agit de manière indirecte sur les populations d'oiseaux en favorisant l'érosion des sols (altération de l'habitat) d'une part, et en devenant la ressource principale du chat pendant l'hiver (hyperprédation) d'autre part.

L'éradication du chat n'apparaît pas une solution réaliste du fait de la grande superficie (6675 km<sup>2</sup>) de la Grande Terre. De plus elle serait susceptible d'aboutir à des résultats non souhaités tels que l'explosion démographique du lapin (relâche du mésoprédateur). La mise au point de stratégies de gestion des populations de chats et de lapins dans un tel contexte nécessite au préalable de comprendre la dynamique saisonnière annuelle et pluri-annuelle des interactions entre le chat, le lapin et la végétation puisqu'elle est attendue conditionner l'impact du chat sur les populations d'oiseaux marins.

L'objectif de ma thèse a été d'identifier les facteurs intrinsèques et extrinsèques et de comprendre les mécanismes qui régissent la dynamique spatio-temporelle des populations de chats sur la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen. Mon travail de thèse a essentiellement été un travail méthodologique basé sur l'analyse d'un jeu de données originales recueillies aux échelles populationnelles et individuelles. Ces analyses ont nécessité un certain nombre de raffinements méthodologiques et en particulier d'utiliser des approches bayésiennes afin de prendre en compte (*i*) la structure particulière des données et (*ii*) l'erreur d'échantillonnage.

Le développement d'un modèle de calibration non linéaire nous a permis dans un premier temps de valider l'utilisation du NDVI comme "proxy" de la phénologie de la végétation en conditions non-idéales (*ex.*, présence de masse d'eau dans les pixels) telles que celles rencontrées à Kerguelen. En utilisant une approche comparative, nous avons pu mettre en évidence l'hétérogénéité des patrons de densité-dépendance entre les populations locales de chats de la Grande Terre. Il ressort notamment que cette hétérogénéité ne semble pas être liée à l'hétérogénéité des communautés de proies. En plus du sexe et de l'âge et du site d'origine des individus, la condition physique des chats apparaît être un facteur important conditionnant leur survie hivernale. La condition physique des femelles étant associée aux variations temporelles des taux d'accroissements des densités locales des populations de chats, il est probable qu'elle influence aussi la fécondité des individus. Les variations temporelles de la condition physique des femelles sont aussi associées aux variations temporelles de la production de biomasse végétale elles-mêmes influencées par les variations des conditions climatiques. A travers son effet sur la production de biomasse végétale, le climat semble donc jouer un rôle important dans la synchronisation des variations spatio-temporelles de l'abondance des populations locales de chat de la Grande Terre. Enfin nous avons mis en évidence que les variations spatio-temporelles de la structure génétique des populations de chats étaient asso-



ciées aux variations spatio-temporelles de leurs effectifs, suggérant l'existence de phénomènes de dispersion densité-dépendants.

L'ensemble de nos résultats apportent des éléments nouveaux sur la dynamique des populations de chat dans les milieux sub-antarctiques. Ils suggèrent également de nouvelles pistes de recherches pour mieux comprendre la nature des interactions entre le chat et les communautés autochtones. En particulier l'analyse des variations spatio-temporelles du régime alimentaire du chat à l'aide des isotopes stables permettra d'appréhender plus en profondeur la dynamique des interactions entre le chat, les lapins et les oiseaux marins.

# Summary

The insular sub–Antarctic ecosystems are particularly sensitive to environmental disturbances including biological invasions that are one of the major causes of biodiversity loss. Two introduced species have a major role on the structure of the communities and the functioning of the sub–Antarctic ecosystems : the cat (*Felis silvestris catus*) and the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). The cat is a particular threat for seabirds because of its generalist and opportunistic behaviour. The rabbit impacts seabirds indirectly by being the main prey of the cat during the winter period (hyperpredation) but also by favouring soil erosion (habitat loss).

The eradication of cats on Grande Terre is not a realistic management strategy given the size of the island (6675 km<sup>2</sup>). Moreover it can lead to undesirable results such as the demographic explosion of rabbit population. The design of management strategy of cat and rabbit populations in such a context previously requires to understand the seasonal, annual and multi–annual dynamic of the interactions among the cat, the rabbit and the vegetation because they are expected to condition the impact of cats on seabirds populations.

The development of a non–linear model of calibration allowed us to validate the use of the NDVI as a proxy of the vegetation phenology in non–ideal conditions such as the one encountered on the Kerguelen archipelago (*e.g.*, large water body in the pixels). Using a comparative approach based on a long–term monitoring of four cat populations on Grande Terre, we highlighted that the pattern of density–dependence in local population of cats was spatially heterogeneous. This heterogeneity does not seem to be associated with the number of prey species available for the cat. In addition to the sex and the age of individuals cat body condition appeared to be a major factor influencing over–winter survival of individuals. Body condition of female cat was associated with temporal fluctuations in cat population growth rates. It is thus likely that female body condition also affects fecundity of individuals. Spatio–temporal variations in female body condition were also associated to time variation in vegetation production, itself associated to time variations in climatic conditions. Through its effect on biomass production, climate seems to play an important role in the synchronisation of the spatio–temporal variations in abundance of local populations of cat. We also highlighted that the spatio–temporal variations in genetic structure of cat populations was associated to spatio–temporal variations in cat population abundance suggesting the existence of density–dependent dispersal.

Overall, our results bring new insights regarding the functioning of cat population in sub–Antarctic environments. Further studies are needed to improve our knowledge of the dynamics of the interactions among cat and autochthon communities. In particular, the analysis of cat diet using stable isotopes will permit to improve our understanding of the mechanisms of the interaction among cats, rabbits, and seabirds.



# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier ma directrice de thèse, Dominique Pontier, pour m'avoir fait confiance et m'avoir fait profiter de son expérience tout au long de cette thèse; pour m'avoir guidé tout en me laissant une grande liberté de mouvement.

Je remercie mon co-encadrant Bernard Hugueny, pour le temps qu'il m'a consacré, et les nombreux et précieux conseils qu'il m'a donné.

Je remercie également les membres du jury, Sylvain Dolédec, Roger Pradel, Christophe Barbraud et Philippe Aubry pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Un grand merci à David Fouchet pour avoir pris le temps de répondre à mes nombreuses questions; merci pour tes dessins et ta patience. Et je tiens également à te remercier pour avoir répondu présent lorsqu'il le fallait!

Merci également à Daniel Chessel, Olivier Gimenez, René Ecochard, Laurent Gueguen, Vladimir Grosbois, Franck Picard et Rémi Losno pour m'avoir fait bénéficier de leur compétence et cela avec une réactivité hors du commun.

Je tiens à remercier L'Institut Paul-Emile Victor (IPEV) pour son financement du programme n° 279 "Popchat". Je remercie également l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) et en particulier Yves Léonard, Stéphane Marchandeu et François Reitz qui ont participé à la mise en place de l'échantillonnage de lapins.

J'adresse seize grands mercis à tous les membres de la "Popchat family" pour les efforts qu'ils ont consentis et pour les kilomètres qu'ils ont parcourus par tous les temps et tous les vents! Ce travail est aussi le vôtre. J'ai ici une pensée plus particulière pour ceux que j'ai côtoyés au cours de ma thèse et avec qui j'ai vécu des moments inoubliables : Popminou (alias Guillaume Chagneau), Popchat (alias Guillaume Leblanc), Mathieu (alias Mathieu Lepeutrec), JB (alias Jean-Baptiste Pons) et Thibaut (alias Thibaut Vergoz).

Je tiens plus largement à remercier toutes les personnes qui, un jour ou l'autre, ont pris le temps de répondre à mes questions.

C'est pour moi l'occasion de remercier ici toutes les personnes qui m'ont accompagné, soutenu et encadré pendant ma formation avant mon arrivée à Lyon et qui ont toutes participé à mon projet... Je pense tout d'abord à Monsieur Clementi que j'ai croisé au détour d'une réunion des métiers et qui m'indiqua le chemin... Puis évidemment, à toute l'équipe de l'IREO de Mondy, et à ces sept années passées ensemble qui ont joué un rôle déterminant dans ma vie professionnelle mais aussi personnelle... et qui m'ont permis de résister à cette année de science fiction passée au Valentin... ce tremplin m'ayant permis d'accéder à l'Université de Rouen dont je remercie les membres du groupe ECODIV et les membres du laboratoire Morphodynamique Continentale et Côtière pour leur passion, leur soutien et pour

avoir toujours pris le temps de répondre à mes nombreuses questions... et bien sûr merci à mes anciens et nombreux maîtres de stage qui m'ont permis de réaliser mon projet.

Puis je suis arrivé à Lyon... je suis entré dans le bureau 46... Et le p'ti Math (alias Mathieu Basille) m'a en tout premier lieu converti à Linux... Je l'en remercie! Puis le temps a passé et le bureau s'est étoffé... Averell (alias Alexis Avril), calamity Jane (alias Emmanuelle Richard), notre maman nationale (alias Maud Lelu) et l'experte (alias Hinda Hanned)... Un peu plus tard nous avons accueilli mamie (alias Eléonore Hellard), le tombeur (alias Thomas Prin), la Savoyarde (soit dit en passant et sans chauvinisme aucun, la plus belle des nationalités; alias Cécile Gotteland) et JP (alias Jean-Patrick Suraud). Merci à vous tous pour ces moments passés ensemble;-) et pour l'ambiance chaleureuse de ce bureau.

Je n'aurai jamais assez de macarons pour remercier Nathalie, Isabelle et Eloïse pour leur sourire leur disponibilité et leur grande gentillesse.

Enfin, le chemin qui m'a conduit jusqu'ici je ne l'ai pas arpenté seul... j'étais accompagné de mes compères de toujours, mes compagnons de cordée, Geo et Steph, Guigui et Nadine (une pensée pour la petite Alice...) Ritche et Aurelie (une pensée pour la petite Alix...) sans oublier Seb et Eloïse, Picolin et Chiara, merci à vous pour votre patience, vos coups de gueule, votre présence et votre amitié sincère... merci d'avoir grimpé en tête quand il le fallait... à charge de revanche mes amis. J'ai ici une pensée particulière pour Damien qui nous a quitté trop tôt mais qui fera toujours partie de la cordée.

Je souhaite enfin remercier mes parents, Mireille et Joël, pour leur soutien indéfectible, leur recadrages parfois, leur encouragements toujours... sans vous, rien de tout cela n'aurait été possible.

# Table des matières

Liste des figures	xiii
Liste des tableaux	xv
<b>1 Introduction générale</b>	<b>15</b>
1.1 Contribution des espèces introduites à l'érosion de la biodiversité à l'échelle globale <i>vs.</i> régionale . . . . .	17
1.2 Le paradoxe de l'invasion . . . . .	19
1.3 Impact des espèces invasives sur les écosystèmes . . . . .	20
1.3.1 De manière générale . . . . .	20
1.3.2 Effet plus particulier des prédateurs introduits . . . . .	22
1.4 Éradiquer les espèces introduites . . . . .	23
1.4.1 Éradication des espèces introduites sur les îles . . . . .	24
1.4.2 Conséquences des éradications . . . . .	26
1.4.3 Bilan . . . . .	29
1.5 Le cas des grandes îles . . . . .	30
1.5.1 Hétérogénéité de la ressource et relâche du mésoprédateur . . . . .	31
1.5.2 Structure spatiale des populations . . . . .	32
1.5.3 Déterminants de la synchronie spatiale des populations . . . . .	33
1.5.4 L'archipel des Kerguelen : un cadre d'étude privilégié . . . . .	36
1.6 Présentation générale du travail . . . . .	38
<b>2 L'archipel des Kerguelen</b>	<b>41</b>
2.1 Situation Géographique, Géologie et Pédologie . . . . .	41
2.1.1 Le climat . . . . .	43
2.1.2 Communautés végétales et animales . . . . .	43
2.2 Les espèces introduites sur la Grande Terre . . . . .	44
2.2.1 Historique des introductions . . . . .	44
2.2.2 Impact des espèces introduites sur les communautés de la Grande Terre	45
2.3 Nos sites d'études : des situations contrastées . . . . .	46
2.4 La logistique . . . . .	47
2.4.1 Pour arriver à Kerguelen . . . . .	47
2.4.2 Les sessions de terrain . . . . .	48
2.5 Les données . . . . .	49
2.5.1 Densités des populations de chats . . . . .	49
2.5.2 Capture-Marquage-Recapture . . . . .	50
2.5.3 Condition physique des lapins . . . . .	51
2.5.4 Synthèse des données disponibles . . . . .	51
<b>3 Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models : a case study on the Kerguelen archipelago</b>	<b>55</b>
3.1 Préambule . . . . .	55
3.2 Introduction . . . . .	59

3.3	Materials and methods . . . . .	62
3.4	Results . . . . .	63
3.5	Discussion . . . . .	65
3.6	Appendix . . . . .	66
3.7	References . . . . .	68
3.8	Discussion complémentaire . . . . .	68
<b>4</b>	<b>Joint effect of density dependence and environmental variability on the spatio-temporal dynamics of an introduced predator</b>	<b>71</b>
4.1	Préambule . . . . .	71
4.2	Introduction . . . . .	75
4.3	Material and Methods . . . . .	77
4.3.1	Study area . . . . .	77
4.3.2	Data collection . . . . .	78
4.3.3	Statistical analyses . . . . .	80
4.4	Results . . . . .	85
4.4.1	Density estimates . . . . .	85
4.4.2	Density dependence . . . . .	86
4.4.3	Factors influencing body condition of cats . . . . .	88
4.5	Discussion . . . . .	89
4.6	Conclusion . . . . .	92
4.7	Discussion complémentaire . . . . .	96
<b>5</b>	<b>Individual and spatio-temporal variations in survival rate of introduced feral cat (<i>Felis silvestris catus</i>) in the Kerguelen archipelago</b>	<b>97</b>
5.1	Préambule . . . . .	97
5.2	Introduction . . . . .	100
5.3	Material and methods . . . . .	102
5.3.1	Study area . . . . .	102
5.3.2	Data collection . . . . .	103
5.3.3	Statistical analyses . . . . .	106
5.3.4	Model selection . . . . .	108
5.4	Results . . . . .	111
5.5	Discussion . . . . .	115
5.6	Conclusion . . . . .	119
5.7	Discussion complémentaire . . . . .	123
<b>6</b>	<b>Quantifying spatial population synchrony : the need to account for sampling error</b>	<b>125</b>
6.1	Préambule . . . . .	125
6.2	Introduction . . . . .	128
6.3	Ignoring sampling variance bias cross correlation estimates . . . . .	129
6.3.1	Quantifying overall spatial synchrony in presence of sampling error . . . . .	130
6.4	Illustrating examples . . . . .	134
6.4.1	Synchrony in fish populations . . . . .	134

6.4.2	Synchrony in cat populations . . . . .	135
6.5	Results . . . . .	137
6.6	Discussion . . . . .	139
6.7	Conclusion . . . . .	141
6.8	Discussion compl�etaire . . . . .	143
<b>7</b>	<b>Spatial synchrony in cat populations</b>	<b>145</b>
7.1	Pr�ambule . . . . .	145
7.2	Introduction . . . . .	147
7.3	Material and methods . . . . .	149
7.3.1	Study area . . . . .	149
7.3.2	Data collection . . . . .	150
7.3.3	Statistical analyses . . . . .	154
7.4	Results . . . . .	162
7.5	Discussion . . . . .	165
7.6	Conclusion . . . . .	170
7.7	Discussion compl�ementaire . . . . .	171
<b>8</b>	<b>Genetic diversity and population abundance</b>	<b>173</b>
8.1	Pr�ambule . . . . .	173
8.2	Introduction . . . . .	176
8.3	Materials and methods . . . . .	178
8.3.1	Study sites and species . . . . .	178
8.3.2	Estimating temporal fluctuations of cat population abundance index .	179
8.3.3	Molecular sampling and DNA analysis . . . . .	181
8.3.4	Determining the year of conception . . . . .	182
8.3.5	Temporal variability in genetic diversity indices . . . . .	183
8.3.6	Linking temporal change in population abundance and genetic diversity indices . . . . .	184
8.3.7	Assessing changes in the partitioning of genetic diversity between study sites . . . . .	185
8.4	Results . . . . .	186
8.4.1	Description of temporal variation of population abundance and genetic diversity indices at the island scale . . . . .	186
8.4.2	Linking temporal change in genetic diversity indices and population abundance at the local scale . . . . .	189
8.4.3	Temporal variation of the spatial partitioning of genetic diversity . .	190
8.5	Discussion . . . . .	191
8.5.1	Linking temporal demographic fluctuations and genetic variability at the island scale . . . . .	191
8.5.2	How did the 2000 crash affect the spatial partitioning of genetic diversity?	192
8.5.3	Linking genetic diversity and population abundance at the local scale	192
8.5.4	Towards a demo-genetic scenario . . . . .	194
8.5.5	Perspectives and conclusion . . . . .	196
8.6	Discussion compl�emenataire . . . . .	208



<b>9</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>209</b>
9.1	L'erreur de mesure . . . . .	210
9.2	Dynamique des populations de chat sur la Grande Terre . . . . .	211
9.2.1	Synthèse des principaux résultats obtenus . . . . .	211
9.2.2	Un scénario possible pour expliquer les variations spatio-temporelles des dynamiques locales des populations de chats . . . . .	212
9.2.3	Hypothèses à tester et recherches complémentaires . . . . .	214
9.3	Perspectives . . . . .	216
9.3.1	Compréhension de la dynamique des populations de chats . . . . .	216
9.3.2	Conservation des oiseaux marins . . . . .	217
9.4	Conclusion . . . . .	219
	<b>Bibliographie</b>	<b>221</b>
	<b>Annexe</b>	<b>245</b>

# Table des figures

1.1	Patrons des extinctions dans les groupes des vertébrés et des végétaux au cours de 500 dernières années (tiré de Sax & Gaines 2008) . . . . .	18
1.2	Représentation schématique des interactions entre les différents compartiments de l'écosystème de la Grande Terre . . . . .	37
2.1	Carte de l'archipel des Kerguelen . . . . .	42
2.2	Schémas des éléments relevés pour chaque groupes de chats contactés peandant un comptage . . . . .	49
2.3	Calendrier des sessions de terrain réalisées sur les différents sites d'étude ente Janvier 2009 et Juin 2010. . . . .	52
2.4	Représentation schématique des données disponibles pour la période d'étude sur chaque site. . . . .	53
3.1	Représentation schématique des différentes indices phénologiques pouvant être calculés à partir du signal NDVI(tiré de Garel <i>et al.</i> 2006) . . . . .	69
4.1	Mesures isotopiques réalisées à partir des poils de chats capturés sur les sites de Port-Jeanne-d'Arc (PJDA), Ratmanoff (RAT) et Sourcil Noir (SN). Les différences des ratios d'isotopes d'azote permettent de déterminer le niveau trophique et la composition du régime alimentaire. Les différences des ratios d'isotopes de carbone permettent d'identifier l'origine des proies ingérées : marine <i>vs.</i> terrestre. . . . .	73
4.2	Location of the study sites on the Courbet peninsula (Grande Terre Island of Kerguelen Archipelago) . . . . .	78
4.3	Relationship between the logarithm of cat population growth rate ( $\log(\frac{Y_t}{Y_{t-1}})$ ) and cat population density at time $t - 1$ ( $Y_{t-1}$ ). . . . .	87
4.4	Correlation circle representation of the Principal Component Analysis performed on the body condition of adults male and adult female at time $t$ ( $BC_{m,f}$ ), windchill index during the winter of year $t - 1$ and $t - 2$ ( $WIW_{t-1,t-2}$ ), average cat density during year $t - 1$ ( $Den_{t-1}$ ), and vegetation production during year $t - 1$ ( $INDVI_{t-1}$ ). . . . .	88
4.5	Summary of the main factor affecting time variations in cat populaion growth (See main text for details) . . . . .	91
5.1	Location of the study sites on the Courbet peninsula (Grande Terre Island of Kerguelen Archipelago) . . . . .	102
5.2	Time variations in the number of observed cats per km . . . . .	105
5.3	Effect of individual and population characteristics on the probability of capture . . . . .	113
5.4	Effect of individual and population characteristics on the probability of survival . . . . .	114
5.5	Synchrony between the studied populations . . . . .	116
6.1	Bias in cross correaltion estimates when ignoring sampling erro . . . . .	131
7.1	Location of the study sites on the Courbet peninsula (Grande Terre Island of Kerguelen Archipelago) . . . . .	150
7.2	Diagram illustrating the stratification of the data. . . . .	152

7.3	Time variations in the number of observed cats per km [log transformed using $\log(x+1)$ ] averaged over counts and field sessions for each year–season at the four study sites	155
7.4	Relationship between the mean and the variance of the number of cats observed within each field session (see text for details)	156
7.5	Relationship between the average number of cats per km that were observed and predicted for each site and time (year–season) by the synchronous component of the generalized linear mixed model (see text for details).	163
7.6	Posterior distribution of the synchrony parameter $s$ . The <i>solid</i> bar represents the median (0.84) of the distribution.	163
7.7	Time variation of the summer estimates of the synchronous component of cat abundance ( $\hat{S}$ ) ( <i>solid line</i> ) and of the annual production of vegetation with a two–year time lag ( <i>dashed line</i> ). Both time series have been centred and scaled.	165
7.8	Correlation circle representation of the principal component analysis performed on the asynchronous components predicted by the model for Port–aux–Français (PAF), Port–Jeanne–d’Arc (PJDA), Port–Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT) (see text for details).	166
7.9	Asynchronous components estimated by the model ( $\nu_{ij}$ ) for Port–aux–Français (PAF), Port–Jeanne–d’Arc (PJDA), Port–Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT). ‘S’ and ‘W’ stand for summer and winter, respectively.	166
8.1	Location of study sites in the main island (Kerguelen, Grande-Terre)	179
8.2	Population abundance index (cats.km <sup>-1</sup> ) from 1996 to 2007	186
8.3	Temporal variation (1996–2007) of genetic diversity indices ( $A$ , $He$ , $Ho$ and $M$ ) and the summer population abundance index $N_s^I$	188
8.4	Effect of a) the summer abundance index $N_s^I$ and b) the coefficient of variation of the summer abundance index $CVa$ on the allelic richness $A$ , and effect of c) the rate of increase in summer population abundance index $\lambda_{N_s}$ on the rate of increase of observed heterosigosity $\lambda_{Ho}$ .	195

# Liste des tableaux

4.1	Summary of the detection function fitted on each site and each year using Half Normal/Cosines (HNC), Harzard Rate/Cosines (HRC), Uniform Cosines (UC) key function and adjustment term. $n$ is the number of observed objects (single or clusters of cats), $p$ is the probability of observing an object in a defined area and ESW (in meters) is the effective strip width. The acronyms RAT and PJDA stand respectively for Ratmanoff and Port-Jeanne-d'Arc. . . . .	85
4.2	Summary of the different step of the model selection : model, number of parameters in the model ( $p$ ), value of the Akaike Information Criteria adjusted for small sample size (AICc), R-squared ( $R^2$ ) and delta AICc within each selection step (partial) and among all the fitted models (global). The acronyms RAT and PJDA stand respectively for Ratmanoff and Port-Jeanne-d'Arc. . . . .	94
4.3	Summary of the different step of the model selection : model, number of parameters in the model ( $p$ ), value of the Akaike Information Criteria adjusted for small sample size (AICc), R-squared ( $R^2$ ) and delta AICc within each selection step (partial) and among all the fitted models (global). The acronyms RAT and PJDA stand respectively for Ratmanoff and Port-Jeanne-d'Arc. . . . .	95
5.1	Model selection : effect of population and individual factors on survival . . . . .	111
5.2	Model selection : effect of population and individual factors on capture . . . . .	112
5.3	Model selection : trap-dependence and transience, advanced interactions . . . . .	121
5.4	Parameter estimations (median and 95% credible interval for all factors except $LD$ , for $LD$ only the maximum likelihood estimation is provided) and corrected LRT for the factors affecting survival. . . . .	122
6.1	Summary of the parameter estimates (posterior mean(sd)) of the state space models fitted on the fish dataset, with and without accounting for a long term trend shared by the study sites. . . . .	138
6.2	Summary of the parameter estimates (posterior mean(sd)) of the state space models fitted on cat dataset . . . . .	138
7.1	Summary of transect information and diet composition of cats living in the Kerguelen Archipelago (from Pontier <i>et al.</i> 2002). . . . .	151
7.2	Number of counts performed at Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d'Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT) for each time period. $W$ stands for the winter season and $S$ to the summer season. . . . .	152
7.3	Summary of the statistics for the posterior distributions of the models fitted to the whole dataset (left) and to the reduced dataset (right), which contained only 6.25 % missing values. Reported statistics are the estimated mean, standard deviation (SD), median, 95 % credible interval [CI] and the relative uncertainty. The acronyms for the site names stand for the following : Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d'Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT). . . . .	164

8.1	Mean number of transects performed and mean number of adult cats counted per season at each study site. Harmonic mean ( <i>HMa</i> ) and coefficient of variation ( <i>CVa</i> ) of summer population abundances are also given. . . . .	180
8.2	Number of alleles, observed heterozygosity <i>Ho</i> , expected heterozygosity <i>He</i> , allelic richness standardised by sample size <i>A</i> and M-ratio <i>M</i> per locus. . . . .	182
8.3	Cohort size by year and study site. Years in bold correspond to the two restricted periods with sufficient sample size, as defined in the main text, and based on temporal variation of genetic diversity and population abundance indices (1996–1998 and 2003–2005) . . . . .	183
8.4	Mean, temporal range and coefficient of variation of the standardised allelic richness <i>A</i> , the observed and expected heterozygosities <i>Ho</i> and <i>He</i> , the M-ratio <i>M</i> and the yearly population abundance index <i>N<sup>I</sup></i> calculated over 12 years. For the sake of simplicity, mean, temporal range and CV are given for the values over loci and study sites. . . . .	187
8.5	Parameter estimates from the most adequate linear models (chosen on the basis of AICc) for the effect of different explanatory variables on genetic diversity indices. Locus was always included as an additional effect in the model (coefficients or intercept not shown). Significant effects are shown in bold. . . . .	189
8.6	Pairwise <i>F<sub>st</sub></i> values between study sites (below diagonal) and within-site <i>F<sub>is</sub></i> values (above diagonal) over the whole study period and for the two restricted periods 1996–1998 and 2003–2005. * denotes statistical significance at the $\alpha=5\%$ level. . .	190
8.7	P-value for the test of population bottleneck detection for each of the two restricted periods (1996–1998 and 2003–2005) and for three different mutation models : two-phase mutation model (TPM) with the assumption that the loci follow a 90% stepwise-mutation model (SSM) with a variance of 30%; SSM model; infinite allele model (IAM). * denotes statistical significance at the $\alpha=5\%$ level. . . . .	200





# 1

## Introduction générale

Les milieux insulaires constituent un exceptionnel réservoir de biodiversité. Avec une richesse spécifique plus faible que celle des systèmes continentaux, les îles océaniques se distinguent par un fort taux d'endémisme. Ceci explique en partie pourquoi ces terres qui ne représentent que 5% de la surface mondiale, sont associées à près d'un tiers des "hotspots" de biodiversité. Kier *et al.* (2009) montrent que, à taille égale, la richesse endémique des végétaux et des vertébrés présents sur les îles, est respectivement 9.5 et 8.1 fois supérieure à celles des milieux continentaux. En intégrant le rôle de la productivité des milieux, des travaux récents (*ex.*, Kalmar & Currie 2006) ont permis de mettre en évidence qu'une grande partie de la variance observée dans le taux d'endémisme des îles océaniques pouvait être expliquée par leur taille, les conditions climatiques et leur isolement, défini ici comme la distance au plus proche voisin. Mais la taille et l'isolement d'une île peuvent également conditionner sa richesse spécifique. En effet, la théorie de la biogéographie insulaire, telle qu'elle a été définie par MacArthur & Wilson (1967), prédit que la richesse spécifique d'une île va augmenter avec sa surface et diminuer avec son isolement ; le nombre d'espèces se trouvant à un moment donné sur une île donnée étant régi par un équilibre dynamique entre le taux de colonisation et le taux d'extinction. Ainsi, de par leur diversité de tailles et de situations géographiques, les milieux insulaires sont de véritables modèles d'étude pour les biologistes. Ce sont des systèmes réels, par opposition aux microcosmes, ayant perduré sur de longues périodes et dont les limites sont définies. Ils ont été le support de découvertes importantes dans le champ de la biologie évolutive. Une des plus connues est l'étude de la radiation adaptative des pinsons de Darwin sur les îles Galapagos (Freeland & Boag 1999). Avec une complexité généralement plus faible que celle des systèmes continentaux, les îles océaniques permettent également



d'analyser les composantes fondamentales du fonctionnement des écosystèmes. La grande diversité des conditions écologiques rencontrées sur les îles peut être mise à profit pour étudier de manière comparative les processus écologiques, là où les échelles de temps et d'espace sont trop grandes pour avoir recours à l'expérimentation. Aussi sont-elles des modèles privilégiés pour étudier les réactions des espèces aux changements globaux et en particulier à la perte et à la fragmentation des habitats. Les îles des régions polaires et sub-polaires sont aussi des lieux privilégiés pour étudier la réaction des systèmes écologiques au réchauffement climatique. Étant adaptés aux faibles flux d'énergie des régions polaires, ces écosystèmes sont plus sensibles que ceux de moyenne et basse latitudes, aux variations des flux d'énergie disponible, et aux changements de leurs environnements physiques et géochimiques (Roots 1989). De par leur surface limitée, leur isolement, leur faible richesse spécifique et leur relative simplicité, les îles océaniques sont particulièrement sensibles aux perturbations environnementales. Parmi elles, les invasions biologiques, *i.e.*, l'introduction et l'établissement d'espèces dans des régions inaccessibles pour elles du fait de leur capacité naturelle de dispersion, sont des perturbations qui ont des impacts significatifs sur la structure des communautés, le fonctionnement des écosystèmes et sur la biodiversité dans ces environnements.

Les introductions du rat (*Rattus rattus*), de la souris (*Mus musculus*), du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) et du chat (*Felis silvestris catus*) sur la Grande Terre de l'archipel sub-Antarctique des Kerguelen, ont profondément bouleversé la structure des communautés végétales autochtones, et ont conduit à l'extinction locale de plusieurs populations d'oiseaux marins. Face aux enjeux de conservation posés par ces introductions multiples, il est indispensable de pouvoir décrypter les mécanismes des interactions pouvant exister entre cette communauté prédateur-proie introduite, et les oiseaux marins. Dans cet objectif, nous allons faire un tour d'horizon de l'impact des espèces introduites sur les communautés et les écosystèmes insulaires, et des politiques de gestion mises en place pour lutter contre elles. En particulier, nous nous attacherons à faire ressortir la complexité des relations pouvant exister entre les espèces autochtones et les communautés prédateur-proies introduites.

### 1.1 Contribution des espèces introduites à l'érosion de la biodiversité à l'échelle globale *vs.* régionale

On observe aujourd'hui une érosion massive de la biodiversité à l'échelle globale qui, selon plusieurs auteurs (*ex.*, Jablonski 1991), s'apparente aux "grandes crises" de l'histoire de notre planète. A l'échelle globale, la richesse spécifique est déterminée par la différence entre le nombre d'événements d'extinction et de spéciation. Mais il est difficile d'estimer avec précision le nombre des extinctions récentes, sachant que le nombre d'espèces existantes est mal connu et qu'un grand nombre d'entre elles est susceptible d'avoir disparu avant d'avoir été identifiées. En prenant comme référence un nombre d'espèces total de 5 ou 10 millions, les estimations du nombre d'extinctions peuvent varier respectivement de 13500 à 27000 espèces par an (Sax & Gaines 2008). Ces estimations laissent entrevoir un nombre d'extinctions bien supérieur au nombre d'extinctions d'espèces figurant dans la "liste rouge" publiée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature. Cette dernière recense 785 cas d'extinction au cours de 500 dernières années. Bien que cette liste sous-estime probablement le nombre global d'extinctions, elle constitue néanmoins la base de données la plus complète et la plus standardisée à ce sujet. L'analyse de cette base de données révèle que toutes les régions du monde ne sont pas affectées de la même manière (Fig.1.1, page 18). En effet, le nombre d'extinctions répertorié pour les vertébrés et les végétaux est bien plus important sur les îles que sur les continents. Ceci confirme la plus grande sensibilité de ces environnements aux extinctions de manière générale comparativement aux milieux continentaux. On remarque aussi que l'ensemble des groupes taxonomiques ne sont pas tous affectés de la même manière par les extinctions. Les vertébrés terrestres totalisent un nombre d'extinctions bien plus important que les végétaux, à la fois en terme absolu, mais aussi relativement à la richesse spécifique de ces groupes. Parmi les extinctions de vertébrés, le groupe des oiseaux est celui qui a probablement le plus souffert, en particulier sur les îles. Notons que les autres groupes de vertébrés sont peu représentés sur celles-ci.

Notre compréhension des mécanismes conduisant à ces extinctions est encore très limitée. Parmi les 680 extinctions d'espèces animales recensées dans la liste rouge de l'UICN, les causes d'extinction ne sont reportées que pour 170 d'entre elles. Si l'on se rapporte à ces dernières, il apparaît que les espèces invasives sont incriminées en conjugaison avec d'autres facteurs, tels que la fragmentation du milieu dans 54% des cas, et sont seules en cause dans 20% des cas.

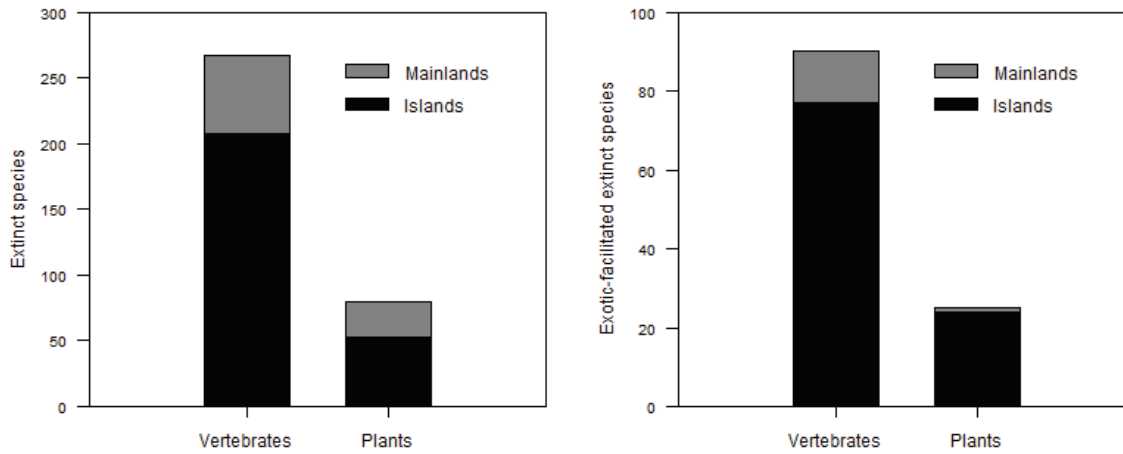


FIGURE 1.1 – Patrons des extinctions dans les groupes des vertébrés et des végétaux au cours de 500 dernières années (tiré de Sax & Gaines 2008)

Mais l'effet des espèces introduites sur la biodiversité varie en fonction de l'échelle spatiale considérée.

A l'échelle régionale, le taux de changement net de biodiversité est déterminé par la spéciation et les extinctions globales, mais aussi par les extinctions locales et l'immigration. Il faut ici considérer l'immigration au sens large, c'est-à-dire qu'elle inclut les mouvements de colonisation "naturelle", mais aussi l'introduction volontaire ou fortuite d'espèces exogènes dans un environnement qui était jusqu'alors inaccessible pour elles. Même si la richesse endémique tend, comme à l'échelle globale, à diminuer à l'échelle locale, la richesse spécifique de certains taxons se maintient, voire même augmente. Cela est dû aux espèces introduites qui contribuent à la richesse spécifique d'une région. La perte d'espèces endémiques peut être compensée par l'arrivée d'espèces exotiques. Notons que la richesse spécifique des mammifères sur les îles a augmenté (Sax & Gaines 2003). En revanche, la richesse spécifique des oiseaux est restée inchangée sur les îles océaniques, mais a connu de profonds bouleversements en termes de compositions d'espèces (Sax & Gaines 2003). La richesse spécifique des végétaux sur les îles a elle augmenté de près de 104% (Sax & Gaines 2003). Un indicateur permettant d'apprécier l'évolution de la biodiversité est le rapport entre le nombre d'espèces introduites qui se sont établies (espèces naturalisées), et le nombre d'espèces indigènes. Sur les îles océaniques, ce rapport est passé de 0.31 en 1900 à 1.09 en 2000 et pourrait être de l'ordre de

## 1.2. LE PARADOXE DE L'INVASION

---

1.5 à l'horizon 2060. Ces chiffres nous montrent que les invasions biologiques constituent une source importante de perturbations sur les îles océaniques, qui peut engendrer de profonds bouleversements à la fois dans la structure des communautés et dans le fonctionnement des écosystèmes.

### 1.2 Le paradoxe de l'invasion

Il peut paraître paradoxal que des espèces exogènes introduites dans des zones jusqu'alors en dehors de leurs aires de répartition puissent se maintenir et se propager rapidement dans un contexte écologique totalement nouveau pour elles. En effet, bien que les espèces invasives n'aient pas d'histoire évolutive dans les milieux qu'elles colonisent, elles peuvent parvenir à supplanter des espèces indigènes adaptées aux conditions environnementales locales (Sax & Brown 2000). Pour comprendre ce paradoxe, on doit considérer le fait que si certaines introductions réussissent, la plupart échouent. Cela peut notamment résulter du faible nombre d'individus introduits, qui va augmenter la sensibilité de la population introduite aux aléas démographiques (stochasticité démographique, Lande 1988) et environnementaux (stochasticité environnementale), et donc accroître son risque d'extinction. Les populations à faible effectif peuvent être affectées par une relation positive entre le taux d'accroissement et la densité. Ce phénomène plus connu sous le nom "d'effet Allee", est un paramètre important pouvant conditionner la réussite d'une introduction (Taylor & Hastings 2005). Ce mécanisme explique probablement l'échec de la première tentative d'introduction du chat à Kerguelen en 1876 (Derenne 1976). Ajoutons que certaines espèces exigent une taille de population suffisamment grande pour engendrer des mécanismes indispensables à leur fonctionnement, tel que la structure sociale. Un faible nombre d'individus introduits peut également avoir des conséquences sur la diversité génétique de la population, en augmentant la dépression de consanguinité. Cela peut affecter la performance des individus et limiter la force d'invasion d'une espèce. Mais les milieux colonisés n'étant pas nécessairement homogènes, le succès de l'introduction d'une espèce est donc dépendant de l'optimalité des conditions environnementales particulières du lieu de l'introduction. D'autre part, les espèces invasives peuvent avoir des qualités supérieures à celles des espèces indigènes d'un milieu donné.

La plupart des espèces animales invasives sont commensales de l'homme. Le caractère cosmopolite de ces espèces est associé aux grands mouvements d'exploration et de colonisation

de celui-ci. Ayant évolué dans des milieux anthropisés, ces espèces sont avantagées par rapport aux espèces indigènes dans les environnements où l'homme s'installe (Sax & Brown 2000). De par leur faible richesse spécifique et leur faible complexité, les milieux isolés comme les îles océaniques sont particulièrement propices au succès des espèces invasives. L'établissement d'une espèce exogène dans un tel environnement peut être facilité si elle occupe une niche écologique qui était jusqu'alors inoccupée, et par la possible absence de compétiteurs qui contraignaient sa dynamique dans son environnement d'origine. De manière plus générale, la sélection naturelle va, sur la base de traits héréditaires, tendre à retenir des individus dont la valeur sélective est optimale. Mais le concept de paysage adaptatif proposé par Wright (1932, 1988) suggère que cette optimisation est contrainte par la variabilité existante des traits. Les changements adaptatifs vont tendre à converger vers des optimums locaux du paysage de fitness, sans nécessairement réussir à atteindre l'optimum global, qui nécessiterait de traverser les vallées du paysage. Si une espèce est localement adaptée, il existe une certaine probabilité pour que des organismes ayant évolué dans une autre région, mais qui occuperaient des niches écologiques proches, puissent avoir atteint un pic de valeur sélective plus élevé. Un tel mécanisme participe à expliquer pourquoi des espèces qui vivent dans des milieux riches et complexes, où les pressions sélectives sont fortes (en raison par exemple d'un grand nombre de compétiteurs) peuvent devenir des envahisseurs redoutables quand elles sont introduites dans des écosystèmes simplifiés où la richesse spécifique et le nombre de compétiteurs est plus faible (Sax & Brown 2000). Le succès des espèces invasives n'apparaît donc plus paradoxal, mais est au contraire attendu, une fois pris en compte l'histoire évolutive et les caractéristiques de l'espèce introduite, ainsi que celles du milieu, que ses membres tentent d'envahir.

### 1.3 Impact des espèces invasives sur les écosystèmes

#### 1.3.1 De manière générale

Les espèces introduites peuvent modifier les écosystèmes qu'elles colonisent à différentes échelles (Courchamp *et al.* 2003). Elles peuvent, entre autres, causer ou faciliter l'extinction d'espèces indigènes. Plusieurs mécanismes sont en cause et le plus direct d'entre eux est la prédation. Mais des effets plus subtils peuvent émerger, en particulier lorsque plusieurs espèces sont introduites. Considérons le cas où un prédateur généraliste et une de ses proies potentielles sont introduits; une forte densité de la proie exotique va permettre de soutenir une

### 1.3. IMPACT DES ESPÈCES INVASIVES SUR LES ÉCOSYSTÈMES

---

abondante population de prédateurs et par conséquent va contribuer à augmenter l'impact de ce dernier sur les espèces de proies indigènes. Ce phénomène d'hyperprédation (Courchamp *et al.* 2000) a notamment été suggéré pour expliquer pourquoi les populations de rongeurs australiens (Groupe des *Muridae*) déclinaient dans les zones envahies par le chat (introduit) uniquement lorsque les populations de souris et de lapins (tous deux introduits) étaient également abondantes. La pression de pâturage exercée par les herbivores introduits peut causer des dommages sévères aux communautés végétales indigènes. Le sur-pâturage, l'abrutissement et le piétinement des chèvres domestiques (*Capra aegagrus hircus*) introduites sur l'île de "Great island" en Nouvelle Zélande, ont réduit la richesse spécifique des végétaux de 143 à 70 espèces, en l'espace de 35 ans (Courchamp *et al.* 2003). Lorsque les organismes introduits sont des agents infectieux, l'impact sur les espèces peut être variable en fonction de la pathogénicité de l'agent. Certains champignons pathogènes tel que *Phytophthora ramorum* sont, par exemple, responsables de dégâts importants sur les peuplements de chêne (*Quercus sp.*) de la côte ouest des États-Unis.

Les espèces introduites peuvent également interférer avec les espèces indigènes en entrant en compétition avec elles pour l'accès à la ressource. Transportée involontairement dans l'eau des ballasts des navires, la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) originaire d'Eurasie, a été largement introduite en Amérique du Nord. De par ses grandes capacités de filtration de l'eau (jusqu'à un litre d'eau par jour et par individu), cette espèce réduit considérablement la quantité de nutriments dans l'écosystème, et a des impacts sur l'ensemble des micro-organismes qui en dépendent directement (Vitousek *et al.* 1997).

En s'hybridant avec les espèces indigènes, les espèces introduites peuvent également altérer la structure génétique de ces dernières. Cela peut contribuer à diminuer la valeur sélective des individus et mettre en danger voire causer l'extinction d'une espèce indigène (Rhymer & Simberloff 1996). On peut citer l'exemple du Canard colvert (*Anas platyrhynchos*) qui a contribué à la diminution des effectifs des populations de plusieurs espèces avec lesquelles il s'est hybridé, telles que le Canard à sourcils de Nouvelle Zélande (*Anas superciliosa superciliosa*), du Canard des Hawaï (*Anas wyvilliana*) et du Canard brun de Floride (*Anas fulvigula*).

Enfin, certaines espèces invasives peuvent se comporter comme de véritables ingénieurs écologiques qui vont modifier la structure et/ou le fonctionnement de l'écosystème dans lequel elles se développent (Crooks 2002). Certaines espèces végétales comme le Brome des toits (*Bromus tectorum*), introduite dans l'ouest des États-Unis, vont notamment conduire

à accélérer le régime des incendies. Après son invasion dans les steppes de la région des Grands Bassins, la fréquence des incendies est passée de un tous les 60–110 ans, à un tous les 3–5 ans. Ce sont maintenant près de 5 millions d’hectares dans l’Idaho et l’Utah, qui sont recouverts d’un peuplement quasi mono spécifique de Brome des Toits (Whisenant 1990). Or, l’augmentation de la fréquence des incendies tend à favoriser l’expansion et la colonisation des espèces invasives et ce, au détriment des espèces indigènes (Crooks 2002). Certaines espèces invasives peuvent donc complètement modifier le degré “d’invasibilité” d’un milieu donné et faciliter l’installation d’autres espèces invasives. Un autre exemple est celui des vers de terre Européens (*Lumbricus terrestris*) introduits dans les forêts Nord Américaines qui, en altérant le cycle des nutriments, ont augmenté le degré d’invasibilité du sol des forêts se trouvant sous les espèces d’arbres introduites, mais pas de celui se trouvant sous les espèces d’arbres indigènes (Belote & Jones 2009). L’introduction d’une espèce invasive peut donc profondément altérer la structure, la stabilité et le fonctionnement d’un écosystème.

Quand elles deviennent envahissantes, les espèces introduites peuvent considérablement altérer la structure des communautés et tendent bien souvent à homogénéiser les milieux (McKinney 2004). La Ficoïde glaciale (*Mesembryanthemum crystallinum*) introduite en Californie a remplacé les espèces autochtones et constitue maintenant un peuplement mono spécifique dans plusieurs régions (Mack 1981). Du fait des extinctions qu’elles occasionnent et/ou de la multiplicité des introductions, il arrive que la richesse spécifique de certaines régions soit dominée par les espèces introduites. Sur l’île de Gough, située au sud de l’océan atlantique, 71 des 99 espèces d’insectes, sont des espèces introduites (Gaston *et al.* 2003).

Si les espèces introduites peuvent avoir des impacts sur les communautés indigènes par différentes voies d’action, la prédation est celle qui a les effets les plus rapides et les plus désastreux.

### 1.3.2 Effet plus particulier des prédateurs introduits

Comme nous venons de le voir, toutes les espèces introduites n’ont pas le même impact sur les milieux qu’elles envahissent. La prédation est le mécanisme qui a les effets les plus marqués sur les communautés indigènes, en particulier sur les îles océaniques. La prédation est responsable à elle seule de plus de 30% des disparitions d’espèces de vertébrés (Sax & Gaines 2008). Seule ou de concert avec d’autres facteurs tels que la fragmentation du milieu, elle est impliquée dans près de 80% des cas d’extinctions de vertébrés terrestres. Les effets de

## 1.4. ÉRADIQUER LES ESPÈCES INTRODUITES

---

la prédation sur les communautés de proies indigènes dépendent en partie du type de prédateur introduit. En effet, les prédateurs généralistes ont des influences plus marquées que les prédateurs spécialistes, car ils ont la possibilité d'adapter leur régime alimentaire en fonction de la densité relative des espèces de proies présentes. L'introduction d'un serpent arboricole (*Boiga irregularis*) sur l'île de Guam a entraîné l'extinction locale de plusieurs populations d'oiseaux. Rodda & Fritts (1992) montrent que ce serpent se nourrit à présent principalement de lézards et qu'il est notamment responsable de l'extinction locale de plusieurs espèces de lézard nocturnes. Mais les effets des prédateurs introduits sur les espèces de proies indigènes sont souvent exacerbés quand ces dernières n'ont pas de prédateurs naturels. Ayant évolué en l'absence de prédateur naturel, elles n'ont pas les adaptations nécessaires pour faire face à l'introduction subite d'une telle menace. Un exemple bien connu est celui du chat et du rat (*Rattus* sp.) qui ont été largement introduits sur les îles océaniques et qui sont responsables de l'extinction locale de plusieurs espèces d'oiseaux marins (Steadman 2006). Ces espèces étant commensales de l'homme, leur impact sur les communautés indigènes est attendu s'intensifier dans un contexte de changement global.

## 1.4 Éradiquer les espèces introduites

Bien que le déclin des espèces indigènes soit souvent corrélé à l'introduction d'espèces invasives exogènes, cela n'implique par forcément un lien de causalité (Gurevitch & Padilla 2004). Ce dernier est d'autant plus difficile à mettre en évidence que d'autres facteurs comme la fragmentation du milieu et l'altération de l'habitat sont, eux aussi, très souvent corrélés à l'introduction d'espèces exogènes et au déclin des espèces indigènes. Une approche expérimentale permettrait d'évaluer la contribution relative de ces facteurs à l'extinction des espèces indigènes. Mais cette approche est difficilement utilisable lorsqu'il s'agit d'espèces déjà en danger et pose par ailleurs des problèmes d'éthique. Bien qu'un faisceau d'éléments suggère que les espèces invasives ont des impacts non négligeables sur les espèces indigènes (Courchamp *et al.* 2003, Frenot *et al.* 2005), il est difficile de déterminer, par exemple, si le déclin des plantes indigènes est causé par l'introduction d'espèces exotiques, ou si le déclin des espèces indigènes et la prolifération des espèces exotiques résultent tous les deux de l'altération de l'habitat. Cela augmente par conséquent la difficulté de définir des mesures appropriées de gestion pour restaurer les écosystèmes perturbés par des invasions biologiques.



Malgré les incertitudes, la réaction des gestionnaires a consisté, la plupart du temps, à tenter d'éradiquer la ou les espèce(s) introduite(s).

### 1.4.1 Éradication des espèces introduites sur les îles

L'éradication des espèces introduites est une pratique assez récente. La plus ancienne connue est celle de la mouche tsé-tsé, agent vecteur du trypanosome responsable de la maladie du sommeil, au début du XX<sup>ème</sup> siècle sur l'île Principe située au large des côtes d'Afrique (Lapeyssonnie 1988). Les deux grands types de méthodes utilisées pour l'éradication des espèces invasives (Voir Annexe I) sont les méthodes physiques (chasse, piégeage, empoisonnement) et les méthodes biologiques (*ex.*, introduction de pathogènes). Bien que l'éradication de la Lucile bouchère ait connu un franc succès, plusieurs autres programmes d'éradication d'espèces d'insectes invasifs ont conduit à des résultats plus nuancés. On retiendra en particulier l'échec d'une campagne menée pendant 20 ans dans le Sud-Est des Etats-Unis pour éradiquer la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) originaire d'Amérique du Sud.

En ce qui concerne les végétaux, la liste des éradications ayant réussi est assez mince. Elle concerne le plus souvent des populations de faibles tailles, généralement quelques centaines d'individus, et dont la distribution spatiale se limite à un ou quelques foyers (Mack *et al.* 2000). Les éradications d'espèces végétales menées avec succès sur les îles du Pacifique concernent notamment l'arbre ombrelle (*Schefflera actinophylla*) de l'île de Palau, de la liane corail (*angtigonon leptopus*) de l'île de Niue, d'un arbre calebasse (*Coccinia grandis*), de l'épine de Jérusalem (*Parkinsonia aculeata*) et de l'herbe aux écouvillons (*Pennisetum setaceum*), sur au moins une île d'Hawaï (Loope *et al.* 2006). En Nouvelle Zélande, ce sont le sénecion jacobée (*Senecio jacobea*) et l'herbe de la pampa (*Cortaderia sp.*) de l'île de Raoul, le lotus (*Lotus pedunculatus*) de l'île Campbell et la jouvence (*Ageratina riparia*) des îles Knights qui ont été éradiquées avec succès.

Parmi les espèces animales introduites, les espèces commensales de l'homme et en particulier le rat (*Rattus sp.*), la souris domestique, le lapin de garenne et le chat, ont été la cible de bon nombre des tentatives d'éradication réussies connues. Galvan *et al.* (2005) recensent 274 cas d'éradications réussies de populations de rongeurs introduits (*Rattus sp.* et *Mus musculus*) sur 233 îles, principalement en Nouvelle Zélande et en Australie. La majorité de ces éradications ayant eu lieu sur des îles < 50 hectares. Seulement 13 campagnes d'éradication ont concerné des îles > 500 hectares, la plus grande étant l'île de Campbell, qui couvre une

#### 1.4. ÉRADIQUER LES ESPÈCES INTRODUITES

---

surface de 11300 hectares. A l'instar de cette dernière, la réussite des campagnes d'éradication de petits rongeurs à grande échelle a notamment été rendue possible par l'utilisation d'avions/hélicoptères pour répandre à grande échelle des appâts empoisonnés avec des anticoagulants. Le rat noir a notamment été éradiqué de l'île S<sup>t</sup> Paul suite au largage aérien en janvier 1997 de 13.5 tonnes de Brodifacoum (anticoagulant). Parmi les 332 campagnes d'éradication de rongeurs introduits recensées par Howald *et al.* (2007), seules 35 d'entre elles sont connues pour avoir échoué. Ce succès s'explique en partie par l'utilisation massive de Brodifacoum, qui a été utilisé dans 71% des cas, sachant que 91% des surfaces concernées par ces éradications ont été traitées.

Le lapin de garenne a été éradiqué avec succès de plusieurs îles, dont Round Island (< 2 km<sup>2</sup>; Merton 1987) au Nord-Est des États-Unis, Philip Island (100 km<sup>2</sup>; Coyne, 1981) en Australie, Bowen Island (50 km<sup>2</sup>, Martin & Sobey 1983) en Colombie Britannique, Whale Island (2.4 km<sup>2</sup>; Imber *et al.* 2000) en Nouvelle Zélande, l'île verte (1.48 km<sup>2</sup>) et l'île Guillou (1.45 km<sup>2</sup>) sur l'archipel des Kerguelen. L'introduction de la myxomatose en Australie dans les années 1950 n'a pas permis d'éradiquer les populations de lapins australiennes, mais a contribué à réduire considérablement leurs effectifs (Scanlan *et al.* 2006). Comparativement aux dégâts que le chat occasionne sur les communautés indigènes, en particulier d'oiseaux marins, son éradication n'a été entreprise que sur 48 îles à travers le monde entier (Nogales *et al.* 2004). Ces tentatives concernaient pour la plus grande majorité (75%) des îles de petites tailles (< 5 km<sup>2</sup>). Seules 10% de ces campagnes se sont déroulées sur des îles de plus de 10 km<sup>2</sup>. Le chat a été éradiqué avec succès sur 37 des 48 îles concernées. Avec une superficie de 290 km<sup>2</sup>, l'île Marion (sub-Antarctique) est la plus grande île connue où le chat a été éradiqué avec succès (Bester *et al.* 2000).

Bien que les éradications que nous venons d'évoquer ne constituent pas une liste exhaustive, elles permettent néanmoins de dégager une tendance générale quant aux éléments qui ont permis le succès de ces programmes d'éradication. Ils concernaient des îles généralement faciles d'accès, avec des reliefs assez peu escarpés et qui étaient constituées de milieux relativement homogènes, ce qui permettait d'utiliser une combinaison de plusieurs méthodes physiques et/ou chimiques. De plus, le succès de ces programmes est intimement lié aux fonds financiers qui leur sont alloués. Martins *et al.* (2006) montrent que le coût des éradications augmente avec la taille et l'accessibilité de l'île, et varie en fonction de l'espèce ciblée. L'éradication des populations de petits rongeurs est en moyenne (pour une même surface) entre

1.7 et 3 fois plus coûteuse que l'éradication d'une espèce d'ongulé. Cela provient en grande partie du coût des méthodes applicables, et en particulier du coût humain (pour le piégeage par exemple). A titre d'exemple, l'éradication des populations de rongeurs sur l'île de la Frégate (archipel des Seychelles) qui couvre une superficie de 2.2 km<sup>2</sup> à coûté près de 61.916 US\$. En revanche, l'éradication de petits rongeurs sur l'île Campbell, en Nouvelle Zélande, d'une superficie de 113 km<sup>2</sup> a coûté la somme de 2.249.726 US\$. Parmi les plus coûteuses, on retrouve notamment l'éradication du chat sur l'île Macquarie en Australie (122.5 km<sup>2</sup>), qui a atteint la somme de 2.356.350 US\$. Le choix des méthodes est grandement conditionné par les caractéristiques de l'espèce ciblée.

Nous avons jusqu'ici considéré que le succès d'une éradication résidait dans l'élimination totale d'une espèce ciblée sur un territoire donné. Toutefois, la véritable réussite d'une campagne d'éradication ne peut s'évaluer qu'en déterminant si elle remplit son but ultime : permettre de restaurer les communautés indigènes.

### 1.4.2 Conséquences des éradications

#### A l'échelle des espèces autochtones

Un nombre limité d'études a fait l'objet d'un suivi standardisé de l'état de l'écosystème avant et après l'éradication d'une ou plusieurs espèces introduites, permettant ainsi d'évaluer la réponse des écosystèmes. Cela est dû en partie au manque de données permettant de définir l'état du système avant son invasion. L'état de référence vers lequel l'écosystème est attendu converger, après l'éradication de l'espèce introduite, peut cependant être défini en étudiant des îles voisines restées vierges de toute invasion. Pour les cas documentés, il apparaît que l'éradication des espèces introduites sur les îles a conduit à des résultats très contrastés. En présence d'une seule espèce introduite, son éradication à un stade précoce *i.e.*, avant qu'elle n'ait infligé des dégâts irréversibles à la structure et au fonctionnement de l'écosystème, permet généralement un retour de celui-ci à son état originel. C'est notamment le cas de l'*Eupatorium serotinum* (*Asteraceae*), originaire d'Amérique du Nord, qui fut éradiquée avec succès d'Australie, alors qu'elle n'occupait qu'une surface de 49 m<sup>2</sup> (Mack & Lonsdale 2000). L'éradication des populations férales de Mouton (*Ovis aries*) de l'île de Santa Cruz en Californie a été suivie par une amélioration sensible de la régénération des plantes endémiques qui subissaient leur impact (Klinger *et al.* 2002). On retiendra également

#### 1.4. ÉRADIQUER LES ESPÈCES INTRODUITES

---

l'éradication du rat Polynésien (*Rattus exulans*) sur Marotere Island en Nouvelle Zélande, qui a considérablement amélioré le recrutement dans les populations de Petrel de Pycroft (*Pterodroma pycrofti*), et de Petit puffin (*Puffinus assimilis*). En particulier à Coppermine Island, où le succès reproducteur du Petit Puffin qui était de 10% quand le rat Polynésien était présent, a atteint les 80% après son éradication (Pierce & Zealand 2002).

Lorsque l'éradication de l'espèce introduite intervient à un stade avancé de l'invasion *ex.*, une fois que certaines espèces autochtones ont été exclues d'une aire donnée par l'espèce introduite, l'éradication de cette dernière ne suffit souvent pas à elle seule à restaurer l'écosystème dans son état initial. Quand il s'agit d'espèces ayant des capacités de dispersion très limitées ou présentes sur des îles très isolées, il peut être nécessaire de réintroduire ou de renforcer les populations de l'espèce qui avait été précédemment exclue, ou dont les effectifs avaient été sévèrement réduits. Au total, ce sont : une espèce de grenouille, 4 espèces de geckos et 8 espèces de lézards qui ont été réintroduites sur 6 îles de Nouvelle Zélande, suite à l'éradication du rat Polynésien (Townes & Broome 2003). Mais les dommages causés à un écosystème par une espèce introduite peuvent être irréversibles, empêchant tout retour à l'état originel pré-invasion, même après son éradication. Par exemple, la Ficoïde glaciale (*Mesembryanthemum crystallinum*) est une plante connue pour accumuler le sel dans ses tissus tout au long de sa vie. A la mort des individus, ce sel est relâché dans l'environnement et augmente la salinité des sols (Vivrette & Muller 1977). De ce fait, malgré son éradication, la re-colonisation par les espèces indigènes qui sont moins tolérantes à la salinité des sols, restera difficile (Zavaleta *et al.* 2001). Dans de tels cas, l'écosystème tend bien souvent vers un nouvel état d'équilibre, qui ne correspond pas toujours à un état intermédiaire entre celui d'un milieu envahi et celui d'un milieu vierge de toute invasion. Il est alors essentiel d'entreprendre des mesures de conservation supplémentaires pour restaurer l'écosystème dans son état initial, et en particulier, de prévenir tout nouveau risque d'invasion.

### A l'échelle des écosystèmes

Comme nous l'avons vu jusqu'ici, les espèces introduites interagissent avec les espèces indigènes mais elles interagissent également entre elles. La nature de ces interactions est souvent mal connue et peut être complexe. Dans ces conditions, il est difficile de prévoir les réactions de l'écosystème suite à l'éradication d'une espèce invasive, en particulier quand d'autres espèces introduites sont également présentes. Les campagnes d'éradication qui ont ignoré les interactions pouvant exister entre les communautés d'espèces indigènes et introduites ont bien souvent conduit à des résultats inattendus, voire même désastreux pour les espèces indigènes. Il est notamment apparu que l'éradication d'une espèce introduite pouvait favoriser l'émergence d'une autre espèce invasive. Ce phénomène plus connu sous le nom d'effet "Sisyphé" (Mack & Lonsdale 2000), a été observé suite à l'éradication de populations d'herbivores introduits. Leur suppression a permis le développement d'espèces de plantes invasives qui en l'absence d'herbivores, sont bien souvent plus performantes que les espèces indigènes. Ce fût par exemple le cas de l'éradication des chèvres et des cochons de l'île de Sarigan (Mariannes du Nord) qui s'est traduite par la prolifération d'une liane exotique *Opeculina ventricosa*, qui forme maintenant de vastes tapis ininterrompus (Kessler 2002). La complexité de la réponse des écosystèmes augmente avec le nombre d'espèces introduites, et avec l'importance de celles-ci dans le fonctionnement de l'écosystème (espèce clef de voûte).

Considérons le cas où un prédateur généraliste et une de ses proies potentielles sont introduits et s'établissent sur une île donnée. Dans un tel contexte, éradiquer uniquement la proie ou le prédateur introduit peut conduire à des résultats désastreux pour les espèces indigènes. En particulier, éradiquer uniquement la proie introduite va conduire le prédateur à modifier son comportement alimentaire et va par conséquent accroître l'impact de celui-ci sur les espèces de proies indigènes. Le Rat (*Rattus rattus*) et le Phalanger-renard (*Trichosorus vulpecular*), tous deux introduits en Nouvelle Zélande, composent une part importante du régime alimentaire de l'Hermine (*Mustela erminea*) qui fut elle aussi introduite. La tentative d'éradication de ces trois espèces par une campagne d'empoisonnement n'a pas eu les effets escomptés. En effet, cette campagne a permis d'éradiquer le Rat et le Palanger-Renard, mais pas l'hermine qui, en l'absence de population de proies exotiques abondantes, a reporté son régime alimentaire sur les espèces d'oiseaux indigènes et leurs œufs (Zavaleta *et al.* 2001).

Éradiquer uniquement le prédateur introduit peut conduire à un effet maintenant bien connu de relâche du mésoprédateur (Soulé *et al.* 1988, Courchamp *et al.* 1999), *i.e.*, la proie

## 1.4. ÉRADIQUER LES ESPÈCES INTRODUITES

---

introduite n'est plus régulée par le contrôle "top-down" du prédateur introduit. Si la proie introduite affecte de manière directe ou indirecte les espèces indigènes, alors la suppression du prédateur va accentuer ses effets et finalement nuire aux espèces indigènes. Un exemple bien connu est celui de l'éradication du chat sur les îles Macquaries qui, en l'absence d'autres prédateurs terrestres, a conduit à une explosion démographique des populations de lapins, de souris et de rats. Le développement de ces populations a en retour des effets désastreux sur la végétation (sur-pâturage), les invertébrés (prédation et modification de l'habitat) et les oiseaux (modification de l'habitat, compétition, prédation). En réponse à ces contre résultats, les autorités compétentes ont initié un programme d'éradication des populations de lapins, de souris et de rats dont le coût est estimé à 24 millions de dollars (Zavaleta *et al.* 2001).

Mais l'éradication du prédateur dans un contexte de multi-invasions ne conduit pas nécessairement à la relâche du mésoprédateur. C'est notamment le cas lorsque la dynamique de ce dernier est sous le contrôle de processus "bottom-up" : la dynamique du mésoprédateur est davantage contrôlée par la production de ressources dont il dépend que par la présence d'un prédateur qui va limiter ses effectifs. Ainsi, l'éradication du chat sur l'île de Port-Cros n'a pas conduit à une explosion démographique des populations de lapins et de rats, et a finalement permis d'améliorer le statut de conservation des populations de Puffin yelkouan (*Puffinus yelkouan* ; Bonnaud *et al.* 2010).

### 1.4.3 Bilan

Les tentatives, réussies ou non, d'éradication des espèces invasives, peuvent être vues comme de véritables expérimentations à large échelle, permettant d'améliorer nos connaissances sur les mécanismes fondamentaux qui régissent les écosystèmes. Seule la mise en place d'un suivi quantitatif de l'état du système avant et après l'éradication peut permettre d'évaluer la réponse des écosystèmes aux mesures de gestion qui sont entreprises, et ainsi permettre d'adapter ces dernières en cas d'effets inattendus et/ou non-souhaités. Les campagnes menées jusqu'ici font apparaître que les bénéfices de l'éradication d'une espèce introduite sur les communautés indigènes, et plus largement sur l'écosystème, dépendent grandement du type d'espèce éradiqué, et de l'ampleur de l'invasion. Mais les éradications entreprises dans un contexte d'invasions multiples mettent en lumière que notre connaissance du mécanisme des interactions entre espèces invasives et espèces indigènes est encore très limitée. Cela est en partie relié au fait que les systèmes perturbés ne sont pas étudiés dans leur ensemble. La plu-

part du temps ces études se concentrent sur le suivi de quelques paramètres démographiques des espèces menacées par la ou les espèces introduites, et ne prennent pas en compte la dynamique de l'espèce introduite. Or les exemples précédents suggèrent que les interactions entre espèces invasives et espèces indigènes dépendent des conditions locales (spatiales et temporelles), et en particulier des mécanismes qui conditionnent la dynamique locale des espèces introduites. Il apparaît indispensable d'identifier les facteurs et les mécanismes qui conditionnent la dynamique des espèces introduites, car ils sont attendus en retour conditionner la nature et l'intensité des interactions entre espèces indigènes et espèces introduites. La compréhension de ces mécanismes est un prérequis nécessaire pour adapter les mesures de gestion entreprises pour restaurer les écosystèmes perturbés et pour prévenir l'apparition de résultats non souhaités. De plus, la grande majorité des campagnes d'éradication menées jusqu'ici, se sont concentrées sur des îles de petites tailles, et ont conduit à des résultats très contrastés. Or, la complexité des systèmes est attendue augmenter avec la taille des îles. Dans ces conditions, les résultats obtenus jusqu'ici, ne sont donc pas directement transposables à des systèmes plus étendus et plus complexes. En particulier, l'étude des interactions biotiques et abiotiques dans ces systèmes nécessite de prendre en considération un nouveau niveau de complexité qui n'a été que très peu étudié dans le cas des espèces invasives, celui de l'hétérogénéité spatiale de la dynamique locale des populations.

### 1.5 Le cas des grandes îles

A ce jour, l'éradication des espèces invasives sur les îles océaniques a principalement concerné des îles de petites tailles. Ceci est principalement dû au fait que le coût d'une campagne d'éradication augmente grandement avec la surface à traiter. De plus, l'usage de certaines techniques comme le piégeage, qui peuvent s'avérer très efficaces à des échelles réduites, ne sont tout simplement pas utilisables à une échelle spatiale plus large du fait de l'investissement humain et financier qu'elles nécessitent. A l'heure actuelle, l'éradication des espèces invasives sur des îles de grande taille, comme la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen (6600 km<sup>2</sup>), n'est actuellement pas envisageable. Le seul moyen d'action pour le gestionnaire est de tenter de réduire les effectifs des populations des espèces introduites au dessous d'un certain seuil, pour essayer de limiter leur impact sur les communautés indigènes. Pour cela, les gestionnaires utilisent bien souvent les mêmes méthodes que celles utilisées pour

## 1.5. LE CAS DES GRANDES ÎLES

---

l'éradication des espèces introduites. Compte tenu du caractère indéfini d'une politique de contrôle (par opposition à une campagne d'éradication qui est limitée dans le temps), il n'est souvent pas réaliste d'entrevoir une action continue. En revanche, il peut être envisagé de mener des actions ciblées à des moments clefs.

L'efficacité d'un programme de contrôle des effectifs d'une espèce introduite réside dans sa capacité à réduire les effectifs, mais surtout dans sa capacité à réduire l'impact de l'espèce introduite sur les communautés indigènes. Mettre au point un programme de contrôle efficace nécessite de connaître la dynamique des populations de l'espèce ciblée. En effet, un programme de contrôle consiste à induire une perturbation dans la population de l'espèce ciblée afin de réduire ses effectifs. Mais l'action n'aura qu'un effet temporaire et les effectifs de la population ciblée sont attendus augmenter de nouveau. Il apparaît indispensable de connaître la vitesse à laquelle la population ciblée reviendra à son niveau d'équilibre, mais aussi les facteurs intrinsèques (*ex.*, densité-dépendance) et extrinsèques (*ex.*, conditions climatiques) qui vont influencer ce retour à l'équilibre. Cela est d'autant plus important que la nature et l'intensité des interactions que l'espèce introduite entretient avec les communautés autochtones sont attendues varier en fonction du niveau d'abondance et des caractéristiques de la dynamique des populations de l'espèce introduite. Mais la dynamique d'une population n'est pas nécessairement homogène dans l'espace, et le degré de cette hétérogénéité est attendu augmenter avec l'échelle spatiale considérée. L'hétérogénéité spatiale de la dynamique des populations d'une espèce donnée peut moduler la nature et l'intensité des interactions qu'elle entretient avec les autres espèces. Il est fondamental de prendre en considération ce nouveau degré de complexité pour étudier la dynamique des espèces invasives dans les systèmes hétérogènes.

### 1.5.1 Hétérogénéité de la ressource et relâche du mésoprédateur

Le degré d'hétérogénéité spatiale d'un système donné peut avoir de profondes implications dans la dynamique spatio-temporelle de celui-ci. L'étude de Rayner *et al.* (2007) a notamment permis de mettre en évidence que l'hétérogénéité spatiale de la disponibilité des ressources pouvait conduire à une hétérogénéité de la réponse des écosystèmes aux éradications des prédateurs introduits. Rayner *et al.* (2007) ont étudié l'évolution du succès reproducteur du Pétrel de Cook (*Pterodroma cookii*) sur l'île de Little Barrier (28 km<sup>2</sup>, Nouvelle Zélande) suite aux éradications successives du chat et du rat. Ils montrent que suite à l'éradication du



chat, le succès reproducteur du Pétrel de Cook a diminué du fait de la baisse de la prédation exercée par le chat sur les populations de rats. La comparaison de sites situés à basse altitude avec des sites situés à plus haute altitude a permis de mettre en évidence que l'impact du rat sur le succès reproducteur du Pétrel de Cook variait en fonction de l'altitude : la relâche du mésoprédateur n'a pas été homogène à l'échelle de l'île. Rayner *et al.* (2007) suggèrent que cette réponse différentielle peut être la résultante d'une variation du régime alimentaire du rat avec l'altitude, et d'une pression moins marquée du chat sur les populations de rats sur les sites à plus haute altitude. Enfin, ils montrent que l'éradication du rat quelques années plus tard, a conduit à augmenter sensiblement le succès reproducteur du Pétrel de Cook. Cette étude confirme que les interactions entre les prédateurs introduits, les proies indigènes et introduites, et l'hétérogénéité des conditions environnementales, peuvent conduire à une réponse hétérogène des systèmes suite à l'éradication ou au contrôle des populations de prédateurs introduits. A l'instar de l'hétérogénéité spatiale, l'augmentation de l'étendue spatiale d'un système peut être à l'origine de structures démographiques particulières qui vont conditionner la dynamique des populations.

### 1.5.2 Structure spatiale des populations

La grande surface d'une île mais également la structure du paysage (*p.ex.*, barrières géographiques, hétérogénéité de l'habitat) peuvent être à l'origine de structures spatiales particulières dans lesquelles les individus interagissent davantage avec leurs voisins qu'avec des individus plus éloignés. Le concept de méta-population, une "population de populations plus ou moins inter connectées, soumises à des processus d'extinction locale et de re-colonisation" (Levins 1969, Hanski & Gilpin 1997), permet d'étudier la démographie des espèces vivant dans ces conditions. Des études théoriques ont montré que cette structure en méta-population a en effet de profondes implications pour la viabilité des populations et des espèces. A cause de la nature stochastique de leur propre dynamique (stochasticité démographique ; Gabriel & Bürger 1992), et de celle de leur environnement (stochasticité environnementale ; Lande 1993), les populations sont vouées à s'éteindre. La persistance d'une méta-population, dès lors, dépend de l'équilibre entre les événements d'extinction locale et de re-colonisation par la dispersion des individus. Du fait de la dispersion, la population locale d'une méta-population a une probabilité d'extinction plus faible que celle d'une population totalement isolée (non connectée par la dispersion), c'est le "rescue effect" : les immigrants provenant des sous-

## 1.5. LE CAS DES GRANDES ÎLES

---

populations voisines évitent à une autre sous-population d'atteindre les densités très faibles auxquelles sa dynamique intrinsèque l'aurait conduite lui évitant ainsi de s'éteindre. Mais le "rescue effect" ne pourra favoriser la persistance régionale de la méta-population que sous certaines conditions. En particulier, il est nécessaire que les taux de dispersion soient suffisamment élevés et que les dynamiques locales présentent un certain degré d'asynchronie. En effet, les populations qui présentent des dynamiques synchrones augmentent le risque d'extinction globale d'une méta-population jusqu'à égaler celui d'une population, comparativement à des populations asynchrones où dans ce cas, la probabilité d'extinction de la méta-population est égale au produit des probabilités d'extinction de chaque population locale (Heino *et al.* 1997, Earn *et al.* 1998). Dans cette dernière situation, l'extinction d'une population pourra être compensée par la re-colonisation des habitats par les individus se dispersant depuis les populations avoisinantes. Identifier les facteurs et comprendre les mécanismes qui contrôlent la synchronie des dynamiques locales des populations constituent un enjeu majeur pour l'étude et la conservation des espèces qui vivent dans des habitats fragmentés et/ou fortement hétérogènes.

### 1.5.3 Déterminants de la synchronie spatiale des populations

Différentes approches, expérimentales et de modélisation ont montré que trois facteurs principaux et non mutuellement exclusifs peuvent expliquer les variations synchrones des dynamiques locales : (i) la dispersion, (ii) les interactions proies-prédateurs, et (iii) les conditions environnementales spatialement corrélées (Effet Moran; Royama 1992).

Le rôle de la dispersion entre populations locales dans la synchronisation spatiale des populations a été étudié au travers de modèles théoriques de dynamique des populations (Ranta *et al.* 1995a, Kendall *et al.* 2000, Ripa 2000). Cependant, les observations sur le terrain qui soutiennent les prédictions sont rares et controversées (voir Steen *et al.* 1996 et Stacy *et al.* 1997). Ces études montrent que les flux migratoires entre populations ont le potentiel de synchroniser les fluctuations d'abondance des populations locales : les individus "disperseurs" issus de populations en croissance peuvent être responsables de la croissance des populations voisines, alors que la croissance de ces populations aurait été nulle, voire négative, si elles étaient restées isolées (populations source-puits). Des approches expérimentales montrent que ce processus tend à homogénéiser les densités des populations locales autour du niveau régional moyen (Ranta *et al.* 1997, 1998, Ruxton & Rohani 1998, Shimada & Ishihama

2000). Mais la synchronisation des dynamiques locales dépendrait de l'importance de la régulation de la densité des populations : Lande *et al.* (1999) indiquent que les flux d'individus "disperseurs" peuvent synchroniser les dynamiques locales à condition que les populations soient faiblement régulées. Le nombre de populations influence aussi le synchronisme ; si leur nombre augmente alors le taux de dispersion devra être plus élevé pour atteindre un même niveau de synchronisme (Ripa 2000).

Dans le cas des systèmes bi-trophiques, les interactions proies-prédateurs peuvent dans certaines conditions, conduire à synchroniser les populations de la proie et/ou du prédateur. Considérons des populations de proies qui sont structurées dans l'espace. En se répartissant dans les patchs de proies relativement à leur densité, un prédateur nomade va tendre à synchroniser les dynamiques locales des populations de proies (Ydenberg 1987, Ims & Steen 1990). Les interactions proies-prédateurs peuvent également être un vecteur de synchronie, *i.e.*, la synchronie d'un niveau trophique se propage le long de la chaîne alimentaire. A partir d'un système expérimental constitué d'un consommateur (acarien du sol *Sancassania berlesei*) et d'une ressource (granules), Benton *et al.* (2001) montrent que la synchronie spatiale des populations du consommateur augmente bien avec la synchronie spatiale de la ressource.

L'effet Moran repose sur la synchronisation des populations par des forces environnementales (généralement les conditions climatiques) à l'échelle régionale. S'appuyant sur les données des populations cycliques de Lynx Canadien *Lynx canadensis*, Moran (1953) a montré que des variables climatiques spatialement corrélées et temporellement indépendantes pouvaient synchroniser les variations d'abondance de ce prédateur à l'échelle régionale. "L'effet Moran" suppose d'une part l'absence de dispersion de l'organisme, et d'autre part, une absence de rétroaction de l'espèce sur la variable reliée au patron de synchronie, telle que la température (Moran 1953). Dans ce contexte, si les populations ont la même structure densité-dépendante linéaire, alors le degré de synchronie des populations doit être asymptotiquement égal à l'auto-corrélation spatiale des fluctuations environnementales (Royama 1992). Toutefois, Peltonen *et al.* (2002) montrent que si les dynamiques des populations sont hétérogènes, la corrélation spatiale de l'environnement surestime la corrélation spatiale des fluctuations d'abondance des populations. Peu d'études incluent une évaluation de la corrélation des variables climatiques entre les sites où les populations sont localisées, alors que les auteurs affirment que l'effet Moran est la cause de la synchronie observée (Koenig 1999).

## 1.5. LE CAS DES GRANDES ÎLES

---

Des preuves convaincantes de l'effet Moran sur des populations naturelles n'ont été apportées que récemment par Grenfell *et al.* (1998), qui ont observé que les fluctuations d'abondance sur 40 ans des populations de moutons de deux îles de l'archipel de *St Kilda* variaient de manière synchrone. La dispersion des individus entre les populations de ces deux îles est impossible et les moutons n'ont pas de prédateur. Blasius & Stone (2000) montre que l'effet Moran est bien le facteur synchronisateur. En accord avec Moran (1953), ils montrent que la corrélation des fluctuations environnementales est approximativement égale à la corrélation des fluctuations d'abondance entre les deux populations. Une autre démonstration est celle de l'existence d'un synchronisme spatial des populations de trois espèces appartenant au même niveau trophique, mis en évidence par Ranta *et al.* (1995b). Ce patron suggère que les dynamiques locales des populations des différentes espèces peuvent être synchronisées par des facteurs agissant à très large échelle, telles que les conditions climatiques spatialement corrélées.

L'identification des déterminants de synchronie spatiale a d'importantes implications en termes de gestion et de conservation de la biodiversité puisque la synchronie transpose au niveau de la méta-population le risque d'extinction des populations locales. La synchronie des populations locales est un concept qui a notamment été utilisé pour prédire la persistance d'un agent pathogène suite à différentes stratégies de vaccination. Toutefois les suivis des populations en conditions naturelles, en particulier chez les mammifères, sont rarement assez longs et complets pour espérer identifier la contribution relative de la prédation, de la dispersion, des conditions climatiques et de leur interaction à la synchronisation des populations. Les études théoriques par la modélisation, indispensables pour décrypter la complexité des patrons de synchronie *vs.* asynchronie sont peu nombreuses à explorer les interactions entre les trois facteurs admis comme pouvant induire de la synchronie (Vasseur & Fox 2009).

#### 1.5.4 L'archipel des Kerguelen : un cadre d'étude privilégié

Située à la limite des océans Indien et Austral, la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen est la plus grande des îles sub-antarctiques (6600 km<sup>2</sup>). Cet archipel est un lieu privilégié pour la reproduction de plusieurs espèces d'oiseaux marins. Suite à sa découverte, plusieurs espèces de mammifères terrestres ont été introduites sur la Grande Terre et notamment le rat, la souris, le lapin de garenne et le chat. Les chats des îles sub-antarctiques vivent dans des conditions environnementales extrêmes et imprévisibles (Liberg *et al.* 2000) et peuvent ainsi représenter un bon modèle pour étudier les effets des variations environnementales sur la dynamique des populations, inclus les mécanismes de synchronisation. Les chaînes trophiques simplifiées peuvent rendre plus accessible le décryptage des facteurs à l'origine de la synchronie *vs.* asynchronie des populations sur ces îles, qu'en situation continentale où le réseau trophique est très complexe. En milieu sub-Antarctique, le chat n'a aucun compétiteur ou prédateur mammalien, et ses ressources en proies sont constituées par les oiseaux marins autochtones et les mammifères introduits, comme les rongeurs (*Mus musculus* et/ou *Rattus sp.*) et/ou les lapins. Enfin, il s'agit d'une espèce invasive qui est à l'origine de plusieurs extinctions d'espèces d'oiseaux marins qui viennent se reproduire à terre, et elle représente une menace sérieuse pour les espèces encore existantes du fait qu'elles ont évolué en absence de tout prédateur mammalien (Courchamp *et al.* 2003).

Sur les Iles Kerguelen, moins de cinq chats ont été introduits dans les années 1950 sur la Grande Terre (Derenne 1976). En quelques années, l'espèce a colonisé la Grande Terre et plusieurs milliers de chats y vivent actuellement (Say *et al.* 2002b). Les études génétiques ont montré que la population est maintenant fragmentée en sous-populations, probablement faiblement connectées (Pontier *et al.* 2005) du fait de la raréfaction des oiseaux sur l'île principale. Au moment de son introduction, les oiseaux constituaient la majeure partie de son alimentation. A l'heure actuelle ce sont les lapins et secondairement les rongeurs, qui assurent la survie du chat tout au long de l'année, principalement durant l'hiver, lorsque la plupart des oiseaux sont repartis en mer (Pontier *et al.* 2002). Les oiseaux n'interviennent plus qu'à 30% dans son régime alimentaire (Pontier *et al.* 2002). Cependant cette proportion peut varier en fonction des sites, car la distribution spatiale des proies, oiseaux et lapins, est très hétérogène. Mais la disponibilité en ressource alimentaire pour le chat est probablement variable dans le temps, car la dynamique des populations de lapins est dépendante de la disponibilité végétale (Richardson *et al.* 2002), qui est elle-même sous l'influence des conditions climatiques. La

## 1.5. LE CAS DES GRANDES ÎLES

---

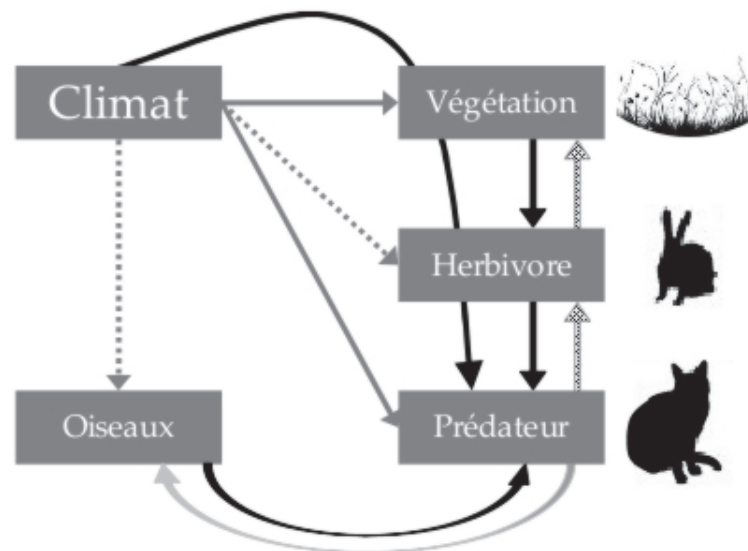


FIGURE 1.2 – Représentation schématique des interactions entre les différents compartiments de l'écosystème de la Grande Terre

compréhension des facteurs qui régissent la dynamique de ses populations peut permettre d'envisager des moyens de contrôle efficaces contre ce prédateur.

A cette fin, un programme de suivi des populations de chat à long terme a débuté en 1994 sur 5 sites de la Grande Terre. Ces sites sont contrastés du point de vue de la ressource en proies disponibles pour le chat. Le but de ce programme est de comprendre la dynamique saisonnière, annuelle et pluri-annuelle, des interactions entre le chat, les lapins et la végétation, puisqu'elle est attendue conditionner l'impact du chat sur les populations d'oiseaux marins (Fig.1.2, page 37).

**L'objectif de cette thèse** a été d'identifier les facteurs intrinsèques et extrinsèques et de comprendre les mécanismes qui régissent la dynamique spatio-temporelle des populations de chats sur la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen. Pour cela, j'ai analysé un jeu de données original comportant des données recueillies aux niveaux populationnels et individuels. J'ai analysé en particulier les patrons de variations spatio-temporelles des effectifs, et de la survie des chats de la Grande Terre, entre 1994 et aujourd'hui. En lien avec l'hétérogénéité spatio-temporelle de la ressource alimentaire disponible pour le chat sur la Grande Terre, j'ai cherché à quantifier le degré d'hétérogénéité des dynamiques locales des populations de chats, et à mettre en évidence les mécanismes qui tendent à synchroniser les fluctuations d'abondance de chats à l'échelle de l'île. Enfin, nous avons cherché à comprendre l'impact

des variations spatio-temporelles de la dynamique des populations de chats sur les variations spatio-temporelles de la structure génétique des populations de chats.

### 1.6 Présentation générale du travail

La présentation de notre travail va se décliner en 9 chapitres basés pour 6 d'entre eux, sur des articles publiés, soumis ou en instance de l'être. Dans un premiers temps (Chapitre 2) nous ferons une présentation de l'archipel des Kerguelen et nous présenterons les protocoles qui ont été mis en place pour étudier la dynamique spatio-temporelle des populations locales de chats sur la Grande Terre. Nous ferons une synthèse des données disponibles sur lesquelles nous pourrions nous appuyer pour étudier ce système.

Une de nos hypothèses est que la dynamique des populations de chats est dépendante de la dynamique de la population de lapins (en particulier pendant l'hiver, lorsque les oiseaux marins sont repartis en mer), elle-même conditionnée par la production de biomasse végétale. Ne disposant pas de données sur la production de biomasse végétale, nous avons cherché à approcher les variations spatio-temporelles de celle-ci à l'aide d'un indice satellitaire reflétant les variations de l'activité photosynthétique, le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index; Myneni *et al.* 1995). Le chapitre 3 sera consacré à la validation de cet indice comme "proxy" de la phénologie de la végétation dans le contexte des Kerguelen.

Dans les chapitres 4 et 5, nous avons analysé les patrons de variations spatio-temporelles des paramètres démographiques (densité et survie) des populations locales de chats. Dans le chapitre 4 nous avons étudié plus particulièrement les patrons de densité-dépendance (à partir de l'analyse des séries temporelles de densités) dans les populations locales de chats. Nous avons utilisé une approche comparative pour rechercher si l'intensité de la densité dépendance pouvait être modulée par la présence de proies alternatives aux lapins et par les conditions environnementales. Il a été préalablement nécessaire d'estimer les densités de chats sur les sites d'étude, en prenant en compte les variations spatio-temporelles de détectabilité des individus. La mise en évidence d'un patron de densité-dépendance dans la dynamique des populations de chats nous a ensuite conduit à rechercher les mécanismes qui pouvaient en être à l'origine. Pour ce faire, nous avons analysé plus en détail les variations spatio-temporelles de la survie des chats (Chapitre 5). Nous avons notamment recherché si les variations de la survie hivernale des individus pouvaient être associées aux variations

## 1.6. PRÉSENTATION GÉNÉRALE DU TRAVAIL

---

des conditions environnementales (climat, NDVI), ainsi qu'aux variations de leur condition physique.

Dans les chapitres 6 et 7 nous avons cherché à quantifier le degré d'hétérogénéité des dynamiques locales des populations de chats. Pour ce faire, nous avons choisi de quantifier le degré de synchronie des fluctuations de la taille des populations. Dans le chapitre 6, nous illustrons la nécessité de prendre en compte l'erreur d'échantillonnage pour quantifier la synchronie spatiale des populations et présentons une méthode permettant de l'intégrer dans l'analyse. Dans le chapitre 7, nous avons évalué le degré d'hétérogénéité des dynamiques locales de chats en quantifiant le degré de synchronisme des fluctuations d'abondances des populations de chats à l'aide de la méthodologie proposée dans le Chapitre 6. Puis, en utilisant une approche corrélative, nous avons recherché si les variations temporelles de la composante de synchronie estimée étaient associées aux variations temporelles des conditions environnementales.

Après avoir étudié les facteurs qui influençaient les variations spatio-temporelles des dynamiques locales des populations de chats, le chapitre 8 est consacré à l'étude de l'impact de ces dernières sur la structuration génétique des populations de chats. Enfin, à partir des résultats obtenus dans les chapitre 4 à 8, nous tenterons de formuler un scénario (Chapitre 9), décrivant les mécanismes qui conditionnent les variations spatio-temporelles de la dynamique des populations de chats sur la Grande Terre.





# 2

## L'archipel des Kerguelen

### 2.1 Situation Géographique, Géologie et Pédologie

---

Découvertes en 1772, les îles Kerguelen forment un archipel situé au sud de l'océan Indien (entre 48°35' et 49°54' de latitude Sud et entre 68°43' et 70°35' de longitude Est), à 2000 km des côtes de l'Antarctique, 3400 km de la Réunion et 4800 km de l'Australie. L'archipel est constitué d'une île principale, la Grande Terre (6675 km<sup>2</sup>), et de 300 îles et îlots (540 km<sup>2</sup>), couvrant une superficie totale de 7215 km<sup>2</sup>.

Ces îles sont d'origine volcanique. Le point culminant est le Mont Ross (1850 m). Une chaîne montagneuse s'élève progressivement du nord au sud, le long de la côte occidentale jusqu'à 1262 m (Mont Henri), sur la péninsule Rallier du Baty. La partie centrale de l'archipel présente de nombreuses vallées glaciaires qui se prolongent en fjords profonds, et qui permettent à Kerguelen de dérouler environ 2800 km de côtes, soit l'équivalent du littoral Français pour une superficie voisine de celle de la Corse (Fig.2.1, page 42). La partie ouest abrite encore un glacier important, le Cook, culminant à 1049 m. Les dépôts morainiques accumulés sur la Péninsule Courbet (Ratmanoff), dans la partie orientale de Kerguelen, forment la seule étendue plane notable de l'archipel.

Trois grands types de sols peuvent être reconnus sur Kerguelen : (i) des sols tourbeux bien drainés sur les pentes abritées du vent, (ii) des sols tourbeux mal drainés dans les dépressions et les replats dans les pentes et les fonds de vallées, (iii) des sols minéraux sur les versants exposés aux vents et en altitude. Le pH des sols tourbeux est souvent inférieur à 5.5 alors que

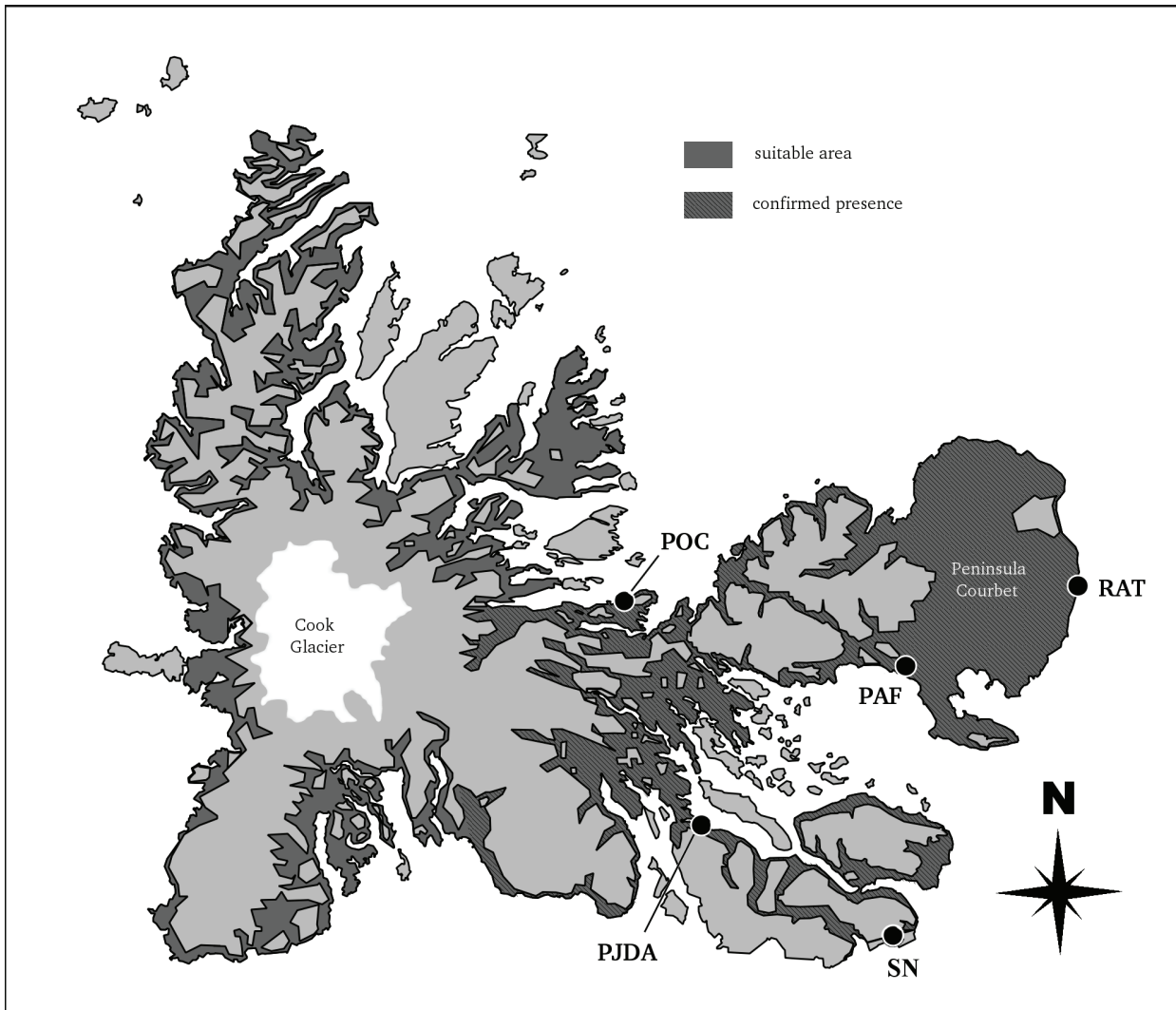


FIGURE 2.1 – Carte de l'archipel des Kerguelen avec en gris foncé les zones dites favorables pour le chat, *i.e.*, zones végétalisées en dessous de 300 m d'altitude. Les zones en gris clair représentent les zones plus élevées et/ou non végétalisées.

## 2.1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE, GÉOLOGIE ET PÉDOLOGIE

---

celui des sols minéraux est plus proche de la neutralité. Les sols de Kerguelen sont pauvres en azote et phosphore assimilables par les végétaux.

### 2.1.1 Le climat

Le climat est de type océanique relativement froid (sub-antarctique), humide et extrêmement venteux (296 jours/an de vent  $\geq 58 \text{ km.h}^{-1}$ ) avec des variations climatiques saisonnières peu marquées (Météo France ; Port-aux-Français, voir Fig.2.1, page 42). L'archipel est balayé par un flux permanent de vents très forts de secteur privilégié sud-ouest à nord-ouest, soufflant en rafales. L'hiver (juin à septembre) et le début du printemps sont marqués par de fréquentes et violentes tempêtes (pointes  $> 250 \text{ km.h}^{-1}$ ). Le climat est caractérisé par une température moyenne annuelle peu élevée ( $4.5^\circ\text{C}$ ), et de faible amplitude ( $6^\circ\text{C}$ ). Les extrêmes absolus enregistrés entre 1951 et 1985 sont de  $-9.4^\circ\text{C}$  en juin et  $23.1^\circ\text{C}$  en avril. Les précipitations sont relativement faibles à Port-aux-Français (850 mm) si l'on considère leur fréquence élevée (246 jours). Elles tombent généralement sous forme de neige, mais rarement durant l'été austral (décembre à mars) où la pluie remplace la neige. Les côtes occidentales de l'archipel sont nettement plus arrosées. Conséquence de son climat océanique, l'archipel des Kerguelen est relativement humide, surtout en hiver. Les brouillards sont rares (4 jours par an). En relation avec une nébulosité assez élevée, la durée d'insolation annuelle est assez réduite (1600 h).

### 2.1.2 Communautés végétales et animales

L'histoire évolutive du peuplement végétal de Kerguelen est récente (Giret 1987). Aucune espèce arborescente ou arbustive n'est présente. Une dizaine d'espèces seulement forment la base des paysages végétaux, les mieux représentées étant *Aceana adscendens*, *Azorella selago*, *Poa cookii*, *Pringlea antiscorbutica*, *Cotula plumosa* et *Tillaea moschata*. La végétation n'occupe qu'une faible partie de la superficie totale. La couverture végétale n'est importante que dans les 200 à 300 premiers mètres d'altitude, avec quelques associations végétales subsistant jusqu'à 500 m. Les étages supérieurs ne sont colonisés que par des lichens ou des mousses.

Enfin, on compte 35 espèces d'oiseaux (Weimerskirch *et al.* 1989) qui appartiennent à onze familles dont les *Spheniscidae* (manchots), les *Diomedéidae* (albatros) et les *Procellariidae* (pétrels). Il n'existe aucun mammifère terrestre autochtone. Seules trois espèces de

pinipèdes fréquentent les côtes : l'éléphant de mer (*Mirounga leonina*), l'otarie de Kerguelen (*Arctocephalus tropicalis*) et le léopard de mer (*Hydruga leptonix*). On note aussi la présence de quelques insectes en général peu abondants (Jeannel 1941). Plusieurs espèces ont été introduites dont la souris, le rat noir, le lapin de garenne et le chat domestique. La durée de vie de ce dernier à Kerguelen est estimée à 7 ans (Pascal 1980). C'est un animal solitaire probablement monogame (Say *et al.* 2002a) qui utilise un large territoire. La période de mise-bas présente deux pics durant le printemps, octobre-novembre et décembre-janvier. Derenne (1976) estime la taille moyenne des portées à 3.3 jeunes par femelle.

## 2.2 Les espèces introduites sur la Grande Terre

### 2.2.1 Historique des introductions

Les îles Kerguelen ont été découvertes en 1772 et l'action anthropique est apparue dans ce milieu dès la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle. A cette époque, l'archipel était principalement fréquenté par les chasseurs de phoques et de baleines. Ces derniers ont eu un impact important sur les populations d'otaries, et dans une moindre mesure, sur les populations d'éléphants de mer et de manchots.

Ils sont également à l'origine de l'introduction en 1874 du lapin, afin de maintenir une source de nourriture fraîche sur l'île. Les premières missions scientifiques ont commencé à la fin du XIX<sup>ème</sup> début du XX<sup>ème</sup> siècle, et se sont principalement intéressées à la géologie, l'hydrographie et à la biologie de l'archipel. En 1951 une base scientifique permanente, à vocation météorologique, a vu le jour sur le site de Port-aux-Français. Suite à cela, plusieurs tentatives d'acclimatation d'espèces végétales et animales ont eu lieu, en particulier de graminées fouragères, de moutons, de rennes, de mouflons, de visons, de canards et de truites (Derenne 1976). A ces introductions expérimentales, il faut rajouter les introductions involontaires d'espèces commensales de l'homme, telles que le rat (*Rattus rattus*) et la souris (*Mus musculus*). Plusieurs tentatives d'introduction du chat à Kerguelen ont échouées au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle. La population actuelle résulte vraisemblablement de l'introduction de deux chats en 1951 et de deux autres en 1956 (Pascal 1984). Le chat fût introduit pour limiter les populations de micromammifères qui s'étaient développées autour des locaux de la base scientifique. L'archipel des Kerguelen constitue le groupe d'îles sub-antarctiques où l'on trouve le plus d'espèces introduites (Frenot *et al.* 2005). On dénombre 69 espèces de plantes

## 2.2. LES ESPÈCES INTRODUITES SUR LA GRANDE TERRE

---

vasculaires introduites, dont 7 sont invasives : 3 *Cariophyllaceae*, 2 *Asteraceae* (*Taraxacum* sp.), et 1 *Poaceae* (*Poa annua*). On dénombre également 30 espèces d'invertébrés terrestres introduits. Parmi les 12 espèces de vertébrés terrestres introduits, 8 sont présentes sur la Grande Terre et 5 d'entre elles sont des espèces invasives : le rat, la souris, le lapin, le renne et le chat. L'introduction de ces espèces a entraîné de profonds bouleversements dans la structure des communautés.

### 2.2.2 Impact des espèces introduites sur les communautés de la Grande Terre

Du fait de son isolement géographique, les communautés animales et végétales présentes sur l'archipel des Kerguelen sont assez pauvres. En particulier, on note l'absence d'espèces de mammifères terrestres indigènes. En l'absence de compétiteurs, les mammifères introduits se sont rapidement dispersés sur la Grande Terre. Parmi eux, le lapin et le chat sont les espèces qui ont eu les effets les plus désastreux sur les communautés indigènes (Chapuis *et al.* 1994).

Le lapin de garenne a colonisé l'ensemble des zones végétalisées situées en dessous de 300 m d'altitude et où la profondeur des sols est suffisante pour creuser des garennes. Sur la péninsule courbet les densités de lapin peuvent atteindre 50 individus par hectare (Chapuis *et al.* 1994). De par la forte pression de pâturage qu'il exerce et les nombreuses galeries qu'il creuse, le lapin a profondément modifié la structure de la végétation et a en particulier considérablement réduit les peuplements d'espèces endémiques comme le chou de Kerguelen (*Pringlea antiscorbuta*) et l'azorelle (*Azorella selago*). Il a également conduit au développement de l'acaena (*Acaena magellanica*) qui a envahi l'ensemble des habitats mésophytes, sous la forme de landes mono-spécifiques (Chapuis & Bousses 1987). L'action du lapin a conduit à une réduction de la richesse spécifique dans l'ensemble des groupements floristiques. Le sur-pâturage et les garennes creusées par le lapin favorisent l'érosion des sols et diminuent par conséquent les sites de reproduction de plusieurs espèces d'oiseaux marins à reproduction hypogée (*Procellariidae*). Mais l'impact du lapin sur les oiseaux est également lié à la position clef qu'il occupe dans la chaîne alimentaire. En effet, le lapin constitue la ressource principale du chat pendant l'hiver lorsque les oiseaux marins sont repartis en mer (Pontier *et al.* 2002). Il permet ainsi de soutenir une abondante population de chats et augmente donc le risque de prédation des oiseaux marins pendant l'été suivant (hyperprédation). Le virus de la myxomatose a été introduit sur l'île en 1955 pour tenter de limiter les populations de

lapins. Cependant en l'absence de vecteurs, il a été entrepris d'introduire la puce (*Spilopsyllus cuniculi*) spécifique du lapin. Mais cette tentative n'a jamais abouti car les puces sont toutes mortes avant leur arrivée sur l'île (Chapuis *et al.* 1994). En l'absence de vecteur, la maladie a progressé assez lentement et a causé une baisse significative des effectifs de lapins au cours des années 1960. Cependant, 12 ans après l'introduction du virus, les populations sont redevenues stables (Lesel 1968) et le virus est maintenant présent sur la totalité de l'aire de distribution du lapin. Chapuis *et al.* (1994) indiquent que la myxomatose tue en moyenne entre 1 et 8% des individus et qu'elle joue donc un rôle secondaire dans la limitation des populations de lapin.

Le chat est le seul carnivore terrestre présent sur l'archipel des Kerguelen. Les zones connues de présence du chat sont situées sur la partie est de la Grande Terre (Fig.2.1, page 42) et recouvrent les zones colonisées par le lapin. Pascal (1980) estime que les 3500 chats présents en 1977 tuaient en moyenne 1.2 à 1.3 millions d'oiseaux par an. La taille de la population de chat actuelle est estimée à près de 7000 individus (Say *et al.* 2002b). A Kerguelen, le chat n'a pas conduit à l'extinction d'espèces car des colonies d'oiseaux parviennent à survivre sur des îlots inaccessibles pour ce prédateur (Weimerskirch *et al.* 1989). Plusieurs campagnes de chasse ont été entreprises entre 1969 et 1977 pour réduire les effectifs de chat. Cependant, du fait de l'étendue de la zone à couvrir, ces campagnes n'ont pas permis d'éradiquer le chat et n'ont donc conduit qu'à un abaissement temporaire des effectifs de chats présents sur la Grande Terre (Chapuis *et al.* 1994). En l'absence d'un suivi quantitatif de l'état du système avant et après les campagnes de chasse, il n'a pas été possible de déterminer les impacts positifs *vs.* négatifs de ces actions sur les populations d'oiseaux marins.

### 2.3 Nos sites d'études : des situations contrastées

Nous avons choisi quatre sites représentatifs de la diversité écologique des zones où le système végétation/lapin/chat est présent (Fig.2.1, page 42). Elles se situent dans la partie orientale de l'archipel entre 50 et 200 m d'altitude, à proximité de la côte, là où les populations de chats sont généralement les plus abondantes (Derenne 1976). Ces zones se distinguent par leur densité de lapins, et leur disponibilité en proies pour le chat hormis le lapin.

- **Port–Jeanne–d'Arc (PJDA)** : la couverture végétale dominée par l'*Acaena* est dense et homogène. Les densités de lapins sont très importantes (Devillard, Pontier, Say, *obs.*

## 2.3. LA LOGISTIQUE

---

*pers.*). Il n'y a pas d'importantes colonies d'oiseaux marins sur ce site mais on relève toutefois la présence de Pétrels de Lesson (*Pterodroma lessonii*) et de Prion de la désolation (*Pachyptila desolata*).

- **Ratmanoff (RAT)** : cette zone se divise en deux entités homogènes ; du côté des terres, le terrain est hygrophile et la végétation est dominée par l'*Acaena*. On note des zones à Joncs *Juncus* sp caractéristiques des terrains humides. Le lapin est peu abondant (Devillard, Pontier, Say, *obs. pers.*). Côté mer, le sol est plus sableux. La végétation est dominée par l'*Acaena* et le pissenlit officinale (*Taraxacum officinale*). On note la présence de Manchot papou (*Pygoscelis papua*), de pétrels géants (*Macronectes* sp) et d'une grande colonie de Manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus* ; environ 200 000 individus) tout au long de l'année. Le lapin est surtout abondant sur le front de plage.
- **Port-aux-Français (PAF)** : on peut distinguer deux zones homogènes qui ne diffèrent que par leur exposition. La première est exposée ouest-est et la seconde est-ouest. Dans les deux parties, on retrouve une alternance de pierriers, de groupements d'*Acaena* et de petits lacs. Le lapin fréquente peu cette zone, et les oiseaux qui nichaient abondamment au départ de la colonisation du chat, ont, pour la plupart, disparu.
- **Port-couvreux (POC)** : ce site est situé dans un fond de vallon ouvert sur la mer. Les sols sont humides, et la couverture végétale est dominée par l'*Acaena*.
- **Sourcils Noir (SN)** : ce site est situé dans un canyon. Le relief est très marqué. La couverture végétale est dominée par l'*Acaena*. Beaucoup d'oiseaux marins (à nidification hypogée) viennent se reproduire sur ce site. On retrouve notamment des colonies de Pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*), d'Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) et d'Albatros fuligineux (*Phoebastria palpebrata*).

## 2.4 La logistique

### 2.4.1 Pour arriver à Kerguelen

Il n'y a pas de populations humaines permanentes sur les trois districts des Terres Australes et Antarctiques Françaises, de Crozet, Kerguelen, Amsterdam et St Paul. La desserte des bases scientifiques présentes sur ces îles est assurée en moyenne 4 fois par an à l'occasion des rotations du Marion Dufresne (navire scientifique), généralement à partir de l'île de La Réunion. Chaque année, depuis 1994, un Volontaire Civile à l'Aide Technique (VCAT) est



recruté pour se rendre à Kerguelen afin de récolter les données du programme IPEV n° 279 ; il est surnommé le “popchat”. Sa mission dure en moyenne 14 mois. Avant son départ pour Kerguelen, le popchat participe au recueil des données menées en métropole, en préparation des manipulations qu’il effectuera à Kerguelen (capture, manipulation et anesthésie des chats). Il arrive à Kerguelen au début de l’été, *i.e.*, à la fin du mois de novembre, après 12 jours de bateaux depuis la Réunion. Il est généralement accompagné d’un campagnard d’été, *i.e.*, une personne ayant déjà une expérience de Kerguelen. Cette personne et le popchat de l’année qui s’achève, repartiront à l’issue de la campagne d’été, qui peut durer entre 1 et 3 mois, suivant les dates de rotation du Marion Dufresne. La campagne d’été est la période de la “passation de consignes” (sécurité, protocoles d’étude, particularités locales du terrain) entre l’ancien et le nouveau popchat, avec l’aide du campagnard d’été. Durant cette période, le nouveau popchat bénéficie de l’expérience de deux personnes entraînées ayant une bonne connaissance du terrain, ce qui lui permet de prendre rapidement ses marques sur l’ensemble des sites en vue de son hivernage. Une attention particulière est apportée pendant la passation de consignes à la standardisation du recueil de données entre hivernants. Cela afin de limiter au maximum les effets du changement d’observateur dans les données.

### 2.4.2 Les sessions de terrain

A Kerguelen, le travail du popchat s’organise sous la forme de sessions de terrain sur les sites d’étude. En dehors de la campagne d’été, le popchat est la seule personne du programme présente à Kerguelen. Pour des raisons de sécurité évidente, il ne se rend jamais seul sur les sites d’étude. Il lui incombe le recrutement de volontaires (les “manipeurs”) parmi les VCAT d’autres programmes scientifiques et parmi le personnel technique et militaire de la base, pour l’accompagner lors de sessions de terrain qui vont durer en moyenne 7 à 10 jours. Chaque site est doté d’une cabane où le popchat et ses “manipeurs” pourront se restaurer, dormir, mais aussi effectuer les prélèvements sur les individus capturés. Dans ces mêmes cabanes, le matériel lourd, tel que les cages-pièges, préalablement acheminé par l’hélicoptère du Marion Dufresne, est entreposé de manière permanente. Les cabanes n’ont pas d’eau courante et sont équipées de groupes électrogènes (à noter que ces derniers tombent assez régulièrement en panne et ne constituent pas une source d’énergie sûre). Si des cages-pièges (nécessaires à la capture des chats) sont stockées dans les cabanes de l’ensemble des sites d’étude, le popchat achemine pour chaque session de terrain de la nourriture fraîche, le matériel nécessaire pour

## 2.4. LES DONNÉES

---

anesthésier et effectuer les prélèvements sur les chats, un télémètre, un fusil de chasse et des munitions. A son retour il ramènera avec lui l'ensemble des prélèvements. La quantité de matériel pouvant être acheminée est limitée car l'accès à 3 des 5 sites d'étude se fait à pied.

Le transit pour le site de PJDA se fait par chaland (petit bateau qui ne peut naviguer que dans le golfe du Morbihan) et dure en moyenne 6 heures. L'accès au site de sourcil noir nécessite 6 heures de chaland suivies de 4 à 5 heures de marche. Le transit au site de RAT se fait à pied et dure en moyenne 6 à 7 heures (mais quelquefois en 8 h de tracteur par la côte). Le site de POC n'est accessible que depuis 2000. De 2000 à 2005 le transit vers ce site a pu se faire sur la "Curieuse" (bateau pouvant naviguer en pleine mer). Mais depuis 2006, le bateau n'est plus utilisable et le transit se fait à pied. Il nécessite deux jours de marche. Au cours de chaque session de terrain sur un site donné, le popchat recueille des données relatives à l'abondance des chats. En parallèle, il déploie les pièges pour les capturer, afin de les marquer et réaliser une série de prélèvements. Il chasse aussi des lapins sur lesquels il effectuera une série de prélèvements et qui serviront d'appâts pour les pièges.

## 2.5 Les données

### 2.5.1 Densités des populations de chats

La méthode de l'échantillonnage par transect linéaire ("Distance Sampling", Buckland *et al.* 1993) a été utilisée, afin d'étudier les fluctuations spatio-temporelles de la taille des populations locales de chats. Cette méthode permet de prendre en compte la détectabilité des individus. Des transects ont été mis en place sur les sites de PAF (3 km), PJDA (2.7 km), RAT (5 km) et POC (4.5 km). Aucun transect n'a été mis en place sur le site de Sourcil Noir, car le relief ne le permet pas. Les transects sont matérialisés sur le terrain par des piquets numérotés, et régulièrement espacés (tous les 50 ou 100 mètres). Lors de chaque comptage, l'observateur relèvera pour chaque groupe de chats contacté de part et d'autre du transect : la position de l'observateur sur le transect (P), la distance qui le sépare du centre du groupe (r) à l'aide d'un télémètre (LEICA, portée maximale de 1000 mètres), le nombre d'individus qui composent le

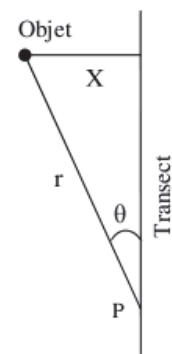


FIGURE 2.2 – Schémas des éléments relevés pour chaque groupes de chats contactés pendant un comptage

groupe et l'angle  $\theta$  (Fig.2.2, page 49). La méthode du Line Transect admet que la probabilité de détecter un objet décroît avec la distance ( $X$ ) qui le sépare du transect (Fig.2.2, page 49). Ainsi, il est possible d'estimer la densité réelle d'objets présents, à partir du nombre d'objets détectés et de leur position par rapport au transect. Pour ce faire, trois hypothèses doivent être vérifiées : (i) tous les objets présents sur le transect sont détectés, (ii) les objets sont détectés préalablement à tous mouvements induits par la présence de l'observateur, (iii) les distances ( $X$ ) entre les objets détectés et le transect sont recueillies de manière précise. Lors d'une session de terrain donnée sur un site donné, l'observateur va parcourir plusieurs fois le transect sur une période relativement courte de 7 à 10 jours. Nous disposons ainsi de répliquats qui nous seront utiles pour estimer la variabilité des comptages réalisés au sein de chaque session de terrain (erreur d'échantillonnage). Au total 1611 comptages ont été réalisés entre 1996 et 2010 : 249 à PAF, 521 à PJDA, 226 à POC, et 615 à RAT. La variabilité du nombre de chats contactés d'un comptage à l'autre est grande. En moyenne, on dénombre 2.5 individus par comptage à PAF, 3.6 à PJDA, 1.9 à POC et 1.5 à RAT, mais les extrêmes observés sont (min-max) 0-10 à PAF, 0-19 à PJDA, 0-13 à POC et 0-11 à RAT.

### 2.5.2 Capture-Marquage-Recapture

Sur chaque site d'étude, des chats sont capturés à l'aide de cages pièges en métal. Capturés, les individus sont anesthésiés à l'aide d'un mélange de chlorhydrate de Kétamine (Imalgène 1000, Rhône Mérieux) et d'acéprozamine (Vétranquil 5.5%, Sanofi) à raison de 15 mg.kg<sup>-1</sup> et 0.5 mg.kg<sup>-1</sup>. Chaque individu capturé est marqué à l'aide d'un transpondeur sous cutané de marque Trovan. Il est pesé (peson  $\pm 100$ g) et sexé. L'identification de chaque chat capturé permet d'analyser les patrons de variation spatio-temporelle de la survie des chats. Au cours de chaque capture, les données relevées sont les suivantes : la hauteur, la largeur, la longueur du crâne, la longueur des tarsi et des radius, la hauteur et la largeur des canines et molaires, et la taille des testicules. On prélève également des échantillons de poils, de sang et de peau. Ces derniers seront notamment utilisés pour analyser les variations spatio-temporelles du régime alimentaire du chat par la méthode des isotopes stables (West *et al.* 2006). Enfin, l'âge des individus est estimé en fonction de l'état et de l'usure des dents (Pascal & Castanet 1978). 1329 captures ont été réalisées entre 1994 et 2010 pour un total de 679 chats équipés de transpondeurs 283 à PAF, 118 à PJDA, 81 à POC, 213 à RAT et 65 à SN. Le nombre de recaptures moyen est faible (1.7), mais varie de 1 à 11 captures selon les individus.

## 2.5. LES DONNÉES

---

### 2.5.3 Condition physique des lapins

Le suivi de la condition physique des lapins a débuté au début de l'année 2004. À chaque session de terrain, 15 lapins sont chassés. Chaque individu prélevé est sexé puis pesé. À l'aide d'un pied à coulisse, on relève la longueur de la patte arrière gauche. Il est ensuite autopsié pour réaliser une série de prélèvements : œil, muscle, rate, foie, intestin, reins et peau. Les restes de lapins prélevés sont ensuite utilisés pour appâter les cages pièges utilisées pour la capture des chats. On prélève également du sang. Au total, 744 lapins ont été prélevés jusqu'à aujourd'hui : 124 à PAF, 169 à PJDA, 90 à POC, 188 à RAT et 134 à SN.

### 2.5.4 Synthèse des données disponibles

La structure des données récoltées est complexe. Les sites sont visités les uns après les autres, *i.e.*, il n'est pas possible de réaliser deux sessions de terrain simultanément sur deux sites différents. En moyenne, trois mois sont nécessaires pour réaliser au moins une session de terrain sur la totalité des sites d'étude. En raison des contraintes logistiques et climatiques de Kerguelen, l'ordre et la fréquence des visites des sites d'étude change au cours du temps, comme on peut le voir sur la Fig.2.3, page 52, qui schématise le calendrier des sessions de terrain réalisées sur les 5 sites d'étude, entre Janvier 2009 et Juin 2010. Au cours de chaque session de terrain (représentées par les points noirs sur la Fig.2.3, page 52) le popchat réalise à la fois les comptages (les transects sont parcourus plusieurs fois pendant une session de terrain donnée), les captures de chats et les prélèvements de lapins. Pour les mêmes raisons logistiques, certains sites ne sont pas visités certaines saisons, voire certaines années (Fig.2.4, page 53). Remarquons qu'aucune donnée n'a été récoltée durant l'hiver 1999 car il n'y avait pas de popchat cette année-là. Notons que l'ensemble des données n'est pas toujours disponible, pour une année donnée sur un site donné.

Il est indispensable de préciser que nous ne disposons pas d'information pour certains compartiments du système. Il n'existe pas de suivi quantitatif des populations d'oiseaux sur l'ensemble des sites d'étude. Nous ne disposons pas non plus de données quantitatives relatives aux variations spatio-temporelles de densité des populations de lapins. Une étude (Aubry *et al. in prep.*) a mis en évidence que l'effort d'échantillonnage temporel requis pour obtenir un indice d'abondance précis, nécessiterait la présence d'un deuxième popchat sur le terrain, ce qui n'est pas possible dans le cadre du programme actuel. En ce qui concerne

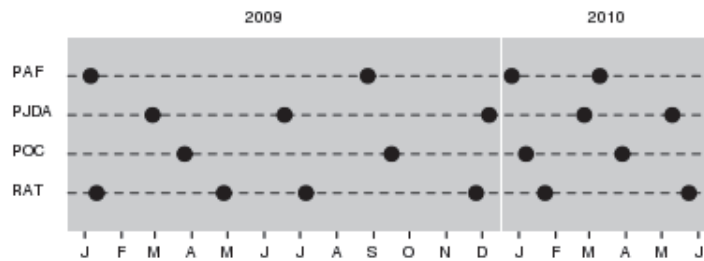


FIGURE 2.3 – Calendrier des sessions de terrain réalisés sur les sites de Port-aux-Français (PAF), Port Jeanne d’Arc (PJDA), Port Couvreur (POC) et Ratmanoff (RAT) entre Janvier 2009 et Juin 2010. Les points noirs représentent les sessions de terrain au cours desquelles sont réalisés les comptages et les captures de chats et les prélèvements de lapins.

la dynamique des populations de chats, nous n’avons pas accès à la fécondité des individus. Les données météorologiques n’étant pas disponibles pour chaque site sur l’ensemble de la période d’étude, j’ai utilisé les données climatiques issues de la station météorologique de Météo France basée à PAF. Je disposais des données de vitesse du vent, des hauteurs de précipitations et de la température moyenne à l’échelle Journalière, de 1950 à aujourd’hui. Les données de précipitation ne seront pas utilisées du fait de leur trop grande incertitude (responsable de la station Météo France de PAF, *pers. Com.*) et du grand nombre de données manquantes. Enfin, au départ de cette thèse, je ne disposais pas de données permettant d’étudier les variations spatio-temporelles de la production de biomasse végétale. Nous avons toutefois approché ces variations au travers d’un indice d’activité végétale normalisé d’origine satellitaire, le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, Myneni *et al.* 1995).

## 2.5. LES DONNÉES

---

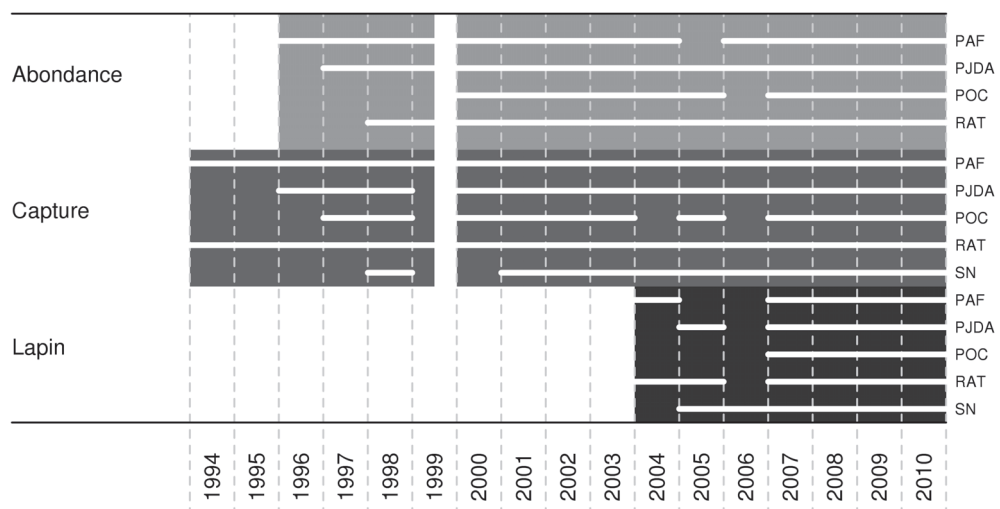


FIGURE 2.4 – Représentation schématique des données disponibles pour la période d'étude sur chaque site. Les zones grisées représentent les périodes au cours desquelles au moins une session de terrain a été réalisée pour collecter les données d'abondance et/ou de capture et/ou de condition physique des lapins. Les lignes blanches représentent les périodes pour lesquelles ces données sont disponibles pour chaque site d'étude.



# 3

## Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models : a case study on the Kerguelen archipelago

### 3.1 Préambule

---

Nous avons cherché à approcher les variations temporelles des effectifs de lapins, en quantifiant les variations temporelles de la quantité de ressource disponible pour lui, *i.e.*, quantifier les variations temporelles de la production de biomasse végétale. Il est difficile et très couteux de suivre la production de biomasse végétale sur le terrain et en particulier à de larges échelles temporelles et spatiales. Cependant, avec les avancées technologiques il est aujourd'hui possible, grâce aux satellites, de disposer d'un ensemble d'indicateurs de l'activité végétale sur des décades entières (permettant un travail *a posteriori*), et à une résolution spatiale et temporelle de plus en plus fine. Parmi eux, le "NDVI" (Normalized Difference Vegetation Index, Reed *et al.*, 1994) est un indice normalisé reconnu pour rendre compte de l'activité végétale à la surface de la terre (voir Pettorelli *et al.*, 2005 pour une synthèse). Cet indice est de plus en plus utilisé pour décrire la phénologie de la végétation, mais bien souvent sans validation préalable. Les quelques études de validation du NDVI se sont basées sur de grandes entités végétales homogènes situées principalement dans l'hémisphère nord (*e.g.*, Gong & Ho 2003), ne permettant pas de valider l'utilisation du NDVI dans le contexte des Kerguelen. En effet, les conditions atmosphériques, la présence de neige, et les conditions climatiques



### CHAPITRE 3. VALIDATION DU NDVI A KERGUELEN

---

extrêmes de l'archipel des Kerguelen, peuvent influencer les mesures faites par les satellites. Dans cette situation particulière il était indispensable d'évaluer si les variations temporelles du NDVI représentent un bon "proxy" de la production de biomasse végétale dans le contexte de Kerguelen.

## Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models: a case study on the Kerguelen archipelago

H. Santin-Janin · M. Garel · J.-L. Chapuis · D. Pontier

Received: 7 July 2008 / Revised: 13 January 2009 / Accepted: 15 January 2009  
© Springer-Verlag 2009

**Abstract** Numerous ecological studies, including of the polar environment, are now using the remotely sensed normalized difference vegetation index (NDVI, e.g. PAL-NDVI or MODIS-NDVI) as a proxy of vegetation productivity rather than performing direct vegetation assessments. Even though previous data strongly suggested a saturation of NDVI at high biomass values, few studies have explicitly included this characteristic in the modelling process. Here, we developed a generalized non-linear model to explicitly model the relationship between temporal variations of NDVI (Pathfinder AVHRR Land 8 km dataset) and empirical field data. We illustrated our approach on the Kerguelen archipelago by using a green biomass index (point-intercept protocol) sampled at a small scale relative to PAL-NDVI data, and in presence of spatial (water) and temporal (cloud contamination, snow) heterogeneity, i.e. field conditions encountered in many ecological studies. We showed a strong relationship ( $r_{\text{pred.obs}} = 0.89 [0.77; 0.95]_{95\%}$ ) between this index and the

seasonal component of NDVI time series (NDVI<sub>comp</sub>). Despite the absence of lignified species in the stand, the NDVI<sub>comp</sub> reached an asymptote ( $0.54 \pm 0.05$ ) for high values of green biomass index stressing the need to account for non-linearity when relating NDVI and plant measurements. We provided here a new methodological framework to standardize comparisons between studies assessing performance of NDVI as a proxy of vegetation data.

**Keywords** Generalized non-linear model · Negative binomial distribution · NDVI · Predictive model · Sub-antarctic · Validation study · Vegetation biomass

### Introduction

Normalized difference vegetation index (NDVI) from remote sensors, most often onboard satellites, is now commonly used by ecologists as a proxy for vegetation productivity (Pettorelli et al. 2005). Previous studies have related NDVI values and metrics derived from NDVI time series to different canopy attributes such as net primary production (NPP) (Tucker et al. 1981, 1983; Box et al. 1989; Paruelo et al. 1997), percentage of absorbed photosynthetically active radiations (APAR) (Asrar et al. 1984; Sellers et al. 1992), leaf area index (LAI) (Waring 1983; Tucker et al. 1986; Gilabert et al. 1996), evapotranspiration (Box et al. 1989) and plant biomass (Tucker et al. 1985; Diallo et al. 1991; Persson et al. 1993; Hobbs 1995). Based on such findings, NDVI has then been used to describe vegetation pattern (Sinclair et al. 1971; Tucker 1979; Aragón and Oesterheld 2008; Lobo et al. 2008), to explore ecosystem functioning (Lloyd 1990; Reed et al. 1994; Hunt et al. 1996; Mysterud et al. 2007) and responses to global changes (Penuelas and Filella 2001;

H. Santin-Janin (✉) · M. Garel · D. Pontier  
Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive,  
Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558,  
43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne, France  
e-mail: hugues.sj@biomserv.univ-lyon1.fr

M. Garel  
Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage,  
Centre National d'Étude et de Recherche Appliquée Faune de  
Montagne, 95 rue Pierre Flourens, BP 74267,  
34098 Montpellier Cedex 05, France

J.-L. Chapuis  
Muséum National d'Histoire Naturelle,  
Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité,  
Conservation des espèces, restauration et suivi des populations,  
UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, CP 53, 61 rue Buffon,  
75005 Paris, France

Published online: 25 February 2009

 Springer

Gong and Ho 2003; Guo et al. 2008), including arctic areas (Hope et al. 2005; Jia et al. 2006; Reynolds et al. 2008; Verbyla 2008).

Obtaining empirical vegetation data over large spatio-temporal scale is costly and time consuming. In sub-Antarctic area, this has so far been limited both by logistical constraints and by extreme climatic conditions often leading to short and local time series. As a consequence, numerous studies are now using NDVI as a proxy of vegetation productivity instead of performing direct vegetation assessments (e.g., Andersen et al. 2004; Garel et al. 2006; Pettorelli et al. 2007; Ryan et al. 2007; Tveraa et al. 2007; Wittemyer et al. 2007).

Studies focusing on the relationships between NDVI values and biophysical parameters put forward differences according to sites, stands and NDVI metrics (Goward et al. 1985; Tucker et al. 1985; Box et al. 1989; Hobbs 1995; Gilabert et al. 1996; Schino et al. 2003). This emphasizes the need to validate NDVI data before using it as a proxy of a vegetation productivity. These prior studies also reveal some discrepancies regarding the shape of these relationships [e.g., quadratic, log-linear, linear relationships between NDVI and vegetation biomass see Hobbs (1995), Gilabert et al. (1996), Schino et al. (2003), respectively]. However, due to the variety of the statistical approaches used, it remains unclear whether these discrepancies reveal true biological differences, such as differences in plant community characteristics, or methodological concerns. More specifically, NDVI is expected to saturate for high biomass values as it represents the greenness of the two dimensional covering of vegetation rather than plant biomass (Hobbs 1995). Such a process should lead to a non-linear relationship between NDVI and biomass data. However, few studies so far explicitly included this characteristic in the modelling process (e.g. Goward et al. 1985; Tucker et al. 1985; Schino et al. 2003), as they also often did not account for the non-normal distribution of the biophysical parameters studied.

The aim of our study was to provide a unified statistical framework for modelling the relationship between time variations of NDVI, and/or metrics derived from NDVI time series, and field vegetation data. We used an empirical generalised non-linear model that explicitly included the saturation of NDVI (i.e., without data transformation) to predict temporal variations in a green biomass index from NDVI time series of the Pathfinder Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) Land (PAL) 8 km resolution database. We illustrated our approach with a case study on a coastal area of the Kerguelen archipelago. We used field vegetation data based on “point intercept” principle. Methods using this principle have been commonly used in vegetation studies as a reliable linear proxy

of plant biomass (Jonasson 1988; Frank and McNaughton 1990; Bråthen and Hagberg 2004) and have been successfully applied for habitat monitoring of animals populations (e.g., Tixier et al. (1997) in roe deer *Capreolus capreolus*, Adrados et al. (2003) in red deer *Cervus elaphus*, Bråthen et al. (2007) in reindeer *Rangifer tarandus*). As also often encountered in polar environment and in many field studies, our vegetation data were sampled at a small spatial ( $\sim 10 \text{ m}^2$ ) and temporal (3 years) scales relative to PAL-NDVI data ( $64 \text{ km}^2$ ), and on both spatially (water-vegetation, see Fig. 1) and temporally (cloud contamination, snow) heterogeneous pixels. In these conditions, we illustrated how our model can be used to assess the predicting power of NDVI times series on time variations of a green biomass index.

## Materials and methods

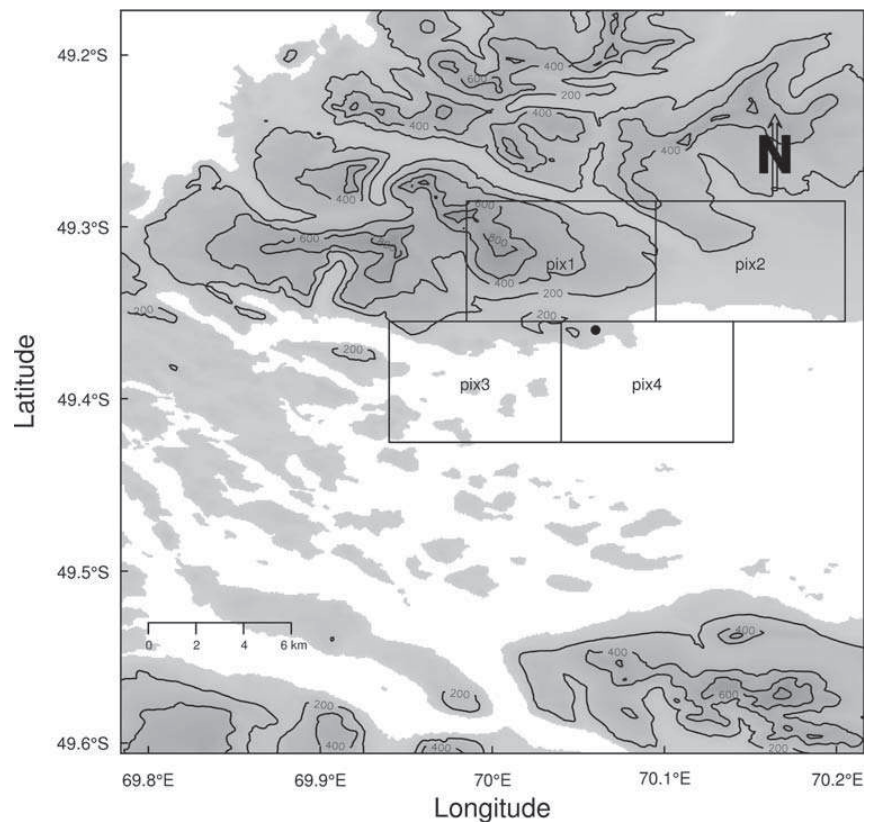
### Study area

The study area (Molloy: 49.36° S–70.06° E, 0–150 m asl, Fig. 1) is located in “Baie du Morbihan” on the eastern part of the Grande Terre Island ( $6,675 \text{ km}^2$ ), which is the main island of the Kerguelen archipelago.

Climatic conditions are cold, wet and windy. For the period 1977–1986, the average annual temperature was  $4.9 \pm 0.2^\circ\text{C}$  (Météo-France, Port-aux-Français). For the same period, the precipitations occurred frequently (on average  $187 \pm 25$  days per year) with a mean of  $762 \pm 136$  mm per year. There is on average  $53.9 \pm 13.4$  days with snow on the soil per year. Due to frequent ( $133 \pm 20$  days per year of wind greater than  $24 \text{ m s}^{-1}$ ) and strong winds (monthly maximum average  $45.8 \pm 3.8 \text{ m s}^{-1}$  but can reach up to  $69 \text{ m s}^{-1}$ ), the nebulosity and water vapour concentrations remains high during most part of the year. The climate dynamics has an annual cycle (November–November, passing through the current January). We can distinguish two seasons per year: (1) the “Spring–Summer” from November to April and (2) the “Autumn–Winter” from May to October.

There were only non-lignified plant species on the Kerguelen archipelago. A large part of the study area was covered by an homogeneous stand of two perennial species, *Acaena magellanica* (Rosaceae) and *Taraxacum officinale* (Asteraceae). *A. magellanica* can reached 40 cm high and forms a very dense layer of vegetation (Boussès 1991). In summer the cover of *A. magellanica* is greater than 75% and the cover of *T. officinale* (commonly called Dandelion) was between 10 and 25%. Remaining parts of the study area were dominated by bare soil or were composed of smalls species (<10 cm, cover <10%) such as *Poa kerguelensis*, *P. annua*, *Ranunculus biternatus* or

**Fig. 1** Location of the study site (black point) and of the four NDVI pixels (centre of pixel 1: 49.32°S–70.04°E, pixel 2: 49.32°S–70.15°E, pixel 3: 49.39°S–69.99°E, pixel 4: 49.39°S–70.09°E). Only pixels 3 and 4 are retained to perform the analysis but note that pooling the four pixels give qualitatively the same results. The Grande Terre Island of the Kerguelen archipelago is in light grey. Solid black lines represent contour lines



*Sagina procumbens*. Above 300 m asl, the vegetation is only present in form of small patches.

#### Data collection

Empirical field data (from Bousès 1991) were collected monthly (the day of the month of the survey was not available) in the field from February 1985 to February 1988, according to the point intercept protocol (Forgeard and Chapuis 1984). Three transects of 3.5 m long were randomly placed and delimited by wood sticks. Seventy points were evenly spaced 5 cm along the transect. A graduate stick of 100 cm was vertically lowered at each point. This stick was graduated by increment of 5 cm. The observers ( $n = 3$ ) counted the presence of at least one contact between the focal species and the stick for each increment. The results were expressed as the total number of contacts over layers and transects for both *A. magellanica* and *T. officinale*. Based on previous studies we assumed that the time variations in numbers of intercept points is a linear proxy of time variation in green biomass (McNaughton 1979; Jonasson 1988; Frank

and McNaughton 1990; Bousès 1991; Bråthen and Hagberg 2004).

From the NOAA<sup>1</sup>/NASA<sup>2</sup> PAL 8 km dataset archived at the Goddard Earth Sciences, Distributed Active Archive Center (GES-DAAC), we extracted the NDVI spanning the temporal resolution (month) of field data. Using monthly composite images contribute to reduce the amount of clouds and dust in the data (Holben 1986). Although this dataset was no longer available (acquisition period: 1981–2001), it was the only one freely and easily available for our study site and time period considered (see Agbu and James 1994; Pettorelli et al. 2005). For further details on the PAL data set and processing, see e.g., Agbu and James (1994).

As the study site is located in the top left corner of a NDVI pixel, we used the two lower nearby NDVI pixels (pixels 3 and 4) of this one to ensure that NDVI data were representative of the vegetated part of the study area (see Fig. 1). We have also performed the subsequent analyses

<sup>1</sup> National Oceanic and Atmospheric Administration.

<sup>2</sup> National Aeronautics and Space Administration.

using any combination of the four pixels including the study area (see Fig. 1) and have obtained qualitatively the same results (not presented here) as NDVI values were highly correlated among these 4 pixels ( $r$  from 0.94 to 0.97). These results corroborate the homogeneity of the study area and the spatial consistence of NDVI time series despite the presence of water in the pixels. Moreover, it suggests that the saturation of NDVI values (see “Results”) is not due to the presence of large water body in the two pixels used (pixels 3 and 4; see “Discussion”, and Chen 1999).

We have explored vegetation patterns by computing the NDVI (Reed et al. 1994; Myneni et al. 1995) based on Eq. 1:

$$\text{NDVI} = \frac{\rho_{\text{nir}} - \rho_{\text{red}}}{\rho_{\text{nir}} + \rho_{\text{red}}} \quad (1)$$

where  $\rho_{\text{nir}}$  and  $\rho_{\text{red}}$  are, respectively, the reflectance measurements in the red and the near infra-red part of the electromagnetic spectrum.

To reduce the effect on the data of both, atmospheric disturbances and spatial heterogeneity due to the presence of large water body in the two pixels used (Fig. 1), we computed an additional NDVI time series (called  $\text{NDVI}_{\text{max}}$ ) by selecting the maximum NDVI value between these two pixels for each month (Holben 1986). Because a negative NDVI value means no vegetation activity, we replaced negative  $\text{NDVI}_{\text{max}}$  values ( $n = 3$ :  $-0.0008$ ,  $-0.0653$  and  $-0.003$ ) by 0 (Beck et al. 2006).

#### Statistical analyses

Empirical field data used in this study were sampled at a small scale relative to NDVI and at unknown date in the month. Moreover, field measurements were based on the two dominant species of the stand and were not randomly sampled within the NDVI pixel. Consequently, empirical field data cannot be used as true values of green biomass to calibrate NDVI data through a standard calibration approach (Osborne 1991). Instead, we used a predictive framework based on a generalized non-linear model to predict time variations in green biomass index from NDVI time series. We used the number of intercept points as response variable to explicitly model (error term, see Eq. 2) the unexplained variance in the field data (e.g., sampling error, mismatch in dates and scales, restricted sampling of plant community). Because NDVI time series were also partly affected by sampling error (water vapour or satellite drift), we applied smoothing algorithm on these data (as proposed by Reed et al. 1994) to account for discrepancies in the local trend with regard to vegetation phenology. We aimed here to improve the predictive power of NDVI data on time variations in green biomass index.

#### Quantifying the NDVI saturation trend

Our aim here was to provide a unified methodological framework accounting for previous findings which strongly suggested a non-linear relationship between NDVI and field measurements, with NDVI reaching a plateau for high biomass values (see also “Discussion”; Tucker et al. 1986; Hobbs 1995; Gilabert et al. 1996). We developed a saturation model including a restricted number of parameters biologically meaningful which should help to standardize between-study comparisons.

To quantify the saturation relationship between time variations in NDVI values and green biomass index measured in the field (see “Results”, Fig. 4), we developed a generalised non-linear model based on

$$y_i = \mu_i + \epsilon_i \quad (2)$$

with

$$\mu_i = \beta_0 + \frac{\beta_1 \times \text{NDVI}_i}{\beta_2 - \text{NDVI}_i} \quad (3)$$

where  $y_i$  is the number of intercept points at time  $i$ ,  $\beta_0$  the number of intercept points observed for a nil NDVI value (see “Discussion”),  $\beta_1$  the increase rate in number of intercept points for a unity variation of NDVI values and  $\frac{1}{\beta_2 - \text{NDVI}}$  a saturation term with  $\beta_2$  the asymptotic NDVI value.

As often encountered with field biomass data, the variance of the number of intercept points increased faster than the mean ( $\hat{\mu} = 201.18$ ,  $\hat{\sigma}^2 = 31792.16$ ), leading us to make the assumption that the distribution of the intercept points could be approximated by a negative binomial distribution (Bliss and Fisher 1953):

$$y_i \sim \text{NegBin}(\mu_i, \theta) \quad (4)$$

leading to

$$\text{Var}(\epsilon_i) = \mu_i + \frac{\mu_i^2}{\theta} \quad (5)$$

where  $\theta$  is an extra parameter of the negative binomial distribution which adjusts for the dispersion.

Based on the assumption that the response variable is independently distributed, we computed maximum likelihood estimates of  $\{\beta_0, \beta_1, \beta_2, \theta\}$ . This assumption remains valid as long as there is no autocorrelation in the residuals of a given model, as it is the case in this study (see “Results”). We implemented a function returning the log likelihood of the parameter estimation in R (R Development Core Team 2007, available upon request) and maximised it numerically using the function “optim” (Nelder and Mead method, Venables and Ripley 2002). To ensure that  $\theta > 0$  we used a log transformation of this parameter in the likelihood function. We estimated the

respective standard errors of  $\{\hat{\beta}_0, \hat{\beta}_1, \hat{\beta}_2, \hat{\theta}\}$  by taking the square root of the diagonal elements of the inverse Hessian matrix (Seber and Wild 1989).

#### Improving the predictive power of NDVI data

To reduce the effect of cloud contamination on NDVI values, i.e., to improve their predictive power on time variations in green biomass index, we applied two different algorithms on NDVI<sub>max</sub> time series. First, we computed the NDVI<sub>smooth</sub> time series using a non-linear running median line-smoother algorithm (Tukey 1977), as proposed by Reed et al. (1994). The median window was centred on each observation and had a length of three. The first and last values were computed using “Tukey’s end point rule”, i.e.,  $sm_i = \text{median}(y_i, sm_{i+1}, 3 \times sm_{i+1} - 2 \times sm_{i+2})$  where  $y_i$  is the  $i$ th element of the vector to be smoothed and  $sm$  is the smoothed one. This algorithm preserved the essence of the NDVI time series while eliminating much of the contaminated data. Second, we decomposed the NDVI<sub>max</sub> time series with a moving average filter (Kendall and Stuart 1976; Malinvaud 1978; Ibanez et al. 2006) to extract the seasonal NDVI component (called NDVI<sub>comp</sub>). We set the order of the moving average at 2 (the window of the average being  $2 \times \text{order} + 1$ ), which corresponded to the last significant time lag of the autocorrelation function performed on NDVI<sub>max</sub>. We computed the first and last values by filling them with the average of observations before applying the filter. This algorithm was less conservative than the non-linear running median line-smoother but was more flexible given that we specified the smoothing order.

#### Model selection and model validation

We used the Akaike’s Information Criterion adjusted for overdispersion and small sample size to perform model

selection among a set of three non-nested models including either NDVI<sub>max</sub>, either NDVI<sub>smooth</sub> or NDVI<sub>comp</sub> as dependent variable (QAIC<sub>c</sub>, Burnham and Anderson 2002). We re-estimated theta for each model (noted that the maximum likelihood estimate of theta among the different models were between 3.35 and 4.34). However, when we assessed the significance of the intercept ( $\beta_0$ ) for the best selected model, we kept the theta constant as recommended by Venables and Ripley (2002). We assessed the predictive power of the model by computing the coefficient of correlation between predicted and observed values.

We evaluated the fit of the best model in two ways. First, we performed a  $\chi^2$  Goodness of fit test (GOF) to assess whether  $\theta$  has been estimated properly. Second, we checked that the standardized residuals had a constant variance and were ranging between  $\pm 2$ . Then, we used both a parametric bootstrap and a Monte-Carlo procedure (Manly 1997; Efron and Tibshirani 1993) to assess the boundaries of the 95% prediction intervals (see Appendix).

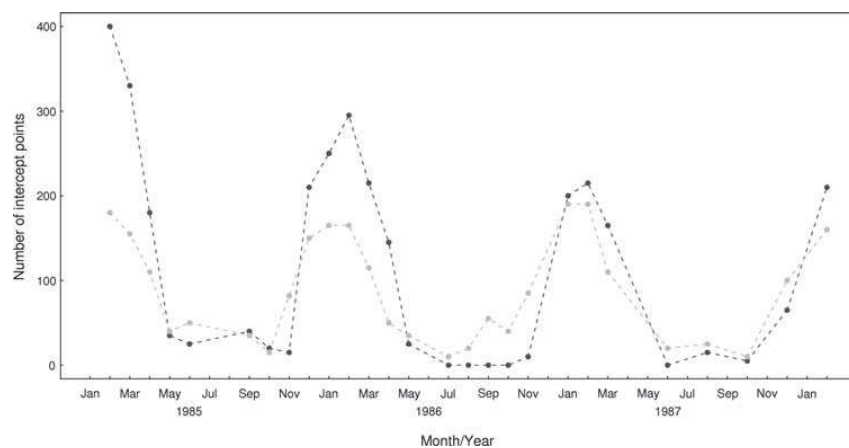
Graphics and statistical analyses were performed with R 2.6.0 (R Development Core Team 2007) using the “MASS” (Venables and Ripley 2002), “pastecs” (Ibanez et al. 2006), “maps” (Brownrigg and Minka 2007) and “mapdata” (Brownrigg 2007) packages.

## Results

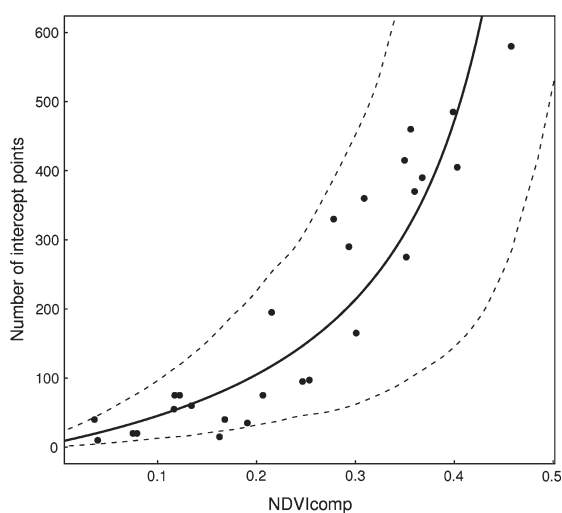
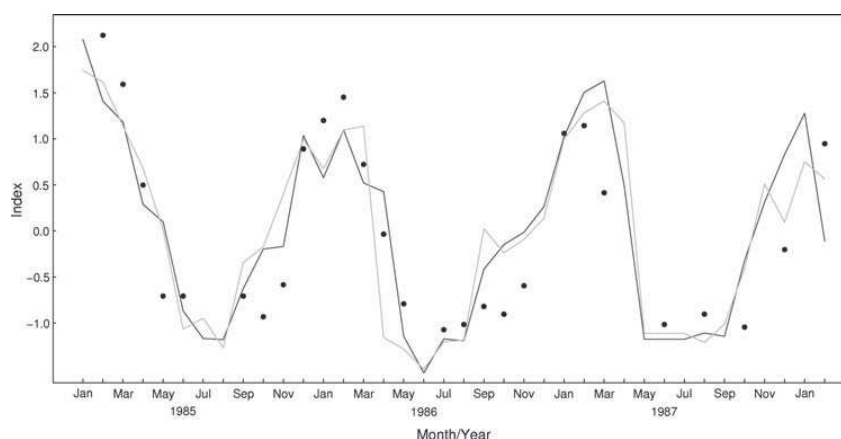
### Time variations in green biomass index

The survey of Molloy’s vegetation by the point intercept methodology yielded information about the time variations in green biomass of *A. magellanica* and *T. officinale* ( $n = 27$  surveys; Fig. 2). Values were not available each month due to logistic and climatic constraints that limited

**Fig. 2** Time variations in the number of intercept points for *A. magellanica* (dashed black line) and *T. officinale* (dashed grey line)



**Fig. 3** Time variations in centred and scaled (mean = 0, variance = 1) time series of field measurements of total plant biomass (sum of intercept points of *A. magellanica* and *T. officinale*; black points) and centred and scaled NDVI measurements of the two pixels used in the analysis (pixel 3 solid grey line; pixel 4 solid black line)



**Fig. 4** Relationship between the total number of intercept points observed (sum of intercept points of *A. magellanica* and *T. officinale*) and the seasonal component of the NDVI ( $NDVI_{comp}$ ) (black points). The solid line represents predictions of the non-linear model adjusted with  $NDVI_{comp}$  (see text). The dashed lines represent 95% bootstrap prediction intervals (see Appendix)

the access to the study site. The number of intercept points ranged from 0 to 400 for *A. magellanica* and from 10 to 190 for *T. officinale*. Figure 2 shows the extensive development of *A. magellanica* occurring in December. At this period, it can reach 30–40 cm high in a few weeks (Boussès 1991). The development of *T. officinale* starts in October–November and precedes that of *A. magellanica*. To account for the variations in seasonal dynamics of the two species in further analyses, we took the sum of number of intercept points of both species for each time period as a proxy for time variations in total green biomass.

#### Relationship between NDVI and empirical field data

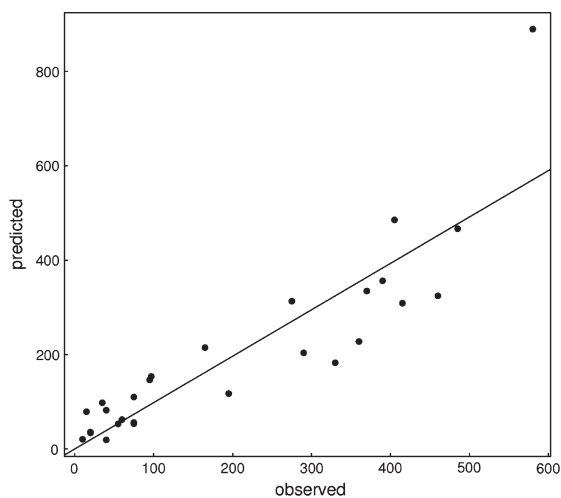
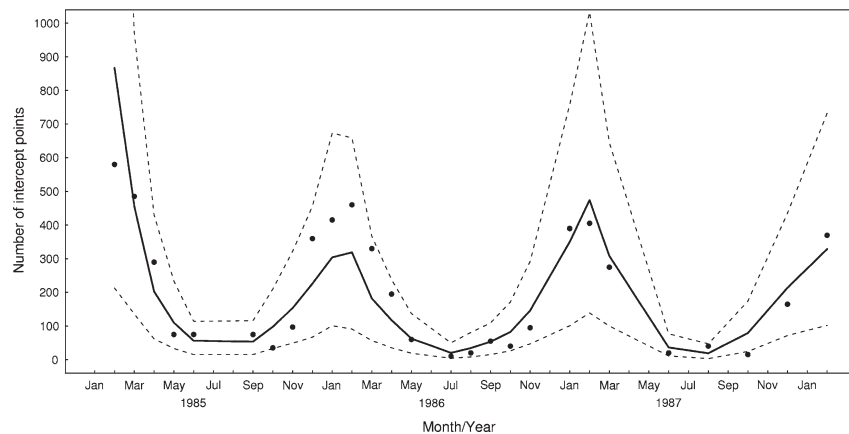
A good agreement was observed between the temporal variations of the two raw NDVI time series and the time variations in numbers of intercept points (Fig. 3). The time variations in numbers of intercept points observed and predicted from the non-linear model including  $NDVI_{max}$  were strongly correlated ( $r_{obs,pred} = 0.79$  [0.59;0.90]<sub>95%</sub>;  $QAIC_c = 98.64$ ). Although the data better supported a non-linear model including  $NDVI_{smooth}$  instead of  $NDVI_{max}$  ( $QAIC_c = 88.76$ ;  $r_{obs,pred} = 0.81$  [0.63;0.91]<sub>95%</sub>), the best model included  $NDVI_{comp}$  ( $QAIC_c = 75.1$ ;  $r_{obs,pred} = 0.89$  [0.77; 0.95]<sub>95%</sub>; Figs. 4, 5, 6). Parameter estimates for the non-linear model including  $NDVI_{comp}$  were:  $\hat{\beta}_0 = 7.36$  (intercept),  $\hat{\beta}_1 = 168.71$  (slope),  $\hat{\beta}_2 = 0.54$  (NDVI asymptote),  $\hat{\theta} = 4.54$  (dispersion parameter), and their respective standard errors was: 6.64, 47.13, 0.05, 1.33. Note that a non-linear model without intercept  $\{\beta_1, \beta_2, \theta\}$ , including  $NDVI_{comp}$ , gave a similar fit ( $QAIC_c = 75.6$ ).

The goodness of fit test revealed that  $\theta$  has been estimated properly ( $\chi^2 = 24.56$ ;  $df = 23$ ;  $p = 0.37$ ). The standardized residuals of the  $NDVI_{comp}$  model were not autocorrelated ( $r_{lag1} = 0.23$ ;  $df = 25$ ;  $p = 0.24$ ) (Wey 1990), had a constant variance and ranged between  $-1.38$  and  $2.03$  (except one,  $-3.44$ , in February 1985). These results indicated that the non-linear model including  $NDVI_{comp}$  fitted the data well, leading to a good agreement between the number of intercept points observed and predicted by this model (Fig. 6)

#### Discussion

By providing a unified statistical framework that explicitly account for saturation when relating NDVI and field measurements, our approach allows to standardize comparisons among studies and should thus help to understand

**Fig. 5** Time variations in field measurements of total plant biomass observed (sum of the intercept points of *A. magellanica* and *T. officinale*; black points) and predicted by the non-linear model adjusted with  $NDVI_{comp}$  (solid line; see text). The dashed lines represent 95% bootstrap prediction intervals (see Appendix)



**Fig. 6** Number of intercept points observed and predicted by the generalised non-linear model with  $NDVI_{comp}$  as explanatory variable. The solid line represents the regression line of the linear model fitted with the number of intercept points predicted as the response variable and the number of intercept points observed as the explanatory variable

site-specific differences when assessing performance of NDVI as a proxy of vegetation data. Based on a generalised non-linear model, we were able to predict from both raw ( $NDVI_{max}$ ) and processed ( $NDVI_{smooth}$  and  $NDVI_{comp}$ ) NDVI data a large part of the time variations ( $r^2$  from 62 to 79%) in green biomass index of the two dominant plant species of the stand. Although our study was only based on temporal replicates, not spatial, which are likely to improve the performance of our model, this result is very encouraging. Indeed, it was obtained despite a restricted temporal dataset, large water body in the pixel and a large scale difference between field and satellite measurements which are “non-ideal” conditions often encountered in polar and

wildlife studies. We have shown that applying a moving average filter on NDVI time series reduces the effect of temporal heterogeneity mainly caused by variations in atmospheric conditions. However, in area where such problems are limited, this method should be used with caution as it may reduce the NDVI peaks in the curves, which are assumed to be valid NDVI values, leading to overlook important ecological variability (Reed et al. 1994).

#### The need to account for non-linearity

Our approach explicitly models the non-linear nature of the relationship between time variations of NDVI values and green biomass index suggested by previous validation studies (Tucker et al. 1981, 1983; Goward et al. 1985; Paruelo et al. 1997 but see Box et al. 1989). Tucker et al. (1986) have demonstrated a consistent functional relationship between LAI and spectral vegetation index derived from satellite measurements, where NDVI had an obvious tendency to reach a plateau at high LAI levels. The shape of the relationship indicated a temporary saturation of reflectance, which disappears with the subsequent senescence of the foliage (Gilbert et al. 1996). This suggests that NDVI values systematically underestimate the green biomass of stand with high production of green biomass and strong foliage density.

We estimated an asymptotic NDVI value (0.54) greater than the one (0.40) used by Box et al. (1989) who based their study on Net Primary Production measurements coming from different biomes including highly structured ones such as equatorial rainforests. Thus, our result also strongly supports the need to rely on non-linear model when relating NDVI and field measurements, and as a consequence the need of caution when using NDVI as a linear proxy of vegetation productivity without validation. As there is no arborescent or shrubby layer on the



Kerguelen archipelago, we can explain this rapid saturation of NDVI by the strong foliage density of *A. magellanica*. The monthly resolution of NDVI data probably also contributes to this result. Indeed, the compositing procedure of PAL-NDVI data is based on the selection of the maximum NDVI bin (see Agbu and James 1994). Thus, during the growing season, if the field measurements occurred at the beginning of the month, it is likely that the NDVI bin retained was the one corresponding to the end of the month, i.e., the NDVI value was representative of a higher green biomass than the one measured in the field. Using satellite data with a higher temporal resolution should reduce this phenomenon because it will reduce the delay between acquisition date of field and satellite measurements.

#### Relating NDVI and biomass data in subantarctic environment

The study reported here also raises issues of different technical refinements and specificity when relating NDVI and field measurements which might be encountered in multiple field studies and in particular in subantarctic environment. First, if there is no green biomass, the NDVI value is expected to equal zero and the curve fitted should therefore pass by the zero point (Fig. 4). However, we estimated an intercept (Eq. 3) because field measurements were only based on the two main species of the stand (Boussès 1991). This suggests that a zero intercept point value would not necessarily correspond to a zero NDVI value. We therefore expected a negative intercept ( $\hat{\beta}_0$ ). Nevertheless, we obtained a positive estimation of the intercept ( $\hat{\beta}_0$ ) that could be explained by the temporary occurrence of snow in the pixel, which has a differential influence on satellite than on the field measurements. For example, if the soil is largely covered by snow, the satellite measurement will converge to zero. Due to special exposition or topography conditions, some parts of the pixel are likely to be locally free of snow. This could influence the field but not the satellite measurements if the area concerned is smaller than the nominal resolution of the satellite Field Of View (1.1 km for AVHRR data). Here, the intercept ( $\hat{\beta}_0$ ) did not significantly improve the fit of the model, suggesting that in our case the presence of snow and other species had a negligible effect on the shape of the relationship between time variations of  $NDVI_{comp}$  and green biomass index (see Fig. 4).

Second, a major problem for validating satellite measurements is to scale biophysical parameters from the plot to larger scales. In this study, we compared NDVI time series at 8 km × 8 km spatial resolution, with empirical field measurements coming from three transects of 3.5 m long (~ 10 m<sup>2</sup>). In our case, however, the limitation due to

very high spatial resolution of empirical field measurements could be overcome by the relative homogeneity of the vegetal stand. This is corroborated by the similarity of the four NDVI time series (see Fig. 3 and “Materials and methods”). Moreover, the presence of sea water in the NDVI pixels is likely to increase their spatial resolution. This is related to the binning process of AVHRR data, which retained the maximum NDVI value (see Agbu and James 1994). Indeed, because here the greenness intensity is likely greater on land than on water, the NDVI values retained are more likely representative of a vegetated area smaller than 64 km<sup>2</sup>.

Third, atmospheric conditions such as cloud cover and/or aerosols have a strong influence on NDVI values due to differential effect of water vapour on measurements performed by the red and near infra-red channels of the radiometer (Forster 1984; Holben 1986; Gutman 1991). The compositing process based on the maximum NDVI value removes a large part but not all the contamination of NDVI data by atmospheric conditions. For instance, in January 1986, from September to December 1986, and in December 1987, NDVI time series were steady or decreased, despite a local rising trend (see Fig. 3). Under the assumption that NDVI fluctuations represent time variations in green biomass index, the discrepancies of NDVI values regarding the local trend cannot be related to a decrease in green biomass because they appeared during the developmental phase of the vegetation dynamics. However, the extreme climatic conditions that occurred on the Kerguelen archipelago (see “Materials and methods”) could explain these unexpected NDVI values. As proposed by Reed et al. (1994), smoothing NDVI time series ( $NDVI_{smooth}$ ) improves the intensity of the relationship between time variations of green biomass index and NDVI, but irregularities are still present, especially for January 1986. However, using the seasonal component of NDVI time series ( $NDVI_{comp}$ ) to predict time variations in green biomass index provided better results than  $NDVI_{smooth}$ .

#### Conclusion

The originality of our study resides in the presentation of a new and general modelling approach to relate NDVI and field vegetation data that explicitly includes the saturation of NDVI suggested by previous studies (Tucker et al. 1986; Hobbs 1995; Gilabert et al. 1996). Our model does not require the use of variable transformation and relies on biologically meaningful parameters. We thereby provides a way to standardize comparison between studies investigating the saturation of NDVI data in contrasted environmental conditions. Our study is also the first

validation of NDVI data in a subantarctic ecosystem and should be of great interest for scientists using NDVI in subantarctic environment and more generally in ecological studies, as it reinforces the idea that NDVI is most often a non linear proxy of plant biomass. Finally, although we show that NDVI was a good proxy of time variations in green biomass, further studies are required to assess the generality of such results for subantarctic environments.

**Acknowledgments** We thank the French Polar Institute Paul-Emile Victor (IPEV) for financial support (programmes 279 and 136). Many thanks are due to J.-M. Gaillard, P. Aubry, R. Ecochard, M.-L. Delignette-Muller, I. Herfindal, J.-D. Lebreton, A. Avril and S. Hamel for their helpful suggestions on an earlier version of the manuscript. We also thank N. G. Yoccoz, S. Ryan and one anonymous referee for their comments that greatly improve the manuscript.

**Appendix**

This appendix describes the 3 steps of the statistical procedure used to compute prediction intervals of the model presented in this study (see Eqs. 2, 3),

*Step 1: Computation of the mean model predictions*

We obtained maximum likelihood estimation of  $\{\beta_0, \beta_1, \beta_1, \theta\}$  noted  $\{\hat{\beta}_0, \hat{\beta}_1, \hat{\beta}_1, \hat{\theta}\}$  and computed the means  $(\hat{\mu}_i)$  predicted by the fixed part of the model:

$$y_i \sim \text{NegBin}(\hat{\mu}_i, \hat{\theta}) \tag{6}$$

where

$$\hat{\mu}_i = \hat{\beta}_0 + \frac{\hat{\beta}_1 \text{NDVI}_i}{\hat{\beta}_2 - \text{NDVI}_i} \tag{7}$$

*Step 2: Parametric bootstrapping of the fixed part of the model*

We computed 1,000 vectors of bootstrap observations of length  $n = 27$ ,

$$Q^{*j}[\mu_1^{*j}, \mu_i^{*j}, \dots, \mu_n^{*j}]_{(1 \leq j \leq 1,000)} \tag{8}$$

where each  $\mu_i^{*j}$  was sampled in

$$\text{NegBin}(\hat{\mu}_i, \hat{\theta}) \tag{9}$$

We fitted the non-linear model (see Eq. 2) on each  $Q^{*j}$  to obtain 1,000 bootstrap vectors of parameter estimations,

$$\{\hat{\beta}_0^{*j}, \hat{\beta}_1^{*j}, \hat{\beta}_2^{*j}, \hat{\theta}^{*j}\}_{(1 \leq j \leq 1,000)} \tag{10}$$

Using Eq. 7, we computed the 1,000 bootstrap vectors of predictions,

$$\hat{P}^{*j}[\hat{\mu}_1^{*j}, \hat{\mu}_i^{*j}, \dots, \hat{\mu}_n^{*j}]_{(1 \leq j \leq 1,000)} \tag{11}$$

Then, to compute the 95% bootstrap confidence intervals of the  $i$ th predicted mean  $(\hat{\mu}_i)$ , we have taken

the 0.025 and 0.975 quantiles of the corresponding  $\hat{\mu}_i^*$  bootstrap distribution.

*Step 3: Monte Carlo generation of the posterior distribution of individual predictions*

In order to obtain the 95% prediction intervals, we included the random part of the model in the bootstrap procedure. Thus, we had a noise (Negative Binomial) to the 1000 bootstrap vectors of predicted means  $(\hat{P}^{*j}$ , see Eq. 11) to take into account the individual variability,

$$\hat{P}^{**j}[\hat{y}_1^{*j}, \hat{y}_i^{*j}, \dots, \hat{y}_n^{*j}]_{(1 \leq j \leq 1,000)} \tag{12}$$

where each  $\hat{y}_i^{*j}$  (see Eq. 2) was sampled in

$$\text{NegBin}(\hat{\mu}_i^{*j}, \hat{\theta}^{*j}) \tag{13}$$

Then, to compute the 95% bootstrap prediction interval of the  $i$ th predicted observation  $(\hat{y}_i)$ , we took the 0.025 and 0.975 quantiles of the corresponding  $\hat{y}_i^*$  bootstrap distribution.

**References**

Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G (2003) GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildl Soc Bull* 31:544–552

Agbu P, James M (1994) The NOAA/NASA Pathfinder AVHRR Land data set user’s manual. Goddard Distributed Active Archive Center Greenbelt, Maryland

Andersen R, Herfindal I, Sæther B.-E, Linnell J, Odden J, Liberg O (2004) When range expansion rate is faster in marginal habitats. *Oikos* 107:210–214

Aragón R, Oesterheld M (2008) Linking vegetation heterogeneity and functional attributes of temperate grasslands through remote sensing. *Appl Veg Sci* 11:117–130

Asrar G, Fuchs M, Kanemasu E, Hatfield J (1984) Estimating absorbed photosynthetic radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat. *Agron J* 76:300–306

Beck P, Atzberger C, Høgda K, Johansen B, Skidmore A (2006) Improved monitoring of vegetation dynamics at very high latitudes: a new method using MODIS NDVI. *Remote Sens Environ* 100:321–334

Bliss C, Fisher R (1953) Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics* 9:176–200

Boussès P (1991) Biologie de population d’un vertébré phytophage introduit, le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) dans les îles subantarctiques de Kerguelen. Ph.D. thesis, Université de Rennes I, France

Box E, Holben B, Kalb V (1989) Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO<sub>2</sub> flux. *Vegetatio* 80:71–89

Brownrigg R (2007) mapdata: extra map databases (R code). R package version 2.0–22

Brownrigg R, Minka T (2007) maps: draw geographical maps (R code). R package version 2.0–38

Bråthen K, Hagberg O (2004) More efficient estimation of plant biomass. *J Veg Sci* 15:653–660

Bråthen K, Ims R, Yoccoz N, Fauchald P, Tveraa T, Hausner V (2007) Induced shift in ecosystem productivity? Extensive scale effects of abundant large herbivores. *Ecosystems* 10:773–789

- Burnham K, Anderson D (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretical approach, 2nd edn. Springer, New York
- Chen J (1999) Spatial scaling of a remotely sensed surface parameter by contexture. *Remote Sens Environ* 69:30–42
- Diallo O, Diouf A, Hanan N, Ndiaye A, Prevost Y (1991) AVHRR monitoring of savanna primary production in Senegal, West Africa, 1987–1988. *Int J Remote Sens* 12:1259–1279
- Efron B, Tibshirani R (1993) An introduction to the Bootstrap, volume 57 of monographs on statistics and applied probability. Forgeard F, Chapuis J-L (1984) Impact du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus*, sur la végétation des pelouses incendiées de Paimpont (Ille-et-Vilaine, France). *Acta Oecol* 5:215–228
- Forster B (1984) Derivation of atmospheric correction procedures for LANDSAT MSS with particular reference to urban data. *Int J Remote Sens* 5:799–818
- Frank D, McNaughton S (1990) Above-ground biomass estimation with the canopy intercept method—a plant-growth form caveat. *Oikos* 57:57–60
- Garel M, Solberg E, Sæther B-E, Herfindal I, Høgda K (2006) The length of growing season and adult sex ratio affect sexual size dimorphism in moose. *Ecology* 87:745–758
- Gilbert M, Gandia S, Melia J (1996) Analyses of spectral-biophysical relationships for a corn canopy. *Remote Sens Environ* 55: 11–20
- Gong D, Ho C (2003) Detection of large-scale climate signals in spring vegetation index (Normalized Difference Vegetation Index) over the Northern Hemisphere. *J Geophys Res* 108:4498
- Goward S, Tucker C, Dye D (1985) North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. *Plant Ecol* 64:3–14
- Guo W, Yang T, Dai J, Shi L, Lu Z (2008) Vegetation cover changes and their relationship to climate variation in the source region of the Yellow River, China, 1990–2000. *Int J Remote Sens* 29: 2085–2103
- Gutman G (1991) Vegetation indices from AVHRR—an update and future prospects. *Remote Sens Environ* 35:121–136
- Hobbs T (1995) The use of NOAA-AVHRR NDVI data to assess herbage production in the arid rangelands of Central Australia. *Int J Remote Sens* 16:1289–1302
- Holben B (1986) Characteristics of maximum-value composite images from temporal AVHRR data. *Int J Remote Sens* 7: 1417–1434
- Hope A, Engstrom R, Stow D (2005) Relationship between AVHRR surface temperature and NDVI in Arctic tundra ecosystems. *Int J Remote Sens* 26:1771–1776
- Hunt E, Piper S, Nemani R, Keeling C, Otto R, Running S (1996) Global net carbon exchange and intra-annual atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations predicted by an ecosystem process model and three-dimensional atmospheric transport model. *Glob Biogeo Cycles* 10:431–456
- Ibanez F, Grosjean P, Etienne M (2006) pastecs: package for analysis of space-time ecological series. R package version 1.3–4
- Jia G, Epstein H, Walker D (2006) Spatial heterogeneity of tundra vegetation response to recent temperature changes. *Glob Change Biol* 12:42–55
- Jonasson S (1988) Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52:101–106
- Kendall M, Stuart A (1976) The advanced theory of statistics, vol 3. Design and analysis, and time-series. Griffin, London
- Lloyd D (1990) A phenological classification of terrestrial vegetation cover using shortwave vegetation index imagery. *Int J Remote Sens* 11:2269–2279
- Lobo A, Moloney K, Chic O, Chiariello N (2008) Analysis of fine-scale spatial pattern of a grassland from remotely-sensed imagery and field collected data. *Landsc Ecol* 13:111–131
- Malinvaud E (1978) Méthodes statistiques de l'économétrie, 3rd edn. Bordas, Paris
- Manly B (1997) Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in biology. Chapman and Hall, London
- McNaughton S (1979) Grassland-herbivore dynamics. In: Serengeti (ed) Dynamics of an ecosystem. University of Chicago Press, Chicago, pp 46–81
- Myneni R, Hall F, Sellers P, Marshak A (1995) The interpretation of spectral vegetation indexes. *IEEE Trans Geosci Rem Sens* 33:481–486
- Mysterud A, Tryjanowski P, Panek M, Pettorelli N, Stenseth N (2007) Inter-specific synchrony of two contrasting ungulates: wild boar (*Sus scrofa*) and roe deer (*Capreolus capreolus*). *Oecologia* 151:232–239
- Osborne C (1991) Statistical calibration—a review. *Int Stat Rev* 59:309–336
- Paruelo J, Epstein H, Lauenroth W, Burke I (1997) ANPP estimates from NDVI for the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* 78:953–958
- Penuelas J, Filella I (2001) Phenology—responses to a warming world. *Science* 294:793–794
- Persson P, Hallkonyves K, Sjoström G, Pinzke S (1993) NOAA AVHRR data for crop productivity estimation in Sweden. *Adv Space Res* 13:111–116
- Pettorelli N, Pelletier F, Von Hardenberg A, Festa-Bianchet M, Côté S (2007) Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390
- Pettorelli N, Vik J, Mysterud A, Gaillard J-M, Tucker C, Stenseth N (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol Evol* 20:503–510
- R Development Core Team (2007) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria
- Raynolds M, Comiso J, Walker D, Verbyla D (2008) Relationship between satellite-derived land surface temperatures, arctic vegetation types, and NDVI. *Remote Sens Environ* 112:1884–1894
- Reed B, Brown J, Vanderzee D, Loveland T, Merchant J, Ohlen D (1994) Measuring phenological variability from satellite imagery. *J Veg Sci* 5:703–714
- Ryan S, Knechtel C, Getz W (2007) Ecological cues, gestation length and birth timing in African Buffalo (*Syncerus caffer*). *Behav Ecol* 18:635–644
- Schino G, Borfecchia F, De Cecco L, Dibari C, Iannetta M, Martini S, Pedrotti F (2003) Satellite estimate of grass biomass in a mountainous range in central Italy. *Agrofor Syst* 59:157–162
- Seber G, Wild C (1989) Nonlinear regression. Wiley, New York
- Sellers P, Heiser M, Hall F (1992) Relations between surface conductance and spectral vegetation indexes at intermediate (100 m<sup>2</sup> to 15 km<sup>2</sup>) length scales. *J Geophys Res* 97:19033–19059
- Sinclair T, Hoffer R, Schreiber M (1971) Reflectance and internal structure of leaves from several crops during a growing season. *Agron J* 63:864–868
- Tixier H, Duncan P, Scehovic J, Yani A, Gleizes M, Lila M (1997) Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *J Zool (Lond)* 242:229–245
- Tucker C (1979) Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sens Environ* 8:127–150
- Tucker C, Holben B, Elgin J (1981) Remote-sensing of total dry-matter accumulation in winter-wheat. *Remote Sens Environ* 11:171–189
- Tucker C, Justice C, Prince S (1986) Monitoring the grasslands of the Sahel 1984–1985. *Int J Remote Sens* 7:1571–1581

- Tucker C, Vanpraet C, Boerwinkel E, Gaston A (1983) Satellite remote-sensing of total dry-matter production in the Senegalese Sahel. *Remote Sens Environ* 13:461–474
- Tucker C, Vanpraet C, Sharman M, Vanittersum G (1985) Satellite remote-sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel—1980–1984. *Remote Sens Environ* 17:233–249
- Tukey J (1977) *Exploratory data analysis*. Addison-Wesley, Massachusetts
- Tveraa T, Fauchald P, Yoccoz N, Ims R, Aanes R, Høgda K (2007) What regulate and limit reindeer populations in Norway? *Oikos* 116:706–715
- Venables W, Ripley B (2002) *Modern applied statistics with S*. Springer, New York
- Verbyla D (2008) The greening and browning of Alaska based on 1982–2003 satellite data. *Glob Ecol Biogeogr* 17:547–555
- Waring R (1983) Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf-area. *Adv Ecol Res* 13:327–354
- Wey W (1990) *Time series analyses*. Addison-Wesley, Massachusetts
- Wittemyer G, Rasmussen H, Douglas-Hamilton I (2007) Breeding phenology in relation to NDVI variability in free-ranging African elephant. *Ecography* 30:42–50

### 3.8 Discussion complémentaire

Il serait intéressant d'aller plus loin dans la validation du NDVI pour calibrer en particulier les différents indices qui peuvent être calculés à partir du signal NDVI. Ces derniers permettent de décrire la phénologie de la végétation (Fig.3.1, page 69) et ainsi de faire des comparaisons inter-annuelles de certains paramètres, comme la somme annuelle des données NDVI (INDVI). Cet indice est couramment utilisé pour décrire les variations inter-annuelles de production de biomasse végétale. L'étude de la corrélation entre les variations temporelles des valeurs NDVI et l'évolution intra-annuelle de la production de biomasse végétale, comme nous l'avons faite dans l'article précédent, n'est pas complètement satisfaisante car elle ne permet pas, à elle-seule, de s'assurer que les variations du INDVI reflèteront bien les variations de la production de biomasse annuelle. Les relevés de terrain dont nous disposons ont été établis sur une période beaucoup trop courte (2 ans) pour espérer pouvoir valider l'utilisation d'un tel indice, à une échelle multi-annuelle. Réaliser une telle calibration nécessiterait de collecter de données de biomasse végétale à large échelle spatiale et temporelle ce qui n'est pas envisageable dans le cadre actuel du programme popchat.

A noter, que notre étude a porté uniquement sur la base de données NDVI-PAL qui s'arrête en 2001. Ainsi, devrons-nous également utiliser la base de données NDVI-MODIS, qui couvre la période 2001-aujourd'hui, pour construire une série temporelle, représentant l'évolution de la production de biomasse végétale sur chaque site, tout au long de notre période d'étude 1994-2010.

Une collaboration initialement prévue devait nous permettre d'utiliser des données de point contact pour valider l'utilisation de la base MODIS dans le contexte de Kerguelen. Cette collaboration n'ayant pas abouti, nous ne pourrons pas utiliser les prédictions de notre modèle, ni tenir compte de l'incertitude associée à ces prédictions dans nos prochaines analyses. Les analyses présentées dans les prochains chapitres utiliseront donc l'indice INDVI, calculé à partir des données NDVI brutes des bases NDVI-PAL et NDVI-MODIS, comme "proxy" des variations temporelles de la quantité de ressource disponible pour le lapin.

### 3.8. DISCUSSION COMPLÉMENTAIRE

---

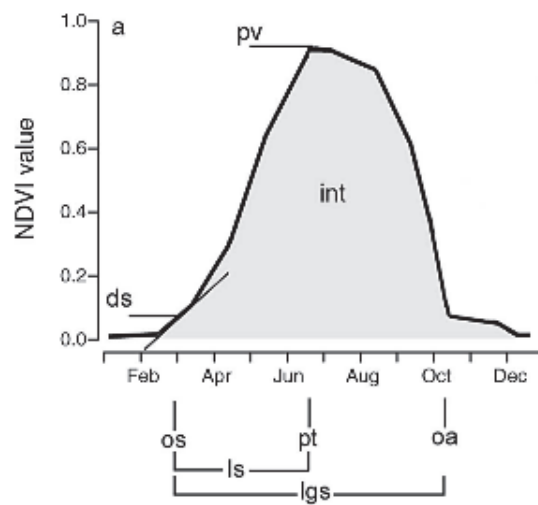


FIGURE 3.1 – Représentation schématique des différents indices phénologiques pouvant être calculés à partir du signal NDVI (tiré de Garel *et al.* 2006). *int* : intégrale des valeurs NDVI annuelles (biomasse annuelle); *ds* : intensité du départ de la végétation; *os* : date du départ de la phase de développement de la végétation; *oa* : date de fin de la phase de développement de la végétation; *pt* : date du pic de NDVI; *pv* : valeur du pic de NDVI; *ls* : longueur du printemps; *lgr* : longueur de la période d'activité de la végétation.



# 4

## Joint effect of density dependence and environmental variability on the spatio-temporal dynamics of an introduced predator

H. SANTIN-JANIN, B. HUGUENY, D. FOUCHET & D. PONTIER  
*Article à soumettre*

### 4.1 Préambule

Avec ce chapitre débute notre analyse des déterminants de la dynamique spatio-temporelle des populations locales de chats sur la Grande Terre. Nous étudions plus spécifiquement ici les facteurs intrinsèques (densité-dépendance) et extrinsèques (variations environnementales) susceptibles de conditionner les variations spatio-temporelles des densités de chats. Nous chercherons à identifier les facteurs qui pourraient moduler l'intensité de la densité-dépendance dans le temps et/ou dans l'espace. En effet, nous savons que le nombre d'espèces de proies disponibles pour le chat est très variable à la fois dans l'espace et dans le temps. Une analyse précédente a montré que le régime alimentaire du chat variait en fonction du nombre d'espèces proies disponible (Pontier *et al.* 2002). Cette analyse est renforcée par les dosages d'isotopes stables d'azote et de carbone qui ont été réalisés à partir des poils de chats capturés



sur nos différents sites d'étude. Les différences des ratios d'isotopes d'azote sont utilisées pour déterminer le niveau trophique et la composition du régime alimentaire. Les différences des ratios d'isotopes de carbone permettent d'identifier l'origine des proies ingérées : marine *vs.* terrestre (Fig.4.1, page 73; Étude réalisée en collaboration avec une équipe Américaine et avec Yves Cherel, CEBC). Les dosages réalisés à partir des poils de chats capturés montrent une très grande variabilité des signatures isotopiques sur le site de RAT, où le chat dispose de lapins, de souris et d'oiseaux marins tout au long de l'année, comparativement au site de PJDA où le chat dépend uniquement du lapin. Notons qu'il sera nécessaire d'utiliser les signatures des différentes proies pour parfaire notre interprétation. Le chat ayant un comportement alimentaire généraliste et opportuniste, nous émettons l'hypothèse que la présence de proies alternatives va atténuer l'intensité de la densité-dépendance. Avant de tester cette hypothèse il était nécessaire d'estimer les densités de chats sur nos différents sites par la méthode du "distance sampling", afin de prendre en compte les variations spatio-temporelles de détectabilité des individus. Or, compte tenu du faible nombre de chats contactés sur les sites de POC et PAF, il n'était pas possible d'estimer correctement une fonction de détection pour ces sites. Aussi avons-nous restreint notre analyse aux sites de RAT et PJDA qui sont aussi les sites les plus contrastés en termes de signature isotopique. L'étude des patrons de densité-dépendance à partir de séries temporelles de densités nécessite d'utiliser une échelle temporelle cohérente avec le cycle de vie de l'espèce considérée. Puisque nous ne comptons que les individus adultes et que la saison de reproduction du chat intervient en été, nous avons choisi d'étudier les variations de densités de chats d'un été à l'autre, *i.e.*, entre l'été de l'année  $t$  et l'été de l'année  $t + 1$ .

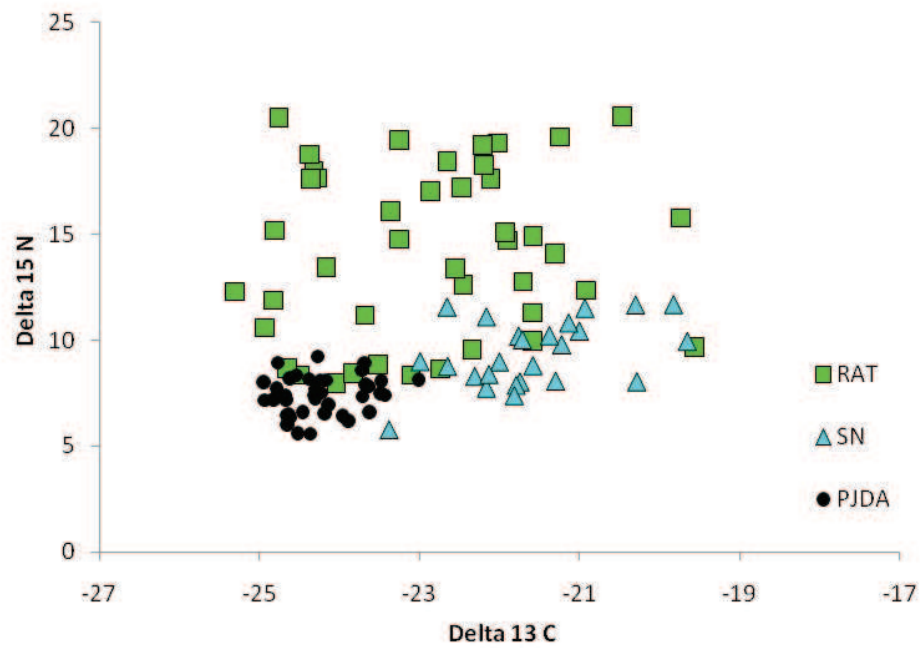


FIGURE 4.1 – Mesures isotopiques réalisées à partir des poils de chats capturés sur les sites de Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Ratmanoff (RAT) et Sourcil Noir (SN). Les différences des ratios d’isotopes d’azote permettent de déterminer le niveau trophique et la composition du régime alimentaire. Les différences des ratios d’isotopes de carbone permettent d’identifier l’origine des proies ingérées : marine *vs.* terrestre.

## Abstract

The domestic cat (*Felis silvestris catus*) is one of the world's worst invasive alien species. Widely introduced on oceanic island it is responsible of the local extinction of several species, primarily seabirds. Defining an efficient management strategy of cat number to protect native species requires to improve our understanding of the factors affecting cat population dynamics in non-anthropogenic environment. In this study we explored the effect of both intrinsic (*e.g.*, density-dependence) and extrinsic factors (*e.g.*, climatic conditions) on spatio-temporal variations in cat population growth rates between 1997 and 2010 at two sites on the Grande Terre Island of the Kerguelen archipelago that are contrasted in term of availability in prey species (rabbit only *vs.* rabbit mice and seabird). Our results suggest that the two cat populations studied are significantly regulated and that the strength of the density-dependence is not modulated by the presence of alternative preys. In addition to density-dependence we show that the time variations in cat population growth rates between the summer of years  $t$  and  $t + 1$  are related to time variations in body condition of adult females during year  $t$ . Moreover, body condition of adult females during year  $t$  are significantly related to vegetation production during year  $t - 1$  as well as to the average temperature during the winter of year  $t - 2$ . These results reinforce the importance of the rabbit in the spatio-temporal dynamics of the cat populations. Our results provides new insights regarding the functioning of the population of this introduced predator but further studies are needed to identify the factors involved in the spatial variations of the strength of the density dependence in cat population dynamics.

### 4.2 Introduction

The introduction of alien species is one of the major cause of biodiversity loss, particularly in sub-Antarctic ecosystems because of their simplified trophic webs and high level of endemic animal and plant species. The feral cat (*Felis silvestris catus*) is considered by the UICN as one of the 100 of the world's worst invasive alien species. Widely introduced in oceanic islands it is responsible of local extinctions of several species, primarily sea-birds. Having evolved in absence of natural terrestrials predator these species generally lack the adaptations to cope successfully with the opportunistic diet behaviour of cat. The impact of cat predation on native avifauna was found to be the most dramatic on islands where alien prey co-occurs (Atkinson 1985).

The control and eradication of cats has been undertaken on several islands (<300km<sup>2</sup>) but have lead to contrasted results (Nogales *et al.* 2004). Indeed, new problems arise when the trophic cascades associated with the removal of the species are neglected (Bergstrom *et al.* 2009, Duffy *et al.* 2007, Rayner *et al.* 2007, Zavaleta *et al.* 2001). One of the most striking examples is the deleterious explosion of rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) numbers on Marion Island following cat eradication (Bergstrom *et al.* 2009). This effect is well known and has been called the mesopredator release effect (Courchamp *et al.* 1999, Zhang *et al.* 2006, Rayner *et al.* 2007, Soulé *et al.* 1988). This unanticipated result highlight the need for informing management decisions with comprehensive assessments of the biology of the target species and of their functional relationships and interactions with all species of the ecosystem.

The case of the Kerguelen Archipelago is unique because the management of invasive species is made difficult by the size (6600 km<sup>2</sup>) and inaccessibility of the largest island, Grande Terre. Moreover the spatio-temporal dynamic of cat population in such a variable environment has been poorly studied. After the introduction of about four cats on Grande Terre (Derenne 1976), the cats have largely colonized the island (Pascal 1980) and now constitute a population of about 7000 individuals (Say *et al.* 2002b). Such a rapid expansion was possible because the presence of rabbits, which constitute the main prey of cats during winter when most sea-birds are offshore, allowed the cats to survive (Pontier *et al.* 2002) and to spread (Moors *et al.* 1992, Gaucel *et al.* 2005). While cats have not caused the extinction of sea-bird species on the Kerguelen Archipelago, they threaten several burrowing petrel species on Grande Terre (Weimerskirch *et al.* 1989).

## CHAPITRE 4. DENSITY DEPENDENCE IN CAT POPULATIONS

---

In this study we aimed at identifying the intrinsic (*e.g.*, density dependence) and extrinsic factors (*e.g.*, climatic conditions) that influence spatio-temporal variations in cat population growth rate. Long-term monitoring of cat population (density and body condition) was initiated in 1998 at two sites on “Grande Terre”. The sites contrast each other in terms of prey species availability : rabbits *vs.* rabbits, mice and sea-birds all year round. Pontier *et al.* (2002) showed that cat diets differ among sites according to the spatial heterogeneity in prey species. This give the opportunity to assess whether cat population are regulated, and whether such an heterogeneity in resource availability can modulate the strength of the regulation among cat populations. In particular we expect that the presence of alternate prey decrease the strength of the density dependence compare to the situation where the cat depend exclusively from the rabbit.

The harshness of the sub-Antarctic climatic condition is also likely to be influential on cat populations. In combination to low temperature, the strong winds occurring at Kerguelen during the winter period are likely to increase the energetic expenditure of cats need to maintain their body temperature (Osczevski & Bluestein 2005) and thus to decrease their body condition and in fine over-winter survival of cats. But climate can also affect cat population indirectly. During cold years vegetation production is expected to be lower than during warmer ones. This is likely to decrease rabbit recruitment and consequently to decrease the amount of food available for cats. Such time variations in food resources availability are expected to affect body condition of cats and thus cat recruitment.

We search for evidence of such mechanisms by analysing time series of cat population densities estimated using distance sampling methods that explicitly account for spatio-temporal heterogeneity in the probability of detection of the individuals. More particularly we used a population model based on a stochastic logistic model (Dennis & Taper 1994) that we modified to include external covariates (*e.g.*, climate). In this model, external covariates can affect cat population growth additively to density-dependence (Dennis & Otten 2000) or in interaction with density dependence *i.e.*, the strength of the density dependence is modulated by the level of the co-variable of interest (Stenseth *et al.* 2003). We search for both direct and delay effect of each covariates but due to the short length of the time series complex analyses are constraints by the number of parameters that can be estimated. In absence of data relative to the time variations in abundance of rabbits population we search for any detectable effect of vegetation production on time variation in cat population growth rate. While it is

### 4.3. MATERIAL AND METHODS

---

likely unrealistic we thus assume linear relationship between vegetation production, rabbit numbers and cat population growth rate.

Exploring density dependence patterns from time series of population size estimates required particular consideration to the uncertainty associated with density estimates. Ignoring such an error can lead to spurious detection of density dependence patterns (Freckleton *et al.* 2006). We address this problem by fitting our population model in a state space framework where uncertainty in population size estimate is explicitly accounted for. Using data cloning method, we obtained maximum likelihood estimate of all the model parameter allowing us to undertake model selection in a frequentist context in order to assess the effect of density dependence, body condition of adult cats and environmental variability on time variations in cat population growth rate. Finally we conduct multivariate analyses to identify the factors affecting time variations in body condition of cats.

## 4.3 Material and Methods

### 4.3.1 Study area

The Kerguelen Archipelago (48°28′-50° S, 68°28′-70°35′ E) is located in the Southern Indian Ocean and lies approximately on the Antarctic Polar Frontal Zone. It is constituted by one main island, called “Grande Terre” (6600 km<sup>2</sup>), and about 300 small islands covering a total surface of 7200 km<sup>2</sup> (Fig.4.2, page 78).

Climatic conditions are cold, wet and windy. For the period 1977–1986, the average annual temperature was  $4.9 \pm 0.2$  °C (Météo-France, Port-aux-Français). During the same period, precipitation occurred frequently (on average  $187 \pm 25$  days.year<sup>-1</sup>) with a mean of  $762 \pm 136$  days.year<sup>-1</sup>. There are on average  $53.9 \pm 13.4$  days per year with snow on the soil. Because of the frequent ( $133 \pm 20$  days.year<sup>-1</sup> of wind greater than 24 m.s<sup>-1</sup>) and strong (monthly maximum average  $45.8 \pm 3.8$  m.s<sup>-1</sup>, but can reach up to 69 m.s<sup>-1</sup>) winds, the nebulosity and water vapour concentration remain high for most of the year. The climate dynamics have an annual cycle (from November of year  $t$  to November of year  $t + 1$ ). We can distinguish two seasons per year : (1) the ‘Summer’ from November to April and (2) the ‘Winter’ from May to October.

There were only non-lignified plant species on the Kerguelen archipelago. On each study sites the vegetation cover is dominated by an homogeneous stand of two perennial species,

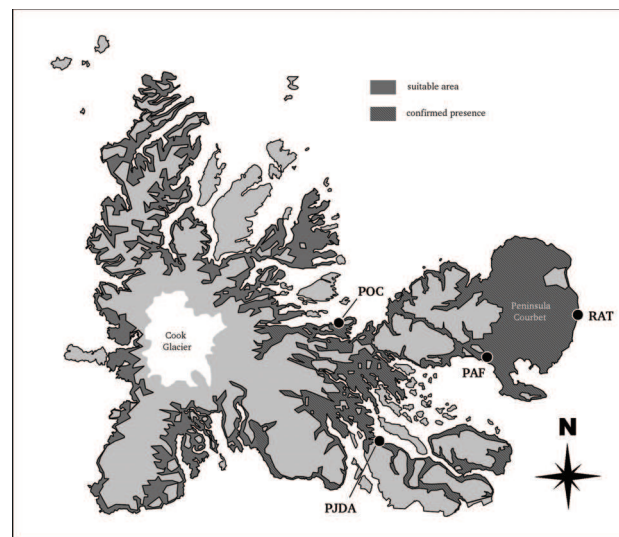


FIGURE 4.2 – Location of the study sites on the Courbet peninsula (Grande Terre Island of Kerguelen Archipelago) : Port–Jeanne–d’Arc (PJDA) and Ratmanoff (RAT). The centre of the island is occupied by an ice cap (Cook Glacier). The *dark grey* area denotes the suitable area for cats, *i.e.*, vegetated areas under 300 m asl. Hatching denotes the area where the presence of cats has been proven.

*Acaena magellanica* (*Rosaceae*) and *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*). *A. magellanica* can reach 40 cm high and forms a very dense layer of vegetation (Bousses 1991). In summer the cover of *A. magellanica* is greater than 75% and the cover of *T. officinale* (commonly called Dandelion) was between 10 and 25%. Remaining parts of the study area were dominated by bare soil or were composed of small species (<10 cm and cover <10%). Above 300 m asl, the vegetation is only present in form of small patches.

### 4.3.2 Data collection

#### Line transect data

A permanent linear transect of 2.7 km long was established at Port–Jeanne–d’Arc (PJDA) and another one of 5 km long was established at Ratmanoff (RAT). Transects are delimited by numbered and coloured posts at 50–100 m intervals. They were established along the coast, approximately 500 m from the sea. Typically, during a field session of 7–10 days at a given site and during a given season, the transect was covered by a single observer several times per day (between 04 :30 at sunrise and 17 :30 at sunset), except during rain or snow. There are always more than 2 hours between two successive samplings. Only adult cats were

### 4.3. MATERIAL AND METHODS

---

counted. Once a cat was detected, the perpendicular distance of the observed individual from the line was recorded using a telemeter (Leica 7×42). When several cats were observed at the same place, the group size as well as the perpendicular distance to the centre of the group was recorded. Transects were surveyed at each site at about 3-month intervals from November 1997 to June 2010, but due to climatic and logistical constraints, the order and the frequency of the visits changed from one season to the next. Overall, 1136 transect counts were performed during the study period (521 at PJDA and 615 at RAT).

#### **Body condition of cats**

Concomitantly to line transect sampling cats were live-trapped with double-door metal traps baited with fresh rabbits meat on several sites on 'Grande Terre' (Fig.4.2, page 78). Trapped cats were anaesthetized with an intramuscular injection of Ketamin Chlorhydrat (Imalgène 1000 15 mg.kg<sup>-1</sup>, Rhône Merieux, Lyon, France) and Acepromazin (Vétranquil 5.5% 0.5 mg.kg<sup>-1</sup>, Sanofi, Paris, France). At each capture we record the sex, the body mass and head dimension (length, width, height) of the individuals. These data will serve us to compute a body condition index (see statistical analyses). Age-classes were estimated from body mass and from dentition (Pascal & Castanet 1978) : juveniles (<1 year old ) and adult (≥ 1 year old).

#### **Vegetation production**

We used the remotely sensed Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), which is based on reflectance measurements in the red and near infra-red part of the electromagnetic spectrum (Reed *et al.* 1994, Myneni *et al.* 1995), to analyse vegetation patterns at each study sites. Santin-Janin *et al.* (2009) showed that the NDVI is a suitable proxy for the vegetation phenology of the Kerguelen Archipelago. All freely available datasets (Pettorelli *et al.* 2005) do not entirely cover our study period ; thus, we combined monthly composite images gathered by both the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) and the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) of the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) to obtain long-term NDVI time series. For each study site, we extracted NDVI values from the Pathfinder AVHRR Land (PAL) 8 km dataset spanning the 1983–2001 period for pixels overlapping the transects used to monitor cat density. From the 1 km MODIS dataset, we extracted NDVI values spanning the 2001–2008 period



for pixels that were both free of water bodies and contained within the previously selected PAL–NDVI pixels. Spatial scaling of the two datasets was performed by selecting the maximum MODIS–NDVI values. Then for each site we centred and scaled the PAL–NDVI and the MODIS–NDVI time series and merged them into long term NDVI time series. Although the NDVI data had been pre–processed to decrease the errors associated with satellite measurement, some noise was still present in the data (Pettorelli *et al.* 2005). Thus, as recommended by Reed *et al.* (1994), the resulting NDVI time series were filtered using a non–linear running median line–smoothing algorithm (Tukey 1977). Based on the method of Pettorelli *et al.* (2005), we assessed the yearly production of vegetation at each site  $i$  ( $INDVI_i$ ) by summing the smoothed NDVI values within each year.

### 4.3.3 Statistical analyses

#### Estimating population densities of cat

Population densities of cats were estimated using standard distance sampling methods (Buckland *et al.* 2001) implemented in the DISTANCE software (Laake *et al.* 1994). We estimated a detection function independently for each site  $i$  and each year  $t$ . We first conduct an explanatory analyse to determine the truncation distance and the set of cut point to use for estimate each function. This exploratory analyses of the data also revealed that there is no evidence of size bias in the detection process *i.e.*, there is no relationship between the size and the perpendicular distance to the groups of cats detected. For each detection function we compared three key function and adjustment terms : Uniform/Polynomial (UP), Half-Normal/Cosine (HNC) and Hazard-Rate/Cosine (HRC). We used AIC and goodness–of–fit tests for selecting the best–fitting model. Then we computed the average density of cat for a given site, year and season by multiplying the estimated cluster densities by the corresponding mean cluster sizes. The coefficient of variations associated with each density estimates was a composite of the variance estimates for the encounter rates, detection probability and expected cluster size. As we surveyed a single line per site the empirical estimation of the encounter rate variance was derived from the temporal replicates (see data collection). Based on permutation tests we had previously shown that the replicates within the field sessions are on average not autocorrelated ( $\rho_{p_jda}=0.005$ ,  $P=0.8$ ;  $\rho_{rat}=0.05$ ,  $P=0.24$ ).

### 4.3. MATERIAL AND METHODS

---

#### Body condition index

As body condition index we used the residuals from the linear regression fitted with the log of the body mass of cats as response variable and the PCA1 scores *i.e.*, individuals score on the first axis of the Principal Component analysis performed on the three head measures previously log-transformed, as explanatory variable (Schulte-Hostedde *et al.* 2005). An individual with a positive residual is considered to be in better condition than an individual with a negative residual. The small number of cats captured preclude the computation of an index reflecting average time variation in body condition of cats for each sex, season and site. Given that annual variations in body conditions of adult cats are correlated among the five study sites (average correlation = 0.69 and standard deviation = 0.09) we pooled the individuals captured on all the study sites to compute three indexes reflecting average time variations in body condition of adults (BC), adult males (BC<sub>m</sub>) and adult females (BC<sub>f</sub>). BC was computed by averaging each time  $t$  the residuals corresponding to the adults cats trapped during the winter of year  $t - 1$  and the summer of year  $t$  (and respectively for BC<sub>m</sub> and BC<sub>f</sub>).

#### Windchill index

According to Oszcewski & Bluestein (2005) we computed a Windchill index (WI) based on :  $WI = 13.12 + 0.6215 \times T - 11.37 \times W^{0.16} + 0.3965 \times T \times W^{0.16}$ , where  $T$  is the daily average temperature and  $W$  is the daily average wind Speed (Météo-France, Port-Aux-Français). This index is assume to reflects the increase in energetic expenditures with increasing wind speed (temperature being equal) for endothermic animals. We then computed the indices WI <sub>$t$</sub>  and WIW <sub>$t$</sub>  which are the average of the WI values within respectively each year  $t$  and each winter of year  $t$ .

#### Modelling cat populations trajectories

Here we aim to analyse time variations in cat density on an annual basis *i.e.*, on a time scale that is in accordance with the life cycle of cats. As cats reproduce during the summer period we focused on variations of cat density from the summer of year  $t$  (Y <sub>$t$</sub> ) to the summer of year  $t + 1$  (Y <sub>$t+1$</sub> ). In a first step we explore density-dependence patterns *i.e.*, we assess whether cat population growth rate between summers of year  $t$  and  $t + 1$  are related to cat

population size at time  $t$ . In order to account for uncertainty in population size estimates we used a state space modelling framework where we can jointly define the observation and the state processes. The state process models the underlying population dynamics that change population size over time and the observation process links the unobservable true population size to the estimates. We considered the following discrete time, stochastic logistic model (Dennis & Taper 1994), for the true mean density ( $X_{it}$ ) of cats at site  $i$  for the summer of year  $t$  :

$$X_{it} = X_{it-1} + r_i + b_i \exp(X_{it-1}) + \sigma_i Z_{it} \quad (4.1)$$

where  $r_i$  is the logarithm of the growth rate of population  $i$  in absence of regulation,  $b_i$  quantify the strength of the density dependence at site  $i$ ,  $Z_{it}$  is a random term normally distributed with 0 mean and unit variance that represents stochastic fluctuations of the cat populations around the fluctuations accounted for by density dependence, and  $\sigma_i$  is the process variance. Note that, in the following analyses, our null model will be a particular case of Eq.4.1 where all parameters are set to be equal among populations.

We considered the following observation process to account for the uncertainty associated with each cat density estimates :

$$Y_{it} \sim \text{Lognormal}(X_{it}, CV_{it}^2 + 1) \quad (4.2)$$

where  $Y_{it}$  is the distance sampling estimate of the cat population density at site  $i$  for the summer of year  $t$  and  $CV_{it}$  is its associated coefficient of variation.

In a second step we aimed to assess whether climatic conditions, the annual production of vegetation and the body condition of cats jointly act with density dependence to drive cat population trajectory. To do so we modify Eq.4.1 as follows :

$$X_{it} = X_{it-1} + r_i + b_i \exp(X_{it-1}) + c_i \text{Cov}_{t-j} + \sigma_i Z_{it} \quad (4.3)$$

where  $\text{Cov}$  is the co-variable of interest (*e.g.*,  $\text{WIW}_t$ ) and  $c_i$  quantify the strength of the effect of this variable at time  $t - j$  on cat population growth rate after accounting for density dependence. The effect of each co-variable was evaluated a respectively  $j=1$  and  $j=2$  year time lag.

In a third step we evaluate whether  $\text{INDVI}_t$ ,  $\text{BC}_f$  or  $\text{WIW}_t$  interact with density depen-

### 4.3. MATERIAL AND METHODS

---

dence *i.e.*, whether they modulate its strength through time. For this we modify Eq.4.1 as follows :

$$X_{it} = X_{it-1} + r_i + b_{it}exp(X_{it-1}) + \sigma_i Z_{it} \quad (4.4)$$

where  $b_{it}=(b0_i + b1_i Cov_{t-j})$  quantify the strength of the density dependence at time  $t$  at site  $i$  with  $b1_i$  that represents the strength of the modulation of the density dependence by the co-variable of interest. The effect of each co-variable was evaluated at respectively  $j=1$  and  $j=2$  year time lag.

Maximum likelihood estimates of the unknown parameters  $r$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $\sigma^2$  used in Eq.4.1–4.3–4.4 were obtained using data cloning method (Lele *et al.* 2007) that we implemented using the WINBUGS software (Lunn *et al.* 2000). This method use a Bayesian framework and take advantage of Markov chain Monte Carlo (MCMC) algorithms. The main advantages of the data cloning method is that it provides valid frequentist inferences (maximum likelihood estimate and standard errors) and is completely invariant to the choice of prior distribution. For more details on the data cloning method see Lele *et al.* (2007) and Ponciano *et al.* (2009). To fully specified our state space models we needed to provide prior distribution for the parameter to be estimated. Specifically we chose Normal distribution with mean 0 and variance  $1 \times 10^6$  for  $r$ ,  $b$  and  $c$ , and inverse-gamma with both parameters equals to 0.001. As recommended by Lele *et al.* (2007) we select the appropriate number of clone by fitting the pure density dependent model (Eq.4.1) using 5, 10, 20, 50, 100, 150, 200 and 250 clones. It appeared that since 20 clones induced a change in all the parameters estimates lesser or equal to 0.01. Because the computation time increase with the number of clones we will use 20 clones in the following analyses. For each model we run one MCMC chain of length 150000. We discard the the first 50000 as burn-in and re-sample the chain all 10 values in order to reduce its autocorrelation.

#### Model selection

We evaluated the likelihood of each model at the maximum likelihood estimates of the parameters according to the procedure describe in Ponciano *et al.* (2009). This allowed us to use the Akaike Information Criteria adjusted for small sample size (AICc) to identify the more parsimonious model within a given set of candidate models (Burnham & Anderson 2002). We proceed in three steps. We first identify which parameters of the pure density dependence

model (Eq.4.1) differ among populations. Second, we used this parametrisation to select within the sets of candidate models defined by Eq.4.3 and Eq.4.4 which co-variable among  $INDVI_t$ ,  $BC-BC_{m,f}$  and  $WI_t-WIW_t$  significantly improve the fit of the model to the data. Third we built a consensual model including all the variables identified during step 2. Then we search the more parsimonious model within the set of candidate models included in the consensual model *i.e.*, identifying which parameters of this model differ among populations, including those tested during step 1.

### Testing for no density dependence

Due to the autoregressive structure of the null model ( $b=0$ ) AICc can not be used to test for no density dependence. Instead we used a parametric bootstrap procedure to test for no density dependence in the most parsimonious model identified (see model selection) and thereafter called M0. The principle of the procedure is to generate the distribution of the  $b$  parameter under  $H_0$   $b=0$ , that is under the absence of density dependence, and to compare this distribution to the estimates  $\hat{b}$ . First, we generated  $P$  (we used  $P=1000$ ) new datasets of observations under  $H_0$  *i.e.*, with the parameters estimates of M0 but with setting  $\hat{b} = 0$  and including both process and observation error. Second we obtained the  $P$  maximum likelihood estimates of  $b$  noted  $\hat{b}^*$  using the state space model M0. Note that the value of the covariable included in M0 were not simulated but included in the procedure as constant.  $H_0$  will be rejected if  $\hat{b}$  is outside the 95% quantiles of the distribution of the  $\hat{b}^*$  generated.

### Factors influencing body condition of cats

Here we aim to identify the factors that influence the average body condition of adult males and adult females captured during the summer of year  $t$  and the winter of year  $t - 1$  (respectively  $BC_{m,f}$ ). We explored the potential effect of the vegetation production the preceding year ( $INDVI_{t-1}$ ), climatic condition during the winter of years  $t - 1$  and  $t - 2$  ( $WIW_{t-1,t-2}$ ) and of the average density of cat during the summer of the preceding year ( $Den_{t-1}$ ). Because some of these variables are likely to be redundant, we performed a Principal Component Analysis to describe the relationship existing among them.

## 4.4 Results

### 4.4.1 Density estimates

Goodness of fit test are non significant for all the function of detection fitted (Tab.4.1, page 85). Density estimates are ranging between estimates(coefficient of variation) 0.39(29.48) ind.km<sup>2</sup> and 3.78(12.18) ind.km<sup>2</sup> at PJDA and between 0.37(26.75) ind.km<sup>2</sup> and 1.05(28.83) ind.km<sup>2</sup> at RAT. Uncertainty around the density estimates are ranging between 11.05% and 29.48% at PJDA and between 11.31% and 31.53% at RAT. Time variations in cat density estimated are closed to the one of the encounter rates on each site ( $R_{pjda}^2=0.88$ ,  $R_{rat}^2=0.75$ ) suggesting a limited time variations in the detectability of the individuals.

Site	Year	Model	GOF	n	p±sd	ESW±sd
RAT	1998–1999	HN	0.93	34	0.43 ± 0.06	91 ± 12
	2000	HN	0.87	39	0.38 ± 0.05	145 ± 18
	2001	HN	0.89	31	0.38 ± 0.05	122 ± 17
	2002	HN	0.94	35	0.44 ± 0.05	177 ± 23
	2003	HN	0.77	96	0.41 ± 0.03	164 ± 13
	2004–2005	HR	0.78	74	0.4 ± 0.05	142 ± 19
	2006	HN	0.67	100	0.51 ± 0.05	181 ± 16
	2007	HR	0.92	86	0.32 ± 0.08	212 ± 50
	2008	HN	0.83	90	0.59 ± 0.05	189 ± 17
	2009	HN	0.94	68	0.44 ± 0.05	170 ± 17
	2010	HR	0.63	51	0.38 ± 0.08	178 ± 36
PJDA	1998	HN	0.85	115	0.5 ± 0.05	251 ± 19
	1999	HN	0.79	35	0.56 ± 0.08	338 ± 49
	2000	HN	0.83	151	0.47 ± 0.03	259 ± 16
	2001	UC	0.7	73	0.51 ± 0.02	306 ± 12
	2002	UC	0.99	100	0.5 ± 0.02	305 ± 10
	2003	UC	0.99	258	0.6 ± 0.03	329 ± 16
	2004–2005	HN	0.86	285	0.75 ± 0.04	462 ± 27
	2006	HN	0.95	178	0.63 ± 0.04	479 ± 32
	2007	UC	0.99	127	0.65 ± 0.05	555 ± 40
	2008	HN	0.96	93	0.73 ± 0.08	442 ± 45
	2009	HR	0.84	102	0.71 ± 0.05	498 ± 38
2010	HN	0.96	59	0.63 ± 0.08	475 ± 57	

TABLE 4.1 – Summary of the detection function fitted on each site and each year using Half Normal/Cosines (HNC), Hazard Rate/Cosines (HRC), Uniform Cosines (UC) key function and adjustment term. n is the number of observed objects (single or clusters of cats), p is the probability of observing an object in a defined area and ESW (in meters) is the effective strip width. The acronyms RAT and PJDA stand respectively for Ratmanoff and Port–Jeanne–d’Arc.

### 4.4.2 Density dependence

We can distinguished three models ( $\Delta AICc > 3$ ) among the set of pure density dependent models evaluated Tab.4.2, page 94. They all indicate that the magnitude of the process variance differ among the two populations and that the time variations in cat density of PJDA and RAT does not arise from the same process ( $\Delta AICc > 13$ ). But with AICc values of 22.58, 23.63 and 23.51 we can not conclude at these stage whether the strength of the density dependence differ among populations. Thus, in order to allow more flexibility in the model when assessing the effects of INDVI, WI-WIW and BC-BC<sub>m,f</sub> on the time variations in cat population growth rate we parametrised the density dependent part of models defined by Eq.4.3 and Eq.4.4 with one parameter per population for r and 2 parameter per population for b and  $\sigma^2$  (Fig.4.3, page 87). Adding INDVI<sub>t</sub> either additively (Tab.4.2, page 94) or in interaction (Tab.4.3, page 95) with density dependence did not improve the fit of the model ( $25.97 \leq AICc \leq 30.85$ ). While the windchill index of year  $t$  (WI<sub>t</sub>) significantly influence the time variations in cat population growth rate between summers of years  $t$  and  $t + 1$  ( $AICc = 6.18$ ), the data are best supported by the model including only the additive effect of the windchill index evaluated for the winter of year  $t$  (WIW<sub>t</sub>;  $AICc = -6.79$ ). Adding the effect of the windchill index of the winter of year  $t$  in interaction with density dependence did not improve the fit of the model ( $2.63 \leq AICc \leq 20.79$ ) compare to the corresponding additive model. We did not detect any significant effect of the climatic index during the summer period ( $AICc \geq 21.8$ ). The additive effect of the body condition of adult female ( $-6.71 \leq AICc \leq -3.23$ ) significantly influence time variations in cat population growth rate and outperform the corresponding multiplicative models ( $-5 \leq AICc \leq 27.04$ ). We did not detect any significant effect of the body condition for neither adults cats ( $AICc \geq 23.39$ ) nor adult male ( $AICc \geq 25.74$ ).

After having selected independently the co-variable that significantly influence time variations in cat population growth rate we build a consensual model (Tab.4.3, page 95) including : density dependence, and the additive effect of the windchill index of the winter of year  $t$  and the the additive effect of the body condition of female during year  $t$ . The most parsimonious model ( $AICc = -16.58$ ,  $R^2 = 0.7$ ) retained included the following parameter estimates (standard error) :  $r_{pjda, rat} = -0.57$ ,  $b_{pjda} = -0.78(0.11)$ ,  $b_{rat} = -1.91(0.27)$ ,  $c_{1, CIW} = -0.4(0.14)$ ,  $c_{2, BCf} = 1.12(0.67)$ ,  $\sigma_{pjda}^2 = 0.27(0.13)$ ,  $\sigma_{rat}^2 = 0.004(0.008)$ . Using a bootstrap procedure we found that the density dependence is significantly different from zero for PJDA

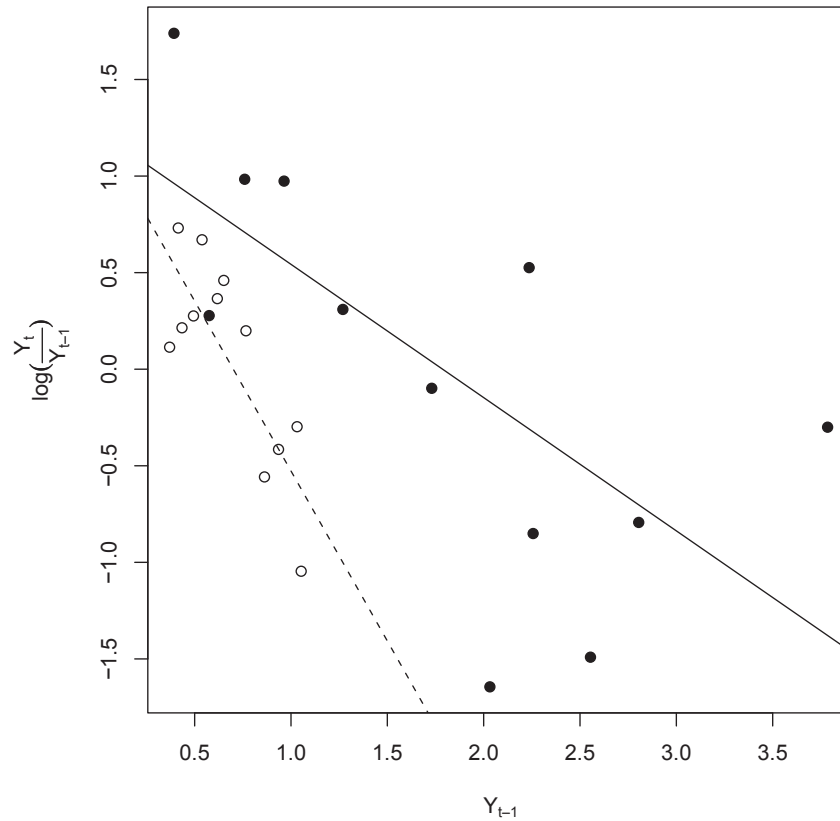


FIGURE 4.3 – Relationship between the logarithm of cat population growth rate ( $\log(\frac{Y_t}{Y_{t-1}})$ ) and cat population density at time  $t - 1$  ( $Y_{t-1}$ ). Black points and solid line represent the relationship for Port-Jeanne-d'Arc. Open circle and dash line represent the one Ratmanoff. Maximum likelihood estimates of the model parameter are :  $r_{pjda, rat}=1.23$ ,  $b_{pjda}=-0.69$ ,  $b_{rat}=-1.76$ ,  $\sigma_{pjda}^2=0.38$ ,  $\sigma_{rat}^2=0.06$ .



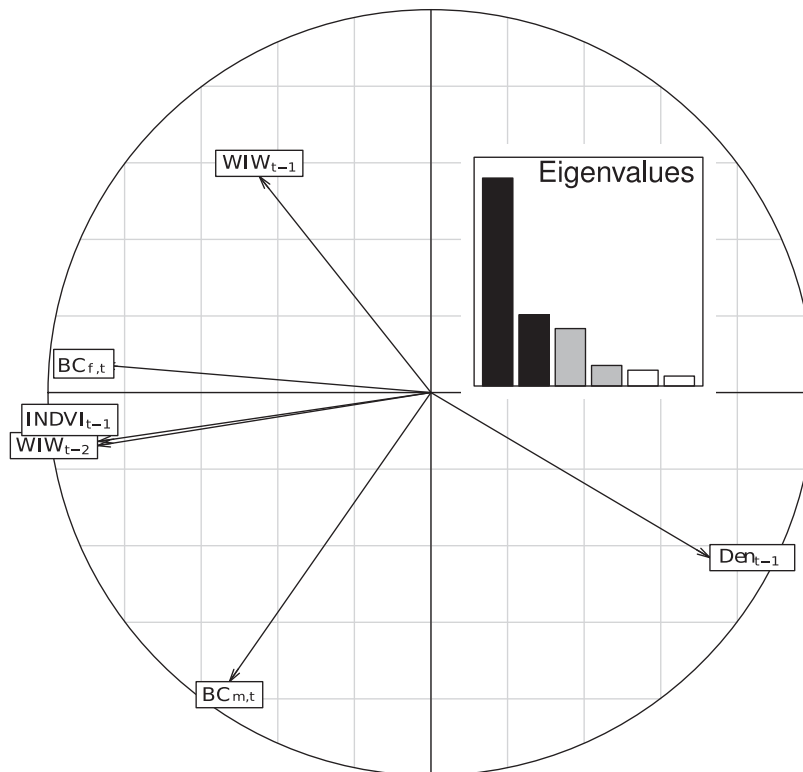


FIGURE 4.4 – Correlation circle representation of the Principal Component Analysis performed on the body condition of adults male and adult female at time  $t$  ( $BC_{m,f}$ ), windchill index during the winter of year  $t - 1$  and  $t - 2$  ( $WIW_{t-1,t-2}$ ), average cat density during year  $t - 1$  ( $Den_{t-1}$ ), and vegetation production during year  $t - 1$  ( $INDVI_{t-1}$ ).

( $p < 0.001$ ) and RAT ( $p < 0.001$ ). The residuals of this model are ranging between -1.19 and 1.01 suggesting a good fit of the model to the data. We found that the variations in cat population growth rate, not explained by our model, tend to be correlated ( $r = 0.48$ ) but this correlation is not significantly different from zero ( $P = 0.11$ ).

### 4.4.3 Factors influencing body condition of cats

The first two components of the PCA accounted for 73% of the total inertia (see Fig.4.4, page 88). Using bootstrap procedure we showed that the structure describes by the first axis of the PCA is significantly different from randomness. The correlation circle of the PCA showed that the body condition of adult females ( $BC_f$ ), the vegetation production during year  $t - 1$

## 4.5. DISCUSSION

---

and the windchill index during the winter of year  $t - 2$  are all highly correlated to the first axes and opposed to the average density of cats during the summer of year  $t - 1$ . Both the body condition of adult male at  $t$  and the windchill index during winter of year  $t - 1$  poorly contributed to the first axes and are thus poorly associated with variations in body condition of adult female at time  $t$ . Note that the vegetation production of year  $t - 1$  and the climatic index during the summer of year  $t - 2$  are strongly correlated. The second axe of the PCA opposed body condition of adult male and climatic condition during the winter of year  $t - 1$ . Average cat density poorly contributed to the second axes.

## 4.5 Discussion

Identifying whether density dependence and density-independent environmental conditions act in regulating populations of the introduced cat is of great concern in conservation to forecast the ecosystem response of any management plan of cats numbers. By estimating cat population density with distance sampling methods we were able to explicitly account for spatio-temporal heterogeneity in the detectability of the individuals. Using a state space model in which uncertainty in population size estimates is explicitly accounted for we showed that the two cat population studied are significantly regulated *i.e.*, the cat population growth rate between summer of years  $t$  and  $t + 1$  are negatively related to the cat population density during the summer of year  $t$ , and that the strength of the regulation significantly differ among the two populations.

Contrary to our expectation the strength of the density dependence is higher at RAT where cats can feed on rabbits (30%) but also on alternate prey such as mice (38%) and birds(25%), than at PJDA where cat feed mainly on rabbits (90%)(Pontier *et al.* 2002). The absence of other terrestrials predator exclude any inter-specific competition for the access of the various prey present at RAT and suggests that the availability in alternate prey species seems not to be the primarily factor regulating cat population. It rather suggests a higher intra-specific competition at RAT than at PJDA likely due to a higher aggregation of the food resources. Indeed, at RAT rabbits burrows are concentrated in a band of approximately 200 m along the coast line, interior lands being dominated by moist areas less suitable for rabbits. Conversely, PJDA is dominated by well drained soil, and rabbits burrows are more dispersed all across the site. Such a spatial aggregation of the resource available is likely to decrease

the size of cat home ranges and to promote intra-specific competition. By increasing with cat density, intra-specific competition is expected to diminish individual performance (survival, reproduction) and thus to negatively affect cat population growth. Such a mechanism is in accordance with a higher average cat density observed at PJDA than at RAT. But note that we do not detect any significant effect of vegetation production on cat population growth rate. In absence of rabbit abundance data we assumed linear relationship between vegetation production rabbit number and cat population growth rate. But it is likely that more complex non linear relationship may exist.

In addition to density-dependence the time variations in cat population growth rate are positively associated with time variations in body condition of adult females during year  $t$  and are negatively related to the climatic index during the winter of year  $t$  (Fig.4.5, page 91). Low climatic index values during the winter period was expected to increase energetic expenditure of cats and thus to decrease over-winter survival. However contrary to this expectation we found a negative effect of the climatic index during the winter of year  $t$ . A possible explanation is that the harshness of the climatic condition during the winter period made rabbits and in particular juveniles, more vulnerable to predation. Indeed, Boussès (1991) showed that on several sites on Grande Terre the body condition of rabbits decrease during the winter period and that this is likely the consequence of the difficulties encountered by rabbits to balance their energetic expenditure at this time of the year. Because of the low vegetation quality during winter (low concentration in nitrogen and high concentration in fibre) rabbits increase the time spent outside the burrow to forage, leading to increase their exposure to low temperature and strong winds and thus to increase the cost of thermoregulation. Boussès (1991) argued that in these conditions over-winter survival of juveniles rabbits can be very disastrous during severe winters. While such a sensitivity of rabbits to the harshness of the climatic condition during winter can to a certain extent benefit to cats, we can not exclude a more technical explanation for this counter-intuitive results. Indeed, the joint effect of  $BC_f$  and  $WIW_t$  does not improve the fit of the model as much as expected when considering both effect independently. This suggests that these variables explain at least in part the same variations in cat population growth rate. This is corroborated by the negative correlation ( $cor=-0.31$ ;  $p=0.11$ ) between  $BC_f$  and the  $WIW_{t-1}$  (that can explain the negative effect that we found) and by the strong correlation ( $cor=0.7$ ;  $p<0.001$ ) between  $BC_f$  and the  $WIW_{t-2}$  (see Fig.4.4, page 88). Given that these two explanations are not mutually exclusive, further

## 4.5. DISCUSSION

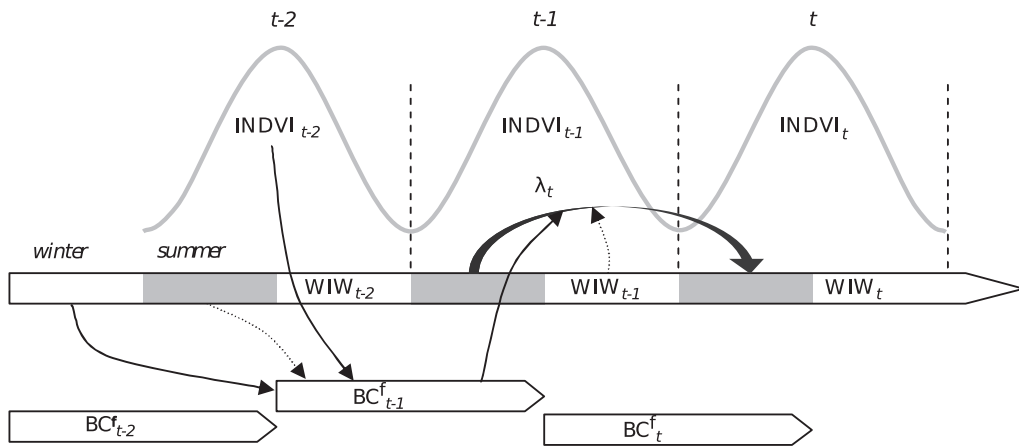


FIGURE 4.5 – Summary of the main factor affecting time variations in cat population growth.  $\lambda$  is the cat population growth rate between the summer of year  $t - 1$  and the summer of year  $t$ ,  $INDVI_t$  is the annual production of biomass for year  $t$ ,  $WIW_t$  is the average windchill index for the winter of year  $t$ ,  $BC_t^f$  is the body condition index at time  $t$ . (See main text for details)

studies are need to assess the direct and indirect impact of winter climatic conditions on cat population dynamics.

We showed that unlike adult males the body condition of adult females before and during the breeding season of year  $t$  significantly influences the cat population growth rate between summer of years  $t$  and  $t + 1$ . Moreover we showed that the body condition of adult females is negatively influenced by population density of the previous year and is strongly associated with biomass production the preceding year and with the harshness of the climatic condition during the winter of year  $t - 2$ . The winter climatic conditions and biomass production the following year are intimately related. Indeed, clement winter conditions allow for a precocious start of the vegetation the following summer and thus to a higher biomass production compare to cold and long winters. The large scale effect of climatic condition is supported by the strong synchrony among time variation in biomass production among the study sites ( $0.69 \pm 0.09$ ). Altogether our results suggest the following scenario (Fig.4.5, page 91) : Clement winter condition allows for a better overwinter-survival of rabbits and to an earlier start of the vegetation. This will promote rabbit reproduction and lead female cat to reproduce earlier. Consequently, precocious birth will increase over-winter survival of juvenile cats and then increase cat recruitment between summer of year  $t$  and  $t + 1$ . Conversely severe winters will decrease over-winter survival of rabbit and delay the start of the vegetation. Female cats will be in poor body condition and will breed later or not at all. Later birth leading to decrease over-winter survival of juvenile cats and then to decrease cat recruitment between summer

of year  $t$  and  $t + 1$ . The influence of large scale climatic condition on cat populations through its effect on vegetation production and body condition of adult female is supported by the correlation ( $\text{cor}=0.67$ ) of the time variations in cat densities among the two study sites. But further studies are needed to consolidate this scenario and in particular to assess the relative impact of cat density, rabbit density, vegetation production and winter climatic conditions on cat survival and fecundity.

In addition, further investigation would be required to explore the mechanism of intra specific competition. Indeed we found a significant correlation between time variations in body conditions of adults cats among the study sites but interestingly time variations in the body condition of adult male is less associated to vegetation production and climatic condition than the one of adult female. Although this result need to be taken with caution given the small sample size, this may reflect competition between the two sexes during the winter for food resource. Given that adult males are in average 1kg heavier than females during this period ( $3047 \pm 509$  gr for females and  $4027 \pm 731$  gr for males), females can potentially be excluded from males' territory and thus be more sensitive to time variations of environmental conditions compared to adult males. Testing such hypothesis would require to study the distribution of individuals of both sexes at a fine spatial scale in relation to the availability in prey availability and to the period of the year.

## 4.6 Conclusion

This study brings new insight regarding the spatio-temporal dynamics of the introduced cats in Sub-Antarctic environments. We showed that density dependence and environmental variability both influence cat population growth rate. This study suggests that even if cats have a detrimental impact on several sea birds populations, the presence of alternate prey to the rabbit does not seems to be the primarily factor conditioning time variations in cat population densities. We point out that the spatial distribution of the preys seems to be an important factor influencing intra-specific competition. Further studies based on the long-term monitoring of both cat and rabbits populations are needed to get a deeper understanding of the dynamics of the predator-preys interactions in such a variable environment.

## Acknowledgements

We thank the French Polar Institute Paul–Emile Victor (IPEV) for financial support (programmes 279) and all field workers involved in the monitoring of the cat population since 1995.

Step	Model	p	AICc	R <sup>2</sup>	ΔAICc partial	ΔAICc global
Density-dependence	$r + b \exp(N_{it-1}) + \sigma$	3	37,3	0,27	14,72	46,59
	$r_i + b_i \exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	6	27,02	0,5	4,44	36,31
	$r + b \exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	4	22,58	0,24	0	31,87
	$r_i + b_i \exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	5	23,63	0,5	1,05	32,92
	$r_i + b \exp(N_{it-1}) + \sigma$	4	31,93	0,46	9,35	41,22
	$r_i + b \exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	5	23,51	0,46	0,93	32,8
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + \sigma$	4	30,1	0,5	7,52	39,39
	$r_i + b_i \exp(N_{it-1}) + \sigma$	5	33,2	0,5	10,62	42,49
Additive covariable	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c_i INDVI_{it-1} + \sigma_i$	7	29,67	0,51	2,93	38,96
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c_i INDVI_{it-2} + \sigma_i$	7	30,51	0,52	3,77	39,8
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c INDVI_{it-1} + \sigma_i$	6	29,96	0,51	3,22	39,25
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c INDVI_{it-2} + \sigma_i$	6	26,74	0,46	0	36,03
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c WI_{it-1} + \sigma_i$	6	6,18	0,64	12,97	15,47
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c WI_{it-2} + \sigma_i$	6	25,42	0,55	32,21	34,71
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c WIW_{it-1} + \sigma_i$	6	-6,79	0,69	0	2,5
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c WIW_{it-2} + \sigma_i$	6	26,8	0,5	33,59	36,09
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c WIS_{it-1} + \sigma_i$	6	26,33	0,51	33,12	35,62
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c WIS_{it-2} + \sigma_i$	6	21,8	0,67	28,59	31,09
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c_i BC_{f,t-1} + \sigma_i$	7	-3,23	0,65	3,48	6,06
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c BC_{f,t-1} + \sigma_i$	6	-6,71	0,65	0	2,58
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c_i BC_{m,t-1} + \sigma_i$	7	28,68	0,56	35,39	37,97
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c BC_{m,t-1} + \sigma_i$	6	25,74	0,53	32,45	35,03
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c_i BC_{t-1} + \sigma_i$	7	26,52	0,6	33,23	35,81
	$r + b_i \exp(N_{it-1}) + c BC_{t-1} + \sigma_i$	6	23,39	0,58	30,1	32,68

TABLE 4.2 – Summary of the different step of the model selection : model, number of parameters in the model (p), value of the Akaike Information Criteria adjusted for small sample size (AICc), R-squared (R<sup>2</sup>) and delta AICc within each selection step (partial) and among all the fitted models (global). The acronyms RAT and PJDA stand respectively for Ratmanoff and Port-Jeanne-d’Arc.

Step	Model	p	AICc	R <sup>2</sup>	ΔAICc partial	ΔAICc global	
Multiplicative covariable	$r + (b_0i + b_{1i}INDVI_{it-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	7	29,74	0,53	4,12	39,03	
	$r + (b_0i + b_{1i}INDVI_{it-2})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	7	30,85	0,5	5,23	40,14	
	$r + (b_0 + b_{1i}INDVI_{it-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	5	25,62	0,22	0	34,91	
	$r + (b_0 + b_{1i}INDVI_{it-2})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	5	25,73	0,23	0,11	35,02	
	$r + (b_0 + b_{1i}WIW_{t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	5	20,79	0,47	18,16	30,08	
	$r + (b_0i + b_{1i}WIW_{t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	7	2,63	0,73	0	11,92	
	$r + (b_0 + b_{1i}WIW_{t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	6	5,45	0,68	2,82	14,74	
	$r + (b_0i + b_{1i}BC_{f,t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	7	-0,35	0,64	4,65	8,94	
	$r + (b_0 + b_{1i}BC_{f,t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	5	22,49	0,32	27,49	31,78	
	$r + (b_0 + b_{1i}BC_{f,t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	6	27,04	0,35	32,04	36,33	
	$r + (b_0i + b_{1i}BC_{f,t-1})exp(N_{it-1}) + \sigma_i$	6	-5	0,63	0	4,29	
	Consensual models	$r + b_iexp(N_{it-1}) + c_1WIW_{t-1} + c_2BC_{f,t-1} + \sigma_i$	7	-9,29	0,71	0	0
		$r + bexp(N_{it-1}) + c_1WIW_{t-1} + c_2BC_{f,t-1} + \sigma_i$	6	23,38	0,31	32,67	32,67
		$r_i + bexp(N_{it-1}) + c_1WIW_{t-1} + c_2BC_{f,t-1} + \sigma_i$	7	12,86	0,72	22,15	22,15
		$r_i + b_iexp(N_{it-1}) + c_1WIW_{t-1} + c_2BC_{f,t-1} + \sigma_i$	8	-4,37	0,72	4,92	4,92
		$r + b_iexp(N_{it-1}) + c_{1i}WIW_{t-1} + c_2BC_{f,t-1} + \sigma_i$	8	-4,65	0,73	4,64	4,64
$r + bexp(N_{it-1}) + c_{1i}WIW_{t-1} + c_{2i}BC_{f,t-1} + \sigma_i$		8	13,73	0,75	23,02	23,02	
$r + bexp(N_{it-1}) + c_{1i}WIW_{t-1} + c_{2i}BC_{f,t-1} + \sigma_i$		7	9,53	0,75	18,82	18,82	
$r + b_iexp(N_{it-1}) + c_1WIW_{t-1} + c_{2i}BC_{f,t-1} + \sigma_i$		8	-5,13	0,72	4,16	4,16	
$r + b_iexp(N_{it-1}) + c_1WIW_{t-1} + c_{2i}BC_{f,t-1} + \sigma$		7	25,56	0,79	34,85	34,85	

TABLE 4.3 – Summary of the different step of the model selection : model, number of parameters in the model (p), value of the Akaike Information Criteria adjusted for small sample size (AICc), R-squared (R<sup>2</sup>) and delta AICc within each selection step (partial) and among all the fitted models (global). The acronyms RAT and PJDA stand respectively for Ratmanoff and Port-Jeanne-d’Arc.



## 4.7 Discussion complémentaire

Dans ce chapitre nous avons mis en évidence que les variations de la condition physique des femelles pouvaient affecter les variations du taux d'accroissement des populations de chats de la Grande Terre. Mais la condition physique des femelles au temps  $t$  est, elle-même, négativement reliée à la densité de chats durant l'été de l'année  $t - 1$ . Dès lors, nous avons cherché à savoir si une telle structure ne pouvait pas être à l'origine de la grande différence d'intensité de la densité-dépendance observée entre les populations de RAT et PJDA. Pour répondre à cela, nous avons remplacé dans notre modèle la condition physique des femelles adultes par les résidus de la régression entre la condition physique des femelles au temps  $t$  et la densité des populations de chats durant l'été de l'année  $t - 1$ . Cela nous a conduit à un résultat similaire, avec une densité-dépendance toujours beaucoup plus marquée à RAT qu'à PJDA.

Nous n'avons pas mis en évidence de variations temporelles de l'intensité de la densité-dépendance dans les populations de chats. Nous n'améliorons pas l'ajustement du modèle aux données lorsque le paramètre de densité-dépendance  $b$  est une fonction de co-variables environnementales (INDVI). Ceci pourrait en partie résulter du fait que la relation non linéaire entre le NDVI et la production de biomasse végétale tend à gommer les variations inter-annuelles du INDVI. En effet, le INDVI n'est pas une mesure exacte de la production de biomasse végétale. Cela étant, il serait intéressant de pouvoir estimer l'incertitude associée à la mesure NDVI afin de pouvoir la prendre en compte dans notre analyse, comme nous l'avons fait pour modéliser la densité-dépendance dans les populations de chats. Cela permettrait, entre autres, de pouvoir réellement tester si les variations temporelles de production de biomasse végétale peuvent moduler l'intensité de la densité dépendance dans les populations de chats au cours du temps.

Note analyse des causes intrinsèques et extrinsèques de la régulation des populations de chats s'est basée sur l'étude des séries temporelles de densités de chats sur deux sites d'études. Nous avons donc étudié l' "output" du système. A présent, approfondissons cette étude en analysant l'impact des variations de la taille de populations de chats sur la survie des individus.

# 5

## Individual and spatio-temporal variations in survival rate of introduced feral cat (*Felis silvestris catus*) in the Kerguelen archipelago

H. SANTIN-JANIN, D. FOUCHET & D. PONTIER

*Article en préparation*

### 5.1 Préambule

---

Dans ce chapitre nous nous intéressons aux facteurs qui conditionnent les variations spatio-temporelles de la survie de chats. Un de nos objectifs est d’analyser l’impact des variations spatio-temporelles de la taille des populations de chats sur leur survie (densité-dépendance). Nous ne pourrons pas utiliser les données collectées sur le site de SN, car il n’y a pas de suivi de l’abondance des chats sur ce site. De plus, nous avons précisé dans le chapitre précédent qu’il n’était pas possible d’estimer les densités de chats par “distance sampling” sur l’ensemble des sites d’étude. Cependant, il apparaît que les variations temporelles des densités estimées sur les sites de RAT et PJDA sont bien corrélées ( $r_{pjda} = 0.93[0.86, 0.97]_{95\%}$ ;  $r_{rat} = 0.86[0.71, 0.94]_{95\%}$ ) aux variations temporelles des taux de rencontres, *i.e.*, indice kilométrique d’abondance. Ceci indique que les variations temporelles de détectabilité des individus sont relativement faibles. D’autre part, on observe que l’ordre des tailles moyennes des

## CHAPITRE 5. SURVIVAL PATTERNS IN CAT POPULATIONS

---

populations est également conservé. Lorsque l'on compare les densités moyennes des sites de PJDA et RAT aux taux moyens de rencontre sur ces sites, la densité de chat et les taux de rencontre sont tous deux plus forts à PJDA qu'à RAT. Ainsi, compte tenu de ces résultats d'une part, et de la rigueur apportée à la passation de consignes entre "popchats" d'autre part, nous avons choisi de conduire notre analyse des patrons de survie à partir des données collectées sur les sites de PAF, PJDA, POC et RAT, et d'utiliser les taux de rencontre pour explorer l'impact des variations d'abondance des populations de chats sur leur survie.

### Abstract

The invasion of Sub–Antarctic Islands by alien predators such as the domestic cat (*Felis silvestris catus*) has led in many cases to disastrous effects on the native avifauna. When alien prey co–occur eradicating such an introduced predator can lead to unexpected results on native communities due to the mesopredator release. Little is known about the factors influencing cat population dynamics in non–anthropogenic environment. Here we explore the effect of both individual (*e.g.*, physical condition) and population (*e.g.*, abundance) factors on time variations in cat survival rate between 1994 and 2010 at four sites on the Grande Terre Island of the Kerguelen archipelago that have contrasted availability in prey species. Our results suggests that winter survival of cats is not influenced by the presence of alternative prey to the rabbit. We show that cat survival is positively influenced by their physical condition. Moreover the average time variations in physical conditions of individuals are related to the average time variations in vegetation production with a one year time lag. This reinforce the importance of the rabbit in the dynamic of cats populations. We show that winter cat survival is negatively related to cat population abundance and that the number of prey species does not modulate the strength of this density dependence pattern on survival. Our results provides new insights regarding the functioning of the population of this introduced predator but further studies are needed to identify the factors involved in the spatial variations of the strength of the density dependence on cat survival.

## 5.2 Introduction

Cat (*Felis silvestris catus*) is a human–commensal species present on all continents and in many oceanic islands. Interestingly this dimorphic species is acclimated to a wide range of ecological conditions including those where individuals do not depend on humans for food and shelters. Wherever cats are present they have immense impact on wildlife by preying on small mammals, birds, reptiles and amphibians. On oceanic islands this invasive species is responsible for local extinctions of several species, primarily seabirds. Because they evolved in absence of natural terrestrial predators these species generally lack the adaptations to cope successfully with predation of cat (Lack 1968, Moors *et al.* 1992). Consequently, eradication of cat populations have been undertaken on several islands to protect native species (Nogales *et al.* 2004). While eradication has been successfully conducted on small islands ( $<300 \text{ km}^2$ ), the control of cat numbers appears the only realistic management option to attempt to protect seabirds species on larger islands. But defining an efficient management strategy requires to improve our understanding of the factor affecting cat population dynamics.

After the introduction of about four individuals on the Kerguelen archipelago (Derenne 1976), cats have largely colonized the main island called Grande Terre ( $6600 \text{ km}^2$ ; Pascal 1980), and now constitute a population of about 7000 individuals (Say *et al.* 2002b). Kerguelen is the southern limit of distribution of cats. In this area cats live independently of humans and depend only on hunted prey particularly rabbits that constitute the main prey of cats during winter when most seabirds are offshore. While cats have not caused the extinction of seabird species on the Kerguelen Archipelago, they threaten several burrowing petrel species on Grande Terre (Weimerskirch *et al.* 1989). If cats have largely been studied on continental areas in human dominated landscape, little is known about the demography of this species in sub–Antarctic environments. The purpose of this study was to determine the survival pattern of cats and to identify the biotic and abiotic factors affecting cat survival in this environment where climatic conditions are extreme for this introduced mammalian predator.

A long–term monitoring of cat populations (abundance and capture–mark–recapture) was initiated in 1998 at four sites on ‘Grande Terre’. Using a Capture–Mark–Recapture (CMR) framework (Lebreton *et al.* 1992) we tested the effect of both intrinsic and extrinsic factors that we suspected to influence cat survival. First we investigated the effect of individuals factors. Given that adult males are on average 20–40% heavier than adult females (Pontier *et al.* 1995) and that cat behavior differs between sexes, it is likely that cat survival differs between

## 5.2. INTRODUCTION

---

males and females. Moreover we expected adult cats to survive better than juveniles. We also expected that physical condition of individuals to influence cat survival. In combination to low temperature, the strong winds occurring at Kerguelen during the winter period are likely to increase the energetic expenditure of cats need to maintain their physical temperature (Osczevski & Bluestein 2005). Thus decrease of cat physical condition should lead to decrease survival rate of cats. But climate can also affect cat population indirectly. During cold years vegetation production is expected to be lower than during warmer ones. This is likely to decrease rabbit recruitment, this in turn decreasing the amount of available food for cats. Such time variations in food resources availability are expected to affect physical condition of cats and thus cat survival.

Second we considered the effect of extrinsic factors and in particular of the site of origin and of the abundance of local population of cats. The four sites, separated by 30 to 60 km, are contrasted each other in terms of prey availability : (1) only rabbits all year round, (2) rabbits and seabirds all year round, and (3) rabbits all year round and seabirds during the breeding season. The cat diets differs among sites according to the spatial heterogeneity in prey species (Pontier *et al.* 2002). We expected that the presence of alternative prey favor cat survival compared to sites where cats depend on rabbits only. Moreover, considering that cat population seems to have reached carrying capacity (Pontier *et al.* 2005) cat survival is likely to depend on the local density of cat populations and the presence of alternative preys is also expected to modulate the intensity of the density-dependence compared to a situation where cats depend on rabbits exclusively.

Third, we quantified the strength of the synchrony among time variations in cat survival rates among the four study sites. Synchrony in demographic parameter may be a critical determinant of the stability and the persistence of a metapopulation and is thus of great concern to design a management strategy of cat numbers. Given the relatively short distances between study sites, if climate is influential on population dynamics either directly or indirectly it is expected to synchronize time variations in cat survival among the four study sites (Koenig 2002).

We proceed in two steps to test for these prediction. First we tested the effects of both individual (sexe, age, physical condition) and population (site, abundance, vegetation production, climatic condition) factors on cat survival rate using a frequentist approach. Secondly, we used a Bayesian framework to fit a CMR model including random effect on time variations

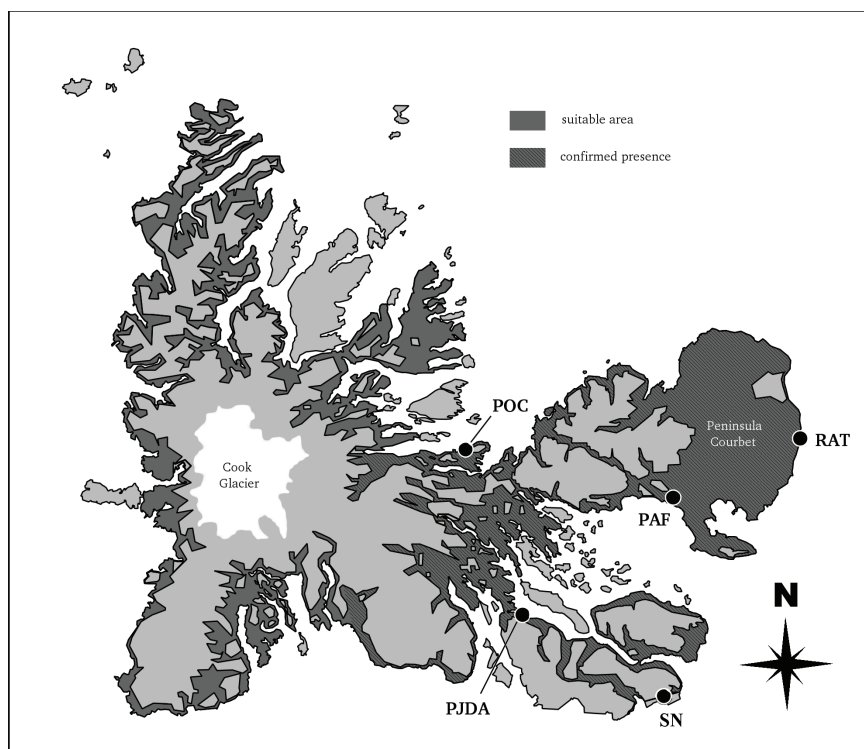


FIGURE 5.1 – Location of the study sites on the Courbet peninsula (Grande Terre Island of Kerguelen Archipelago) : Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC), Ratmanoff (RAT).. The centre of the island is occupied by an ice cap (Cook Glacier). The *dark grey* area denotes the suitable area for cats, *i.e.*, vegetated areas under 300 m asl. Hatching denotes the area where the presence of cats has been proven.

in cat survival rates allowing us to quantify synchrony in cat survival rate among the four study sites (Grosbois *et al.* 2009).

## 5.3 Material and methods

### 5.3.1 Study area

The Kerguelen Archipelago ( $48^{\circ}28'–50^{\circ}\text{S}$ ,  $68^{\circ}28'–70^{\circ}35'\text{E}$ ) is located in the Southern Indian Ocean and lies approximately on the Antarctic Polar Frontal Zone. It is constituted by one main island, called ‘Grande Terre’ ( $6600\text{ km}^2$ ), and about 300 small islands covering a total surface of  $7200\text{ km}^2$  (Fig.5.1, page 102).

Climatic conditions are cold, wet and windy. For the period 1977–1986, the average annual temperature was  $4.9 \pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Météo-France, Port-aux-Français). During the same period,

### 5.3. MATERIAL AND METHODS

---

precipitation occurred frequently (on average  $187 \pm 25$  days.year<sup>-1</sup>) with a mean of  $762 \pm 136$  mm.year<sup>-1</sup>. There are on average  $53.9 \pm 13.4$  days per year with snow on the soil. Because of the frequent ( $133 \pm 20$  days.year<sup>-1</sup> of wind greater than 24 m.s<sup>-1</sup>) and strong (monthly maximum average  $45.8 \pm 3.8$  m.s<sup>-1</sup>, but can reach up to 69 m.s<sup>-1</sup>) winds, the nebulosity and water vapour concentration remain high for most of the year. The climate dynamics have an annual cycle (from November of year  $t$  to November of year  $t + 1$ ). We can distinguish two seasons per year : (1) the ‘Summer’ from November to April and (2) the ‘Winter’ from May to October.

There were only non-lignified plant species on the Kerguelen archipelago. On each study sites the vegetation cover is dominated by an homogeneous stand of two perennial species, *Acaena magellanica* (*Rosaceae*) and *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*). *A. magellanica* can reached 40 cm high and forms a very dense layer of vegetation (Boussès 1991). In summer the cover of *A. magellanica* is greater than 75% and the cover of *T. officinale* (commonly called Dandelion) was between 10 and 25%. Remaining parts of the study area were dominated by bare soil or were composed of smalls species (<10 cm and cover <10%). Above 300 m asl, the vegetation is only present in form of small patches.

#### 5.3.2 Data collection

##### Capture-Mark-Recapture data

Cats were capture on Port-Aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT) from 1994 to 2010 (see Fig. 5.1). The four study sites differ in prey availability : rabbits only throughout the year at PJDA, rabbits and birds throughout the year at RAT, and rabbits throughout the year and birds during their reproductive period at POC and PAF. Each site was visited approximately every three months, but due to climatic and logistical constraints, the order and the frequency of the visits changed from one season to the next. Typically, during field sessions of 7–10 days at a given site in a given season, cats were live-trapped with double-door metal traps baited with fresh rabbits meat. Trapped cats were anaesthetized with an intramuscular injection of Ketamin Chlorhydrat (Imalgène 1000 15 mg.kg<sup>-1</sup>, Rhône Merieux, Lyon, France) and Acepromazin (Vétranquil 5.5% 0.5mg.kg<sup>-1</sup>, Sanofi, Paris, France). At each capture we recorded the sex, the physical mass and skull dimension (length, width, heigth) of the individuals. These data serve us to



estimate the physical condition (CP) of the individuals defined as the standardized residual (*i.e.*, variance equals one) of the linear regression of the logarithm of the mass of individuals by the logarithm of their three skull length. Age-classes were estimated from physical mass and from dentition (Pascal & Castanet 1978) : juveniles (<1year-old ) and adult ( $\geq$  1year old).

### Abundance data

Concomitantly to the capture we monitored the abundance of the local populations of cats. At each site, we established a permanent linear transect delimited by numbered and coloured posts at 50–100 m intervals. Transects at PJDA (2.7 km) and RAT (5 km) were established along the coast, approximately 500 m from the sea. Transects at PAF (4.5 km) and POC (3.5 km) were directed toward the interior land. Typically, during field sessions at a given site in a given season, the transect was covered by a single observer several times per day (between 04 :30 at sunrise and 17 :30 at sunset), except during rain or snow. Each time the transect was walked, the total number of adult cats detected by the observer (using binoculars, Leica 742) on either side of the transect was recorded. There were always at least two hours between successive samplings ; we assumed that this time interval was sufficient to avoid non-independence in the data (Say *et al.* 2002b). Thus, the data are expressed as the total number of adult cats observed during a given count in a given field session, season and year. Overall, 1611 transect counts were performed during the study period (249 at PAF, 521 at PJDA, 226 at POC, and 615 RAT). We computed an abundance index for the four sites by averaging for each site, season and year the logarithm of the numbers of adult cats observed per km during each count plus one (Fig.5.2, page 105).

### Vegetation production

We used the remotely sensed Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), which is based on reflectance measurements in the red and near infra-red part of the electromagnetic spectrum (Reed *et al.* 1994, Myneni *et al.* 1995), to analyse vegetation patterns at each study sites. The NDVI is a suitable proxy for the vegetation phenology of the Kerguelen Archipelago (Santin-Janin *et al.* 2009). All freely available datasets (Pettorelli *et al.* 2005) do not entirely cover our study period ; thus, we combined monthly composite images gathered by both the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) and the Moderate Resolution Imag-

### 5.3. MATERIAL AND METHODS

---

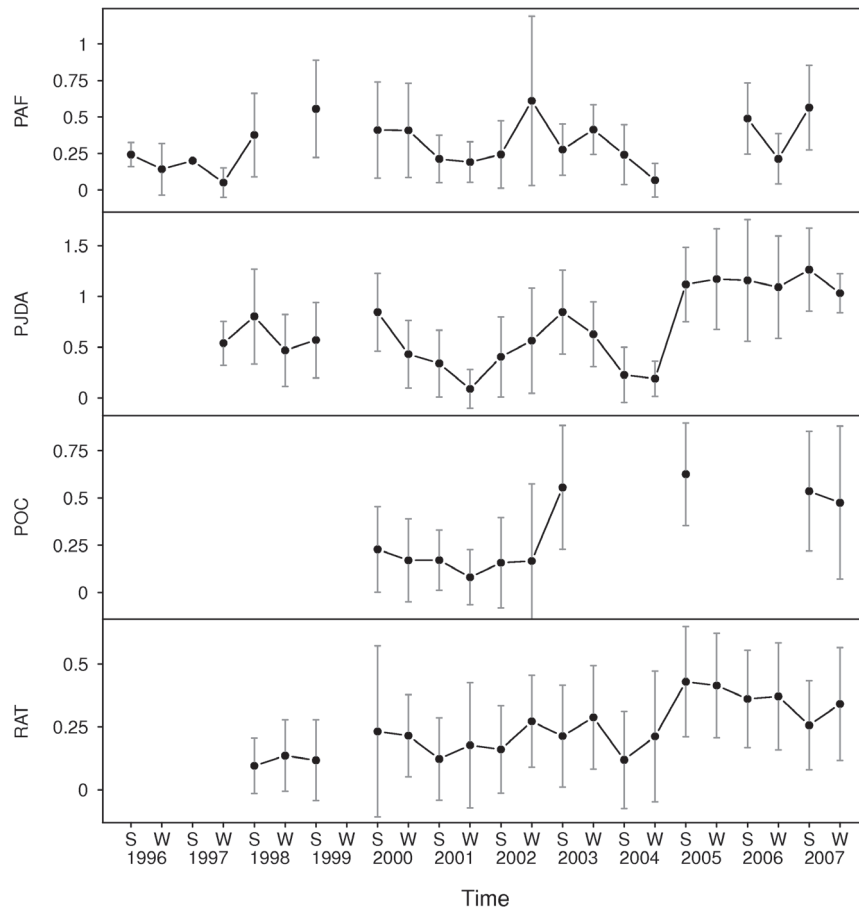


FIGURE 5.2 – Time variations in the number of observed cats per km (log transformed using  $\log(x + 1)$ ) averaged over counts and field sessions for each year-season at the four study sites (Port-aux-Français, Port-Jeanne-d’Arc, Port-Couvreux and Ratmanoff). ‘S’ and ‘W’ stand respectively for summer and winter. The grey bars represent the respective standard deviation of the observed means on the logarithmic scale.

ing Spectroradiometer (MODIS) of the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) to obtain long-term NDVI time series. For each study site, we extracted NDVI values from the Pathfinder AVHRR Land (PAL) 8 km dataset spanning the 1983–2001 period for pixels overlapping the transects used to monitor cat density. From the 1 km MODIS dataset, we extracted NDVI values spanning the 2001–2008 period for pixels that were both free of water bodies and contained within the previously selected PAL-NDVI pixels. Spatial scaling of the two datasets was performed by selecting the maximum MODIS-NDVI values. Then for each site we centred and scaled the PAL-NDVI and the MODIS-NDVI time series and merged them into long term NDVI time series. Although the NDVI data had been pre-processed to decrease the errors associated with satellite measurement, some noise was still present in the data (Pettorelli *et al.* 2005). Thus, as recommended by (Reed *et al.* 1994), the resulting NDVI time series were filtered using a non-linear running median line-smoothing algorithm (Tukey 1977). Based on the method of Pettorelli *et al.* (2005), we assessed the yearly production of vegetation at each site by summing the smoothed NDVI values within each year (*INDVI*).

### **Windchill Index**

According to Osczevski & Bluestein (2005) we computed a windchill index (*WI*) based on :  $WI = 13.12 + 0.6215 \times T - 11.37 \times W^{0.16} + 0.3965 \times T \times W^{0.16}$ , where  $T$  is the daily average temperature and  $W$  is the daily average wind Speed (Météo-France, Port-Aux-Français). This index should reflect the increase in energetic expenditures with increasing wind speed (temperature being equal) for endothermic animals. We used the average of the *WI* values within each year and season in our analyses.

### **5.3.3 Statistical analyses**

#### **Survival and captures**

Factors affecting the survival of cats were analysed using a capture-recapture models (Lebreton *et al.* 1992). We considered eight factors : age ( $A$ ), sex ( $S$ ), physical condition ( $PC$ ), the population of origin ( $P$ ), season ( $SEA$ ), the log-density of the population ( $LD$ ), the windchill index ( $WI$ ) and the annual biomass production ( $INDVI$ ). We used a logit link function for the probability of capture during each occasion ( $p^0$ ) and the annual probability

### 5.3. MATERIAL AND METHODS

---

of survival ( $\phi^0$ ). The full model reads :

$$\begin{aligned} \text{logit}(p^0) &\sim A * S + PC + P + SEA + LD + WI + INDVI \\ \text{logit}(\phi^0) &\sim A * S + PC + P + SEA + LD + WI + INDVI \end{aligned} \quad (5.1)$$

Age was taken as follows. Individuals above one year old were considered as adults. The log-odd-ratio of survival (resp. capture) is  $a_\phi$  (resp.  $a_p$ ) at birth and then linearly increases with age until one year old when it is 0. In other words, at age  $x$  ( $x < 1$  yo), the log-odd-ratio equals  $(1 - x)a_\phi$  (resp.  $(1 - x)a_p$ ). This way of modeling accounts for the fact that survival does not suddenly drops when the individual becomes adult.

#### Time-step

Using year as a time step is inappropriate since captures are performed throughout the year. Instead, we aggregated capture occasions over shorter time steps, the time step being called  $T_s$ . The probability of survival between two time steps ( $\phi$ ) and the probability of capture during each time step ( $p$ ) are then given by :

$$\begin{aligned} \phi &= (\phi^0)^{T_s} \\ p &= 1 - (1 - p^0)^{N_{occ}} \end{aligned} \quad (5.2)$$

Where  $N_{occ}$  is the number of capture sessions in the considered population during the time step. Note that  $N_{occ}$  can be equal to 0, in that case  $p = 0$ .

The choice of the time-step is a compromise between the need to avoid aggregation of captures over too large periods and the computation time (that increases when the time step is smaller). Considering that, we took  $T_s = 1$  month.

#### Model refinements

Classical Goodness of fit tests revealed transience (3SR test :  $\chi^2=52.24$ , 28 df,  $p=0.0036$ ) and trap-dependence (2CT test :  $\chi^2=36.75$ , 11 df,  $p=0.0001$ ), individuals being more likely to be recaptured during the year that follows capture (Burnham *et al.* 1987, Choquet *et al.* 2009). Trap-happiness was introduced in the model by introducing a factor ( $TH$ ) that equals one when the individual has been captured at least once during the last year and 0 else. Transience represents the fact that some individuals are captured only once in their lifetime. We accounted for transience ( $TR$ ) by modelling an additional probability of dying (or leaving

the population) at the occasion following the first capture.

First analysis of the model with seasonal survival showed aberrant parameter estimation – survival being estimated at one during summer. Considering that, we focused on factors affecting winter survival. We assumed that summer survival is constant among individuals and through time. We arbitrarily fix this probability such that the probability of surviving the entire summer equals 90%.

### 5.3.4 Model selection

Models are compared based on their Akaike Information Criterion (AIC, Burnham & Anderson 2002). Considering the large number of effects tested, we proceeded by steps. Due to the differences between populations, population was included in all models. In step 1, starting with the model described in Eq.5.1 we tested the effect of individual factors ( $A$ ,  $S$  and  $PC$ ) on the capture probability keeping the model structure for the other factors. In step 2, starting from the model selected from step 1, we tested the effect of individual factors ( $A$ ,  $S$  and  $PC$ ) on the probability of survival. In step 3, starting from the model selected from step 2, we tested the effect of ‘population’ factors ( $SEA$ ,  $LD$ ,  $WI$  and  $INDVI$ , the term population factors being used for all factors that affect similarly all individuals from one population) on the capture probability. In step 4, starting from the model selected from step 3, we tested the effect of population factors ( $LD$ ,  $WI$  and  $INDVI$ ) on the probability of survival. In step 5, we added trap-dependence and transience starting from the model selected in step 4. For both we investigated how they depend on age and sex (factors  $TH * A * S$  and  $TR * A * S$ ).

Since factors selected from one step can affect the selection of factors investigated in other steps, we repeated steps 1–5 starting from the factors selected in step 5. The loop was repeated until the moment when the set of selected factors was stable. This leads to a selected model that cannot be improved by any of the factors tested in steps 1–5. After this selection process, additional relevant interactions between factors were tested (see Results section for the list of tested additional interactions).

### Accounting for over–dispersion

The preceding procedure does not guaranty that the selected model manages to capture all the variability in the probabilities of capture and survival. In particular these probabilities can

### 5.3. MATERIAL AND METHODS

---

vary in time and between populations for reasons that are not modelled. These unpredictable variations can introduce important biases in the distribution of deviance and corrections are needed. This is commonly done by introducing an over-dispersion coefficient (Anderson *et al.* 1994). Since we are mainly interested in the factors affecting the probability of survival, over-dispersion was estimated only for the evaluation of factors affecting  $\phi$ . Over-dispersion was determined as follows.

Over-dispersion is a problem when it introduces biases in the distribution of deviance. In that case, a factor, even if it has no biological effect on the probability of survival, will have a larger (over-dispersion coefficient above one) or smaller (over-dispersion coefficient below one, *i.e.*, under-dispersion) probability of being identified as an important factor for survival. The idea is hence to measure how well the selected model explains the different sources of variability and whether additional factors improve the deviance of the model as expected. To do so, we considered randomly chosen factors, introduced them in the best selected model as explanatory factors and calculated the likelihood ratio test (LRT) of the factor. The average LRT is calculated and taken as an estimation of the over-dispersion coefficient.

Two random factors are considered. The first factor investigates how a randomly chosen factor would affect the ability of the model to explain variations of the probability of survival in time and between populations. It consists in attributing a randomly chosen value from a normal distribution of mean zero and variance one in each population for each year of the follow up. The second factor investigates how a randomly chosen factor would affect the ability of the model to explain variations of the probability of survival between individuals. It consists in attributing a random value (again chosen according to a normal distribution of mean zero and variance one) to all individuals. For each factors, an overdispersion coefficients was estimated by the average of the LRT of the model including or not the random factor over hundred replicates. Finally, the LRT was calculated for all factors found to affect survival (based on the AIC) by comparing the selected model with the same model were the factor was absent. The likelihood ratio was corrected by dividing it by the appropriate over-dispersion factor and was then compared to a chi-square distribution.

Note that the purpose of this paper is to estimate the factors that affect the survival of cats. In that purpose, we also determined which factors affect capture, but only because survival can be estimated correctly only if the sources of variability of capture are taken into account. The consequence of this choice is that we do not need to correct for over-dispersion

in the estimation of factors affecting capture. Over-dispersion leads to select more complex model, which is not a problem here.

### Estimating model parameters

One objective of this paper is to estimate the synchrony in survival probabilities between the four studied populations. This implies that we must determine how survival varies in time and between populations. The added random effect on time in interaction with the population, to obtain estimates of annual survival probabilities in each population. To be complete, the model should also allow the probability of capture to vary in time, but numerical simulations performed with this model led to unrealistic and mathematically intractable predictions for the probabilities of survival (several estimations at one).

Model parameters were estimated using a hybrid MCMC algorithm. The chain length was twenty thousand. The thousand first elements of the chain were burn-in. To get rid of autocorrelation, one element out of fifty was kept, leading to 381 realizations of the parameter posterior distribution. Together with parameter estimation, the MCMC estimates plausible outcomes for the coefficients ( $Y_{T,k}$ ,  $T$  being the year and  $k$  the population) measuring the variation of probability of survival in time and between the four populations. For each of the 381 realizations, we used a mixed linear model to estimate the coefficient of synchrony. The linear model is :

$$Y_{T,k} = a_p + b_T + \epsilon_{T,k} \tag{5.3}$$

where  $a_p$  is the site factor and time  $b_T$  a random factor with a variance  $\sigma_T^2$  (synchron between populations).  $\epsilon_{T,k}$  is the residual term (non-synchron part of the variability, variance  $\sigma_R^2$ ). The coefficient of synchrony is then given by :

$$\frac{\sigma_T^2}{\sigma_T^2 + \sigma_R^2} \tag{5.4}$$

each replicate leads to a different coefficient  $s$ , leading to 381 realizations of the theoretical distribution of  $s$ .

## 5.4. RESULTS

### 5.4 Results

Tables 5.1–5.2–5.3 give the result of the selection process. The notation  $(\phi, p) \sim X_p + Y_\phi$  means that, apart from the population (which is implicit in all models and affects both survival and capture), capture is affected by factor  $X$  (term  $X_p$ ) and survival by factor  $Y$  (term  $Y_\phi$ ). After the five steps of selection, we kept a model in which survival is affected by the population ( $P$ ), age ( $A$ ), physical condition ( $PC$ ) and the log-density of the population ( $LD$ ). To go further, we estimated whether physical condition and log-density affect survival differently in the four populations (factors  $PC * P$  and  $LD * P$ , respectively). We also search for delayed effect ( $t, t - 1, t - 2$ ) of  $LD$ ,  $WI$  and  $INDVI$  but in all that case only the effect at time  $t$  was retained.

The procedure led to select a model with transience and sex-dependent trap-happiness (stronger in males than females, odd-ratio=1.47), and survival and capture given by :

$$\begin{aligned} \text{logit}(\phi) &\sim A + PC + LD * P \\ \text{logit}(p) &\sim P + SEA + A + INDVI \end{aligned} \tag{5.5}$$

AIC	df	Model
<b>Effect of population factors on survival</b>		
3998.56	19	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{WI}_\phi + \text{NDVI}_\phi$
3999.13	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{WI}_\phi$
3999.67	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi$
3999.75	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{NDVI}_\phi$
4005.78	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{WI}_\phi$
4000.06	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{WI}_\phi + \text{NDVI}_\phi$
4020.64	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p$
4021.89	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{A}_p + \text{SEA}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p + \text{NDVI}_\phi$
<b>Effect of individual factors on survival</b>		
3999.67	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi$
4001.65	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{S}_\phi$
4002.15	19	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi * \text{S}_\phi$
4015.54	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi$
4017.54	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{S}_\phi$
4022.13	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{A}_\phi$
4024.12	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{S}_\phi + \text{A}_\phi$
4025.10	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{S}_\phi * \text{A}_\phi$
4044.96	15	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p$
4046.93	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{S}_\phi$

TABLE 5.1 – Model selection : effect of population and individual factors on survival

The probability of capture was higher during the year following capture, during Winter,



**CHAPITRE 5. SURVIVAL PATTERNS IN CAT POPULATIONS**

AIC	df	Model
<b>Effect of population factors on capture</b>		
3999.67	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p$
4001.53	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_p$
4001.67	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{WI}_p$
4003.53	19	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{LD}_p + \text{WI}_p$
...	...	...
4007.90	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p$
...	...	...
4016.45	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{NDVI}_p$
...	...	...
4024.88	15	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{A}_p + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi$
<b>Effect of individual factors on capture</b>		
3999.67	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p$
4000.09	19	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{S}_p * \text{A}_p$
4000.10	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{PC}_p$
4001.61	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{S}_p + \text{A}_p$
4002.5	20	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{S}_p * \text{A}_p + \text{PC}_p$
4006.63	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{PC}_p$
4006.81	16	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p$
4008.55	18	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{PC}_p + \text{S}_p$
4008.72	17	$(\phi, p) \sim \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{S}_p$

TABLE 5.2 – Model selection : effect of population and individual factors on capture

in juveniles and increased with the INDVI (Fig.5.3, page 113). The probability of capture was the lowest in PAF and no difference could be seen between RAT, PJDA and POC (Fig. 5.3).

Survival was higher in adults than in juveniles (Fig.5.4, page 114). It was the highest in PAF and the lowest in RAT, increased with physical condition and decreased with the density (Fig. 5.4). Tests with random variables revealed that there is a bias in the distribution of deviance for the evaluation of factors explaining the variations of survival in time and between populations (here  $LD$  and  $LD * P$ ,  $\hat{c} = 2.38$ ), but not for individual factors (here  $A$ ,  $\hat{c} = 0.89$ ). physical condition ( $PC$ ) can explain both variations in survival probability between individuals and variations in time and between populations. However, calculation of the mean physical condition each year in each population showed that individuals from the average physical condition of individuals is poorly variable in time and between populations. This implies that  $PC$  can hardly explain spatio-temporal variations in our model. For that reason  $PC$  was regarded as an individual factor and no over-dispersion was applied to its LRT.

After correction for over-dispersion,  $A$  and  $PC$  were highly significant ( $p < 10^{-4}$ ),  $LD$  had an effect ( $p = 0.01$ ), whereas  $LD * P$  was non-significant ( $p = 0.06$ ) (Tab.5.4, page 122).

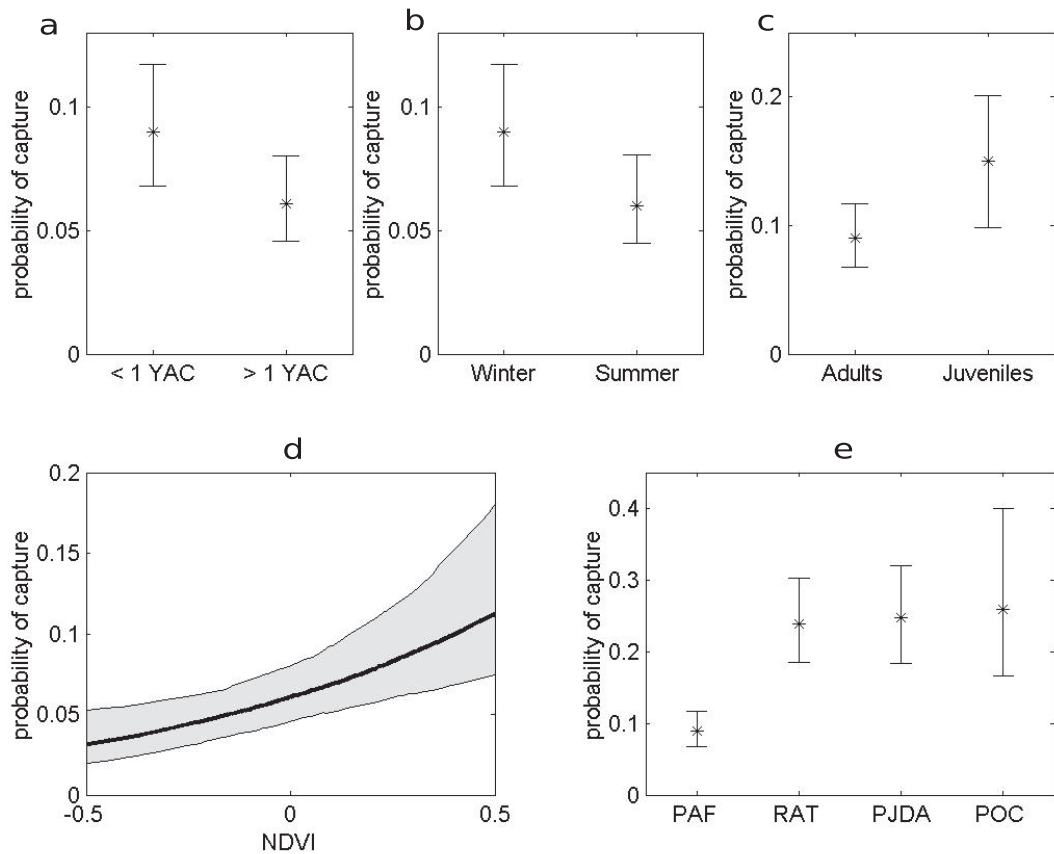


FIGURE 5.3 – Effect of individual and population characteristics on the probability of capture. Reference individuals are adult males leaving in PAF with an average *INDVI* captured at least once during last year. (a) Trap-happiness highlighted by the differential probability of capture of individuals during the year after a capture (*<1 YAC*) and after (*>1 YAC*); (b) effect of the season; (c) effect of age; (d) effect of the *INDVI* (grey area = 95% credible interval) and (e) variations in the probability of capture between populations.

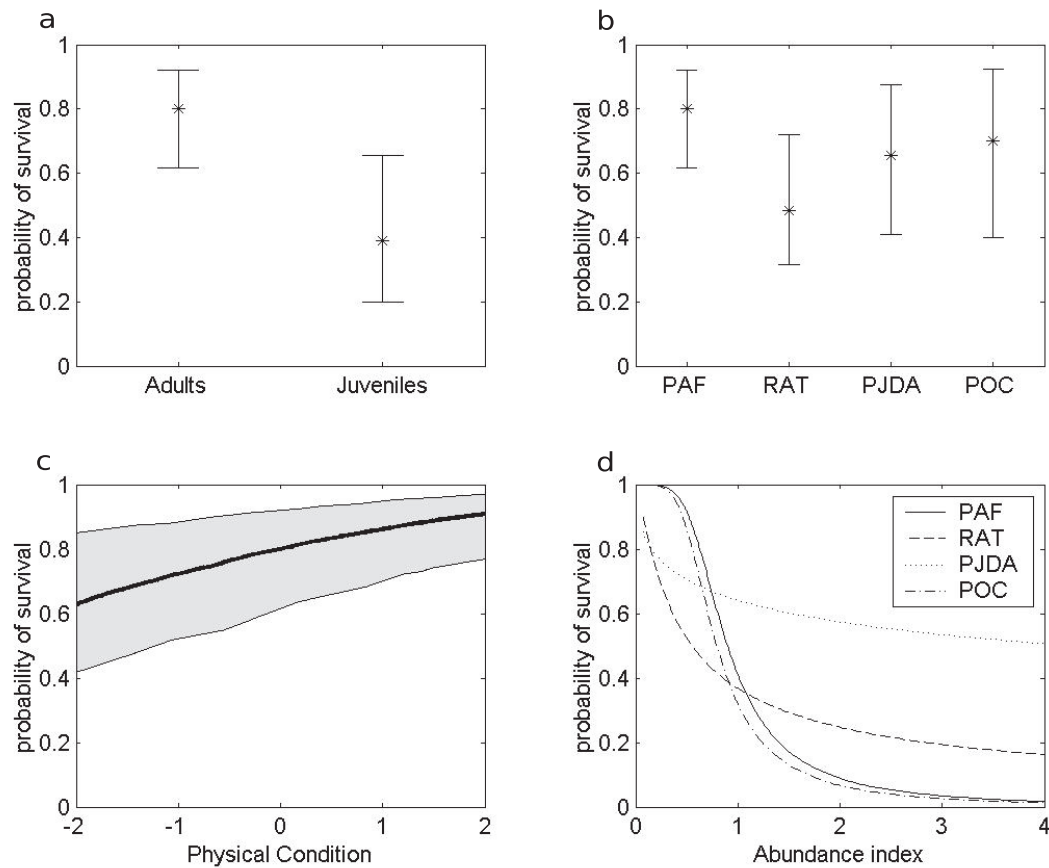


FIGURE 5.4 – Effect of individual and population characteristics on the probability of survival. Reference individuals are adult males leaving in PAF with an average physical condition ( $PC=0$ ) living with an average population  $LD$ . (a) effect of age; (b) variations in the probability of survival between populations; (c) effect of the physical condition (grey area = 95% credible interval) and (d) effect of density (estimated through the abundance index).

## 5.5. DISCUSSION

---

We found that average variations in physical condition of cats are significantly correlated with average time variations in *INDVI* with a one year time lag ( $r=0.57$ ,  $p < 0.02$ ). It is important to remind that numerous factors were investigated, so that even the effect of LD could be interpreted as an effect of chance. Chance is unlikely in that case and the effect of *LD* is likely a true effect since both *LD* and *LD \* P* have small  $p$  values (both below 0.06). Note that we did not find significant over-dispersion for individual factors ( $\hat{c} = 0.89$ ,  $p = 0.45$ ), so the over-dispersion coefficient was fixed to one in that case.

For technical reasons (see Material and Methods), this model does not account for potential variations in the probability of capture. This is because model parameters were estimated using a MCMC simulation of the selected model with an additional random effect on time in interaction with the population but no effect of time on capture. This implies that estimations of factors affecting capture have to be taken with caution. No over-dispersion was found for individual factors affecting survival, so we are confident in the estimation of these effects. For factors affecting spatio-temporal variations, estimations are certainly less accurate. To estimate this accuracy, we performed simulations which revealed that, considering the magnitude of the variation of the number of captured individuals, we have an over-dispersion coefficient of 1.13. Note that this over-dispersion coefficient is largely below that found previously (2.38), which is not surprising since it was based on a model that did not capture spatio-temporal variations of the probability of survival.

As can be seen in Fig. 5.5 page 116, variations of survival do not seem synchron between populations ( $s = 0$ ). This is confirmed when one looks at the distribution of the synchrony coefficient obtained from the 381 realizations of the MCMC (Fig. 5.5). In fact, this absence of synchrony can also be explained by a lack of statistical power. Due to the low probability of capture, there are large uncertainties in the estimation of survival probability. This results in a lot of noise in survival chronic from which synchrony can hardly be found.

## 5.5 Discussion

This is the first study analyzing the survival pattern of cats in a sub-Antarctic environment. Identifying and understanding the spatio-temporal variation in cat survival rates is of great interest in conservation. An average low rate of capture (about 20%), closed to the ones reported in past studies using cage traps to capture feral cats on islands (Brothers

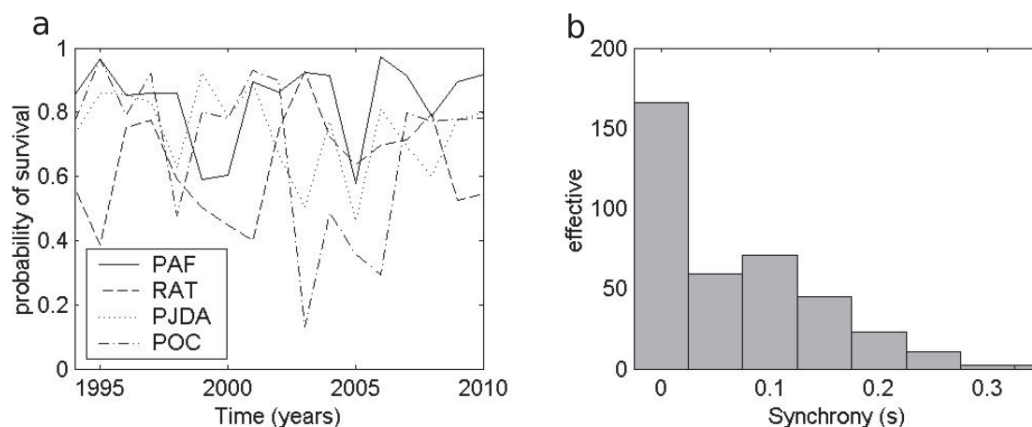


FIGURE 5.5 – Synchrony between the studied populations. (a) Estimation of the variations in time of survival in the four populations (median of the posterior distribution of the time coefficients); (b) posterior distribution of the synchrony coefficient ( $s$ ).

1982, Rauzon 1985), precluded classical approaches using CJS umbrella model (Lebreton *et al.* 1992) varying in time and site in a multiplicative way for both capture and survival rates (more than 100 parameters). Such a model leads to boundary parameters which cannot be used for inference of the population and individual factors (Viallefont *et al.* 1998). Instead we chose to include in the model continuous variables (biomass production, physical condition) expected to keep most of the spatio-temporal variations in capture and survival rates. While this approach required less parameters it still led to boundary parameters for summer estimates of cat survival. We thus fixed this parameter to conduct valid inference. We expected this to have minor impact on our results given the sparseness of the data. To make confident inference from parameter estimates we corrected likelihood ratio to account for overdispersion, *i.e.*, to account for systematic variations not accounted for in the selected model. While this approach allowed for inference by avoiding boundary parameters, the low rate of capture increased uncertainty in parameter estimates and decreases the power of our analysis.

### Capture, Trap-happiness and transience

On average we captured more individuals during the winter than during the summer period. During the winter period, the energetic expenditure of the individuals increases due to the harshness of the climatic condition. Because they constitute an easily accessible source

## 5.5. DISCUSSION

---

of food during winter, baits seem particularly attractive at this time of the year. We expected that a strong biomass production during summer promote rabbit reproduction and thus decrease the attractiveness of the traps. Contrarily to expected we found a positive effect of the INDVI on capture rate. Time variations in INDVI are likely correlated to time variations in another not studying factor that can itself explain time variations in capture rates.

Trap-happiness occurs for both sexes but is higher for males. This means that capture probability at occasion  $t + 1$  was higher for individuals (particularly for males) captured at occasion  $t$  than for individuals not captured at occasion  $t$ . This was expected given that cats are able of less-than-random searches for prey. In particular, it have been observed that cats may return to the precise place of an earlier capture days or weeks later (Fitzgerald & Turner 2000). The male-biased trap-happiness may be due to a more cautious behavior of females compare to males but behavioral evidences are needed to confirm this hypothesis. Probably because of inexperience juveniles tend to be more captured than adults.

Significant transience detected, meaning an excess of individuals captured only once, may reflect real transience, but can also resulted from time variations in catching effort which is constraint by the harshness of the climatic conditions.

### **Effect of individual factors on cat survival**

As observed in continental populations (Devillard *et al.* 2003) juvenile survival is lower than adult survival. Our estimate of juvenile survival (0.4) is higher than the one (0.2) reported in rural environment (Pontier *et al.* 1993). But in our study juvenile survival is likely to be over-estimated because young can die before to have been marked. Contrary to rural population (Devillard 2004) where survival rate is higher for adult females (0.72) than for adult males (0.66) we do not detect any gender effect on adult cat survival (0.61). This is surprising given that among mammals sexual dimorphism and sex-biased mortality are correlated (Promislow 1992). But accounting for the physical condition of individuals in the model is likely to capture most of the variations due to between-sex differences. Indeed, we found that cat survival is positively related with their physical condition. Moreover we showed that the time variations in physical condition of adult cats are related to time variations in annual biomass production with a one year time lag. The amount of resource available is known to be influential on rabbit reproduction (Parer 1977, Stodart & Myers 1966). Consequently, it is likely that a high production of vegetation during a given year

improves the physical condition (Wheeler & King 1985, Wood 1980, Rogers & Myers 1979) and reproduction of rabbits leading to a more abundant rabbit population the following year. An abundant population of rabbits will in turn permit cat to reach a higher physical condition and to survive better during the winter period. As we do not detect any significant effect of the windchill index (WI) on cat survival, climatic conditions seem to affect cat survival only indirectly through their effect on vegetation production (Ichii *et al.* 2002).

### Effect of population factors on cat survival

Significant differences in cat survival occurs among sites. The highest survival rate of adult cats was found at PAF (0.8) and is close to the average adult survival reported in urban populations (0.78) (Courchamp 1996). This can be explained by the presence of the scientific station that offers shelter and additional source of food to cats. Conversely, in RAT cats tend to have the lower survival rate. This result was not expected since the presence of alternative preys, in particular the presence of seabirds all year round, was expected to improve cat survival compared to the sites where cats depend only on rabbits. These results rather suggest that rabbits, which are the only prey present on all the study sites all year round, are likely to play an important role in the winter survival of cats.

To our knowledge this study is the first to explore density–dependence on survival in cat population. We show that the winter survival of cat is negatively affected by the abundance of the local population. But contrary to our expectation the strength of the density–dependence is higher on the sites where cats can feed on rabbits (31–88%) but also on alternative preys such as mice (0–38%) and birds (7–25%), than at PJDA where cat feed mainly on rabbits (90%)(Pontier *et al.* 2002). This suggests that the number of prey species is not at the origin of the strong variability in the strength of the density–dependence observed among sites. It would likely indicate a higher intra–specific competition at PAF, POC and RAT than at PJDA. A higher aggregation of the food resources may be a more plausible explanation for that result. For instance, at RAT rabbits burrows are concentrated in a band of approximately 200 m along the coast line, interior lands being dominated by moist areas less suitable for rabbits. Conversely, PJDA is dominated by well drained soil, and rabbits burrows are more dispersed all across the site. Such a spatial aggregation of the available resource is likely to decrease the size of cat home ranges and to promote intra–specific competition. Because of the harshness of the climatic conditions, intra–specific competition may be particularly costly

## 5.6. CONCLUSION

---

during the winter period and may decrease winter survival of individuals. An alternative hypothesis would be that the spatial variations in the strength of the density-dependence on survival is related to spatial variations in rabbit abundance. However data on the abundance of rabbit populations were not available and we could not investigate this hypothesis.

Further analyses are needed to identify the factors involved in spatial variations of the strength of the density dependence on cat survival. In particular, it would be interesting to analyze individual movements and to compare the fraction of overlap between home range of individuals among the four study sites. A spatial aggregation of the available resource (*e.g.*, RAT) for the cats is expected to lead a high overlap of cat home ranges in comparison to the situation where rabbit burrows are more dispersed (*e.g.*, PJDA).

### **Synchrony of time variation in cat survival rates**

Synchronous time variations in cat survival were expected if climate is influential in population dynamics either directly or indirectly given the relatively short distances between study sites (Koenig 2002). While climate seems to influence cat survival indirectly we failed to highlight such a pattern. This is likely due to the large uncertainty in parameter estimate which is known to biased synchrony estimates toward zero (Yoccoz & Ims 2004). But this can also be due to the fact that we estimated a posteriori the synchronous and the asynchronous component of time variation in cat survival rates. As an alternative approach, we could jointly estimate  $\sigma_T^2$  and  $\sigma_R^2$  with all the other parameters of the model to quantify synchrony in a future analysis.

## 5.6 Conclusion

The long-term monitoring of cat populations On Grande Terre has permitted to highlight the variability of survival rates in cat populations as well as the existence of density-dependent mechanisms. We highlight the difficulty to monitor cat populations in a remote environment like Kerguelen. Although intense trapping effort the recapture probability remains low and this greatly constraints the analysis of the factors that drive cat population dynamics. Despite this, our study brings new insights regarding population functioning of this introduced predator.



## Acknowledgements

We thank the French Polar Institute Paul-Emile Victor (IPEV) for financial support (programmes 279) and all field workers involved in the monitoring of the cat population since 1995.

AIC	df	Model
<b>Trap-dependence and transience</b>		
3997.08	19	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} * (\text{S} + \text{A})$
3997.11	18	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} * \text{S} * \text{A}$
3997.18	19	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} * \text{A} + \text{TR}$
3997.67	19	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * (\text{S} + \text{A}) + \text{TR} * \text{S}$
3998.90	18	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} * \text{A}$
3998.91	18	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} * \text{S}$
3999.67	17	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR}$
4004.84	17	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{A} + \text{TR}$
4006.65	16	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} + \text{TR}$
<b>Advanced interactions</b>		
3988.14	20	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{LD}_\phi * \text{P}_\phi$
3994.12	23	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{CP}_\phi * \text{P}_\phi + \text{LD}_\phi * \text{pop}_\phi$
3999.67	17	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR}$
4005.65	20	$(\phi, p) \sim \text{LD}_\phi + \text{PC}_\phi + \text{A}_\phi + \text{SEA}_p + \text{NDVI}_p + \text{A}_p + \text{TD} * \text{S} + \text{TR} + \text{CP}_\phi * \text{P}_\phi$

TABLE 5.3 – Model selection : trap-dependence and transience, advanced interactions

Factor	Estimation	LRT	Over- -dispersion	corrected LRT	p
<b>Factors affecting survival</b>					
Intercept					
Population :	0.58 [-0.49 ; 1.70]				
RAT	-1.79 [-3.28 ; -0.33]				
PJDA	-0.87 [-2.55 ; 0.87]				
POC	-0.69 [-2.36 ; 1.27]				
Age (aSA)	-4.60 [-6.72 ; -2.45]	17.91	1	17.91	$<10^{-4}$
Physical Condition	0.48 [0.21 ; 0.74]	22.53	1	22.53	$<10^{-4}$
Log-Density	-4.67	26.97	2.38	11.33	0.01
LD*Population :	3.41	17.51	2.38	7.36	0.06
RAT	4.17				
PJDA	0.004				
POC					
<b>Factors affecting capture</b>					
Intercept	-3.16 [-3.52 ; -2.82]				
Population :	-1.79 [-3.28 ; -0.35]				
RAT	-0.86 [-2.55 ; 0.84]				
PJDA	-0.69 [-2.36 ; 1.25]				
POC	0.42 [0.24 ; 0.64]				
Season : Winter	1.14 [0.38 ; 1.94]				
Age (aCA)	0.64 [0.25 ; 1.02]				
NDVI					
<b>Trap-dependence and transience</b>					
TD : intercept	0.41 [0.09 ; 0.77]				
TD : sex	0.37 [0.12 ; 0.64]				
TR : intercept	-2.39 [-4.75 ; -0.37]				

TABLE 5.4 – Parameter estimations (median and 95% credible interval for all factors except *LD*, for *LD* only the maximum likelihood estimation is provided) and corrected LRT for the factors affecting survival.

### 5.7 Discussion complémentaire

Notre analyse met en évidence un effet négatif de l'abondance des populations sur les variations spatio-temporelles de la survie des chats. On remarque en particulier que la différence d'intensité de la densité-dépendance sur la survie entre PJDA et RAT est cohérente avec les résultats obtenus dans le chapitre 4 (densité-dépendance). L'erreur de mesure sur les taux de rencontre n'est donc pas à l'origine de la plus forte intensité de la densité dépendance sur la survie observée à RAT. Cela semble confirmer que la présence de proies alternatives ne module pas la force de la densité-dépendance. Il ressort également que la condition physique des individus semble être un facteur important, conditionnant la survie des individus pendant l'hiver.

De manière plus générale, les résultats obtenus dans les chapitres 4 et 5 indiquent que les dynamiques locales de la population de chats sont spatialement hétérogènes, et que cette hétérogénéité n'est pas associée à la présence de proies alternatives. Nous allons maintenant chercher à comprendre l'origine de cette hétérogénéité. Une première étape dans ce sens va consister à la quantifier, en évaluant le degré de synchronie des dynamiques locales des populations de chats, à l'échelle de la Grande Terre.



# 6

## Quantifying spatial population synchrony : the need to account for sampling error

H. SANTIN-JANIN, B. HUGUENY, D. FOUCHET, O. GIMENEZ & D. PONTIER  
*Article en préparation*

### 6.1 Préambule

---

Une manière relativement simple de quantifier l'hétérogénéité des dynamiques locales d'une population est d'estimer le degré de similarité des variations temporelles de la taille des populations locales, *i.e.*, quantifier la synchronie des fluctuations d'abondance. Comme il est difficile de dénombrer l'ensemble des individus qui composent une population donnée la taille de cette dernière est bien souvent estimée. Dans ce cas la taille de la population n'est donc pas connue avec certitude car son estimation est entachée d'erreur de mesure. Négliger l'incertitude associée aux données d'abondance va conduire à sous-estimer les patrons de synchronie. Bien que ce problème soit connu (Yoccoz & Ims 2004) il n'est que très rarement pris en considération dans les analyses, ni même discuté. Ceci s'explique en partie par le manque d'étude analysant les conséquences d'ignorer l'erreur de mesure lors de la quantification des patrons de synchronie. Dans ce chapitre nous étudierons à l'aide de simulations numériques l'impact de la non prise en compte de l'erreur de mesure dans la quantification des patrons de synchronie. Ensuite, nous proposerons une approche permettant de prendre

en compte explicitement l'erreur de mesure pour quantifier un patron de synchronie global. Enfin, nous illustrerons notre approche en analysant un jeu de données d'abondance de poissons, et notre jeu de données d'abondance de chats. L'objectif étant ici de quantifier un patron de synchronie global, et compte tenu de la bonne concordance observée entre les taux de rencontre moyens et les densités de chats estimées à PJDA et RAT, nous utiliserons les taux de rencontre de chat.

### Abstract

Most abundance data used in ecological studies are tainted by sampling error. Ignoring such an error in population dynamics models is known to bias parameter estimates. In particular it can be shown that as long as sampling error is additive and independent, the strength of the spatial synchrony will be underestimated. However this bias is rarely taken into account in synchrony studies although it can have serious consequences. Underestimating synchrony pattern can indeed lead to a wrong interpretation of the underlying mechanisms as well as an underestimation of the extinction risk of a meta-population. The aim of this note was therefore to illustrate this bias and to propose a modelling approach explicitly accounting for sampling error to quantify overall population synchrony. In contrast to past studies, our model allows to deal with non-gaussian error. We applied our approach to two published datasets, one with a known sampling variance and one for which sampling variance needs to be estimated.



## 6.2 Introduction

Analysing spatio-temporal pattern of variations in population dynamics is a central issue in ecology that requires reliable estimate of population size. As the complete census of a population is often impossible population size is generally estimated from sample surveys. Most of abundance data used in ecological studies are thus tainted by sampling error. Ignoring such an error in population dynamic models is known to bias parameter estimates and in particular to overestimate the strength of the density dependence in time series of observed population size (Freckleton *et al.* 2006). As a consequence, many studies have developed methods to account for sampling variance when exploring density dependence patterns (*e.g.*, De Valpine & Hastings 2002, Freckleton *et al.* 2006, Dennis *et al.* 2006). Surprisingly the consequences of ignoring sampling variance on the estimation of other parameters like the spatial synchrony of population dynamics have received little attention (Yoccoz & Ims 2004). Observed in many taxa, spatial population synchrony is the tendency of populations spatially disjoint to exhibit correlated fluctuations (Liebhold *et al.* 2004). Beside providing potential cues on the factors underlying population fluctuations, the spatial synchrony of local population dynamics can be a critical determinant of the stability and the persistence of metapopulations (Heino *et al.* 1997). For these reasons it requires to be accurately estimated.

Identifying the mechanisms behind synchrony pattern have motivated numerous theoretical and experimental studies (Liebhold *et al.* 2004). Three non-mutually exclusive factors may interact with local dynamics to drive population in synchrony : (i) individual dispersal, (ii) predation by nomadic predator and (iii) climatic conditions spatially correlated (Moran effect, Moran 1953). The assessment of the relative contribution of these factor in nature is a difficult task requiring to accurately quantify the strength of the overall synchrony as well as its spatial extent, *i.e.*, the relationship describing how the intensity of the correlation decreases with increasing the isolation or the geographical distance between populations (Ranta *et al.* 2006).

The approach commonly used to quantify synchrony patterns consists in computing cross correlation at lag 0 among time series of (log) population size or yearly changes in (log) population sizes. While it is shown that as long as sampling error is additive and independent the strength of the synchrony is underestimated (Yoccoz & Ims 2004, Link & Nichols 1994), most of the studies exploring synchrony patterns did not account for it (*e.g.*, Kerlin *et al.* 2007, Pollard 1991, Paradis *et al.* 2000). However this has great implications for the iden-

## 6.2. BIAS IN CROSS CORRELATION ESTIMATES

---

tification of synchrony pattern as well as for the search of the underlying mechanisms. For instance, the Moran theorem states that if two populations share the same linear density-dependent structure, the correlation between the regional populations will be equal to that between the local density-independent conditions (*e.g.*, climate; Royama 1992). This has motivated studies aimed at comparing population spatial synchrony with spatial synchrony displayed by potential climatic drivers (Blasius & Stone 2000, Post & Forchhammer 2002, Grotan *et al.* 2005). However, ignoring sampling variance will lead to a systematic mismatch between the two correlations and thus to wrongly suspect that the synchrony pattern is likely generated by more local processes such as individual dispersal. Moreover ignoring sampling variance may lead to overemphasis of intrinsic factors (*e.g.* density-dependence) with respect to extrinsic factors (the Moran effect) as well as to underestimate the extinction risk of a metapopulation. Thus there is a clear need of a methodological approach allowing to deal with sampling error when exploring synchrony patterns.

In this note we first illustrate to what extent neglecting sampling error can bias synchrony estimates using published estimates of sampling variance for bird species (Link & Nichols 1994). Second, we present a state space model to quantify overall population synchrony that explicitly account for sampling variance. We illustrate our approach using (i) a published dataset of fish (*Alestes baremoze*) abundance (Tedesco *et al.* 2004) for which sampling variance is known, and (ii) a dataset of cat (*Felis silvestris catus*) abundance for which sampling variance has to be estimated. Then we compare our results with the ones obtain using a more calssical approach that neglect sampling variance.

## 6.3 Ignoring sampling variance bias cross correlation estimates

By sampling error we mean the variability observed in estimates of population size (or indices of it) among temporal or spatial replicates. Samples unit are considered replicates if they occur within a sufficient small time frame that the true population size is unlikely to change between samples. Depending on the sampling protocol sampling error may or may not include variability in the probability of detecting one individual. Here we consider that abundance data collected according to a protocol sufficiently standardized to hold the bias in population size index constant through time. In such conditions, the total temporal

variance of an index of population size can be decomposed into two components : the process variance which represents the magnitude of the variations of the true population size and the sampling variance that represents the magnitude of the variations due to sampling error. It can be shown that as long as sampling variance is additive, constant and independent of population size, and when population size variance as well as sampling variance do not differ between sites, the bias in cross correlation estimates varies with the ratio between sampling variance and the total temporal variance according to the following formula (Worm & Myers 2003) :

$$\rho_{xy} = \hat{\rho}_{xy} \times \frac{\sigma_{proc}^2 + \sigma_{samp}^2}{\sigma_{proc}^2} \quad (6.1)$$

where  $\rho_{xy}$  is the true correlation between two variables  $x$  and  $y$ ,  $\hat{\rho}_{xy}$  is the observed correlation,  $\sigma_{proc}^2$  is the temporal variance in true population size and  $\sigma_{samp}^2$  is the sampling variance. If sampling variance and/or population size variance differ between sites, the proportionality factor between true and observed synchrony is a little bit more complex, but still decreasing if, other things being equal, the average sampling noise increases.

Based on both Eq.6.1 and published estimates of the ratio between sampling and total variance we illustrated the extent of the bias that can be expected when quantifying synchrony among time series of population sizes tainted by a constant and independent sampling error. Link & Nichols (1994) have estimated such a ratio for 98 species of birds. We selected 9 values representative of the entire range of values, and report them on Fig. 6.1. For instance, suppose that we aim to study two perfectly synchronous populations of American Goldfinch. Based on the estimates of the ratio between sampling and total variance reported by Link & Nichols (1994), ignoring sampling variance would lead to estimate a cross correlation of approximatively 0.4 far from the expected correlation of 1. Thus there is clearly a need to account for sampling error when quantifying synchrony patterns.

### **6.3.1 Quantifying overall spatial synchrony in presence of sampling error**

As long as sampling variance is independent, identically distributed and known, formula Eq.6.1 can be used to correct the observed synchrony. However this case is unlikely to be frequently encountered in practice. For instance sampling variance may depend on population

### 6.3. BIAS IN CROSS CORRELATION ESTIMATES

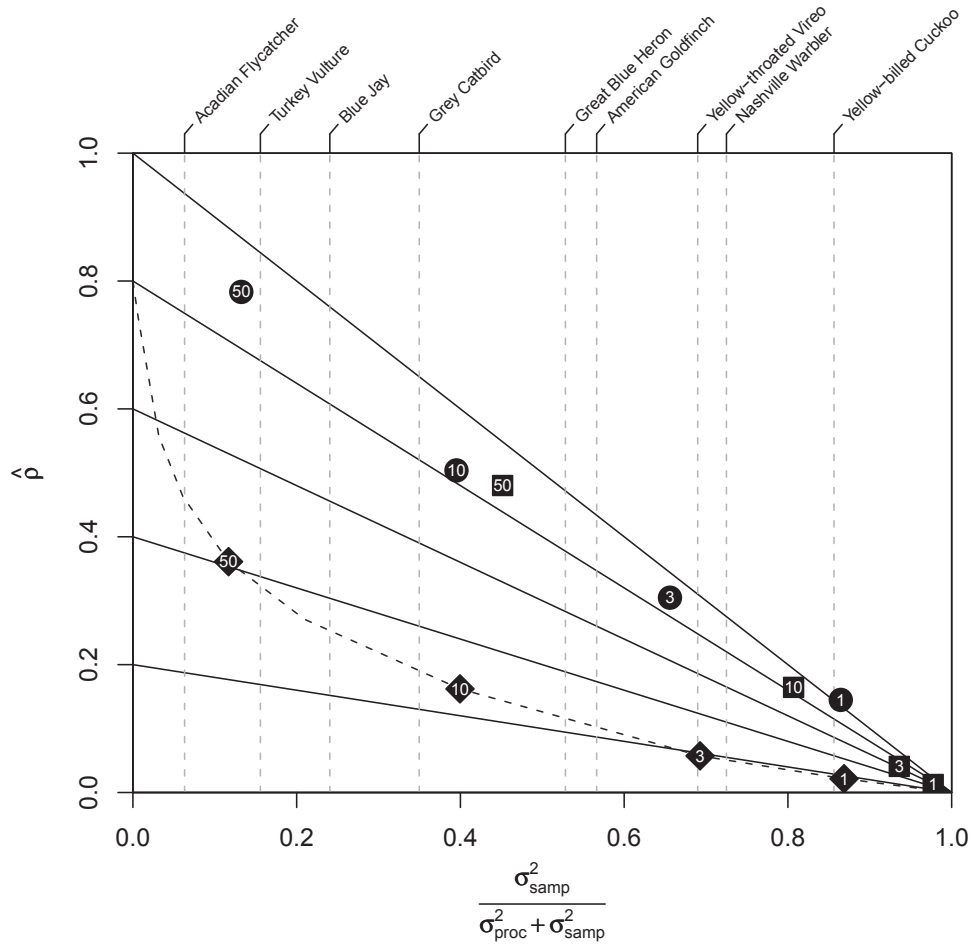


FIGURE 6.1 – Expected correlation among populations ( $\hat{\rho}$ ) with similar process variance in relation to the contribution of the sampling variance  $\sigma_{samp}^2$  (here assumed to be constant and independent) to the total temporal variance  $\sigma_{proc}^2 + \sigma_{samp}^2$ , with  $\sigma_{proc}^2$  the sampling variance (solid black lines). The shade lines in light grey represent the value of this ratio for nine species of birds published in Link & Nichols (1994). The intersection of the solid black lines and the light grey shade lines represent the correlations expected if exploring synchrony pattern among populations of these species without accounting for sampling variance. Black losanges represent the correlation among cat populations obtained by simulation when considering 1, 3, 10 and 50 replicates and Black squares represents the correlation obtained when considering only the sites of Port-Aux-Français and Port-Couvreux. The shade lines in dark grey exemplifies the shape of the relationship expected when the magnitude of the process variances differs among sites (see “Discussion”). The black circles represents the correlation among fish populations obtained by simulations when considering 1, 3, 10 and 50 replicates.

size and hence is not constant through time or sampling intensity (number of replicates) may have varied through time and as a result sampling variance too. Here we present a general and flexible model-based approach to quantify population synchrony among time series of population sizes indices/estimates accounting for sampling variance. We will distinguish two cases often encountered in field studies. We first consider that sampling variance is known a priori and in a second case that synchrony and sampling variance are jointly estimated.

This applies to population sizes that are estimated using standard methods such as distance sampling methods which account for the detectability of the individuals (Buckland *et al.* 1993). In such a case we have an estimate of the population density for each time unit as well as a coefficient of variation reflecting the uncertainty around this estimate. To account for this uncertainty when quantifying population synchrony we propose to use a State-Space framework where we can jointly define the observation and the state processes. The state process models the underlying population dynamics that change population size over time and the observation process links the unobservable true population size to the estimates. Let  $Y_{ij}$  be a random variable log-normally distributed that denotes population densities estimated at site  $i$  at time  $j$  with the uncertainty  $CV_{ij}$ . We consider the following system :

$$Y_{ij} \sim \text{Lognormal}(\mu_{ij}, \sigma_{ij}^2) \tag{6.2}$$

$$\mu_{ij} = f(z_j) + \Phi_{ij}^{GICC} \tag{6.3}$$

where Eq. (6.2) describes the observation process with  $\mu_{ij}$  the unobservable true state to be estimated on the log scale and  $\sigma_{ij}^2 = \log(CV_{ij}^2 + 1)$  is an estimation of the sampling variance *i.e.*, a known parameter. Eq. (6.3) describes the state process where  $f$  is a function of the time ( $z_j = j \forall j$ ) representing a deterministic long-term trend that is shared among populations. Note that  $f$  can be set as a parametric but also as a non parametric function (*e.g.*, a cubic spline) in order to consider complex non-linear trend.  $\Phi_{ij}^{GICC}$  is a stochastic term that describes how stochastic temporal variance (*i.e.*, process variance) is partitioned for site  $i$  between the shared and unshared variations (see discussion in Grosbois *et al.* 2009) after accounting for the long-term trend (Generalized Intra-Class Correlation) :

$$\Phi_{ij}^{GICC} = v_i \times [\sqrt{s} \times \tau_j + \sqrt{1-s} \times \nu_{ij}] \tag{6.4}$$

### 6.3. BIAS IN CROSS CORRELATION ESTIMATES

---

In Eq. (6.4)  $v_i$  is a measure of the stochastic temporal variance of site  $i$ ,  $s$  is the fraction of this variance that is shared among sites ( $s \in [0, 1]$ ),  $\tau_j \sim N(0, 1)$  represents shared variations and  $\nu_{ij} \sim N(0, 1)$  represents unshared variations.

We assume that the  $\tau$ 's and the  $\nu$ 's are independent of each other. We also assume that any two times  $j$  and  $j+n$  ( $n = 1, \dots, N$ ) are exchangeable both within and between populations. If  $s \mapsto 1$ , the shared process pattern would account for a large fraction of the total temporal variance at each site; the time variations in abundance would then be synchronous among the populations. Conversely, if  $s \mapsto 0$ , then the time variations in abundance are asynchronous among the populations. When the magnitude of the temporal fluctuations are similar among sites an alternative parametrization of  $\Phi_{ij}$  can be used :  $\Phi_{ij}^{ICC} = \tau_j \sigma_{shared} + \nu_{ij} \sigma_{unshared}$  where  $\sigma_{shared}^2$  and  $\sigma_{unshared}^2$  represent the amplitude of respectively the shared and unshared fluctuations in population size among sites. Like the  $s$  parameter in Eq. (6.4), the ratio  $ICC = \frac{\sigma_{shared}^2}{\sigma_{shared}^2 + \sigma_{unshared}^2}$  quantifies the strength of the overall population synchrony. It can be shown that in absence of sampling error and as long as the magnitude of the temporal fluctuations are similar among sites then  $ICC$  and cross correlation will provide very closed estimates.  $GICC$  will converge to cross correlation estimates only in absence of sampling error.

The second case that we now consider is when sampling variance is unknown but can be jointly estimated with the process variance. This typically apply to data collected according to a replicated sampling protocol. Instead of having one estimate of the population size per time unit, the sampling method is repeated simultaneously or during a short period of time. Let  $Y_{ijk}$  be a random variable log-normally distributed that denote the  $k^{th}$  measure of population density for site  $i$  at time  $j$ . Updating Eq. (6.2) the observation process becomes :  $Y_{ijk} \sim Lognormal(\mu_{ijk}, \sigma_{s,ijk}^2)$  where the sampling variance  $\sigma_{s,ijk}^2$  (*i.e.*, the variance of the replicates within each time unit) is here an unknown parameter to be estimated. Bayesian methods provide a flexible way to fit such a model. In particular summaries of the posterior distribution can be obtained from the Gibbs sampling algorithm implemented in the software package WinBUGS (Spiegelhalter *et al.* 2003).

## 6.4 Illustrating examples

### 6.4.1 Synchrony in fish populations

Here we revisited a part of the abundance data used by Tedesco *et al.* (2004) to explore intra- and inter-specific synchrony pattern in population dynamics of four West African fishes caused by a Moran effect. More specifically we analysed 24-years time series (1974–1997) of abundance estimates of *Alestes baremoze* collected at three sites (176–367 km) in two different catchment bassins in Cote d’Ivoire. On a given site ( $i$ ) within a given year ( $j$ ) several experimental gill-net fishing ( $K$ ) were conducted at few month intervals. It is worth noting that the number of experimental fishing  $K$  changed from year to year. The data are expressed as catch per unit effort ( $CPUE_{ijk}$ ), which is the number of fish caught in  $100\text{m}^2$  of net per night at a given site during a given year and a given experimental fishing. As it cannot be estimated with the data available from Côte d’Ivoire samples the sampling variance was estimated from data of very similar river systems (Mali-Guinea) having similar fish species community (including *Alestes baremoze*) and sampled with the same technique. Assuming it is constant on the log scale Tedesco *et al.* (2004) report an estimates of sampling variance of 0.21 for one experimental fishing.

We considered the following observation process for the mean  $CPUE_{ijk} : Y_{ijk} \sim N(\mu_{ijk}, \sigma_s^2)$  with  $Y_{ijk} = \log(CPUE_{ijk} + 0.2)$  where 0.2 is the minimal non-zero value found in the series (Tedesco *et al.* 2004) and  $\sigma_s^2 = 0.21$  is the estimated sampling variance for a typical experimental fishing. In accordance with Tedesco *et al.* (2004) we used a stochastic Gompertz model to describe the inter-annual dynamics of the fish populations. As the magnitude of the temporal variations of fish abundance are closed among the study sites we considered the following state process to quantify the strength of the synchrony among fish populations :

$$\mu_{ijk}^* = c\mu_{i(j-1)k}^* + \Phi_{ij}^{ICC} + \gamma_{ijk} \quad (6.5)$$

where  $\mu_{ijk}^* = \mu_{ijk} - (a + bz_j)$ ;  $a + bz_j$  represents a linear long term trend in fish abundance shared by the study sites;  $c\mu_{i(j-1)k}^*$  is the stochastic Compertz model (as defined by Dennis & Taper 1994) where the parameter  $0 \leq c \leq 1$  represent the intensity of the density-dependence; and  $\gamma_{ijk} \sim N(0, \sigma_\gamma^2)$  is a random term that account for the difference in the experimental fishing ( $k$ ) within each year  $j$  at site  $i$ .

## 6.4. ILLUSTRATING EXAMPLES

---

We performed Monte Carlo simulations in order to compare the results obtained with our state–space model to the ones of a more classical approach in which sampling variance is neglected or only partially accounted for. Indeed when abundance data are collected according to a replicated sampling protocol, the replicated samples ( $k$ ) are often averaged in order to reduce sampling variance ( $\frac{\sigma_s^2}{K}$ ). Based on the model parameter estimates we generated replicated time series of population size ( $Y^P$ ). First, for each site  $i$  and time  $j$ , we averaged  $K$  replicates of population  $\bar{Y}_{ij} = \frac{1}{K} \sum_{k=1}^{k=K} Y_{ijk}^p$  drawn at random in a normal distribution :  $Y_{ijk}^P \sim N(\hat{\mu}_{ij}^*, \sigma_s^2)$  with  $\hat{\mu}_{ij}^* = \hat{c}\hat{\mu}_{ij-1}^* + \hat{\Phi}_{ij}^{ICC}$ . Second we fitted a Gompertz model to each set of time series that has been previously de–trended using linear models. Third we computed the mean cross correlation at lag 0 within each set of residuals of the Gompertz models. Finally we performed  $P=1000$  simulations for different value of  $k$   $\{1,3,10,50\}$  and compute for each parameter the mean of its  $P$  estimates.

### 6.4.2 Synchrony in cat populations

The second illustrating example is based on an original dataset of cat abundance collected at four sites of the Grande Terre Island of the Kerguelen Archipelago (sub–Antarctic) from 1996 to 2007 (Say *et al.* (2002a); unpublished data). The sampling protocol used is based on the collection of replicated count data within field session of 7–10 days all year round. Based on the climate dynamics we can distinguish two seasons per year : (1) the ‘Summer’ from November to April and (2) the ‘Winter’ from May to October. At each site a permanent linear transect delimited by coloured posts was established. Typically, during a field session at a given site and during a given time (corresponding to a given season in a given year), the transect was covered by a single observer several times per day. Each time the transect was walked, the total number of adult cats detected by the observer on either side of the transect was recorded. The transect was covered at least twice a day. There were always at least two hours between successive samplings; we assumed that this time interval was sufficient for avoiding non-independence in the data (Say *et al.* 2002b). Thus, the data are expressed as the total number of adult cats ( $N_{ijkl}$ ) observed during a given count ( $l^{th}$  replicate) in a given field session ( $k$ ), at a given time ( $j$ ) at a given site ( $i$ ). Overall, 1496 transect counts were performed during the study period. Each site was visited approximately every three months, but due to climatic and logistical constraints, the order and the frequency of the visits changed from one season to the next *i.e.*, varying number of field sessions within each



site–time.

We show that the relationship between  $Var(N_{ijkl})$  and  $E(N_{ijkl})$  has a quadratic form, leading us to assume that the distribution of the counts within the field sessions, *i.e.*, the observation process, can be approximated by :  $N_{ijkl}|G_{ijkl} \sim Poisson(\lambda_{ijkl} \times G_{ijkl})$  with  $G_{ijkl} \sim Gamma(\theta^{-1}, 1)$  where  $G_{ijkl}$  is an unobserved random variable having a gamma distribution of mean 1 and variance  $\theta^{-1}$ . It follows that the marginal distribution of  $N_{ijkl}$  is then negative binomial (Bliss & Fisher 1953) with mean  $E(N_{ijkl}) = \lambda_{ijkl}$  and variance  $Var(N_{ijkl}) = \lambda_{ijkl} + \frac{\lambda_{ijkl}^2}{\theta}$  where  $\lambda_{ijkl}$  is the mean number of cats sighted during the  $l^{th}$  replicate of the  $k^{th}$  field session at time  $j$  at site  $i$ , and  $\theta$  is an unknown constant independent of  $\lambda$  that accounts for the over–dispersion of the data in comparison with the Poisson model. Contrary to fish data the magnitude of temporal variations in abundance of cat strongly differ from site to site. Thus we use the  $\Phi^{GICC}$  estimator to quantify population synchrony in abundance of cat populations. More specifically we considered the following state process for the mean abundance of cats  $\lambda_{ijkl}$  :

$$\log(\lambda_{ijkl}) = \log(dist_{ijkl}) + a + bx_j + \Phi_{ij}^{GICC} + \gamma_{ijk} \quad (6.6)$$

where  $\log(dist_{ijkl})$  is an offset variable with  $dist_{ijkl}$  defined as the distance covered by the observer during a given count. This aims to account for the likely increase in the number of cats sighted with the distance covered.  $a + bx_j$  is a linear function of the time where  $x_j = j \forall j$ , which accounts for a long–term trend in cat abundance shared among sites Say *et al.* (2002b).  $\gamma_{ijk} \sim N(0, \sigma_\gamma^2)$  is a random term that accounts for the difference in the average abundance of cats between the field sessions ( $k$ ) within each time  $j$  at site  $i$ .

We performed Monte Carlo simulations in order to compare the results obtained with our state–space model to the ones of a more classical approach in which sampling variance is neglected or only partially accounted for. For each site  $i$  and time  $j$ ,  $k$  replicates of population size were drawn at random in a Negative binomial distribution :  $N_{ij}^P \sim NB(\hat{\lambda}_{ij}, \hat{\theta})$  with  $\hat{\lambda}_{ij} = \exp(\hat{a} + \hat{b}x_j + \hat{\Phi}_{ij}^{GICC})$ , and averaged within each time unit :  $\bar{N}_{ij}^P = \frac{1}{K} \sum_{k=1}^{k=K} \log(N_{ijk}^P + 1)$ . Then we de–trended each set ( $p$ ) of time series using linear model and finally computed the mean cross correlation at lag 0 among each set of residuals. We performed  $P=1000$  simulations for different value of  $k$   $\{1,3,10,50\}$  and computed for each parameter the mean of its  $P$  estimates.

## 6.5 Results

To fully specify our Bayesian models we provided non-informative priors to all of the parameters. Specifically, we chose uniform distributions on  $\{-10,10\}$  for  $a$ ,  $b$  and on  $\{0,1\}$  for  $c$  and  $s$ ; and a uniform distribution on  $\{0,10\}$  for the  $v_i$ 's. The prior distributions for the hyperparameters were chosen as inverse-gamma with both parameters equal to 0.001 for  $\sigma_\gamma^2$ ,  $\sigma_{shared}^2$ ,  $\sigma_{unshared}^2$ , and as an exponential with inverse scale parameter equal to 1 for  $\theta$ . All priors were selected as sufficiently vague in order to induce little prior knowledge. Generally, if the data are informative enough, the likelihood dominates the non informative priors, and the results are closed to the one of a frequentist analysis.

Summaries of the posterior distributions were obtained using MCMC methods implemented in the WinBUGS 1.4 software (Lunn *et al.* 2000). For both state-space models we generated two chains of length 575,000 and discarded the first 75,000 as burn-in. To reduce their autocorrelation, we thinned the chains by taking all 25<sup>th</sup> values. In order to check the robustness of our results, we carried out a sensitivity analysis with regard to the choice of prior distributions. A number of alternative prior combinations resulted in only minimal changes in the posterior results. Convergence of the Markov chains was assessed using the Gelman and Rubin statistic (Gelman *et al.* 2003, pp.294-298). We found that the resulting Markov chains exhibited good mixing and moderate autocorrelation.

Using our state space models we found strong pattern of synchrony in poisson (mean=0.83, sd=0.15) and cat (mean=0.80, sd=0.14) populations. Neglecting sampling variance, *i.e.*, when using cross correlations with  $k=\{1,3,10,50\}$  replicates, leads to underestimate the strength of the spatial synchrony pattern (Fig. 6.1). For the fish populations the synchrony estimates are respectively mean(sd) : 0.16(0.13), 0.30(0.11), 0.5(0.09), 0.78(0.04). For the cat populations the synchrony estimates are respectively : 0.02(0.09), 0.06(0.09), 0.16(0.09), 0.36(0.09). When considering only the sites of PAF and POC the synchrony estimates are respectively 0.02(0.22), 0.05(0.21), 0.19(0.20), 0.47(0.13).

Parameter estimates of the state-space models fitted on the fish and the cat datasets are given in Tab. 6.1 and Tab. 6.2 respectively. Standardized residuals of the fish and the cat models fall respectively within the intervals  $[-1.28;1.01]$  and  $[-2.34;3.27]$  suggesting a good fit of the models to the data.

Parameters	Detrended	Non-detrended
$a$	1.53(0.37)	1.09(0.25)
$b$	-0.03(0.03)	-
$c$	0.72(0.22)	0.83(0.12)
$\sigma_{shared}^2$	0.04(0.02)	0.048(0.02)
$\sigma_{unshared}^2$	0.009(0.01)	0.006(0.007)
$\sigma_{shared}^2 / (\sigma_{shared}^2 + \sigma_{unshared}^2)$	0.83(0.15)	0.87(0.11)
$\sigma_{\gamma}^2$	0.012(0.07)	0.012(0.07)

TABLE 6.1 – Summary of the parameter estimates (posterior mean(sd)) of the state space models fitted on the fish dataset, with and without accounting for a long term trend shared by the study sites.

Parameters	Estimates
$a$	-3.73(0.29)
$b$	0.04(0.01)
$v_{paf}$	0.77(0.21)
$v_{pjda}$	1.65(0.31)
$v_{poc}$	0.71(0.22)
$v_{rat}$	0.19(0.12)
$s$	0.80(0.14)
$\theta$	5.22(0.69)
$\sigma_{\gamma}^2$	0.14(0.03)

TABLE 6.2 – Summary of the parameter estimates (posterior mean(sd)) of the state space models fitted on cat dataset

## 6.6 Discussion

Previous studies have mainly used cross correlation at lag 0 to quantify spatial population synchrony and only few of them have corrected the correlation estimates to account for sampling variance according to Eq. 6.1 (Tedesco *et al.* 2004). In a recent work Ward *et al.* (2010) developed a multivariate state space model to explore meta-population structure including synchrony pattern, in which sampling variance is explicitly accounted for. These approaches constituted the two main solution available to account for sampling variance when quantifying population synchrony. However they all assumed that sampling variance is independent of population size, a condition rarely met in population survey. As illustrated with the cat dataset the state space models presented in this study offers the possibility to accommodate for non-normal distribution of sampling error.

Using a Hierarchical State-Space Model in which process and sampling variances are separately defined we showed that the temporal fluctuations in abundance of both fish and cats populations are strongly synchronized. The strength of these synchrony patterns falls within the range of values found in other studies exploring the impact of climate conditions on population dynamics. For instance, Ranta *et al.* (2006) report synchrony estimates among populations of Least weasel (*Mustela nivalis*), Pine marten (*Martes martes*) and Red fox (*Vulpes vulpes*) ranging 0.5 to 1 for spatial scales similar to the ones explored here. As expected the results of the Monte Carlo simulations that we performed based on the model parameter estimates clearly show that ignoring sampling variance would have not permit to highlight these patterns. As illustrated in Fig. 6.1, when process variances are comparable among sites the bias in cross correlations estimates increases linearly with the contribution of the sampling variance to the total temporal variance. For instance, when the magnitude of the process and sampling variances are close, the cross correlation is underestimated by 50 percent whatever its true value. But when the magnitude of the process variances strongly differs among the study sites such as for the cat dataset, a larger bias is expected (Fig. 6.1). In all the cases, when the ratio between sampling and total temporal variance is large, as it is the case when we considered only one replicate of cat abundance per time unit, the synchrony estimates fall near zero. Thus, we showed, based on real data, that neglecting sampling variance can lead to completely mask a synchrony pattern, and this whatever its strength.

In their analysis of the fish dataset Tedesco *et al.* (2004) corrected cross correlation for

sampling variance *a posteriori* (*i.e.*, after having estimated the parameters) according to the formula of Worm & Myers (2003). However, because they assume sampling variance to be constant on the log scale they have been constraint to select a fixed number of replicates within each time period, *i.e.*, to work with a balanced subset of the data, to cope with the homoscedasticity assumption. In addition, as often encountered an estimate of the overall synchrony was obtained by averaging the cross-correlations over all possible pairs of sites, but without accounting for their respective uncertainties. By accounting for sampling variance at the observation level the Hierarchical State–Space model used here overcome these difficulties. Indeed, by doing so all the available data are included in the analysis and all the model parameters are adjusted for sampling variance. Moreover, tacking advantage of the MCMC sampling we were able to derive a credible interval around the overall population synchrony estimates including the uncertainty relative to the parameters estimated as a whole *i.e.*, long–term trend, process variance and synchrony.

In accordance with the literature our results showed that neglecting sampling variance leads to overestimate the strength of the density dependence (Freckleton *et al.* 2006). Moreover, we also show that ignoring a long–term trend in population size shared by the study sites leads to underestimate the density dependence (see Tab. 6.1). Altogether our results confirm that ignoring sampling variance lead to spurious estimates of the strength of the spatial synchrony among populations. This increases the difficulty to identify the mechanisms beyond synchrony. Using our state–space model we estimated a synchrony among the fish populations of 0.83 (and a density dependence estimates of 0.7) that is very close to the correlation of 0.84 reported by Tedesco *et al.* (2004) among the annual discharges index of the correspondent basins. This observation is consistent with the probable role of the hydrological conditions on the dynamics of the fish populations and thus suggests that the Moran effect is acting. This is reinforced by the fact that the studied populations are living in different river systems, *i.e.*, disconnected populations, excluding dispersal as a synchronising agent. However it is straightforward that such a demonstration of a Moran effect would have not been possible by considering the synchrony and the density dependence estimates of respectively 0.39 and 0.1 obtained when sampling variance is neglected.

Considering (i) the absence of cat predator on the Kerguelen archipelago and (ii) the strong genetic structure among the cat populations (suggesting low dispersal among population Pontier *et al.* 2005), climate appears to be a good candidate to explain the synchrony

## 6.7. CONCLUSION

---

(0.8) observed among the cat populations. Note that the climatic hypothesis is reinforced considering that spatial synchrony in key climatic variables such as temperature and precipitations has been shown to be higher than 0.5 at spatial scale similar to our study (Koenig 2002). But as dispersal can not be excluded by design in this system, further studies are needed to try to assess the relative contribution of these factors. It would be interesting to assess whether the climatic conditions are influential on the individual survival. Moreover the assessment of the spatial extent of cat population synchrony would provide some information regarding the possible role of dispersal. This could be achieved by writing in Eq. (6.4) the fraction of shared stochastic temporal variance (the  $s$  parameter) as a function of the distance between a focal population and all other populations (see discussion in Grosbois *et al.* 2009). However a larger number of sites than studied here is required to fit such a model. This reinforces the idea that identification of the underlying mechanisms of synchronization in nature is a difficult task.

## 6.7 Conclusion

To sum up, this study illustrates the extent of the bias in cross correlation expected when neglecting sampling variance. In particular, we showed that when the contribution of sampling variance to the total temporal variance is large ignoring sampling variance can completely mask a synchrony pattern. The state-space model presented in this study provides a flexible way to quantify the strength of synchrony patterns from most type of population size data encountered in field studies including over-dispersed count data. By explicitly modelling the synchronous and asynchronous components of variation in population size, this model offers new possibilities to explore the underlying mechanisms of population synchrony. We strongly encourage further studies aiming at quantifying the strength of population synchrony to account for uncertainty in population size estimates.

## Acknowledgments

We thank the French Polar Institute Paul–Emile Victor (IPEV) for financial support (programmes 279) and all field workers involved in the monitoring of the cat population since 1995 on Kerguelen.

### 6.8 Discussion complémentaire

Contrairement à l'analyse réalisée sur des séries temporelles d'abondance de poissons, nous n'avons pas intégré de terme de densité dépendance dans le modèle utilisé pour quantifier la synchronie, dans les fluctuations d'abondance des populations de chats. En effet, au moment où j'ai réalisé ces analyses, je ne disposais pas de solutions statistiques me permettant de modéliser la densité dépendance à partir de séries temporelles d'abondance répliquées et incomplètes. La rareté des jeux de données répliqués en écologie explique en partie pourquoi peu de modèles ont été développés pour analyser ce type de données. L'approche couramment utilisée dans ce cas consiste à ajuster un modèle de densité-dépendance sur les moyennes des répliquats pour chaque site et pas de temps. Mais dans ces conditions nous aurions perdu une très grande source d'information, cette approche ne prenant pas en compte explicitement l'erreur de mesure. Cette dernière aurait complètement masqué le patron de synchronie. La contrainte était que nous devions garder les répliquats pour accéder à la variance d'échantillonnage. Compte tenu de la grande variabilité des comptages, j'ai choisi de négliger la densité-dépendance afin de pouvoir tirer partie des répliquats pour quantifier le patron de synchronie. Il en sera de même dans le prochain chapitre où nous chercherons les variables pouvant être à l'origine de ce patron. Notons qu'une étude récente de Dennis *et al.* (2010) propose maintenant une méthode pour estimer les patrons de densité-dépendance, à partir de séries temporelles répliquées. Elle confirme que l'information contenue dans les répliquats améliore nettement les estimations des paramètres du modèle. Mais l'approche de Dennis *et al.* (2010) ne sera pas directement applicable aux données de Kerguelen du fait des données manquantes et des sessions de terrain non chevauchantes (cf. Chapitre 2).





# 7

## Spatial synchrony in populations of an introduced predator on the Kerguelen archipelago

H. SANTIN-JANIN, B. HUGUENY, O. GIMENEZ & D. PONTIER  
*Article en préparation*

### 7.1 Préambule

---

La mise en évidence d'un patron de synchronie dans les fluctuations d'abondance des populations de chats sur la Grande Terre constituait une première étape. En utilisant la méthodologie présentée au chapitre précédent, nous allons rechercher les mécanismes qui peuvent être à l'origine du patron de synchronie observé. On rappelle ici que cette analyse se basera, comme au chapitre précédent, sur les taux de rencontre des chats. Il s'agira d'identifier les variables qui sont associées aux variations temporelles de la composante de synchronie estimée. Nous chercherons également à identifier les facteurs qui, à l'inverse, peuvent tendre à désynchroniser les variations spatio-temporelles d'abondance des populations locales de chats.

## Abstract

The invasion of Sub-Antarctic Islands by alien predators such as the domestic cat (*Felis silvestris catus*) has led in many cases to disastrous effects on the native avifauna. Identification of the biotic and/or abiotic factors and the underlying mechanisms that determine population dynamics of cat are thus critical conservation issues. Here, we explored the synchrony of temporal fluctuations in cat abundance between 1996 and 2007 at four sites on the Grande Terre Island of the Kerguelen Archipelago that have contrasting availability of prey species. We chose to use a Bayesian framework to take advantage of replicated count data to separately estimate sampling and process variance, which is critical for the rigorous quantification of population synchrony. We found a high level of synchrony ( $s = 0.84[0.41; 0.97]_{95\%}$ ) between the temporal fluctuations in the abundance of the four local populations of cat, indicating that abundance is not primarily influenced by the richness in prey species. We show that temporal fluctuations in food resource availability (INDVI) for the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), which is the main prey of the cat, are also synchronized among the study sites ( $ICC_{indvi} = 0.70[0.52; 0.84]_{95\%}$ ), and are related to temporal fluctuations in temperature conditions ( $r = 0.6$ ). Moreover, we show that the temporal variation in the summertime estimate of the synchronous component of cat abundance is related to the annual vegetation production (INDVI), with a two-year time lag, and to the wintertime temperature conditions of the preceding years ( $R^2 = 0.73$ ). These results suggest that the ‘Moran effect’ can synchronize cat populations through the effects of climate on trophic web pathways. Because synchrony is related to the risk of metapopulation extinction, this result should be taken into consideration in both theoretical and empirical studies that attempt to design management strategies to control the cat population and thereby restore endangered seabird populations.

### 7.2 Introduction

Biological invasions are a major concern in ecology and conservation, especially on the Southern Indian Islands (Nogales *et al.* 2004, Bergstrom *et al.* 2009). The Sub–Antarctic Islands are particularly vulnerable to perturbations because of their simplified trophic webs and high level of endemic animal and plant species. Terrestrial predators are naturally absent in these ecosystems. When introduced, they can have a highly detrimental impact on seabird species because these species generally lack the adaptations to cope successfully with terrestrial predators (Lack 1968, Moors *et al.* 1992). Introduced predators also have an indirect impact on seabirds because they increase the incidence of nest switching and divorce, which can result in the loss of several breeding years (Bried & Jouventin 1999). The domestic cat (*Felis silvestris catus*) is one of the most threatening species because of its opportunistic diet behaviour (Moors & Atkinson 1984, Dowding & Murphy 2001, Stattersfield & Capper 2000). Its impact on native avifauna was found to be the most dramatic on islands where alien preys co-occurred (Atkinson 1985). The control and eradication of cats has been undertaken on several islands (Nogales *et al.* 2004), but these programs can lead to new problems when the trophic cascades associated with the removal of the species are neglected (Bergstrom *et al.* 2009, Duffy *et al.* 2007, Rayner *et al.* 2007, Zavaleta *et al.* 2001). One of the most striking examples is the deleterious explosion of rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) numbers on Marion Island following cat eradication (Bergstrom *et al.* 2009). This effect is well known and has been called the mesopredator release effect (Courchamp *et al.* 1999, Zhang *et al.* 2006, Rayner *et al.* 2007, Soulé *et al.* 1988); however, more subtle predator–prey interactions may exist (Pontier *et al.* 2008, 2010). These unanticipated results highlight the need for informing management decisions with comprehensive assessments of the biology of the target species and of their functional relationships and interactions with all species of the ecosystem. This is especially critical in light of ongoing climate change, which may alter the structure and functioning of local ecosystems (Tylianakis *et al.* 2008).

The case of the Kerguelen Archipelago is unique because the management of invasive species is made difficult by the size (6600 km<sup>2</sup>) and inaccessibility of the largest island, Grande Terre. After the introduction of about four cats on Grande Terre (Derenne 1976), the cats have largely colonized the island (Pascal 1980) and now constitute a population of about 7000 individuals (Say *et al.* 2002b). Such a rapid expansion was possible because the presence of rabbits, which constitute the main prey of cats during winter when most seabirds

## CHAPITRE 7. SPATIAL SYNCHRONY IN CAT POPULATIONS

---

are offshore, allowed the cats to survive (Pontier *et al.* 2002) and to spread (Moors *et al.* 1992, Gaucel *et al.* 2005). While cats have not caused the extinction of seabird species on the Kerguelen Archipelago, they threaten several burrowing petrel species on Grande Terre (Weimerskirch *et al.* 1989).

The objective of this paper is to explore the spatio-temporal fluctuations of cat abundance and, particularly, the pattern of synchrony. This study is part of a program that aims to identify the biotic and/or abiotic factors and the underlying mechanisms that determine cat population dynamics. Long-term cat monitoring was initiated at four sites on Grande Terre in 1996. The four sites, separated by 30 to 60 km, contrast each other in terms of their prey availability : (1) only rabbits all year round, (2) rabbits and seabirds all year round, and (3) rabbits all year round and seabirds during the breeding season. Pontier *et al.* (2002) showed that cat diets differ among sites according to the spatial heterogeneity of prey species. This provides an opportunity to analyse the cat population to determine whether it is mainly driven by local prey-predator interactions or by some other factor acting on a larger spatial scale. According to the Moran theorem (Moran 1953, Royama 1992), if two populations share the same linear density-dependent structure, they will display spatial synchrony, providing that they are influenced by a density-independent factor that is spatially synchronized. On the Kerguelen Archipelago, if climate is influential in population dynamics, then it is expected to induce strong spatial synchrony over the relatively short distances that were considered in this study (Koenig 2002). Climate can affect cats directly *e.g.*, through temperature-mediated mortality, but also indirectly. Given that rabbits are the main prey of cats on Grande Terre (Pontier *et al.* 2002), and that rabbit abundance is known to strongly depend on the amount of available food resources (Cabezas & Moreno 2007), which is influenced by meteorological variables such as air temperature (Ichii *et al.* 2002), it is likely that the climate can synchronize cats population through its effect on the trophic web pathways (see Haynes *et al.* 2009 for an example). However, local features may reduce climatically driven spatial synchrony if they result in populations that differ in their density-dependent relationships (Engen & Saether 2005, Hugueny 2006); this could be the case if populations differ in terms of the availability of prey species.

The strength of spatial synchrony may shed light on some important population processes, so it should be estimated as accurately as possible. In particular, the spatial covariance of demographic processes may be a critical determinant of the stability and persistence of

## 7.3. MATERIAL AND METHODS

---

metapopulations (Chesson & Warner 1981, Goodman 1987, Harisson & Quinn 1989, Hanski & Woiwod 1993); therefore, it should be considered in cases of cat population management. Estimation of spatial synchrony ideally includes the consideration of sampling variance, which is expected to bias estimates of population synchrony (Yoccoz & Ims 2004). However, this problem is only accounted for in a few studies (*e.g.*, Tedesco *et al.* 2004). Here, we use a Bayesian framework to take advantage of the replicated count data collected at the four study sites from 1996 to 2007 to estimate both sampling and process variances. We quantify the strength of the covariance between cat population fluctuations by splitting the temporal variations in abundance (process variance) into synchronous and asynchronous components. The role of the spatial variations of cat diet (Pontier *et al.* 2002) in structuring the estimated components of asynchrony is discussed. Then we assess whether the time variations of the estimated component of synchrony are related to time variations in climate conditions and annual biomass production.

## 7.3 Material and methods

### 7.3.1 Study area

*Situation* – The Kerguelen Archipelago (48°28′–50°S, 68°28′–70°35′E) is located in the Southern Indian Ocean and lies approximately on the Antarctic Polar Frontal Zone. The main island, Grande Terre, is partly covered by an ice cap.

*Climate* – Climatic conditions are cold, wet and windy. For the period 1977–1986, the average annual temperature was  $4.9 \pm 0.2$  °C (Météo-France, Port-aux-Français). During the same period, precipitation occurred frequently (on average  $187 \pm 25$  days.year<sup>-1</sup>) with a mean of  $762 \pm 136$  mm.year<sup>-1</sup>. There are on average  $53.9 \pm 13.4$  days per year with snow on the soil. Because of the frequent ( $133 \pm 20$  days.year<sup>-1</sup> of wind greater than 24 m.s<sup>-1</sup>) and strong (monthly maximum average  $45.8 \pm 3.8$  m.s<sup>-1</sup>, but can reach up to 69 m.s<sup>-1</sup>) winds, the nebulosity and water vapour concentration remain high for most of the year. The climate dynamics have an annual cycle (from November of year  $t$  to November of year  $t + 1$ ). We can distinguish two seasons per year : (1) the ‘Summer’ from November to April and (2) the ‘Winter’ from May to October.

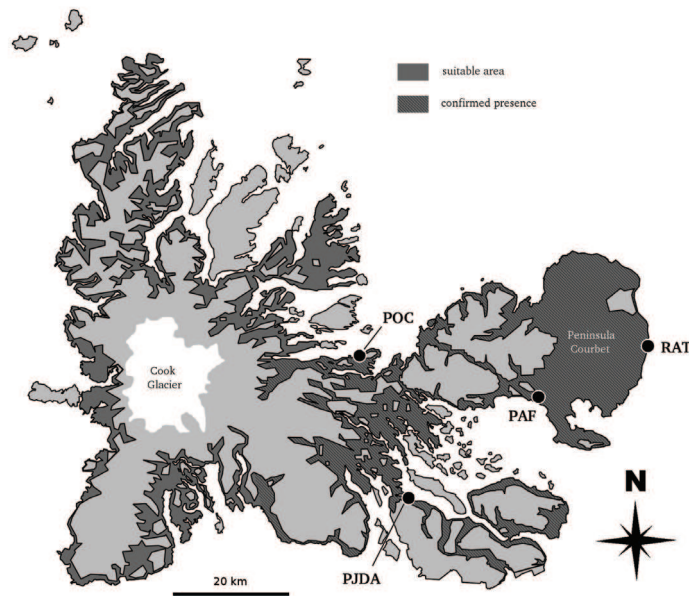


FIGURE 7.1 – Location of the study sites on the Courbet peninsula (Grande Terre Island of Kerguelen Archipelago) : Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC), Ratmanoff (RAT). The centre of the island is occupied by an ice cap (Cook Glacier). The *dark grey* area denotes the suitable area for cats, *i.e.*, vegetated areas under 300 m asl. Hatching denotes the area where the presence of cats has been proven.

*Background* – The rabbits were released on the Kerguelen Archipelago in 1874 in at least three sites (Kidder 1876). In the absence of autochthon herbivorous species, they have rapidly colonized the main island and currently occupy the entire vegetated area under 200 m *asl* where deep soils allow burrowing.

Cats were introduced at the scientific station of Port-aux-Français (PAF) in the 1950 *s.* A rapid expansion of the population occurred in the following years (Pascal 1980). By 1974, cats occupied 20 % of Grande Terre Island, mainly at the Courbet Peninsula. Today cats appear to be widely distributed across Grande Terre, except in the south-western part (Peninsula Rallier-du-Baty) and above 300 m *asl* where rabbits are not present because the vegetation is sparse or absent (Fig. 7.1).

### 7.3.2 Data collection

*Cat abundance* – We collected cat abundance data at Port-Aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT) from 1996 to 2007 (see

### 7.3. MATERIAL AND METHODS

transects information					cat diet		
site	time period covered	transect length	posts intervals (m)	NDVI pixels	birds %	rabbits %	mice %
PAF	1996–2007	4.5	100	80	07.06 ±0.03	88.27 ±0.04	3.31 ±0.02
PJDA	1997–2007	2.7	100	35	03.20 ±0.01	89.81 ±0.04	6.95 ±0.03
POC	2000–2007	3.5	50	37	00.60 ±0.00	99.37 ±0.0	0.00
RAT	1998–2007	5	50	80	25.10 ±0.04	31.44 ±0.12	38.36 ±0.12

TABLE 7.1 – Summary of transect information and diet composition of cats living in the Kerguelen Archipelago (from Pontier *et al.* 2002).

Fig. 7.1). The four study sites differ in prey availability : rabbits only throughout the year at PJDA, rabbits and birds throughout the year at RAT, and rabbits throughout the year and birds during their reproductive period at POC and PAF. The cats’ diet varies among sites, according to the availability of prey species (see Tab. 7.1 from Pontier *et al.* 2002). At each site, we established a permanent linear transect delimited by numbered and coloured posts at 50–100 m intervals (see Tab. 7.1). Transects at PJDA and RAT were established along the coast, approximately 500 m from the sea. Transects at PAF and POC were directed toward the interior land. Typically, during a field session of 7–10 days at a given site and during a given season, the transect was covered by a single observer several times per day. Each time the transect was walked, the total number of adult cats detected by the observer (using binoculars, Leica 7×42) on either side of the transect was recorded. The transect was covered at least twice a day (between 04 : 30 at sunrise and 17 : 30 at sunset), except during rain or snow. There were always at least two hours between successive samplings; we assumed that this time interval was sufficient for avoiding non-independence in the data (Say *et al.* 2002b). Thus, the data are expressed as the total number of adult cats observed during a given count in a given field session, season and year (Fig. 7.2). Overall, 1496 transect counts were performed during the study period (250 at PAF, 509 at PJDA, 164 at POC, and 573 at RAT). Each site was visited approximately every three months, but due to climatic and logistical constraints, the order and the frequency of the visits changed from one season to the next (Tab. 7.2).

*Vegetation production* – We used the remotely sensed Normalized Difference Vegetation Index, which is based on reflectance measurements in the red and near infra-red part of the electromagnetic spectrum (Reed *et al.* 1994, Myneni *et al.* 1995), to analyse vegetation patterns at the four study sites. Santin-Janin *et al.* (2009) showed that the NDVI is a suitable



Year	Season	PAF	PJDA	POC	RAT	Total
1996	S	4	0	0	0	4
1996	W	4	0	0	0	4
1997	S	2	0	0	0	2
1997	W	4	3	0	0	7
1998	S	10	31	0	17	58
1998	W	0	23	0	9	32
1999	S	17	23	0	23	63
2000	S	29	30	8	28	95
2000	W	10	28	20	11	69
2001	S	29	69	10	37	145
2001	W	17	10	15	17	59
2002	S	13	54	33	24	124
2002	W	2	14	6	18	40
2003	S	21	55	29	38	143
2003	W	15	36	0	44	95
2004	S	20	22	0	64	106
2004	W	3	5	0	61	69
2005	S	0	32	19	7	58
2005	W	0	20	0	26	46
2006	S	16	21	0	45	82
2006	W	27	11	0	27	65
2007	S	7	10	12	62	91
2007	W	0	12	12	15	39
Total		250	509	164	573	1496

TABLE 7.2 – Number of counts performed at Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT) for each time period.  $W$  stands for the winter season and  $S$  to the summer season.

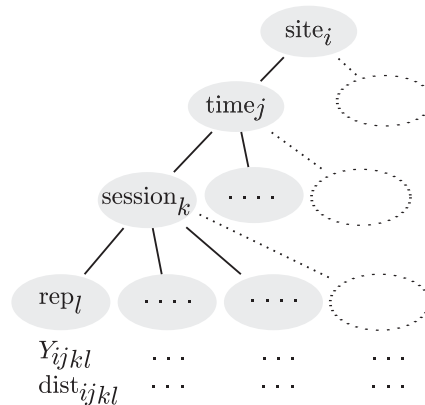


FIGURE 7.2 – Diagram illustrating the stratification of the data.  $Y_{ijkl}$  is the number of cats sighted during the  $l^{th}$  count (replicates) during the  $k^{th}$  field session at site  $i$  at time  $j$  and  $dist_{ijkl}$  is the distance covered by the observer during the corresponding count.

### 7.3. MATERIAL AND METHODS

---

proxy for the vegetation phenology of the Kerguelen Archipelago. All freely available datasets (Pettorelli *et al.* 2005) do not entirely cover our study period; thus, we used monthly composite images gathered by the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) and the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) of the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) to obtain a long-term NDVI time series. For each study site, we extracted NDVI values from the Pathfinder AVHRR Land (PAL) 8 km dataset spanning the 1983–2001 period for pixel overlapping of the transects used to monitor cat populations. Note that no PAL–NDVI data are available for the years 1991 and 1994. From the 1 km MODIS dataset, we extracted NDVI values spanning the 2001–2008 period for pixels that were both free of water bodies and contained within the previously selected PAL–NDVI pixels. Spatial scaling of the two datasets was performed by selecting the maximum MODIS–NDVI values. The good agreement between the PAL and MODIS data (Brown *et al.* 2006, Gallo *et al.* 2005) allowed us to centre and scale the two time series for each study site  $i$ , and then merge them into a long term NDVI time series, hereafter called  $\text{NDVI}_i$ . Although the NDVI data had been pre-processed to decrease the errors associated with satellite measurement, some noise was still present in the data (Pettorelli *et al.* 2005). Thus, as recommended by Reed *et al.* (1994), the four  $\text{NDVI}_i$  time series were filtered using a non-linear running median line-smoothing algorithm (Tukey 1977). Based on the method of Pettorelli *et al.* (2005), we assessed the yearly production of vegetation at each site ( $\text{INDVI}_i$ ) by summing the smoothed  $\text{NDVI}_i$  values within each year.

*Meteorological variables* – At high latitudes, plant growth is mainly limited by air temperature, *i.e.*, vegetation production increases with temperature (Myneni *et al.* 1997, Badeck *et al.* 2004). Thus, we used the daily records of mean air temperature ( $T$ ) in degrees Celsius at Port–Aux–Français (Météo–France, see Fig. 7.1), which are the only data available on the Kerguelen, to study the effect of climate on the yearly production of vegetation. Based on the work of Koenig (2002), who showed that spatial autocorrelation in temperature can be higher than 0.5 at a spatial scale similar to that of our study,  $T$  is assumed to reflect time variations in the mean air temperature at the island scale. We also used the daily records of mean wind speed ( $W$ ) in kilometres per hour ( $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ ) collected from 1983 to 2007 to compute a climatic index ( $CI$ ), which reflects the increase in energetic expenditures with increasing wind speed (temperature being equal) for endothermic animals (Osczevski & Bluestein 2005).

### 7.3.3 Statistical analyses

Because the counts were performed by a single observer, two field sessions could not be performed simultaneously at two different sites. Thus, we needed to scale the time series, *i.e.*, we pooled the data according to a certain time scale that allowed us to compare the variations in the time series among the four sites. Because of the attributes of both the climate dynamics and the biological cycle of seabirds that go offshore during the winter period, we discretised the time into two six-month seasons (see the ‘Study Area’ Subsection). Note that this discretisation imparts a structure to the data, *i.e.*, we can have several field sessions in a given season at a given site (see Fig. 7.2). Because the number of field sessions differs among seasons and years, variances are expected to vary accordingly. We will account for this specificity when quantifying cat population synchrony.

*Quantification of population synchrony*– The sampling protocol used in this study is based on the collection of replicated data, *i.e.*, several estimates of cat abundance for a given time, site and field session (see Fig. 7.2). Assuming the abundance of adult cats is constant during the field sessions (7–10 days), the variance of the counts within each field session is an estimation of the sampling variance. Using a hierarchical approach, we were able to separately estimate sampling and process variances. This is a key issue when addressing shared and unshared variation in a time series of population abundance, *i.e.*, quantifying population synchrony (Grosbois *et al.* 2009). This approach avoids under- or over-estimation of the process variance, and as a consequence, it avoids under- or over-estimation of the index of population synchrony, which depends both on the difference in magnitude and on the possible correlation of sampling errors among the sites. In such a context, the quantification of population synchrony for the four sites can be achieved by splitting up the process variance into a temporal variance component shared by the sites ( $\sigma_{shared}^2$ ) and a site-specific temporal variance component ( $\sigma_{unshared}^2$ ), and then computing the intra-class correlation :  $ICC = \frac{\sigma_{shared}^2}{\sigma_{shared}^2 + \sigma_{unshared}^2}$ . ICC quantifies the fraction of the total process variance ( $\sigma_{shared}^2 + \sigma_{unshared}^2$ ) that is accounted for by a pattern shared by all sites. However, under this parameterisation, the ICC method assumes that the magnitude of the temporal variations is identical across sites. As this is not the case in this study (Fig. 7.3), we preferred to use the generalisation of the ICC proposed by Grosbois *et al.* (2009) to describe more complex demographic structure.

Let us define  $Y_{ijkl}$  to be the number of cats sighted during the  $l^{th}$  count of the  $k^{th}$  field

### 7.3. MATERIAL AND METHODS

---

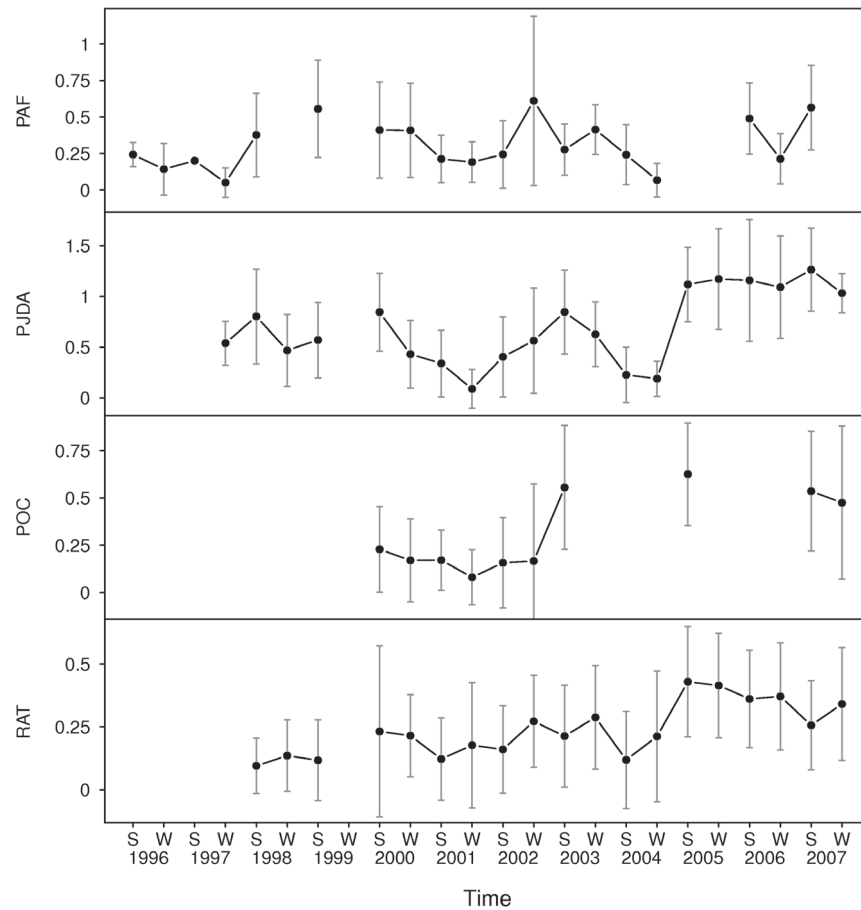


FIGURE 7.3 – Time variations in the number of observed cats per km [log transformed using  $\log(x + 1)$ ] averaged over counts and field sessions for each year–season at the four study sites (Port–aux–Français, Port–Jeanne–d’Arc, Port–Couvreur and Ratmanoff). ‘S’ and ‘W’ stand respectively for summer and winter. The *grey* bars represent the respective standard deviation of the observed means on the logarithmic scale.

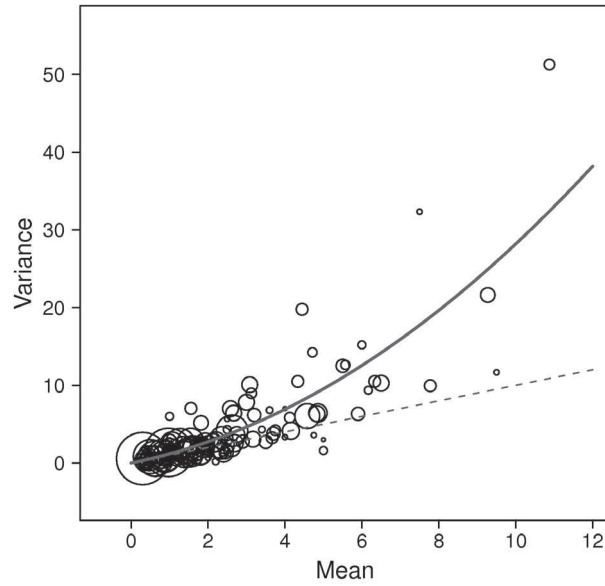


FIGURE 7.4 – Relationship between the mean and the variance of the number of cats observed within each field session (see text for details). The size of the circles is proportional to the number of counts performed within the field sessions. The *dashed* line represents the theoretical relationship under the Poisson assumption, *i.e.*,  $\text{Var}(Y) = E(Y)$ . The *solid* line represents the relationship between the mean and variance of the number of observed cats within each field session, assuming that they are drawn from a negative binomial distribution ( $\text{Var}(Y_i) = \mu_i + \frac{\mu_i^2}{\theta}$ ). This was obtained by fitting a linear model to the variance of the number of observed cats within each field session, with the average number of cats observed during each field session as the offset variable and the square of the average number of cats observed during each field session as the explanatory variable ( $\hat{\theta} = 5.49$ ).

session at time  $j$  (*i.e.*, a given season within a given year) at site  $i$  (see Fig. 7.2). As we used replicated count data, we studied the relationship between the mean and the variance of the counts ( $Y_{ijkl}$ ) within the field sessions. Fig. 7.4 shows that the dispersion of the data is greater than that predicted by the Poisson model, *i.e.*,  $\text{Var}(Y_{ijkl}) > E(Y_{ijkl})$ . The relationship has a quadratic form, which suggests that the distribution of the counts within the field sessions can be approximated by :

$$Y_{ijkl} \mid G_{ijkl} \sim \text{Poisson}(\lambda_{ijkl} \times G_{ijkl}), \quad G_{ijkl} \sim \text{Gamma}(\theta^{-1}, 1) \quad (7.1)$$

where  $G_{ijkl}$  is an unobserved random variable having a gamma distribution of mean 1 and variance  $\theta^{-1}$ . It follows that the marginal distribution of  $Y_{ijkl}$  is then negative binomial (Bliss & Fisher 1953) with mean :

### 7.3. MATERIAL AND METHODS

---

$$E(Y_{ijkl}) = \lambda_{ijkl} \quad (7.2)$$

and variance,

$$\text{Var}(Y_{ijkl}) = \lambda_{ijkl} + \frac{\lambda_{ijkl}^2}{\theta} \quad (7.3)$$

where  $\lambda_{ijkl}$  is the mean number of cats sighted during the  $l^{\text{th}}$  count of the  $k^{\text{th}}$  field session at time  $j$  at site  $i$ , and  $\theta$  is an unknown constant independent of  $\lambda$  that accounts for the overdispersion of the data in comparison with the Poisson model. We considered the following generalized linear mixed model (Bolker *et al.* 2009) for the mean abundance of cats  $\lambda_{ijkl}$  :

$$\log(\lambda_{ijkl}) = \log(\text{dist}_{ijkl}) + a + bx_j + \Phi_{ij} + \gamma_{ijk} \quad (7.4)$$

where  $\log(\text{dist}_{ijkl})$  is an offset variable with  $\text{dist}_{ijkl}$  defined as the distance covered by the observer during a given count. This aims to account for the likely increase in the number of cats sighted with the distance covered.  $a + bx_j$  is a linear function of the time where  $x_j = j \forall j$ , which accounts for a long-term trend in cat abundance shared among sites (Say *et al.* 2002b).  $\gamma_{ijk} \sim N(0, \sigma_\gamma^2)$  is a random term that accounts for the difference in the average abundance of cats between the field sessions ( $k$ ) within each time  $j$  at site  $i$ .  $\Phi_{ij}$  is a stochastic term that describes how total stochastic temporal variance (*i.e.*, total process variance) is partitioned for site  $i$  between the shared and unshared variations after accounting for the long-term trend :

$$\Phi_{ij} = v_i \times [\sqrt{s} \times \tau_j + \sqrt{1-s} \times \nu_{ij}] \quad (7.5)$$

In Eq. 7.5  $v_i$  is a measure of the total stochastic temporal variance of site  $i$ ,  $s$  is the fraction of stochastic variance shared among sites ( $s \in [0, 1]$ ),  $\tau_j \sim N(0, 1)$  represents shared variations and  $\nu_{ij} \sim N(0, 1)$  represents unshared variations. We assume that the  $\tau$ 's and the  $\nu$ 's are independent of each other. We also assume that any two times  $j$  and  $j + n$  ( $n = 1, \dots, N$ ) are exchangeable both within and between populations. For instance, if  $s \mapsto 1$ , the shared process pattern would account for a large fraction of the total temporal variance at each site ; the time variations in cat abundance would then be synchronous among the populations. Conversely, if  $s \mapsto 0$ , then the time variations in cat abundance are asynchronous among the

populations.

Estimating the parameters of such a model in a frequentist framework would require us to maximize the likelihood by integrating over the random effects. This is a problem involving a high dimensional integral that could be addressed by using approximations. We preferred to adopt a Bayesian approach using MCMC sampling. To fully specify our Bayesian model we needed to provide prior distributions for the parameters to be estimated. As we did not have any *a priori* information relative to the value of the unknown parameters, we used non-informative prior. Specifically, we chose uniform distributions on  $\{-10,10\}$  for  $a$  and  $b$  and a uniform distribution on  $\{0,1\}$  for  $s$ . We chose uniform distributions on  $\{0,10\}$  for the  $v$ 's. The prior distributions for the hyperparameters were chosen as inverse-gamma, with both parameters equal to 0.001 for  $\sigma_\gamma^2$ , and as an exponential with inverse scale parameter equal to 1 for  $\theta$ . Summaries of the posterior distributions were obtained using MCMC methods implemented in the WinBUGS 1.4 software (Lunn *et al.* 2000). We generated two MCMC chains of length 575,000 and discarded the first 75,000 as burn-in. To reduce their autocorrelation, we thinned the chains by taking all 25<sup>th</sup> values. The runs took approximately 28 hours on a PC equipped with an AMD Athlon 64 dual processor and 4 GB of RAM. We carried out a sensitivity analysis with regard to the choice of prior distribution for  $a$ ,  $b$ ,  $v$ ,  $\theta$  and  $\sigma_\gamma^2$ . A number of alternative prior combinations resulted in only minimal changes in the posterior results. Use of MCMC sampling provided a natural way to handle missing data (see Tab. 7.2 and Fig. 7.3); for each MCMC iteration we simply drew a value for each missing observation based on the posterior distributions. At the end, we then had a sequence of best guesses for the missing data points that was based on the rest of the model.

*Model validation* – Convergence of the Markov chains was assessed using the Gelman and Rubin statistic, which compares the within and between variability of chains started at different and dispersed initial values with regard to the posterior means of the corresponding parameters (Gelman *et al.* 2003, pp.294–298). We found that the resulting Markov chains exhibited good mixing and moderate autocorrelation. To evaluate the fit of the model we checked that the standardized residuals had a constant variance and ranged between  $\pm 2$ . Moreover, to assess the robustness of the estimates of all parameters against the non-random occurrence of missing values (27 % of the data) in the dataset, we ran the same model on a subset of the data that only included data collected at RAT, PAF and PJDA from

### 7.3. MATERIAL AND METHODS

---

summer 2000 to summer 2007 (1075 counts with only 6.25 % of missing data). This allowed us to compare the estimates of the parameters of interest and their relative uncertainty. The relative uncertainty  $u$  in the estimate of a given parameter is given by :

$$u = \frac{q_{97.5} - q_{2.5}}{q_{50}} \quad (7.6)$$

where  $q_{2.5}$ ,  $q_{50}$  and  $q_{97.5}$  refer, respectively, to the 2.5%, 50% and 97.5% quantiles of the posterior distribution of the parameter of interest (Saether *et al.* 2007).  $u$  is only reliable for relative comparisons between parameter estimates; for instance,  $u_a > u_b$  means that the parameter  $a$  is more difficult to estimate than  $b$ .

To check that the exchangeability of any two times,  $j$  and  $j + n$  ( $n = 1, \dots, N$ ), was satisfied both within and between populations, we computed the first lag autocorrelations ( $\rho_i$ ) of all  $\Phi_i$  ( $i^{\text{th}}$  row of the matrix of posterior means of  $\Phi$ , see Eq. 7.5) and tested whether they were significantly different from 0. Then, to check that the temporal variations in the abundance of cats were not associated with time variations in the sampling effort, we computed the correlation coefficient between the number of counts performed at a given site and time and the average number of cats per km that was estimated by the model.

*Synchronization through a Moran effect* – Our aim was to determine whether the synchrony of cat populations could be climatically driven. Identification of the underlying mechanisms of synchronization of cat populations requires the analysis of variations in cat abundance on an annual basis because this time scale is in accordance with the life cycle of cats. More precisely, we used the summer estimates of the component of synchrony, hereafter called  $\hat{S}$  (posterior means of the  $\tau$ 's, see Eq. 7.5), because it is the best proxy for the number of sexually mature cats. We suspect the following mechanism : the production of rabbits within a given year  $t$ , conditioned by the production of vegetation within year  $t$ , should increase cat survival during winter and allow an improved body condition of the cats at the beginning of summer  $t + 1$ ; this could lead to a high percentage of cats reproducing during the summer in year  $t + 1$  and thus to a high number of adults ( $> 1$  year old) in the summer of year  $t + 2$ . We also expected that cat abundance in year  $t + 2$  is likely influenced by the cold and windy winter of year  $t + 1$ . In addition to the difficulty of obtaining rigorous estimates of time variations in rabbit numbers (Marchandeaun *et al.* 2006), the strong logistical constraints of the Kerguelen Archipelago have precluded the long-term monitoring of rabbit abundance.



However, Cabezas & Moreno (2007) showed that food availability is a major factor affecting rabbit density. Thus, we hereafter use the time variation of biomass production at each study site as a linear proxy of the time variation in rabbit numbers, *i.e.*, the number of rabbits is assumed to increase with vegetation production.

To assess whether the ‘Moran effect’ can synchronize cat populations, we first quantified the strength of the synchrony of time fluctuations in the yearly production of vegetation among the study sites. We fitted a linear mixed model within a Bayesian framework, with  $INDVI_i$  as the response variable, a constant to be estimated ( $\alpha$ ) as fixed effect and the year as the random effect. To fully specify our model, we used non-informative prior distributions for the parameters to be estimated. Specifically, we chose uniform distributions on  $\{-10,10\}$  for  $\alpha$  and inverse-gamma with both parameters equal to 0.001 for the hyperparameters  $\sigma_{year}^2$ , which is the variance of the random effect, and for  $\sigma_{res}^2$ , which is the residual variance. We generated two MCMC chains of length 375,000 and discarded the first 75,000 as burn-in. To reduce their autocorrelation we thinned the chains by taking all 15<sup>th</sup> values. We found that the resulting Markov chains exhibited good mixing and moderate autocorrelation. In comparison with the cat abundance data, the magnitude of the temporal variations in  $INDVI_i$  was similar among sites. Thus, based on the outputs of the model we quantified the fraction of temporal variance in  $INDVI_i$  shared among study sites by computing the following Intra-Class Correlation :

$$ICC_{indvi} = \frac{\sigma_{year}^2}{\sigma_{year}^2 + \sigma_{res}^2} \quad (7.7)$$

where  $ICC_{indvi}$  has the same property as the  $s$  parameter in Eq. 7.5. From this model, we also derived the component of time variation in the yearly production of vegetation that is shared among the four study sites, hereafter called  $\overline{INDVI}$ .

Second, we assessed whether time variations in  $\overline{INDVI}$  are positively related to time variations in daily mean air temperature. A classical approach used to scale two variables that are not on the same time resolution (in this case, daily for temperature and annual for  $\overline{INDVI}$ ) is to average the raw values of the variable with the highest resolution according to the time resolution of the other variable, *e.g.*, averaging the daily data of mean air temperature within each year. The major problem with this approach is the averaging of both the true signal and the noise associated with local variations, *i.e.*, daily variations that are not

### 7.3. MATERIAL AND METHODS

---

of interest when studying multi-annual variations. Ignoring such features by using the raw signal in the analysis could mask a true relationship that might exist between the two scaled variables. Thus we used the wavelet method to reduce the noise in the  $T$  time series (Percival & Walden 2000). In particular, we decomposed the time series on a scale by scale basis using a Daubechie discrete wavelet transform and applied soft thresholding to the wavelet coefficients according to the procedure of Donoho (1995). As a wavelet transform deconstructs the original signal into the sum of independent components without gaps or overlap, the deconstruction process is mathematically reversible. Thus, we computed the inverse wavelet transform on the approximation coefficients and on the altered detail coefficients to obtain a de-noised signal ( $T'$ ) of the daily mean air temperature that could then be averaged within each year ( $\overline{T}$ ). We then computed the coefficient of correlation between  $\overline{T}$  and  $\overline{INDVI}$ .

Third, we computed a climatic index ( $CI$ ), which is expected to reflect the negative effect of temperature conditions on the over-winter survival of cats :  $CI = 13.12 + 0.6215 \times T - 11.37 \times W^{0.16} + 0.3965 \times T \times W^{0.16}$ . We fitted a linear model with  $\hat{S}$  as the response variable, and  $\overline{INDVI}$  with a two-year time lag and  $\overline{CIW}$  with a one-year time lag as the explanatory variables. We tested the effects of  $\overline{INDVI}$  and  $\overline{CIW}$  using likelihood ratio tests. To examine the role of climate in the synchrony of cat populations, we also computed the correlation coefficient between  $\overline{T}$  and  $\hat{S}$  with a two-year time lag.

*Description of the asynchronous pattern in cat population abundance* – To assess whether the differences in the time variation of abundance among populations was related to differences in the cats' diet we applied a principal component analysis (PCA) to the asynchronous components that were estimated by the model (posterior means for each  $\nu_{ij}$ ) for the four study sites (see Eq. 7.5). We used the correlation circle of the PCA to explore synchrony patterns at the local scale, *i.e.*, exploring the synchrony between pairs of sites that remained after accounting for the time variations shared by all the study sites. Then we discussed the structure highlighted by the PCA in relation to the spatial heterogeneity of cat diet described by Pontier *et al.* (2002).

All graphics and model diagnostics were performed using R (R Development Core Team 2009) statistical software, as well as R2WinBUGS (Sturtz *et al.* 2005) and Coda (Plummer *et al.* 2004) packages.

## 7.4 Results

*Quantification of population synchrony* – We found good agreement between the numbers of cats.km<sup>-1</sup> observed and estimated with the generalized linear mixed model (Fig. 7.5). The standardized residuals had constant variance and all ranged between  $-2.34$  and  $3.27$ , which suggests a good fit of the model to the data. The variance between field sessions for each site–time was relatively small (posterior median  $\pm$  SD ;  $0.14 \pm 0.03$ ) with regards to the magnitude of the site–specific temporal variances (Tab. 7.3). The slope of the long–term trend in cat numbers was very small ( $0.04 \pm 0.01$ ). The time variations in the abundance of local populations of cats were strongly correlated ( $s = 0.84 \pm 0.14$ , Figs. 7.5–7.6). The autocorrelations performed on each  $\Phi_i$  were all not significant (all p-values  $> 0.05$ ). Including of only the data collected on PAF, PJDA and RAT from summer 2000 to summer 2007 (corresponding to 75% of the original dataset) resulted in an average change of  $\pm 0.18$  for the median of the parameters estimated and an average increase of 0.39 in the relative uncertainty of all but one parameter ( $v_{RAT}$ ). Tab. 7.3 provides a summary of the parameters estimated for both the whole dataset and the reduced dataset. The temporal variations in the abundance of cats were not associated with temporal variations in the sampling effort ( $r = -0.002$ ,  $df = 66$ ,  $p = 0.98$ ).

*Synchronization through a Moran effect* – The time variations in the yearly production of vegetation ( $INDVI_i$ ) were synchronous among the study sites ( $ICC_{indvi} = 0.70[0.52; 0.84]_{95\%}$ ). They were associated with time variations in the within–year average temperature ( $r = 0.60$ ,  $p = 0.02$ ). Time variations in the summer estimates of the component of synchrony ( $\hat{S}$ ) were significantly related to time variations in  $\overline{INDVI}$  with a two–year time lag ( $F_{1,7} = 17.39$ ,  $p < 0.01$ ; Fig. 7.7) and to  $\overline{CIW}$  with a one–year time lag ( $F_{1,7} = 9.7$ ,  $p = 0.01$ ). Contrary to expectations, the effect of  $\overline{CIW}$  on  $\hat{S}$  was negative (slope =  $-2.12$ ,  $se = 0.48$ ). Time fluctuations in  $\overline{INDVI}$  and  $\overline{CIW}$  explained 73% of the temporal variance in  $\hat{S}$ . The partial R-squared for  $\overline{INDVI}$  and  $\overline{CIW}$  was respectively 0.75 and 0.58. We did not find any significant relationship between  $\overline{T}$  and  $\hat{S}$  ( $r = 0.27$ ,  $p = 0.4$ ) with a two–year time lag.

*Description of the asynchronous pattern in cat population abundance* – The estimated asynchronous component accounted for 16% of the total variance in cat abundance. The first two components of the PCA accounted for 74% of the variance of the estimated asynchronous

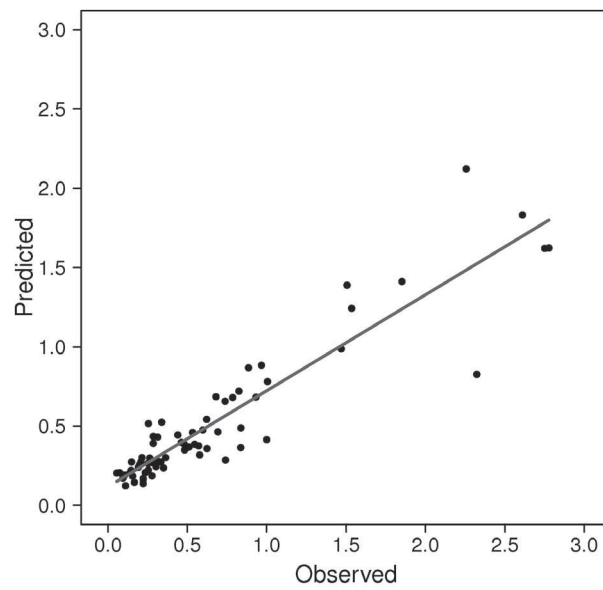


FIGURE 7.5 – Relationship between the average number of cats per km that were observed and predicted for each site and time (year–season) by the synchronous component of the generalized linear mixed model (see text for details).

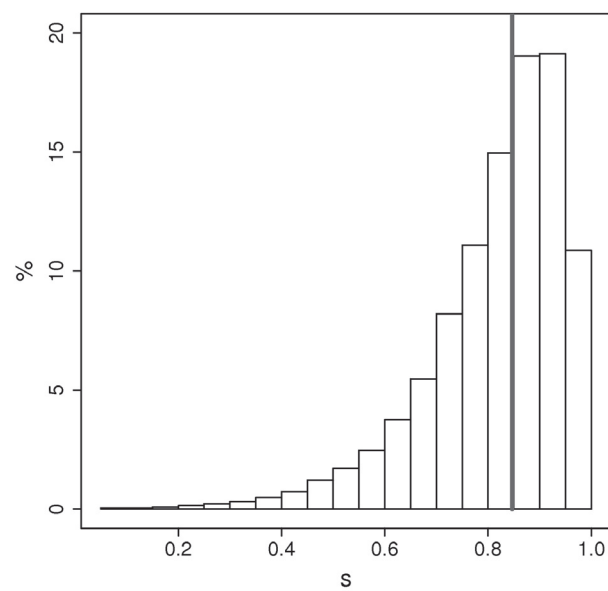


FIGURE 7.6 – Posterior distribution of the synchrony parameter  $s$ . The *solid* bar represents the median (0.84) of the distribution.

	Estimates from the whole dataset				Estimates from the reduced dataset			
	Mean	SD	Median [CI <sub>95%</sub> ]	u	Mean	SD	Median [CI <sub>95%</sub> ]	u
$v_{paf}$	0,777	0,211	0,754 [0,432;1,263]	1,101	0,635	0,252	0,605 [0,226;1,216]	1,633
$v_{pjda}$	1,651	0,319	1,61 [1,144;2,403]	0,782	1,67	0,377	1,616 [1,095;2,552]	0,901
$v_{poc}$	0,719	0,223	0,693 [0,356;1,23]	1,260	-	-	-	-
$v_{rat}$	0,197	0,122	0,183 [0,014;0,473]	2,502	0,309	0,150	0,294 [0,051;0,648]	2,029
$a$	-3,731	0,297	-3,728 [-4,332;-3,156]	0,315	-3,377	0,283	-3,37 [-3,954;-2,83]	0,331
$b$	0,046	0,015	0,047 [0,015;0,076]	1,299	0,04	0,025	0,041 [-0,011;0,089]	2,438
$\sigma_\gamma^2$	0,147	0,036	0,144 [0,086;0,229]	0,995	0,094	0,034	0,090 [0,041;0,174]	1,482
$s$	0,804	0,1458	0,841 [0,413;0,979]	0,672	0,671	0,226	0,723 [0,136;0,969]	1,15
$\theta$	5,227	0,696	5,168 [4,043;6,751]	0,524	5,862	0,946	5,757 [4,308;8,035]	0,647

TABLE 7.3 – Summary of the statistics for the posterior distributions of the models fitted to the whole dataset (left) and to the reduced dataset (right), which contained only 6.25 % missing values. Reported statistics are the estimated mean, standard deviation (SD), median, 95 % credible interval [CI] and the relative uncertainty. The acronyms for the site names stand for the following : Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT).

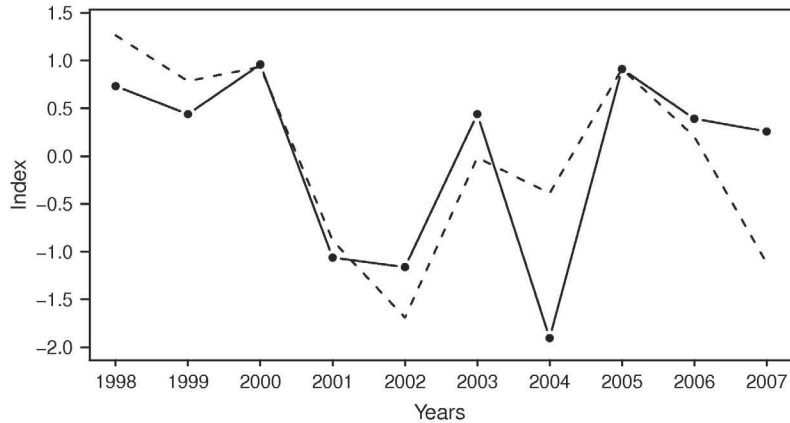


FIGURE 7.7 – Time variation of the summer estimates of the synchronous component of cat abundance ( $\hat{S}$ ) (solid line) and of the annual production of vegetation with a two-year time lag (dashed line). Both time series have been centred and scaled.

components (see Figs. 7.8–7.9), *i.e.*, 12% of the total variance in cat abundance. The correlation circle of the PCA showed that the estimated asynchronous components for PJDA and POC were negatively correlated with the first principal component, whereas this correlation was positive for PAF; the estimated asynchronous component for RAT strongly differed and mostly contributed to the second principal component. According to the correlation circle, two populations (PJDA and POC) exhibited high correlation between their asynchronous components, suggesting that they display a higher spatial synchrony than the other couple of populations.

## 7.5 Discussion

*Quantification of overall population synchrony* – An approach commonly used to quantify spatial synchrony among populations is to compute the raw cross-correlations at lag 0 among regular time series of (log) population sizes or (log) yearly changes in (log) population sizes (Post & Forchhammer 2002, Lindström *et al.* 1996). A major problem with this approach is the lack of accounting for sampling error, although such error is expected to decrease the synchrony estimate (Yoccoz & Ims 2004). Moreover, an estimate of the overall synchrony is obtained by averaging the cross-correlations over all possible pairs of sites, but without accounting for their respective uncertainties (Paradis *et al.* 2000). The non-independence

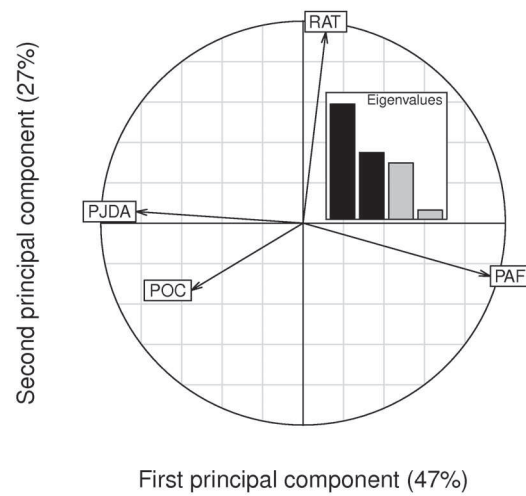


FIGURE 7.8 – Correlation circle representation of the principal component analysis performed on the asynchronous components predicted by the model for Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT) (see text for details).

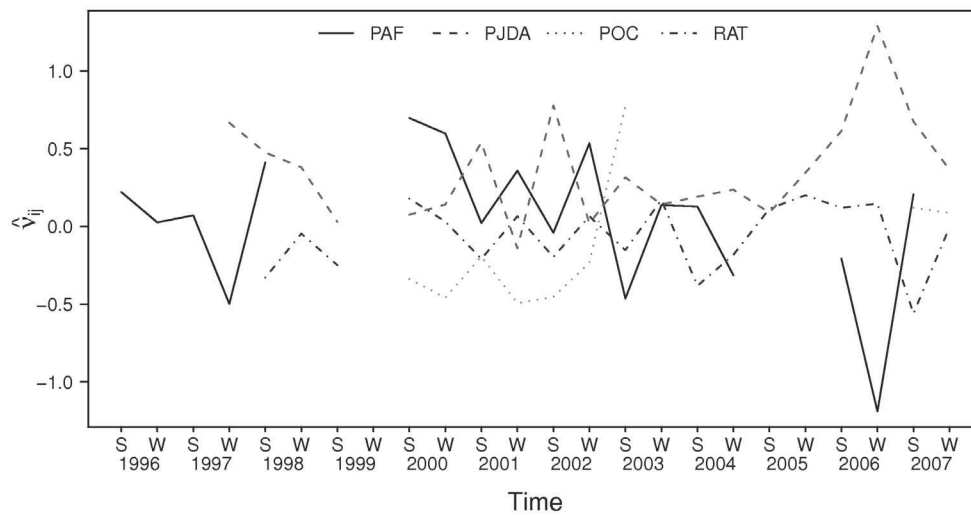


FIGURE 7.9 – Asynchronous components estimated by the model ( $\nu_{ij}$ ) for Port-aux-Français (PAF), Port-Jeanne-d’Arc (PJDA), Port-Couvreux (POC) and Ratmanoff (RAT). ‘S’ and ‘W’ stand for summer and winter, respectively.

## 7.5. DISCUSSION

---

of the correlations increases the difficulty of estimating the uncertainty associated with the computation of the global correlation. Engen & Saether (2005) overcome some of these difficulties by using a model-based approach, which allows quantification of synchrony between pairs of time series that only partially overlap in time. However, this approach is restricted to populations for which a full census is obtained, *i.e.*, in which the sampling error can be ignored (Saether *et al.* 2007). Both the sampling protocol based on the collection of replicated count data and the model used in this study permit us to fill these gaps. Using a hierarchical approach we were able to cope with the irregular time series, to separately estimate sampling and process variances and to quantify the overall population synchrony. We took advantage of MCMC sampling to derive a 95% credible interval around the global estimate of the cat population synchrony that includes the uncertainty relative to the parameters estimated as a whole, *i.e.*, long-term trend, process variance, sampling error and generalized Intra-Class Correlation. Moreover, by explicitly modelling the synchronous and asynchronous components, our approach provides the opportunity to assess the contribution of any variable to each of these components. The approach followed here quantifies the overall population synchrony, but pairwise comparisons for examining the decrease in synchrony with distance can be made by using the estimates of our model, *i.e.*, detrended and regularized time series that are unbiased by sampling error. Such analysis would require a larger number of sites than studied here.

*Application to spatio-temporal fluctuations in cat abundance* – The weak tendency of cat abundance to increase in the long term suggests, in agreement with Say *et al.* (2002b), that cat population is at equilibrium on Grande Terre. After accounting for this long-term trend in the decomposition of the temporal variance, we found a high level of synchrony ( $s = 0.84[0.41; 0.97]_{95\%}$ ) among the temporal variations in the abundance of the four local populations of cat. Given the large dispersion of the data, ignoring sampling error would likely not have permitted us to highlight the strength of the synchrony among time variations in the abundance of cat populations. Note that even if we do not detect any significant autocorrelation in the  $\Phi_i$ 's, we cannot totally exclude the presence of an autocorrelation that could partly contribute to this pattern. The reduced dataset, which contained only 6.25% missing values, also supports the pattern of large scale synchrony. It provides a smaller, but still strong, estimate of  $s$  ( $0.67[0.14; 0.97]_{95\%}$ ) and suggests a weak effect of the missing values



on the general pattern. Note that in the reduced dataset, the parameters are typically more difficult to estimate, likely because this set contains 25% fewer data. The strength of the cat population synchrony falls within the range of values found in other studies that explored the impact of climate conditions on population dynamics. For example, Grenfell *et al.* (1998) estimated a correlation of  $r = 0.68$  between two time series of soay sheep (*Ovis aries*) abundance; Tedesco *et al.* (2004) provided average estimated correlation between temporal variations in the raw log-abundance of four species of river fishes of 0.58, and of 0.88 when accounting for sampling error.

*Asynchrony in cat populations* – The asynchronous component of temporal variations at RAT, which is the site where the cat diet is the most diverse (Pontier *et al.* 2002), strongly differs from those of other sites. RAT is the only site where cats can find both rabbits and seabirds all year round. It is likely that the presence of seabirds benefits the cats when rabbit number is low and thus contributes to desynchronize this population. The opposition between the asynchronous components of PAF those of PJDA and POC is probably due to the presence of shelter and complementary sources of food at the scientific station of PAF that can help cats during extreme climatic events. However, the among-site difference in the asynchronous components that was estimated by the model accounts for only a small part (12%) of the total temporal fluctuations in cat abundance. Thus these components do not seem to induce a sufficient heterogeneity in the demographic parameters of cat populations to notably affect the pattern of synchrony. These results suggest that cat populations are mainly driven by a factor acting at a large spatial scale (up to 60 km), rather than by local predator-prey interactions.

*Underlying mechanisms of synchrony vs. asynchrony* – Three non-mutually exclusive factors can synchronize population dynamics (Liebhold *et al.* 2004) : (i) biotic interaction between nomadic predators and their prey; (ii) individual dispersal; and (iii) climatic forcing due to spatially correlated environmental conditions (Royama 1992, ‘Moran Effect’). The synchrony of time fluctuations in the yearly production of vegetation among the four study sites and the scale of the observed spatial synchrony are in accordance with a ‘Moran effect’. This hypothesis is reinforced by the absence of cat predators and by the significant genetic structure between the sites (Pontier *et al.* 2005) that excludes the dispersal of cats between populations as an explanation for synchrony.

## 7.5. DISCUSSION

---

The correlation between  $\hat{S}$  and  $\overline{INDVI}$  with a two-year time lag and the correlation between  $\overline{T}$  and  $\overline{INDVI}$  suggests that climate could synchronize cat populations through its impact on the trophic web pathways. Stodart & Myers (1966) showed that the presence of green food enhances rabbit reproduction, and conversely that its absence greatly reduces the number and size of litters produced. Consequently, it is likely that the production of vegetation/rabbits during a year  $t$  improves the body condition and winter survival of cats. A good body condition would permit females to reproduce early and at a high rate (*i.e.*, high litter size and/or number of litters) during summer  $t + 1$ . Improved reproduction could lead to a high number of adult cats in summer of year  $t + 2$ . The negative correlation found between  $\hat{S}$  and with a one-year time lag was not expected in our scenario, but Rödel *et al.* (2004) showed that winter temperature conditions have a high impact on the winter survival of rabbits. It is thus likely that cold and windy winters (corresponding to very low values of  $\overline{CTW}$ ), which are critical for both cats and rabbits, actually benefit the cats by facilitating access to their main food resource. An alternative hypothesis is that the time variations in  $INDVI$  are correlated to time variations in another factor not tested here that can itself explain time variations in cat abundance. Further studies are needed to test these hypotheses. Furthermore, the strengths of the spatial synchrony in  $INDVI$  and in cat abundance are similar as would be expected if a Moran effect is acting (Royama 1992). Note that because meteorological variables are only recorded at PAF, the effect of temperature conditions on vegetation production and cat abundance are likely underestimated. This could partly explain why we did not detect any significant relationship between  $\hat{S}$  and  $\overline{T}$  with a two-year time lag. Overall, these results confirm the importance of rabbits in the cat populations' dynamics, and also underline that climate is a key factor for introduced species that had not been selected for in such hard conditions. However, further studies are needed to gain a deeper understanding of the mechanisms by which the 'Moran effect' can act to synchronize cat populations (Moran 1953, Royama 1992, Hugueny 2006). In particular, it would be interesting to analyse the form and intensity of the density-dependence of the cat population growth rate on both an annual and a seasonal basis. Such an analysis of the density-dependent pattern requires the use of a complex state-space model (Gimenez *et al.* 2009) to account for the sampling error on population size estimates and will be the subject of a future paper.

## 7.6 Conclusion

Identifying the mechanisms by which the synchrony of cat populations arises is of great concern for conservationists. When local populations exhibit synchronous dynamics, this increases the risk of extinction for the whole metapopulation (Heino *et al.* 1997). Gaining further information about the mechanisms by which climate affects cat populations will aid the evaluation of the synchronizer *vs.* desynchronizer consequences of management strategies for cat and/or rabbit populations on the viability of cat populations.

## Acknowledgments

We thank the French Polar Institute Paul–Emile Victor (IPEV) for financial support (programmes 279) and all field workers involved in the monitoring of the cat population since 1995. Many thanks are due to D. Fouchet, V. Grosbois, L. Gueguen and F. Picard for their helpful suggestions and comments on a previous version of the manuscript.

### 7.7 Discussion complémentaire

L'effet Moran repose sur la synchronisation des populations par des forces environnementales (généralement les conditions climatiques) à l'échelle régionale. Plus précisément, si les populations ont la même structure densité-dépendante linéaire, alors le degré de synchronie des populations sera asymptotiquement égal à l'auto-corrélation spatiale des fluctuations environnementales (Royama 1992). La très grande majorité des études qui recherchent un effet Moran se limitent à comparer la corrélation de l'environnement avec celle des fluctuations de la taille de population de l'espèce considérée. La méthodologie que nous avons utilisé modélise explicitement la composante de variation des fluctuations d'abondance partagée par les sites. Cette originalité méthodologique nous a permis, par comparaison avec les études antérieures, de relier explicitement les variations de la production de biomasse végétale au patron de synchronie. De plus, il n'aurait pas été possible de mettre en évidence cette relation sans estimer séparément la variance du processus et la variance d'échantillonnage (cf. Chapitre 6). Cependant, notre étude quantifie la synchronie des fluctuations d'abondance des populations, sans considération de la densité-dépendance. Ainsi, même si nos résultats suggèrent que les conditions climatiques tendent à synchroniser les populations de chats de par leur effet sur la production de biomasse végétale, nous ne pouvons pas, en toute rigueur, invoquer un effet Moran. Il conviendra, à l'aide de simulations par exemple, d'évaluer la contribution de la densité-dépendance à ce patron.



# 8

## Linking genetic diversity and spatio–temporal fluctuations in population abundance of the introduced feral cat (*Felis silvestris catus*) on the Kerguelen Archipelago

S. DEVILLARD, H. SANTIN-JANIN, L. SAY & D. PONTIER  
*Article en révision dans Molecular Ecology*

### 8.1 Préambule

---

On observe plusieurs épisodes de faible abondance dans les populations de chats de la Grande Terre. La forte synchronie des fluctuations d'abondance des populations de chats suggère que ces épisodes arrivent au même moment dans l'ensemble des populations de l'île. Ces variations marquées d'abondance au cours du temps sont attendues avoir de profondes répercussions sur la structure génétique des populations. Dans ce chapitre, nous allons étudier les variations spatio-temporelles de plusieurs indices de diversité génétique dans les populations locales de chats de la Grande Terre. Nous chercherons dans un premier temps à confirmer l'existence d'une structure spatiale dans la structuration génétique des populations de chats. Puis, dans un deuxième temps, nous chercherons à déterminer si les variations temporelles

## CHAPITRE 8. GENETIC DIVERSITY AND POPULATION ABUNDANCE

de la diversité génétique sont reliées aux fluctuations spatio-temporelles de l'abondance des populations. Cela peut notamment nous permettre de mettre en évidence, l'existence de mouvements de dispersion entre les populations de chats.

### Abstract

Linking temporal variations of genetic diversity, including allelic richness and heterozygosity, and spatio-temporal fluctuations in population abundance has emerged as an important tool for understanding demographic and evolutionary processes in natural populations. This so-called genetic monitoring was conducted here across 12 consecutive years (1996–2007) for the feral cat, introduced onto the Kerguelen Archipelago fifty years ago. Temporal changes in allelic richness and heterozygosity at 18 microsatellite DNA loci were compared to temporal changes in the adult population abundance index, obtained by typical demographic monitoring. Among the population abundance fluctuations, we identified the year 2000 population crash as markedly reducing genetic diversity at the island scale. In addition, this 2000 crash did not alter the genetic structure between the three sites under study, but increased departures from Hardy–Weinberg equilibrium within each study site. Other population fluctuations did not alter the genetic structure of the population as much as the 2000 crash, but a close association was found between genetic diversity and adult population indices from year to year and within each study site. More particularly, the magnitude of successive increases or decreases in the adult population abundance index appeared to be the major factor linking the trajectories of genetic diversity and adult population abundance indices. Natal dispersal and/or local recruitment, both facilitated by high juvenile survival when the adult population size is small, are proposed as the major demographic processes contributing to such an observed pattern. This demo-genetics scenario could be investigated only through dynamical modelling, as data on juvenile survival and reproduction are very difficult to obtain for the feral cat in this sub-Antarctic habitat.



## 8.2 Introduction

Genetic monitoring, *sensu stricto* the quantification of temporal change in population genetic metrics (Schwartz *et al.* 2007), has been recently highlighted as a major issue allowing new insights into demographic and micro-evolutionary processes in natural populations, complementing the more traditional study of the spatial partitioning of genetic variability. Indeed, temporal changes in genetic structure and diversity are of both fundamental and practical interest to evolutionary biologists since they provide information on the genetic background underlying micro-evolutionary changes (Lessios *et al.* 1994). Multiple factors can affect the temporal homogeneity of allelic frequencies and genetic diversity, and most theoretical models have focussed on the genetic consequences of bottlenecks, founder events and large population fluctuations, stressing the importance of population size on genetic diversity. Resulting from these models, the magnitude of loss of genetic diversity is expected to be directly related to the severity of the decrease in population (Chakraborty & Nei 1977, Hedrick & Miller 1992, Wang & Caballero 1999) and fluctuating or cyclic populations are expected to show more reduced genetic variability than stable populations due to strong genetic drift during the low phases (Nei *et al.* 1975, Wright 1978, Motro & Thomson 1982, Whitlock 1992).

Different approaches have been attempted to evaluate these hypotheses in wild populations of animals : e.g. contrasting the genetic diversity of a given population before and after a documented demographic bottleneck (*e.g.*, Gallardo *et al.* 1995, Busch *et al.* 2007), comparing the genetic diversity of same-species populations with contrasting population sizes and amplitude of population fluctuations (*e.g.*, White *et al.* 2007, Ortego *et al.* 2007, Ehrich *et al.* 2009), but also by carrying out meta- and iter-specific analyses (*e.g.*, Frankham 1996). However, results from natural populations are balanced between those supporting and those inconsistent with the theory. Populations known to have experienced a drastic reduction in population size have shown reduced diversity in a number of taxa (*e.g.*, Ethiopian wolf *Canis simensis*, Gottelli *et al.* 1994; tropical butterfly *Drupadia theda*, Gallardo *et al.* 1995; Fauvelot *et al.* 2006; greater prairie Chicken *Tympanuchus cupido*, Bouzat *et al.* 1998; African elephant *Loxodonta africana*, Whitehouse & Harley 2001; northern elephant seal *Mirounga angustirostris*, Hoelzel *et al.* 2002; Lake trout *Salvelinus namaycush*, Guinand *et al.* 2003). There have also been studies where no reduction in diversity was observed (*e.g.*, coyote *Canis latrans*, Williams *et al.* 2003; Kerguelen mouflon *Ovis aries*, Kaeuffer *et al.*

## 8.2. INTRODUCTION

---

2007; Waldman *et al.* 1998; banner-tailed kangaroo rat *Dipodomys spectabilis*, Busch *et al.* 2007; sea trout *Salmo trutta*, Campos *et al.* 2007). In addition, highly fluctuating or cyclic populations often maintained high genetic diversity despite successive phases of low population abundance. These deviations from theoretical expectations have often been attributed to dispersal, most likely density-dependant (Matthysen 2005), that has the potential to recover or prevent the loss of genetic diversity (Hedrick 2000, Hansson *et al.* 2000, Keller *et al.* 2001, Ehrich & Jorde 2005, Fauvelot *et al.* 2006, Ortego *et al.* 2007) or, more recently, to selection (Kaeuffer *et al.* 2007).

Most of these studies have been carried out using both contemporary and historical samples for assessing a large time-scale variation of genetic diversity and do not take into account variation at very fine time-scales. How genetic variability varies with population abundance at such fine time-scale (*i.e.*, a few generations) remains poorly described (but see Nussey *et al.* 2005, Xie & Zhang 2006, Ortego *et al.* 2007, Ehrich *et al.* 2009), but may be partly responsible for recorded discrepancies between theoretical predictions and empirical data. Fine time-scale studies may allow conservation and evolutionary biologists to grasp the ecological processes (*e.g.*, unstable environment, Østergaard *et al.* 2003), and disturbance factors such as hunting (Scribner 1993) that generate yearly changes in demographic processes (*e.g.*, population cycles, strength of density-dependence, social structure, variance in reproductive success) and hence, in the genetic diversity of natural populations. Thus, there is a need for both conservation and evolutionary biologists to compile much more information about the relationship between temporal changes in population abundance and genetic diversity, in numerous socio-ecological contexts and for different time-scales and, in particular, for fine time-scales.

Feral cats (*Felis silvestris catus*) introduced onto the Kerguelen archipelago provide an ideal case scenario, because population abundance has shown both marked temporal and spatial fluctuations in a rather simple ecosystem with a reduced food chain. Taking advantage of 12 years (1996–2007) of genetic and demographic monitoring of cats in three different sampling sites, we seek : 1) to describe and understand how yearly genetic diversity and year-to-year changes in genetic diversity within one study site are related, respectively, to yearly population abundance and year-to-year changes in population abundance at the same site; 2) to assess how yearly genetic diversity within one study site is related to local population dynamics, described both by the harmonic mean of local population abundance that measures

the intensity of genetic drift (Motro & Thomson 1982) and the coefficient of variation of local population abundance that measures the intensity of population fluctuations; 3) to identify potential bottlenecks in the temporal series of population abundances and to investigate changes in the partitioning of genetic variance within and between the three study sites. Measures of genetic diversity and F-statistics were derived from multilocus microsatellite genotypes ( $n=18$  loci) and measures of population abundance were obtained from transect counts.

### 8.3 Materials and methods

#### 8.3.1 Study sites and species

The Kerguelen Archipelago ( $48^{\circ}28'-50^{\circ}S$ ,  $68^{\circ}28'-70^{\circ}35E$ ) is located in the southern Indian Ocean and constitutes one main island called 'Grande Terre' ( $6600$  km<sup>2</sup>), and about 300 small islands. It covers a total surface of  $7200$  km<sup>2</sup>. The sub-Antarctic climate is characterized by high precipitation (mean  $783$  mm year<sup>-1</sup>), low temperatures (the monthly mean varied from  $4.8$  °C to  $11.9$  °C from 1951–2001, Météo France Port-aux-Français) and continuous wind. The seasonal subdivision of years is based on climatic data. The summer of year  $t$  corresponds to the period ranging from November 1<sup>st</sup> of the year  $t-1$  to April 30<sup>th</sup> of the year  $t$ . Cats were introduced during the 1950s to control pest species (rabbits *Oryctolagus cuniculus*, rats *Rattus rattus* and mice *Mus musculus*, Pascal 1980). The present population was founded by less than 5 individuals, introduced to the scientific station Port-aux-Français, from where they colonized a large part of Grande Terre (Derenne 1976, Pascal 1980). The present population size is estimated at around 7000 individuals, close to the estimated carrying capacity (Pontier *et al.* 2005), with a very low density of  $1.5$  cats km<sup>2</sup> (Say *et al.* 2002b). Cats are mainly solitary, holding large territories (Derenne & Mougin 1976, Say *et al.* 2002b) and the mating system appears to be close to monogamy (Say *et al.* 2002a). Individuals use rabbit burrows as shelters and their diet is based mainly on rabbits and seabirds (*Pterodroma lessonii*, *Procellaria aequinoctialis*, *Pygoscelis papua*, *Pachyptila desolata*) with relative proportions depending on the availability of the prey (Pontier *et al.* 2002). Sampling was conducted at three sites in coastal regions of Grande Terre where cats are generally more abundant (Derenne 1976) : Port-aux-Français (PAF) and Cape Ratmanoff (RAT) on the Courbet peninsula and Port-Jeanne-d'Arc (PJDA) situated on the Jeanne-d'Arc peninsula (Fig.8.1,

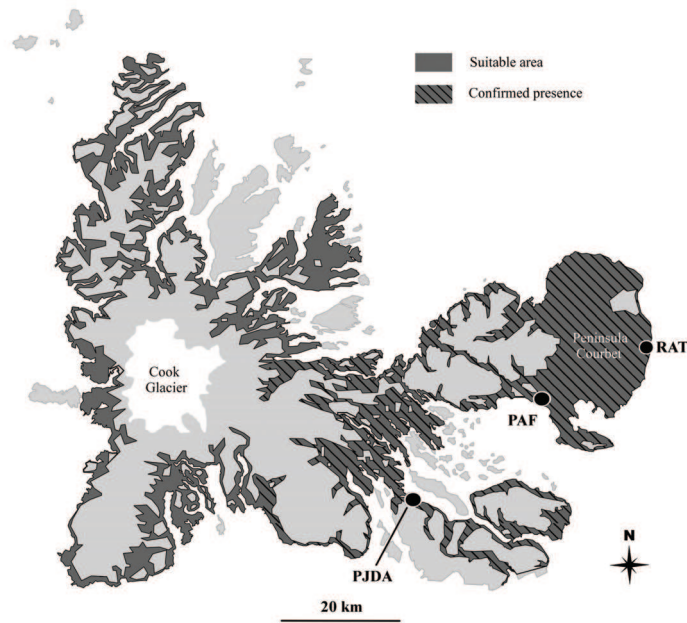


FIGURE 8.1 – Location of study sites in the main island (Kerguelen, Grande-Terre) : Port-aux-Français (PAF), cape Ratmanoff (RAT) and Port-Jeanne-d'Arc (PJDA).

page 179). No human settlement has ever been present at RAT. A scientific station was established in 1950 at PAF. PJDA was a whaling station, constructed in 1920 and abandoned in 1929. The linear distance between study sites ranged from 20 to 60 km. The three sites were assumed to be spatially-independent in respect of feral cat movements and consisted of the same habitat type of short vegetation (tussock grass, *Poa cookii*, *Azorella selago* and *Acaena adscendens*). We established one permanent transect at each site. Transect at PAF (4.5 km) was orientated inland. Transects at RAT (5 km) and PJDA (2.7 km) were orientated along the coastline at less than 500 m from the sea and were thus more exposed to marine influences. Transects were linear and stations were identified with numbered and coloured posts at 50–100m intervals.

#### 8.3.2 Estimating temporal fluctuations of cat population abundance index

Typically, a transect count was conducted over a 7–10 day counting session at different times of the day (between 0430 hours at sunrise and 1730 hours at sunset) at approximately two-monthly intervals between field sessions from February 11<sup>th</sup> 1996 to August 17<sup>th</sup> 2007.

## CHAPITRE 8. GENETIC DIVERSITY AND POPULATION ABUNDANCE

Transects were walked at least twice a day, except during rain or snow. There were always more than 2 hours between transects. We considered that this time was sufficient to avoid non-independence in the data. We thus did not test for autocorrelation in our data set. Only adult cats were counted. Overall, 1332 transect counts were performed during the study period (250 at PAF, 509 at PJDA, 573 at RAT). We pooled these counts into 24 time intervals, corresponding to the successive summer and winter seasons, ranging from the 1996 summer to the 2007 winter (*e.g.*, the 1998 summer encompasses counts performed between November 1<sup>st</sup> 1997 and April 30<sup>th</sup> 1998). Consequently, the winter of year  $t$  corresponds to the period ranging from May 1<sup>st</sup> to October 31<sup>th</sup> of the year  $t$ . Raw data was the number of cats seen during a given transect in a given session at a given study site and for a given season. The mean number of transects performed at each study site during each season, as well as the mean number of cats per km counted per study site and season, are provided in Tab.8.1. Note that no transect was performed during the winter of 1999.

	PAF		PJDA		RAT		All sites	
	summer	winter	summer	winter	summer	winter	summer	winter
Mean number of transects per season	14	6.83	28.92	13.5	28.75	19	71.67	39.33
Mean number of cats per km per season	0.47	0.36	1.46	0.86	0.27	0.32	0.67	0.41
<i>HMa</i>	0.38	–	0.9	–	0.2	–	–	–
<i>CVa</i>	0.49	–	0.61	–	0.57	–	–	–

TABLE 8.1 – Mean number of transects performed and mean number of adult cats counted per season at each study site. Harmonic mean (*HMa*) and coefficient of variation (*CVa*) of summer population abundances are also given.

To describe the average time variations in adult cat abundance at the three study sites, we fitted a hierarchical generalized linear mixed model (*glmm*) that predicted the mean number of cats ( $\hat{\mu}_{ij}$ ) per km observed during the  $j^{\text{th}}$  season on site  $i$  (see Supporting Information 1 for details of the model). Due to over-dispersion of the data, the *glmm* was fitted in a ‘QuasiPoisson’ framework and parameter estimates were obtained by using the *glmmPQL* R function implemented in the MASS package (Venables & Ripley 2002) for R software (Ihaka & Gentleman 1996, R Development Core Team 2009).  $\hat{\mu}_{ij}$  is an abundance index per kilometre, hereafter called the population abundance index  $N^I$ , that we assume reflects average time variations in abundance of cats at the local scale *i.e.*, at each study site. We used the

### 8.3. MATERIALS AND METHODS

---

temporal series of summer population abundance index  $N_s^I$  (n=12 years from summer 1996 to summer 2007) rather than the winter population abundance index because reproduction occurs mainly during summer. Summer and winter population abundances were, nonetheless, highly correlated (Pearson  $R^2=0.78$ ,  $df=24$ ,  $p\text{-value}<10^{-4}$ ), suggesting that this would not alter the results.

Lastly, we also estimated the summer-to-summer variations in cat abundance at an island scale ( $N_s^I$ ) *i.e.*, variation at a typical site to facilitate description and graphical display of the temporal series (see Supporting Information 1 for presentation of the model). Such pooling of abundance estimates makes sense in the context of temporal variability in population abundance, since a large part of the temporal variation in cat population abundance is shared among the three study sites (correlation of 0.84, Santin-Janin *et al.*, *in prep*).

#### 8.3.3 Molecular sampling and DNA analysis

Concomitantly, but independently of transect sampling, cats were trapped using baited-traps at the three study sites during each field season from 1996 to 2007. At PAF, individuals were trapped around the scientific station in deserted buildings or refuse dumps in an area covering about 9 km<sup>2</sup>. At RAT, cats were trapped along the 5 km coastal transect in a 500 m wide band. At PJDA, cats were trapped both along the 2.7 km transect and around the whaling station. Hair samples were taken from each captured cat following anaesthesia with an intramuscular injection of Ketamin Chlorhydrat (Imalgène 1000 15 mg.kg<sup>-1</sup>, Rhône Merieux, Lyon, France) and Acepromazin (Vétranquil 5.5% 0.5 mg.kg<sup>-1</sup>, Sanofi, Paris, France). Hair samples were stored in individual envelopes. Age (in months) was estimated by trained observers from body mass and dentition (Pascal & Castanet 1978) for individuals more than one year of age, trapped for the first time. Age was known precisely for cats trapped for the first time as juveniles.

For each individual, 20 to 80 ng/ $\mu$ l of total genomic DNA was extracted using DNeasy Tissue Kits (Qiagen) from a sample of more than 50 hair bulbs. Selective amplification was carried out for 18 microsatellite loci (Tab.8.2) divided into 3 PCR multiplexes by polymerase chain reaction (PCR). PCR were conducted in 1  $\mu$ l volumes containing 6  $\mu$ l of PCR Multiplex Master MIX (2 $\times$ , Qiagen), 0.3  $\mu$ l of each primer (10 mM) (one of the locus-specific flanking primers was labelled with a fluorescent marker), and 2  $\mu$ l of the extraction product. PCR was conducted in 96-well microtitre plates using a Bioblock PTC 100 thermal

## CHAPITRE 8. GENETIC DIVERSITY AND POPULATION ABUNDANCE

cycler and the following program : 95°C/15 min; 30 cycles with 94°C/30 sec, 57°C/1.30 min and 72°C/1 min denaturing, annealing and extension temperatures, respectively; and finally, 60°C/30 min. The sizes of PCR amplified products were resolved by Genoscreen (<http://www.genoscreen.fr/>) using an Applied Biosystems 3730×1 DNA Sequencing Analyzer. Microsatellite DNA fragments were independently amplified up to 10 times for the 18 microsatellite loci, from the same DNA extraction product of 7 individuals and in all cases the genotypes matched.

<i>Locus</i>	<i>nballele</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>A</i>	<i>M</i>
Fca8	9	0.607	0.672	2.433	0.176
Fca23	5	0.427	0.499	2.421	0.176
Fca24	4	0.386	0.562	2.136	0.181
Fca26	4	0.321	0.361	2.257	0.211
Fca37	8	0.756	0.769	3.507	0.283
Fca43	7	0.648	0.659	3.088	0.194
Fca45	6	0.252	0.313	2.061	0.265
Fca58	7	0.561	0.635	3.381	0.343
Fca77	5	0.590	0.672	3.134	0.392
Fca78	7	0.396	0.454	2.433	0.195
Fca85	14	0.695	0.730	4.672	0.096
Fca90	9	0.463	0.712	3.356	0.005
Fca96	5	0.428	0.433	2.215	0.124
Fca124	5	0.824	0.758	3.999	0.319
Fca547	4	0.558	0.571	2.739	0.490
Fca577	6	0.172	0.168	1.706	0.068
Fca668	5	0.742	0.763	3.940	0.253
Fca675	6	0.203	0.199	1.865	0.153

TABLE 8.2 – Number of alleles, observed heterozygosity  $Ho$ , expected heterozygosity  $He$ , allelic richness standardised by sample size  $A$  and M-ratio  $M$  per locus.

### 8.3.4 Determining the year of conception

Overall, 282 cats were genotyped (115 from PAF, 92 from RAT and 74 from PJDA). For each cat we estimated their date of conception by counting back their estimated age plus the gestation length (65 days) from their date of capture. Based on their date of conception, each cat was assigned to a summer season to match the temporal series of population abundance data. In the Kerguelen archipelago, the main mortality period has been found to be the first three months of the winter season (May, June and July, Devillard 2004). Consequently, adult population abundance decreases are expected to occur mostly from one summer to the next. Reproduction occurs during summer so that the gene pool of year  $t$  is composed of the adult

### 8.3. MATERIALS AND METHODS

---

population during the summer  $t$ . Hence, a cat conceived before August in a given year  $t$  has most likely been conceived by the same gene pool as a cat conceived in the previous summer season (November year  $t - 1$  to April year  $t$ ) and was thus assigned to the summer of the year  $t$ . Similarly, a cat conceived between August and October of year  $t$  should be assigned to the following summer season (November year  $t$  to April year  $t + 1$ ), *i.e.*, after the main mortality period. Following this rule, we were able to assign each cat to a year of conception, thereby building a 12-year long temporal series of genetic diversity indices (from summer 1996 to summer 2007, Tab.8.3).

Conception year	PAF	PJDA	RAT	TOTAL
<b>1996</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>24</b>
<b>1997</b>	<b>14</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>26</b>
<b>1998</b>	<b>31</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>41</b>
1999	21	5	4	30
2000	7	4	5	16
2001	6	4	0	10
2002	4	9	3	16
<b>2003</b>	<b>15</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>33</b>
<b>2004</b>	<b>7</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>35</b>
<b>2005</b>	<b>2</b>	<b>12</b>	<b>18</b>	<b>32</b>
2006	0	2	4	6
2007	0	0	13	13

TABLE 8.3 – Cohort size by year and study site. Years in bold correspond to the two restricted periods with sufficient sample size, as defined in the main text, and based on temporal variation of genetic diversity and population abundance indices (1996–1998 and 2003–2005)

#### 8.3.5 Temporal variability in genetic diversity indices

To assess the temporal variability of genetic diversity, we built a temporal series of genetic diversity indices. We calculated the expected  $He$  and observed  $Ho$  heterozygosities and the allelic richness  $A$  for each locus in each study site for a given temporal sample  $t$  (*i.e.*, all individuals conceived during the summer of the year  $t$  at a given study site). Allelic richness was corrected for unequal sample size using the rarefaction method (Hurlbert 1971, Mousadik & Petit 1996, Petit *et al.* 1998, Leberg 2002). We standardised the measure of allelic richness to a common sample size of two individuals, *i.e.*, the smallest sample size observed in our dataset (Tab.8.3). We also calculated the  $M$  statistic for each locus in each study



site and each year (Garza & Williamson 2001) to detect recent genetic bottlenecks. The  $M$  statistic is the ratio of the number of alleles to the total range in allele size (in number of repeats).  $M$  values of less than 0.7 provide evidence of recent bottlenecks, whereas values of more than 0.8 indicate populations with no bottleneck history (Garza & Williamson 2001). We also computed the yearly rate of increase of genetic diversity indices from year  $t - 1$  to year  $t$  for each locus and study site as  $\lambda_{It} = \log(\frac{I_t}{I_{t-1}})$  where  $I$  can be either  $He$ ,  $Ho$ ,  $A$  or  $M$ . As for the population abundance index,  $He$ ,  $Ho$ ,  $A$  and  $M$  were also averaged across all loci and site to derive yearly mean indices of genetic diversity to make description and graphical display of the temporal series easier.

All computations were done using the *adegenet* package (Jombart *et al.* 2008) for R software (R Development Core Team 2009) and specific R functions were developed for calculating  $A$  and  $M$ .

### 8.3.6 Linking temporal change in population abundance and genetic diversity indices

We used linear models to assess the effect of different explanatory variables and factors on time variations of both the genetic indices ( $He$ ,  $Ho$ ,  $A$  or  $M$ ) and their yearly rate of increase ( $\lambda_{He}$ ,  $\lambda_{Ho}$ ,  $\lambda_A$  or  $\lambda_M$ ). First, in order to account for different levels of diversity among loci, locus was included in all models as a fixed factor effect ( $L$ ). Because  $He$ ,  $Ho$ , and  $M$  are not corrected for sample size contrary to  $A$ , we also included the sample size ( $SS$ ) on which these genetic indices were computed as an explanatory variable in the model. When the rates of increase of these genetic indices were used as response variables, the yearly rate of increase of  $SS$  ( $\lambda_{SS}$ ) was used as an explanatory variable instead. Secondly, we included the summer population abundance index  $N_s^I$  and the respective rate of increase in summer population abundance index  $\lambda_{N_s}$  in the models when  $He$ ,  $Ho$ ,  $A$  and  $M$  were used as response variable because there are both central explanatory variables of interest in our study. Note that when the rates of increase of the genetic indices were used as response variables, we only included  $\lambda_{N_s}$  as an explanatory variable. Finally, the amplitude of the multi-annual fluctuations in abundance index was estimated as the coefficient of variation of summer abundance index per study site ( $CVa$ ). As site-specific abundance, we used the harmonic mean of the summer abundance index each year ( $HMa$ ). Both  $CVa$  and  $HMa$  were included in all models. The

### 8.3. MATERIALS AND METHODS

---

full model for each genetic diversity index was thus :

$$I \sim L + N_s + \lambda_{N_s} + CVa + HMa \quad \text{when } I = A$$

and

$$I \sim L + SS + N_s + \lambda_{N_s} + CVa + HMa \quad \text{when } I = He, Ho \text{ or } M$$

and for the rate of increase of each genetic diversity index :

$$\lambda_I \sim L + \lambda_{N_s} + CVa + HMa \quad \text{when } I = A$$

and

$$\lambda_I \sim L + \lambda_{SS} + \lambda_{N_s} + CVa + HMa \quad \text{when } I = He, Ho \text{ or } M$$

*He*, *Ho* and *M* were *arcsine-square-root-transformed* in all analyses. Linear models with different combinations of explanatory variables were compared using AICc (Supporting Information 3 and 4). Models with  $\Delta AICc < 2$  were considered equally adequate (Burnham & Anderson 2002) and the model with the fewest number of parameters was retained.

#### 8.3.7 Assessing changes in the partitioning of genetic diversity between study sites

In order to quantify the degree of genetic differentiation between the three sites (PAF, RAT and PJDA) for two restricted periods (1996–1998 and 2003–2005, see Results section for the definition of these periods) and between the 12 temporal samples independently of site, we computed values of  $F_{st}$  using Weir & Cockerham's estimates (Weir & Cockerham 1984). We computed pairwise  $F_{st}$  for the two restricted periods. Significance of genetic differentiation was tested using the G-test (Goudet *et al.* 1996, n=9999 permutations) implemented in the software FSTAT (Goudet 2001). Departure from Hardy-Weinberg equilibrium was assessed using Fis values (Weir & Cockerham 1984), also computed for the two restricted periods. Significance of Fis was evaluated using permutation tests (n=5000) implemented in the software GENETIX (Belkhir *et al.* 1996).

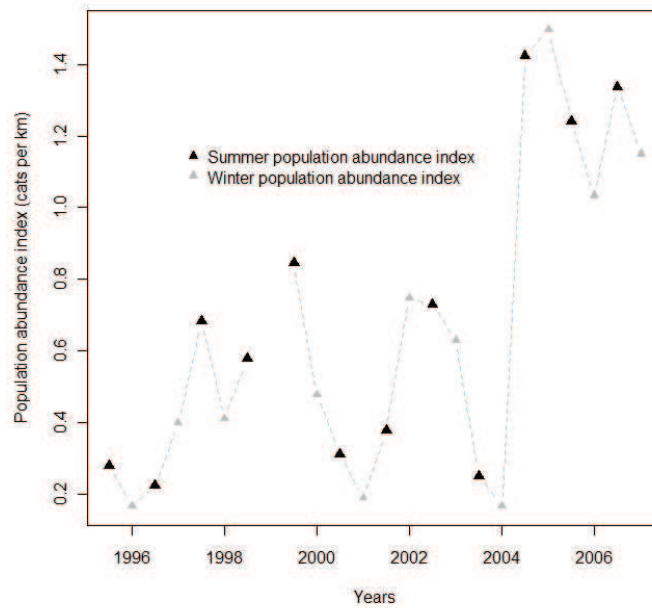


FIGURE 8.2 – Population abundance index (cats.km<sup>-1</sup>) from 1996 to 2007. Dark, larger symbols correspond to summer abundances ( $N_s^I$ ) and grey, smaller symbols correspond to winter abundances.

## 8.4 Results

### 8.4.1 Description of temporal variation of population abundance and genetic diversity indices at the island scale

The population abundance index at the island scale ( $N^I$ ) increased from 1996 to 2007 (slope=0.049 after log-transformation of the population abundance index, p-value=0.03,  $R^2=0.33$ ), but showed large fluctuations around this positive trend (Fig.8.2, Tab.8.4). We observed, in particular, three large decreases in population abundance.

First, the decreases in the years 2000 (*i.e.*, between summer 2000 and 2001) and 2003 (*i.e.*, between summer 2003 and 2004) are both characterised by a summer population abundance in year  $t + 1$  lower than during the previous winter  $t$ . It suggests that losses of individuals continued throughout the summer  $t + 1$ , possibly differentiating the decreases in these two years from seasonal fluctuations in abundance, basically due to higher mortality during winter. Both the 2000 and 2003 decreases reduced the population abundance index to the level

## 8.4. RESULTS

---

	Mean	Temporal range	CV
<i>A</i>	2.054	1.898–2.204	4.76%
<i>Ho</i>	0.471	0.411–0.544	10.3%
<i>He</i>	0.493	0.417–0.556	7.8%
<i>M</i>	0.222	0.176–0.302	16.8%
<i>N<sup>I</sup></i>	0.537	0.247–1.049	52.2%

---

TABLE 8.4 – Mean, temporal range and coefficient of variation of the standardised allelic richness *A*, the observed and expected heterozygosities *Ho* and *He*, the M-ratio *M* and the yearly population abundance index *N<sup>I</sup>* calculated over 12 years. For the sake of simplicity, mean, temporal range and CV are given for the values over loci and study sites.

at the start of monitoring in 1996. Immediately following the 2003 decrease, one very high population peak occurred in the summer of 2004.

Second, a third large decrease in population abundance occurred in 2005 immediately following the 2004 peak. However this 2005 decrease was different to those of 2000 and 2003 as it lasted for two successive summers, but at a lower magnitude, *i.e.*, population abundance remained at higher levels after this 2005 decrease than before the 2004 peak.

Mean values of genetic indices also fluctuated over time (Tab.8.4). The genetic differentiation between temporal samples was significant (temporal  $F_{st}=0.038$ , p-value<0.0001). Plotting both the island population abundance index and the genetic indices time series (*A*, *Ho*, *He* and *M*), having centred and reduced them, identified two distinct phases in the co-dynamics of genetic diversity and population abundance (Fig.8.3). After having fluctuated more or less concomitantly with the population abundance index, all genetic indices decreased during or immediately after the decrease in population abundance that occurred in 2000. Then they fluctuated again, more or less concomitantly, with until the end of monitoring. Finally, none of the genetic indices appeared to capture the 2004 peak at the end of the temporal series, so that all genetic indices appeared to remain at lower values than before the 2000 decrease, hereafter called the ‘2000 crash’, as it was the only decrease in population abundance that seemed to have profoundly affected the genetic diversity of the population. We thus specifically tested whether the mean genetic indices were lower after compared to before the 2000 crash by comparing their mean values during the period [1996–2000] *vs.* [2001–2007]. As suspected, both *A*, *He*, *Ho* and *M* were significantly lower after the 2000 crash than before (Wilcoxon rank test, all p-values <0.03).

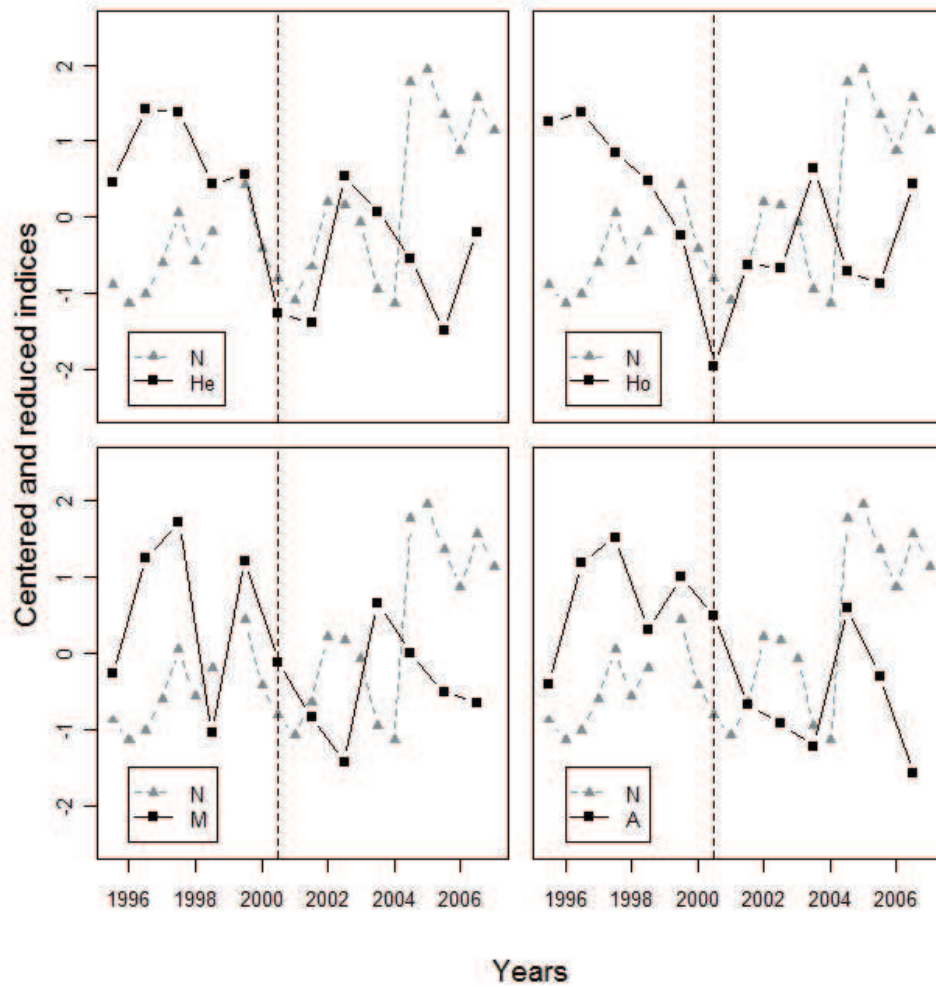


FIGURE 8.3 – Temporal variation (1996–2007) of genetic diversity indices ( $A$ ,  $He$ ,  $Ho$  and  $M$ ) and the summer population abundance index  $N_s^I$ . For the sake of simplicity, the yearly mean values of all indices over locus and study sites are displayed. All indices are centred and reduced to allow graphical display of the temporal series, expressed in different units. Vertical dotted line shows the 2000 population crash.

## 8.4. RESULTS

### 8.4.2 Linking temporal change in genetic diversity indices and population abundance at the local scale

As expected, both  $A$ ,  $He$ ,  $Ho$  and  $M$  differed between loci (coefficients not shown), contrary to  $\lambda_{He}$ ,  $\lambda_{Ho}$ ,  $\lambda_A$ , and  $\lambda_M$  that appeared to behave similarly, independently of locus. Only  $He$  and  $\lambda_{He}$  were sensitive to sample size since, for no other response variable, was  $SS$  or  $\lambda_{SS}$  included in the most appropriate model based on AICc (Supporting Information 3 and 4, Tab.8.5 ). As expected,  $He$  and  $\lambda_{He}$  were positively related, respectively, to sample size and rate of change in sample size from year to year (Tab.8.5).

Response variable	Effect	Estimate	SE	p-value
$A$	$N_s^I$	<b>0.114</b>	<b>0.056</b>	<b>0.041</b>
	$\lambda_{N_s}$	0.022	0.04	0.584
	$Cva$	<b>-1.902</b>	<b>0.614</b>	<b>0.002</b>
$He$	$SS$	<b>0.008</b>	<b>0.002</b>	$<10^{-3}$
	$N_s^I$	<b>0.053</b>	<b>0.022</b>	<b>0.017</b>
	$Hma$	<b>-0.133</b>	<b>0.048</b>	<b>0.006</b>
$Ho$	$\lambda_{N_s}$	0.027	0.021	0.198
	$Hma$	<b>-0.135</b>	<b>0.055</b>	<b>0.015</b>
$M$	Only locus effect			
$\lambda_A$	$\lambda_{N_s}$	0.025	0.028	0.28
$\lambda_{He}$	$\lambda_{SS}$	<b>0.111</b>	<b>0.031</b>	$<10^{-3}$
	$\lambda_{N_s}$	0.0007	0.027	0.979
$\lambda_{Ho}$	$\lambda_{N_s}$	<b>0.088</b>	<b>0.037</b>	<b>0.018</b>
$\lambda_M$	$\lambda_{N_s}$	0.017	0.027	0.527

TABLE 8.5 – Parameter estimates from the most adequate linear models (chosen on the basis of AICc) for the effect of different explanatory variables on genetic diversity indices. Locus was always included as an additional effect in the model (coefficients or intercept not shown). Significant effects are shown in bold.

With the exception of  $M$ , for which the most parsimonious model was the model including only the effect of locus (Tab.8.5, Supporting Information 3), all response variables showed a parameter linked to summer population abundance ( $N_s^I$  and/or  $\lambda_{N_s}$ ) in their most parsimonious model (Supporting information 3 and 4, Tab.8.5). In all cases (Tab.8.5), coefficient estimates for the effect of summer population abundance ( $N_s^I$  for  $A$  and  $He$ ) or rate of increase of summer population abundance ( $\lambda_{N_s}$  for  $A$ ,  $Ho$  and the  $\lambda_I$ ) were positive. This suggests that the indices of genetic diversity measured on a given summer are higher when summer population abundance is high ( $A$  and  $He$ ) or when the rate of increase in summer population abundance from the previous summer is positive ( $A$ ,  $Ho$ ) and vice versa. In addition, the greater the decrease in summer population abundance from one summer to the

next, the greater the genetic diversity lost during this interval. Nonetheless, the size effect was small as only three out of the eight coefficient estimates were significant (Tab.8.5).

Interestingly,  $A$ ,  $He$  and  $Ho$  were significantly related to site-specific parameters, *i.e.*, the coefficient of variation in summer population abundance over the 12 years period ( $CVa$  for  $A$ , Tab.8.5) and the mean level of summer population abundance assessed by the harmonic mean ( $HMa$  for  $He$  and  $Ho$ , Tab.8.5). As expected, the more significant the summer population abundance fluctuations, the lower the allelic richness ( $\beta=-1.902$ , Tab.8.5). More surprisingly, genetic diversity, assessed both by  $He$  and  $Ho$ , was higher for sites with lower mean summer population abundance ( $\beta=-0.133$  and  $\beta=-0.135$  for  $He$  and  $Ho$ , respectively, Tab.8.5). However, it would be somewhat inappropriate to disentangle the biological effects of  $CVa$  and  $HMa$ , as both parameters are correlated between the three study sites : PJDA, which is the site where the summer population abundance was the highest, is also the site showing the highest coefficient of variation of summer population abundance (Tab.8.1).

### 8.4.3 Temporal variation of the spatial partitioning of genetic diversity

To assess whether the 2000 crash changed the spatial genetic structure, we calculated both the overall and across site pairwise  $F$ -statistics for two reduced temporal samples with sufficient sample size, one before the 2000 crash (pooling 1996–1998,  $n=91$ ) and one after the 2000 crash (pooling 2003–2005,  $n=99$ ). For both the 1996–1998 and 2003–2005 sample, the overall  $F_{st}$  ( $F_{st}=0.051$  and  $F_{st}=0.055$  for 1996–1998 and 2003–2005, respectively, both  $p$ -values $<0.0001$ ) and all the pairwise  $F_{st}$  were highly significant (Tab.8.6). Contrary to  $F_{st}$  values (two-sided  $p$ -value=0.93), the 2000 crash seemed to have a greater influence on the overall  $F_{is}$  values ( $F_{is}=0.055$  for 1996–1998 and  $F_{is}=0.115$  for 2003–2005 samples), despite not attaining significance for the test-statistic (one-sided  $p$ -value=0.19).

	All temporal samples			1996–1998			2003–2005		
	PAF	PJDA	RAT	PAF	PJDA	RAT	PAF	PJDA	RAT
PAF	–	0,112*	0,082*	–	0,093*	0,041*	–	0,141*	0,123*
PJDA	0,048*	–	0,077*	0,049*	–	0,009*	0,047*	–	0,085*
RAT	0,053*	0,04*	–	0,061*	0,03*	–	0,063*	0,038*	–

TABLE 8.6 – Pairwise  $F_{st}$  values between study sites (below diagonal) and within-site  $F_{is}$  values (above diagonal) over the whole study period and for the two restricted periods 1996–1998 and 2003–2005. \* denotes statistical significance at the  $\alpha=5\%$  level.

### 8.5 Discussion

Importantly, data used to assess the pattern of co-variation between temporal fluctuations of population abundance index and genetic variability indices are provided by two independent data sources : transects for population abundances and live-captures for genetic diversity. The amount of data used to calculate the population abundance index is extensive and, within any given season, multiple counts were always done. So, even though some variations in cat detectability undoubtedly occurred between study site and season, these are unlikely to create the observed pattern of co-variation between temporal fluctuations of population abundance index and genetic variability indices. Thus, we are confident in interpreting the observed pattern as a result of biological processes, rather than as a by-product of methodology.

#### 8.5.1 Linking temporal demographic fluctuations and genetic variability at the island scale

The Kerguelen cat population showed marked fluctuations in abundance over time. As these fluctuations are synchronous in all study sites (Santin-Janin *et al.*, *in prep.*), the general pattern of co-variation between population abundance and genetic diversity can be initially grasped at the island level. Our analysis showed that these fluctuations in abundance induced fluctuations in genetic diversity (Fig.8.3). In particular, the 2000 population crash was associated with an overall decrease of genetic diversity measured by  $A$ ,  $He$ ,  $Ho$  and  $M$ , as expected by theoretical models (Nei *et al.* 1975), whereas the 2003 and 2005 decreases in population abundance did not alter genetic diversity as much as the 2000 crash. The 2003 decrease was less severe than the 2000 crash and was immediately followed by a very quick recovery to high population abundance, *i.e.*, the 2004 peak. The very short duration of this 2003 decrease and the very large increase in population abundance thereafter might have mitigated its potential effect on genetic diversity. The 2005 decrease appeared to be less severe than the 2000 crash. However, since it occurred at the end of the temporal series, it precluded assessment of its potential effects on genetic diversity.



### **8.5.2 How did the 2000 crash affect the spatial partitioning of genetic diversity ?**

Results of fixation indices calculated before and after the 2000 crash were highly informative. It was clear that between sampling site genetic differentiation was not enhanced by the 2000 crash, contrary to the expectation that genetic drift during the low abundance phase should increase genetic differentiation between subpopulations (Wright 1978). Such a result is not really surprising as distances between study sites in this nearly continuous population precluded any effective dispersal event between sites at the time scale under study, both before and after the 2000 crash. More interestingly,  $F_{is}$  values, used as a measure of heterozygote deficiency, were clearly higher after the 2000 crash compared to beforehand, in agreement with the expected loss of genetic diversity within sub-populations due to strong genetic drift (Wright 1978). Such an effect is indeed expected where a reduction in effective population size has occurred. This higher  $F_{is}$  value and lower genetic diversity indices following the 2000 crash may indicate that, in introducing new alleles, immigration did not fully counter-balance the genetic loss due to this population crash and hence, did not play a major role in maintaining genetic diversity in sampling sites during the 2000 crash. Furthermore, the increase in  $F_{is}$  was higher in the two study sites having the lower harmonic means of population abundance, *i.e.*, the lower population size. This underlines that the loss of genetic diversity, for the same relative decrease in population abundance, is higher in the smallest populations.

### **8.5.3 Linking genetic diversity and population abundance at the local scale**

Among the genetic diversity indices used, the  $M$ -ratio failed to capture any yearly fluctuation of population abundance (Tab.8.5), despite its mean value being lower after the 2000 crash compared to beforehand, suggestive of a population bottleneck in 2000. However, the yearly  $M$  values were all much lower than the threshold of 0.7, below which evidence for a population bottleneck is accepted (Tab.8.4, Garza & Williamson 2001). The result is also supported by the BOTTLENECK analysis (Cornuet & Luikart 1996) that detected a bottleneck both before and after the 2000 crash (Supporting Information 2). It is likely that we detected here a founding event consequent to the introduction of less than five individuals to

## 8.5. DISCUSSION

---

the islands in the 1950s. The  $M$ -ratio was developed to detect a population bottleneck and, to our knowledge, the question of its suitability to trace fine-scale temporal fluctuations of genetic diversity has not been assessed.

Besides being dependent on loci, genetic diversity in a given year depends both on the harmonic mean of population abundance (for  $He$  and  $Ho$ ) and on the coefficient of variation of population abundance (for  $A$ ). Both the expected and observed heterozygosities were higher in study sites where cats were less abundant (Tab.8.5). This result does not concur with either theoretical expectations (Crow & Kimura 1970, Frankham *et al.* 2002) or empirical reviews (Frankham 1996). Since the harmonic mean of population abundance is a proxy of the intensity of genetic drift (Motro & Thomson 1982), this result leads to the conclusion that genetic diversity is higher when genetic drift is stronger in a given study site. However, as already underlined above, it is difficult to derive some firm interpretations about the relationship between  $HMa$  and genetic diversity independently of the effect of  $CVa$  on genetic diversity, given that  $HMa$  and  $CVa$  are partially correlated (Tab.8.11). Indeed PJDA showed both the highest  $HMa$  and the highest  $CVa$  during the study period. The negative relationship between the allelic richness and the coefficient of variation  $CVa$  of summer population abundance supports the link between demography and genetic diversity. This result is in agreement with theoretical expectations that state that a succession of large abundance fluctuations is likely to promote loss of alleles (Nei *et al.* 1975, Wright 1978, Motro & Thomson 1982, Whitlock 1992) : the more variable in abundance a study site is, the less allelic rich it is. A peculiar association between  $HMa$  and  $CVa$  has already been proposed to explain a similar and surprising negative correlation between  $HMa$  and genetic diversity in red voles (*Myodes rutilus*, Ehrich *et al.* 2009), which impelled the authors to rule out the occurrence of a demo-genetic process in leading to such a result. We follow the same line of argument; prompted by the fact that, among the set of the more parsimonious models for  $Ho$ ,  $He$  and even  $M$  ( $\Delta AICc < 2$ , Supplementary Information 3),  $CVa$  was always an important variable. In addition,  $A$  and  $He$  in a given year and a given site were positively related to the corresponding summer population abundance ( $N_s^I$ ), reinforcing the idea that the negative relationship between  $HMa$  and genetic diversity is unlikely to be based on demo-genetic processes. Nonetheless, the overall effect of  $N_s^I$  on genetic diversity indices appeared weak for  $A$  and  $He$  (Fig.8.4) and non-existent for  $Ho$  and  $M$  within each study site, meaning that the number of adults reproducing locally each year had a moderate impact on the genetic diver-

sity of the offspring produced. Different explanations can be proposed. Minimum population size and growth rate following decline in abundance are the main factors that influence loss of genetic diversity during a mortality event (Nei *et al.* 1975). With the exception of the 2000 crash, no other fluctuation seemed to affect genetic diversity, so it may be postulated that the remnant effective population size each year was high enough to prevent significant loss of diversity, as has been hypothesised in previous empirical studies on recent demographic crashes in other animal populations (*e.g.*, Queney *et al.* 2000, Le Gouar *et al.* 2009).

What is thus apparent from the model selection is that it is the rate of change of summer population abundance rather than the summer population abundance *per se* which perhaps explains best the yearly fluctuations of genetic diversity. The most parsimonious models for  $A$ ,  $Ho$ ,  $\lambda_{He}$ ,  $\lambda_{Ho}$ ,  $\lambda_A$ , and  $\lambda_M$  all incorporated  $\lambda_{N_s}$  (Supporting Information 3 and 4). Despite that the effect of  $\lambda_{N_s}$  is only significant for  $\lambda_{Ho}$ , all coefficients are positive (Tab.8.5). This is particularly suggestive of higher genetic diversity (mainly for  $A$  and  $Ho$ ) in a given year  $t$ , or a higher rate of increase in genetic diversity from year  $t$  to  $t+1$ , when the summer population abundance increased from year  $t$  to  $t+1$ . The strength of the positive relationship between  $\lambda_{Ho}$  and  $\lambda_{N_s}$  is similar whether the local population was growing or decreasing (result not shown). From a theoretical point of view, a greater decrease in genetic diversity is expected with a decreasing population size (Chakraborty & Nei 1977, Hedrick & Miller 1992, Wang & Caballero 1999), whereas an immediate rebound in genetic diversity with a post-crash increase in population size is less expected by these models. Obviously mutation cannot be considered as a likely explanation and dispersal appears to be the most likely factor allowing such an association between genetic diversity and population abundance in the growth phases of the demography. With this evidence, we are able to speculate on a demo-genetic scenario.

#### 8.5.4 Towards a demo-genetic scenario

If the abundance of adult cats decreased from one summer to the next, then the genetic diversity of the juveniles produced by these adults also decreased between these two summers, and vice versa. An important consideration is a peculiarity of the Kerguelen cat population, which better intimates the likely demographic processes underlying such a pattern. Variations in population abundance are synchronous in all studied sites (Santin-Janin *et al.*, *in prep*) and that allowed us to infer demographic processes by extrapolating this synchrony to the Kerguelen population as a whole. When adult cat abundance decreased in a study

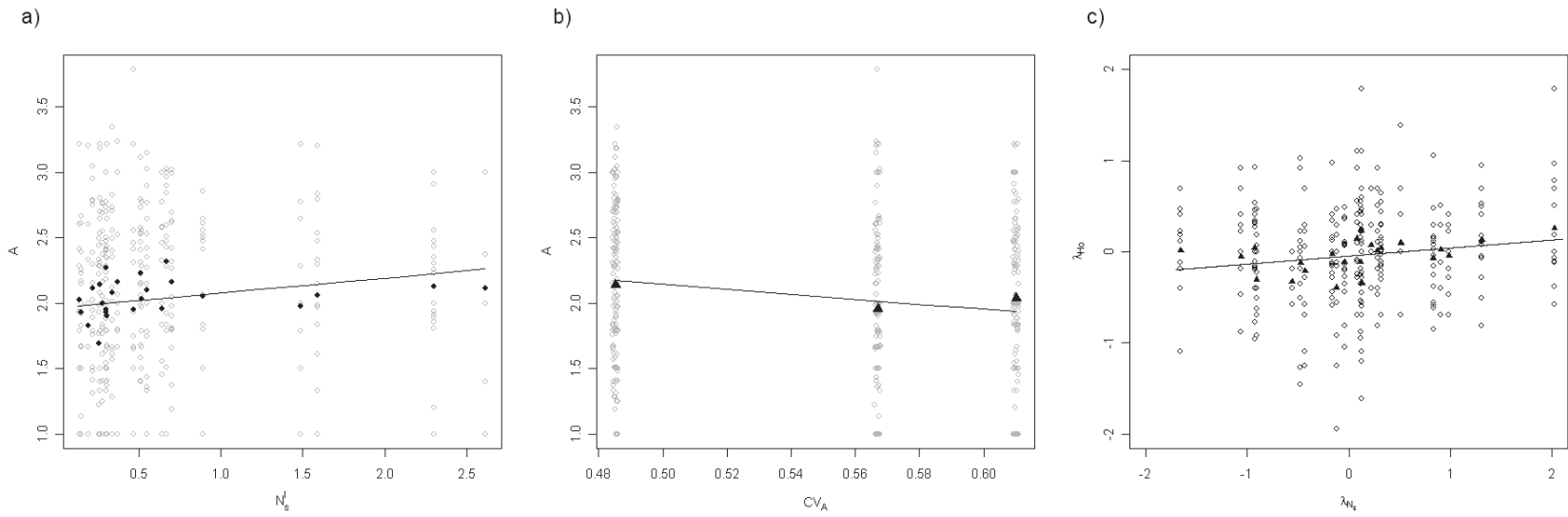


FIGURE 8.4 – Effect of a) the summer abundance index  $N_s^I$  and b) the coefficient of variation of the summer abundance index  $CV_A$  on the allelic richness  $A$ , and effect of c) the rate of increase in summer population abundance index  $\lambda_{N_s}$  on the rate of increase of observed heterosigosity  $\lambda_{H_o}$ .

site from year  $t$  to year  $t + 1$ , abundance in adjacent sites also decreased due to population synchrony. The local cohorts born in year  $t + 1$  are thus produced by a restricted number of parents, leading to the low genetic diversity, previously discussed. The significant recoveries in adult population abundance in year  $t + 2$ , commonly observed after a large decrease in population abundance occurring between year  $t$  and  $t + 1$ , can theoretically be attributed both to immigration and/or local recruitment, *i.e.*, the product of fecundity and juvenile survival of cats born in  $t + 1$ . Both immigration and recruitment imply high juvenile survival from  $t + 1$  to  $t + 2$ , which is made possible by low local resource competition (food and shelters) due to the reduced adult population density. This high juvenile survival implies, in turn, a large local sub-adult cohort size at the beginning of summer  $t + 2$ . Density-dependant natal dispersal is common in mammals (Matthysen 2005) and likely relates to the avoidance of local kin competition (Dobson 1982). Reproductive excursion and natal dispersal rates may increase during summer  $t + 2$ , thus leading to more genetic exchange between adjacent sites and finally to an increase in heterozygosity of young born in summer  $t + 2$ , concomitant with an increase in the adult population abundance (see Fauvelot *et al.* 2006; Ortego *et al.* 2007 for similar patterns). In addition, allelic richness might also increase with increasing adult population abundance, as long-distance natal dispersal is likely to re-introduce alleles that were lost to local populations in the previous crash. The Kerguelen cat population is indeed assumed to have high genetic structuring between local demes since it has reached carrying capacity within the last twenty years (Pontier *et al.* 2005), and also evidenced here by the high  $F_{st}$  value between study sites.

### 8.5.5 Perspectives and conclusion

On the Kerguelen archipelago, we have demonstrated that yearly fluctuations in feral cat genetic variability were closely and continuously related to yearly fluctuations in population abundance. One population fluctuation in particular appeared to have resulted in a significant decrease in genetic diversity (the 2000 crash), whereas others seemed less associated with such profound modification of genetic variability. Similarly, large rebounds in population abundance did not lead to the same magnitude of recovery in genetic diversity. We acknowledge that it is impossible to disentangle the contributions of recruitment and immigration to the high population abundance growth rate observed during year  $t + 1$  and  $t + 2$ . In addition, the relative importance of local recruitment and immigration is undoubt-

## 8.5. DISCUSSION

---

edly year- and site-specific, possibly buffering the strength of the relationship between the increases in adult population abundance and those of the heterozygosity and allelic richness indices. In the future, information about not only how many animals were lost from one year to another, but also which animals were lost will be important (*e.g.*, Kaeuffer *et al.* 2007). In the simple ecosystem of Kerguelen where cats predate mainly on rabbits and seabirds, cat overwinter survival is clearly dependant on the availability of prey (rabbits), which is likely to be under strong environmental control (vegetation and climate, Santin-Janin *et al.*, *in prep*). Harsh winter conditions may impact the demography of cats by decreasing adult overwinter survival, significantly decreasing the variability of the parental gene pool the following summer, and decreasing the fecundity of surviving adults. This latter process would lead to a continuous association, but not to the significant changes observed here. As little information about reproduction is available, added to the low recapture rate and number of new captures each year that preclude a very fine analysis of temporal variability of survival probabilities, we plan to use dynamical modelling in future studies, rather than data analysis, to investigate why all crashes are not equal.

## Acknowledgements

This work was supported by IPEV ('Popchat' n°279) and the 'Environment and Sustainability' Department of CNRS ('Zone Atelier de Recherche sur l'Environnement Antarctique et Sub-Antarctique'). We thank L. Chikhi and J. O'Brien for helpful comments on an earlier version of the manuscript.

## Supporting information n°1 :

### Linking temporal variation in genetic diversity and population abundance at the local and the island scales

Assuming the abundance of cats is constant during counting sessions, the variance of the counts within each counting session is an estimation of the sampling variance. By using a hierarchical approach we were able to estimate process and sampling variance separately, which is key to rigorously addressing time variations in population abundance. More specifically, to estimate the time variations in mean abundance of cats at the local and island scales, we fitted the generalized linear mixed models M1 and M2, respectively, based on :

$$y_{ijkl} = \mu_{ijkl} + \epsilon_{ijkl}$$

with,

$$\log(\mu_{ijkl}) = \log(\text{dist}_{ijkl}) + \alpha_i \text{Site}_i + \beta_j \text{Time}_j + \gamma_{ij} \text{Time}_j \times \text{Site}_i + \tau_{ijk} \quad (\text{M1})$$

$$\log(\mu_{ijkl}) = \log(\text{dist}_{ijkl}) + \beta_j \text{Time}_j + \phi_i + \tau_{ijk} \quad (\text{M2})$$

where,  $y_{ijkl}$  is the number of cat observed in the  $l^{\text{th}}$  count during counting session  $k^{\text{th}}$  at site  $i$  at time  $j$ ;  $\log(\text{dist}_{ijkl})$  is an offset variable that accounts for the distance (km) covered by the observer in the  $l^{\text{th}}$  count during the  $k^{\text{th}}$  counting session on site  $i$  at time  $j$ ;  $\alpha_i \text{Site}_i$  accounts for differences in mean abundance of cats among sites, where  $\text{Site}$  is a factor with  $n=3$  modalities;  $\beta_j \text{Time}_j$  describes the pattern of time variation in mean abundances of cats shared by the 3 populations, where  $\text{Time}$  is the interaction between factors  $\text{Year}$  and  $\text{Season}$  *i.e.*, a factor with 23 modalities;  $\gamma_{ij} \text{Time}_j \times \text{Site}_i$  is the interaction between the effects of  $\text{Site}$  and  $\text{Time}$  that describes the departure of each combination from the pattern of time variation in mean abundances of cats shared by the 3 populations;  $\tau_{ijk} \sim N(0, \sigma_\tau^2)$  is a random term that accounts for differences in mean abundances of cats between counting sessions ( $k$ ) within site  $i$  and time  $j$ . In M2, is a random term that accounts for differences in mean abundances of cats among sites ( $i$ ). We also assumed that any two time periods  $j$  and  $j + n$  ( $n=1, \dots, N$ ) were exchangeable both within and between populations.

The variance of cat numbers within each counting session increased faster than the mean ( $\text{Var}(\epsilon_{ijkl}) > \mu_{ijkl}$ ), *i.e.*, the data were over-dispersed and, thus, could not be approximated by a Poisson distribution that would lead us to assume that  $\text{Var}(Y) = E(Y)$ . Thus to combat

## 8.5. DISCUSSION

---

over–dispersion, we fitted the models M1 and M2 in a ‘quasipoisson’ framework assuming that :

$$\begin{aligned} E(Y) &= \mu \\ \text{Var}(Y) &= \Phi\mu \end{aligned}$$

where  $\Phi$  is a constant, independent of  $\mu$  that accounts for over–dispersion with regard to a Poisson distribution. Parameter estimates were obtained by using the `glmmPQL` R function implemented in the `MASS` package (Venables & Ripley 2002) for R software (Ihaka & Gentleman 1996, R Development Core Team 2009).

By replacing the parameters  $\{\alpha_i, \beta_j, \gamma_{ij}\}^{M1}$  and  $\{\beta_j\}^{M2}$  in M1 and M2 by their estimates  $\{\hat{\alpha}_i, \hat{\beta}_j, \hat{\gamma}_{ij}\}^{M1}$  and  $\{\hat{\beta}_j\}^{M2}$ , by setting  $dist_{ijkl} = 1$  whatever  $i, j, k$  and  $l$ , and by setting  $\tau_{ijk} = 0$  whatever  $i, j$  and  $k$ , and  $\phi_i = 0$  whatever  $i$ , we computed the predictions :

$$\begin{aligned} \hat{\mu}_{ij}^{M1} &= \hat{\alpha}_i + \hat{\beta}_j Time_j + \hat{\gamma}_{ij} Time_j \times Site_i \\ \hat{\mu}_j^{M2} &= \hat{\beta}_j Time_j \end{aligned}$$

where  $\hat{\mu}_{ij}^{M1}$  is a kilometer abundance index, called hereafter the local population abundance index  $N^I$ , which reflects average time variation in abundances of cats at the local scale *i.e.*, at each study site for “standard” time periods; and  $\hat{\mu}_j^{M2}$  is a kilometer abundance index, called hereafter the island population abundance index  $N^I$  that reflects average time variation in abundances of cats for a ‘standard’ site and time periods.



## Supporting information n°2 :

### BOTTLENECK analysis

To detect recent or long-term genetic bottlenecks reducing effective population size, we also used the BOTTLENECK software (Cornuet & Luikart 1996). When population size decreases, correlated reductions in the number of alleles and  $H_e$  are expected. However, alleles (especially those at low frequency) are expected to be lost more quickly (Cornuet & Luikart 1996, Luikart & Cornuet 1998) so that a population showing greater  $H_e$  than predicted, based on the observed number of alleles, may have experienced a recent reduction in effective population size  $N_e$ . A Wilcoxon sign-rank test was used to test for heterozygosity excess using the two-phase mutation model (TPM), with the assumption that the loci follow a 90% stepwise-mutation model (SSM) with a variance of 30%. A limitation of this type of analysis is that results may be sensitive to the mutation model employed (Luikart & Cornuet 1998). Therefore, analyses also were performed using the infinite allele model (IAM) and the SSM. Following the recommendations of Luikart & Cornuet (1998), populations were concluded to have been recently bottlenecked if significant results were obtained under both models or if one was significant and the other very close to being significant, defined as p-value < 0.08 (Luikart & Cornuet 1998).

Temporal	Mutation model		
	TPM	SSM	IAM
Sample 1996–1998	0.63	0.89	0.03*
Sample 2003–2005	0.1	0.41	0.01*

TABLE 8.7 – P-value for the test of population bottleneck detection for each of the two restricted periods (1996–1998 and 2003–2005) and for three different mutation models : two-phase mutation model (TPM) with the assumption that the loci follow a 90% stepwise-mutation model (SSM) with a variance of 30%; SSM model; infinite allele model (IAM). \* denotes statistical significance at the  $\alpha=5\%$  level.

With the exception of the IAM model for both periods (Table in supporting information n°1), no population bottleneck was detected under the TPM and SSM mutation models. Nonetheless, p-values were always lower for the post-2000 crash temporal sample (2003–2005). Contrary to the M-ratio method, Bottleneck failed to detect any marked population reduction based on heterozygosity excess (either a transitory or permanent bottleneck), but

## 8.5. DISCUSSION

---

bottleneck results have been shown to be sensitive to population sub-divisions (Luikart & Cornuet 1998). In this population, population abundance fluctuated yearly and population recovery appeared to be very quick, which may explain why the heterozygosity excess disappeared very quickly following the population crash, possibly too quickly for detection by BOTTLENECK.

### Supporting information n°3 :

Results of model selection for allelic richness ( $A$ ), expected heterozygosity ( $He$ ), observed heterozygosity ( $Ho$ ) and the M-ratio ( $M$ ). Parameters considered were locus ( $L$ ), sample size ( $SS$ ), summer population abundance index ( $N_s^I$ ), rate of increase in population abundance index ( $\lambda_{N_s}$ ), amplitude of summer population abundance ( $CVa$ ) and harmonic mean of summer population abundance index ( $HMa$ ) over the 12 years study period. For each model, the number of parameters to estimate (nb p),  $\Delta AICc$  and AICc weights are given. Models with  $\Delta AICc < 2$  compared were considered adequate and are highlighted in bold. X denotes that the parameter was included in the model.

## 8.5. DISCUSSION

---

Response Variable	Parameters						nb p	$\Delta AICc$	AICc weight
	$L$	$SS$	$N_s^I$	$\lambda_{N_s}$	$Cva$	$Hma$			
<i>A</i>	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>22</b>	<b>0.00</b>	<b>0.36</b>
	<b>X</b>	-	-	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>22</b>	<b>0.16</b>	<b>0.33</b>
	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>23</b>	<b>1.59</b>	<b>0.16</b>
	X	-	-	X	X	-	21	2.16	0.12
	X	-	-	X	-	-	20	5.93	0.02
	X	-	X	X	-	-	21	7.76	0.01
	X	-	-	X	-	X	21	8.10	0.01
	X	-	X	X	-	X	22	9.83	0.00
	X	-	X	-	X	-	21	60.26	0.00
	X	-	X	-	X	X	22	62.47	0.00
	X	-	X	-	-	-	20	65.41	0.00
	X	-	X	-	-	X	21	66.58	0.00
	X	-	-	-	X	-	20	147.48	0.00
	X	-	-	-	-	-	19	148.83	0.00
	X	-	-	-	X	X	21	148.91	0.00
X	-	-	-	-	X	20	150.831	0.00	
<i>He</i>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>23</b>	<b>0.00</b>	<b>0.48</b>
	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	-	<b>X</b>	<b>22</b>	<b>1.09</b>	<b>0.28</b>
	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>X</b>	-	<b>22</b>	<b>1.50</b>	<b>0.23</b>
	X	X	X	-	-	-	21	6.73	0.02
	X	-	X	-	X	X	22	15.18	0.00
	X	-	X	-	X	-	21	16.75	0.00
	X	X	-	X	X	-	22	19.91	0.00
	X	X	-	X	-	-	21	20.52	0.00
	X	X	-	X	-	X	22	20.67	0.00
	X	X	X	X	-	X	23	21.10	0.00
	X	X	X	X	X	-	23	21.28	0.00
	X	X	X	X	X	X	24	21.50	0.00
	X	X	-	X	X	X	23	21.84	0.00
	X	X	X	X	-	-	22	22.71	0.00
	X	-	X	-	-	X	21	23.83	0.00
	X	X	-	-	-	-	20	27.55	0.00
	X	X	-	-	-	X	21	28.64	0.00
	X	X	-	-	X	-	21	29.71	0.00
	X	X	-	-	X	X	22	30.23	0.00
	X	-	X	-	-	-	20	33.96	0.00
	X	-	X	X	X	X	23	37.22	0.00
	X	-	X	X	X	-	22	37.69	0.00
	X	-	-	X	X	-	21	38.38	0.00
	X	-	-	X	X	X	22	40.54	0.00
	X	-	X	X	-	X	22	45.89	0.00
	X	-	-	X	-	X	21	46.97	0.00
	X	-	-	X	-	-	20	51.48	0.00
	X	-	X	X	-	-	21	53.17	0.00
	X	-	-	-	-	X	20	56.40	0.00
	X	-	-	-	X	-	20	57.04	0.00
X	-	-	-	X	X	21	57.70	0.00	
X	-	-	-	-	-	19	59.15	0.00	

CHAPITRE 8. GENETIC DIVERSITY AND POPULATION ABUNDANCE

Response Variable	Parameters						nb p	$\Delta AICc$	AICc weight
	$L$	$SS$	$N_s^I$	$\lambda_{N_s}$	$Cva$	$Hma$			
<i>Ho</i>	<b>X</b>	-	-	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>21</b>	<b>0.00</b>	<b>0.21</b>
	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>22</b>	<b>1.09</b>	<b>0.12</b>
	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>22</b>	<b>1.63</b>	<b>0.09</b>
	<b>X</b>	-	-	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>22</b>	<b>1.83</b>	<b>0.08</b>
	X	-	-	X	X	-	21	2.09	0.07
	X	-	X	X	X	X	23	2.66	0.05
	X	X	X	X	-	X	23	2.88	0.05
	X	-	X	-	-	X	21	3.18	0.04
	X	X	-	X	X	X	23	3.73	0.03
	X	-	-	X	-	-	20	3.97	0.03
	X	X	-	X	X	-	22	4.09	0.03
	X	X	X	-	-	X	22	4.25	0.02
	X	-	X	X	X	-	22	4.30	0.02
	X	X	-	X	-	-	21	4.54	0.02
	X	X	X	X	X	X	24	4.77	0.02
	X	-	X	X	-	-	21	4.88	0.02
	X	-	X	-	X	X	22	5.10	0.02
	X	-	X	-	-	-	20	5.10	0.02
	X	X	X	-	-	-	21	5.45	0.01
	X	-	X	-	X	-	21	5.61	0.01
	X	X	X	X	-	-	22	5.71	0.01
	X	X	X	X	X	-	23	6.30	0.01
	X	X	X	-	X	X	23	6.42	0.01
	X	X	X	-	X	-	22	6.89	0.01
	X	-	-	-	-	X	20	64.74	0.00
	X	X	-	-	-	X	21	65.86	0.00
	X	-	-	-	X	X	21	66.54	0.00
	X	X	-	-	X	X	22	67.10	0.00
	X	X	-	-	-	-	20	70.07	0.00
	X	-	-	-	-	-	19	70.45	0.00
	X	-	-	-	X	-	20	71.21	0.00
	X	X	-	-	X	-	21	71.81	0.00

## 8.5. DISCUSSION

---

Response Variable	Parameters						nb p	$\Delta AICc$	AICc weight
	$L$	$SS$	$N_s^t$	$\lambda_{N_s}$	$Cva$	$Hma$			
$M$	<b>X</b>	-	-	-	-	-	<b>19</b>	<b>0.00</b>	<b>0.39</b>
	<b>X</b>	-	-	-	<b>X</b>	-	<b>20</b>	<b>1.94</b>	<b>0.15</b>
	X	X	-	-	-	-	20	2.04	0.14
	X	-	-	-	-	X	20	2.14	0.14
	X	-	-	-	X	X	21	3.78	0.06
	X	X	-	-	X	-	21	4.10	0.05
	X	X	-	-	-	X	21	4.15	0.05
	X	X	-	-	X	X	22	5.95	0.02
	X	-	X	-	-	-	20	18.93	0.00
	X	-	X	-	-	X	21	19.92	0.00
	X	-	X	-	X	-	21	20.35	0.00
	X	X	X	-	-	-	21	21.06	0.00
	X	-	X	-	X	X	22	21.87	0.00
	X	X	X	-	-	X	22	22.13	0.00
	X	X	X	-	X	-	22	22.58	0.00
	X	X	X	-	X	X	23	24.12	0.00
	X	-	-	X	-	-	20	54.31	0.00
	X	-	X	X	-	-	21	56.06	0.00
	X	X	-	X	-	-	21	56.34	0.00
	X	-	-	X	X	-	21	56.51	0.00
	X	-	-	X	-	X	21	56.52	0.00
	X	-	X	X	X	-	22	57.83	0.00
	X	-	X	X	-	X	22	58.00	0.00
	X	X	X	X	-	-	22	58.03	0.00
	X	X	-	X	-	X	22	58.52	0.00
	X	X	-	X	X	-	22	58.60	0.00
	X	-	-	X	X	X	22	58.64	0.00
	X	-	X	X	X	X	23	59.99	0.00
	X	X	X	X	X	-	23	60.04	0.00
	X	X	X	X	-	X	23	60.10	0.00
	X	X	-	X	X	X	23	60.75	0.00
	X	X	X	X	X	X	24	62.22	0.00

Supporting information n°4 :

Results of model selection for the rate of increase of allelic richness ( $\lambda_A$ ), expected heterozygosity ( $\lambda_{He}$ ), observed heterozygosity ( $\lambda_{Ho}$ ) and M-ratio ( $\lambda_M$ ). Parameters considered were locus ( $L$ ), rate of increase of sample size ( $\lambda_{SS}$ ), rate of increase of summer population abundance index ( $\lambda_{N_s}$ ), amplitude of summer population abundance ( $CVa$ ) and harmonic mean of summer population abundance index ( $HMa$ ) over the 12-year study period. For each model, the number of parameters to estimate (nb p),  $\Delta AICc$  and AICc weight are given. Models with  $\Delta AICc < 2$  were considered adequate and are highlighted in bold. X denotes that the parameter was included in the model.

Response Variable	Parameters					nb p	$\Delta AICc$	AICc weight
	$L$	$\lambda_{SS}$	$\lambda_{N_s}$	$CVa$	$Hma$			
$\lambda_A$	<b>X</b>	-	<b>X</b>	-	-	<b>20</b>	<b>0.00</b>	<b>0.54</b>
	X	-	X	-	X	21	1.87	0.21
	X	-	X	X	-	21	2.15	18
	X	-	X	X	X	22	4.16	0.07
	X	-	-	-	-	19	39.18	0.00
	X	-	-	X	-	20	41.01	0.00
	X	-	-	-	X	20	41.38	0.00
	X	-	-	X	X	21	43.10	0.00
$\lambda_{He}$	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	-	<b>21</b>	<b>0.00</b>	<b>0.50</b>
	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>22</b>	<b>1.45</b>	<b>0.24</b>
	X	X	X	-	X	22	2.21	0.17
	X	X	X	X	X	23	3.67	0.08
	X	-	X	-	-	20	10.88	0.00
	X	-	X	X	-	21	11.18	0.00
	X	-	X	-	X	21	12.58	0.00
	X	-	X	X	X	22	13.46	0.00
	X	X	-	-	-	20	41.21	0.00
	X	X	-	X	-	21	43.28	0.00
	X	X	-	-	X	21	43.36	0.00
	X	X	-	X	X	22	45.53	0.00
	X	-	-	-	-	19	55.97	0.00
	X	-	-	-	X	20	57.83	0.00
	X	-	-	X	-	20	57.97	0.00
	X	-	-	X	X	21	60.05	0.00

## 8.5. DISCUSSION

---

Response	Parameters					nb p	$\Delta$ AICc	AICc
Variable	$L$	$\lambda_{SS}$	$\lambda_{N_s}$	$Cva$	$Hma$			weight
$\lambda_{Ho}$	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	-	<b>21</b>	<b>0.00</b>	<b>0.29</b>
	<b>X</b>	-	<b>X</b>	-	-	<b>20</b>	<b>0.32</b>	<b>0.24</b>
	<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>22</b>	<b>1.89</b>	<b>0.11</b>
	<b>X</b>	-	<b>X</b>	-	<b>X</b>	<b>21</b>	<b>1.95</b>	<b>0.11</b>
	X	X	X	X	-	22	2.31	0.09
	X	-	X	X	-	21	2.61	0.08
	X	X	X	X	X	23	3.80	0.04
	X	-	X	X	X	22	4.01	0.04
	X	-	-	-	-	19	95.81	0.00
	X	X	-	-	-	20	96.73	0.00
	X	-	-	X	-	20	98.04	0.00
	X	-	-	-	X	20	98.05	0.00
	X	X	-	X	-	21	98.97	0.00
	X	X	-	-	X	21	98.98	0.00
	X	-	-	X	X	21	100.29	0.00
	X	X	-	X	X	22	101.23	0.00
$\lambda_M$	<b>X</b>	-	<b>X</b>	-	-	<b>20</b>	<b>0.00</b>	<b>0.42</b>
	X	-	X	X	-	21	2.10	0.15
	X	-	X	-	X	21	2.15	0.14
	X	X	X	-	-	21	2.27	0.14
	X	-	X	X	X	22	4.39	0.05
	X	X	X	X	-	22	4.40	0.05
	X	X	X	-	X	22	4.45	0.05
	X	X	X	X	X	23	6.70	0.01
	X	-	-	-	-	19	31.87	0.00
	X	X	-	-	-	20	33.92	0.00
	X	-	-	-	X	20	34.07	0.00
	X	-	-	X	-	20	34.08	0.00
	X	X	-	-	X	21	36.14	0.00
	X	X	-	X	-	21	36.14	0.00
	X	-	-	X	X	21	36.31	0.00
	X	X	-	X	X	22	38.39	0.00



## 8.6 Discussion complémenataire

Il ressort de cette étude que les variations temporelles de la diversité génétique étaient associées aux variations temporelles d'abondance des populations locales de chats. Cette relation est sans doute sous-estimée, car nous avons négligé l'incertitude associée à notre indice d'abondance. Il pourra être envisagé de refaire notre analyse, en intégrant l'information contenue dans les répliquats. Il s'agira d'ajuster une régression qui utilisera une variable latente (ici les taux de rencontres) comme covariable. Cette approche est plus connue sous le nom de 'structural modeling' (Lee & Corporation 2007).

# 9

## Discussion générale

Jusqu'à récemment la problématique des invasions biologiques était principalement abordée par l'étude de l'impact des espèces introduites sur les espèces menacées et par l'étude de la réponse de celles-ci à l'éradication des espèces introduites. Cette thèse s'inscrit dans le cadre des invasions biologiques visant à comprendre la dynamique des interactions entre les espèces exogènes et les autres composantes du système où elles sont introduites. Identifier les facteurs qui influencent la nature et l'intensité de ces interactions est essentiel pour mettre au point des stratégies de gestion des espèces invasives, en particulier sur les grandes îles où l'éradication n'est souvent pas possible et peut, dans certains cas, aboutir à des résultats non souhaités (voir introduction générale). Malgré l'impact marqué du chat sur les communautés d'oiseaux marins, la dynamique de ses populations dans les milieux sub-Antarctiques est encore mal connue et peu étudiée. Ainsi, au cours de cette thèse, j'ai plus particulièrement cherché à identifier les facteurs intrinsèques (densité dépendance, chapitres 4 et 5) et extrinsèques (climat et production de biomasse végétale, chapitres 4, 5 et 7), et à comprendre les mécanismes qui conditionnent la dynamique spatio-temporelle des populations de Chat introduit sur la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen. Une des originalités de ce travail a été de combiner des données collectées sur le long terme aux échelles populationnelles et individuelles afin d'approcher les mécanismes impliqués dans la régulation des populations de chats. Ce travail est à ma connaissance le premier à explorer les mécanismes de densité-dépendance chez cette espèce en conditions naturelles. Une autre originalité de ce travail réside dans la méthodologie utilisée. En particulier l'utilisation d'un protocole de recueil des données d'abondance répliqué, combiné à celle de modèles à espaces d'états, nous a permis de prendre en compte de manière explicite l'erreur d'échantillonnage pour analyser la covari-

ance des fluctuations spatio-temporelles d'abondance des populations locales de chat. Plus largement, il a été nécessaire à chaque étape de ce travail, d'adapter les méthodes statistiques afin de prendre en compte la structure particulière des données. Aussi avons-nous choisi de revenir ici sur quelques points transversaux à notre travail. Dans un premier temps nous reviendrons sur la nécessité de prendre en compte explicitement l'erreur de mesure pour étudier la dynamique des populations. Ensuite, nous reviendrons sur les principaux résultats que nous avons obtenus pour élaborer un scénario qui rassemble les mécanismes impliqués dans la dynamique des populations de chat de la Grande Terre. Enfin, nous aborderons les perspectives de recherches à court et moyen terme offertes par ce travail.

## 9.1 L'erreur de mesure

De manière générale notre travail renforce la nécessité de prendre en compte explicitement l'erreur de mesure pour étudier la dynamique des populations à partir d'indices d'abondance ou d'estimations de la densité de population. Plus précisément ce travail, et en particulier celui réalisé dans les chapitres 4, 6 et 7, illustre le fait que l'impact de l'erreur de mesure varie en fonction du type d'analyse considérée. Ignorer l'erreur de mesure lorsque l'on va quantifier la corrélation entre deux variables va conduire à sous-estimer l'intensité de la corrélation entre celles-ci (Fuller 1987, Yoccoz & Ims 2004). A l'inverse, lorsque l'on analyse les patrons de densité-dépendance à partir de l'analyse des séries temporelles de densités, ignorer l'erreur de mesure va tendre à augmenter le risque d'erreur de type I, *i.e.*, augmenter le risque de détecter des patrons de densité-dépendance qui n'existent pas (Dennis & Taper 1994). Mais notre étude de l'erreur de mesure doit encore être approfondie. En effet, nous avons jusqu'ici fait l'hypothèse qu'il n'y avait pas de structure particulière dans l'erreur de mesure, *ex.*, pas d'auto-corrélation ni de covariance. Or, les comptages de chats étant réalisés par la même personne au sein d'une année donnée, cela pourrait induire une covariance non-nulle dans les variations temporelles de l'erreur de mesure. Étant donné l'effort consacré lors de chaque passation de consignes pour standardiser la récolte des données d'un hivernant à l'autre, il est peu probable que le fort patron de synchronie observé (voir chapitres 6 et 7) soit le pur produit d'une covariance non-nulle dans l'erreur de mesure. Il sera nécessaire d'avoir un grand nombre de répétitions et de prendre en compte le fait que les sessions de terrain ne sont pas chevauchantes pour pouvoir tester cette hypothèse. De plus, nous avons été contraint (en

## 9.1. DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE CHAT

---

partie à cause d'un temps de calcul très long – plusieurs jours) d'ignorer l'incertitude associée aux indices d'abondance utilisés pour analyser la densité dépendance dans les variations de la survie hivernale des individus, ainsi que pour analyser le lien entre les variations temporelles des indices de diversité génétique et d'abondance des populations de chats. Dans ce dernier cas, il est donc probable que l'intensité des co-variations estimées soit sous-estimée. Aussi serait-il souhaitable dans un avenir proche de travailler sur l'optimisation des procédures informatiques utilisées afin de pouvoir prendre en compte l'incertitude associée aux données de comptage dans ces analyses.

## 9.2 Dynamique des populations de chat sur la Grande Terre

### 9.2.1 Synthèse des principaux résultats obtenus

Nous avons pu mettre à profit la diversité des conditions environnementales présentes sur la Grande Terre pour étudier de manière comparative les dynamiques locales des populations de chat. Il est apparu que la densité dépendance faisait partie intégrante du système et que son intensité variait dans l'espace (chapitres 4-5). Probablement du fait de la faible longueur des séries temporelles analysées d'une part, et de l'incertitude associée à l'estimation des densités locales d'autre part, nous n'avons pas mis en évidence de variations temporelles dans l'intensité de la régulation des populations de chat. Nous avons plus particulièrement montré des effets négatifs de la densité locale à la fois sur la survie hivernale et sur la condition physique des individus. Cependant, contrairement à ce qui était attendu étant donné le caractère généraliste et opportuniste du comportement alimentaire du chat, l'intensité de la densité dépendance n'est pas atténuée en présence de proies alternatives. En l'absence de données quantitatives relatives aux variations temporelles d'abondance des proies disponibles ainsi qu'à leur contribution au régime alimentaire du chat, il ne nous est pas possible à l'heure actuelle de conclure sur les facteurs à l'origine de l'hétérogénéité du patron de densité dépendance observé.

L'étude des variations d'abondance des populations locales de chats ('output' des dynamiques locales) nous a permis de mettre en lumière des éléments complémentaires concernant les mécanismes régissant la dynamique des populations de chats. Il est notamment

apparu que, malgré l'hétérogénéité du patron de densité-dépendance, les variations d'abondance des populations de chats étaient synchrones entre les sites. L'intensité de ce patron de synchronie est comparable avec l'intensité de ceux estimés pour d'autres espèces de petits mammifères telles que l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) la martre (*Martes martes*) et le renard (*Vulpes vulpes*) à des échelles spatiales similaires (Ranta *et al.* 2006). La synchronie des fluctuations d'abondance des populations de chats suggère que ces dernières sont sous le contrôle de facteurs agissant à large échelle spatiale et/ou sont sous l'influence de mécanismes communs. De manière générale nos résultats tendent à suggérer que les conditions climatiques sont à l'origine de ce patron de synchronie. Nous avons montré que les variations de températures étaient associées aux variations temporelles de la production de biomasse et que ces dernières étaient reliées aux variations de la composante synchrone de l'abondance des populations de chats. Ce patron est renforcé par le fait que l'intensité de la synchronie des variations temporelles de la production de biomasse végétale et de l'abondance des populations de chats sont comparables. La condition physique des individus apparaît être un paramètre important dans la dynamique des populations de chats puisqu'elle conditionne en partie la survie hivernale des derniers et le recrutement. Remarquons qu'en raison d'une taille d'échantillon trop faible nous n'avons pas étudié l'influence de la production de biomasse végétale et des conditions climatiques sur la condition physique des lapins.

### **9.2.2 Un scénario possible pour expliquer les variations spatio-temporelles des dynamiques locales des populations de chats**

Malgré l'absence de données quantitatives sur les variations d'abondance des populations de lapins, les résultats que nous avons obtenus nous permettent de mieux entrevoir les facteurs et les mécanismes impliqués dans la régulation des dynamiques locales des populations de chats. On peut formuler le scénario suivant : Les hivers rigoureux vont entraîner un développement tardif de la végétation et conséquemment une faible production de biomasse végétale à l'année  $t - 2$  à l'échelle de la Grande Terre. Les lapins ne vont pas pouvoir bénéficier d'une couverture végétale importante, ce qui affectera leur démographie. Or, lorsque la quantité de nourriture baisse, la condition physique des lapins adultes diminue (Poole 1960, Wheeler & King 1985, Wood 1980, Rogers & Myers 1979, Vandewalle 1989, Cooke *et al.*

## 9.2. DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE CHAT

---

1981), d'où probablement également leur survie. La reproduction des lapins est significativement reliée aux variables climatiques qui affectent la physiologie et la quantité de nourriture (Parer 1977). En particulier, la durée du cycle de reproduction des femelles est conditionnée par la quantité et la qualité de la nourriture : quand elle est insuffisante, la reproduction s'arrête. Au final, les chats disposeront de lapins en moins bonne condition physique et en moins grand nombre, du fait d'une reproduction ralentie, au moment où les oiseaux repartent en mer, *i.e.*, durant l'hiver de l'année  $t - 2$ . Dans ces conditions, la condition physique des chats se dégradera sur l'ensemble de la Grande Terre (chapitre 4) entraînant une diminution de la survie hivernale des individus qui sera plus ou moins forte compte tenu de la taille de la population (chapitre 5). Les mauvaises conditions environnementales vont plus particulièrement affecter la condition physique des femelles à la sortie de l'hiver de l'année  $t - 2$  (chapitre 4). Ceci est attendu retarder l'entrée en reproduction des femelles durant l'été de l'année  $t$  diminuant ainsi les chances de survie des jeunes pendant l'hiver de l'année  $t - 1$ . Mais il est aussi envisageable que les femelles en mauvaise condition physique ne se reproduiront pas. L'ensemble de ces mécanismes conduira *in fine* à diminuer le recrutement entre les étés des années  $t - 1$  et  $t$  dans les populations de chats à l'échelle de la Grande Terre. A l'inverse, les hivers peu rigoureux vont contribuer au démarrage précoce de la végétation et à une bonne production de biomasse végétale à l'échelle de la Grande Terre pour l'année  $t - 2$ . Cela permettra aux lapins d'acquérir une bonne condition physique et par conséquent favorisera leur reproduction et leur survie hivernale. La forte abondance de lapereaux va quant à elle permettre aux chats d'acquérir une bonne condition physique ce qui favorisera leur survie hivernale. Cet effet sera plus ou moins marqué compte tenu de la taille de la population. Les femelles en bonne condition physique à la sortie de l'hiver sont attendues se reproduire plus tôt augmentant ainsi la survie des juvéniles durant l'hiver de l'année  $t - 1$ . L'ensemble de ces mécanismes va dans ces conditions favoriser le recrutement entre les étés des années  $t - 1$  et  $t$  dans les populations de chat à l'échelle de la Grande Terre. L'augmentation des densités locales est attendue promouvoir la dispersion des individus à l'échelle locale favorisant ainsi le brassage génétique (chapitre 8). Mais ce scénario doit être considéré avec précaution car il repose sur un certain nombre d'hypothèses qui doivent encore être testées.

### 9.2.3 Hypothèses à tester et recherches complémentaires

Pour valider le scénario présenté ci-dessus il sera donc nécessaire de tester un certain nombre d'hypothèses que nous avons été amenés à faire dans ce travail, en particulier en raison de l'absence de données quantitatives sur l'abondance des populations de lapins. Premièrement, il faudrait valider l'utilisation de la base de données NDVI-MODIS qui couvre la période 2001–aujourd'hui dans le contexte de Kerguelen comme nous l'avons fait pour la base NDVI-PAL (chapitre 3). Il conviendrait pour cela d'utiliser des données de biomasse réelles, *i.e.*, plus précises que le nombre de points contacts, afin de limiter l'incertitude dans l'estimation de la relation. Cela permettrait de pouvoir prédire les variations moyennes de production de biomasse végétale sur l'ensemble de la période d'étude mais également d'estimer l'incertitude autour de ces prédictions. La prise en compte de cette incertitude dans nos analyses permettra peut-être de révéler des patrons qui étaient masqués jusqu'ici (chapitre 6), comme par exemple la modulation par la production de biomasse végétale de l'intensité de la densité dépendance dans les populations locales de chats (chapitre 4).

Deuxièmement, il sera nécessaire de vérifier si le NDVI est un bon 'proxy' des variations d'abondance des populations de lapins. En effet, nous avons fait l'hypothèse qu'il n'y avait pas de rétroaction des populations de lapins sur la production de biomasse estimée par le NDVI, *i.e.*, une forte valeur de NDVI annuel traduit une forte abondance de lapins. La plupart des études qui utilisent le NDVI comme 'proxy' de la production de biomasse végétale concernent bien souvent des milieux forestiers (*ex.*, Loe *et al.* 2005). Dans ces milieux le NDVI capture l'intensité de l'activité photosynthétique de la canopée et ces études font donc l'hypothèse que les variations du NDVI reflètent les variations de la production de biomasse dans les strates basses (*ex.*, Pettorelli *et al.* 2005). Dans les milieux forestiers les herbivores n'impactent pas la production de biomasse végétale dans la strate capturée par le NDVI ce qui n'est pas le cas à Kerguelen où il n'y a pas de strate arborescente ou arbustive. Dans ces conditions, il est donc possible que les variations annuelles du NDVI traduisent en réalité les variations de la pression de pâturage du lapin, *i.e.*, les fortes valeurs de NDVI représentent une faible abondance des lapins et inversement. Un tel mécanisme pourrait expliquer le fait que nous détectons un effet positif du NDVI sur la probabilité de capture des individus, *i.e.*, les chats entreraient plus facilement dans les pièges, qui sont, on le rappelle, appâtés avec du lapin, quand la population de lapin est peu abondante. D'autre part, il est également possible que la relation entre la production de biomasse végétale et l'abondance des populations de lapins ne soit pas

## 9.2. DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE CHAT

---

linéaire, ce qui contribuerait à masquer la relation entre le NDVI et les variations temporelles des densités des populations locales de chat (chapitre 4). Ces mécanismes pourront être approchés par l'étude de la condition physique des lapins lorsque la taille de notre échantillon sera suffisamment grande. Toutefois, cette approche ne sera pas complètement satisfaisante car, comme nous l'avons vu pour le chat, il est probable que la condition physique des lapins soit également affectée par leur densité.

Troisièmement, notre scénario fait l'hypothèse qu'il n'y a pas de rétroaction du chat sur les lapins. Une manière de tester l'existence d'une telle rétroaction serait d'explorer les patrons de densité-dépendance supérieur à 1. En effet, la théorie (Royama 1992) suggère que dans un tel système prédateur proie, l'existence d'une rétroaction du chat sur le lapin pourrait générer un patron de densité-dépendance retardé d'ordre 2 dans les populations de chats. La faible longueur des séries temporelles de densités des populations de PJDA et de RAT ne nous a pas permis de tester cette hypothèse. Toutefois, les analyses que j'ai réalisées dans la phase exploratoire (dont les résultats n'apparaissent pas dans le chapitre 4) renvoyaient des valeurs proches de zéro avec une grande incertitude pour les paramètres de densité-dépendance d'ordre 2. Mais il sera nécessaire d'accroître la taille de notre échantillon pour nous permettre de conclure sur la validité de cette hypothèse.

Quatrièmement, notre scénario attribue un poids équivalent aux différents mécanismes que nous avons identifiés comme pouvant conditionner la dynamique spatio-temporelle des dynamiques locales des populations de chats. L'identification de ces mécanismes constituait en effet une première étape dans l'étude de la dynamique des populations de chats et il serait maintenant utile de pouvoir estimer la contribution relative de la densité-dépendance, et des effets directs et indirects du climat (*via* la condition physique des individus) au patron de variations spatio-temporelles des dynamiques locales de chats. Une possibilité serait d'utiliser une approche complémentaire visant à modéliser de manière plus mécanistique le système. Par exemple, il pourra être envisagé de paramétrer un modèle de dynamique de populations en temps discret (modèle de Leslie, Caswell 2000) avec les estimations des paramètres que nous avons obtenues afin d'estimer la sensibilité du taux d'accroissement asymptotique de la population à ces variables. Mais cette approche sera conditionnelle aux valeurs de certains paramètres clefs tel que la fécondité des individus qui n'a pu être estimée ici et qui devront être tirés de la bibliographie. Cette analyse apporterait des informations sur les voies d'action à privilégier pour limiter les populations de chats en vue de réduire leur impact sur les oiseaux



marins. En particulier cela permettrait de déterminer, parmi les actions visant à réduire la fécondité ou la survie des individus, lesquelles auront le plus d'impact sur la dynamique des populations de chats.

Au cours de l'étude des patrons de densité dépendance nous avons pu mettre en évidence que les variables environnementales, la condition physique des individus et la densité des populations de chat étaient corrélées. Cette structure rend notamment plus difficile l'identification des voies d'actions du climat sur la dynamique des populations locales de chats. En particulier lorsque la taille de notre échantillon sera suffisante pour utiliser la condition physique des lapins, il conviendra de déterminer les voies d'action des conditions climatiques sur les variations du taux d'accroissement des populations locales de chats. Il serait intéressant de rechercher si le climat affecte directement la condition physique des individus du fait d'une augmentation des dépenses énergétiques durant les hivers rigoureux, ou indirectement *via* son action sur la production de biomasse végétale et la condition physique des lapins. Nous pourrions pour cela réaliser une analyses de pistes ('pathway analysis', Shipley 2009) afin d'évaluer la vraisemblance des différents scénarios possibles.

Au delà de la nécessité d'asseoir notre scénario en testant la validité des hypothèses que nous avons faites, notre travail offre plusieurs pistes de recherches à la fois pour améliorer notre compréhension des mécanismes qui conditionnent la dynamique des populations de chats et pour comprendre la nature et l'intensité des interactions entre le chat et les oiseaux marins.

## 9.3 Perspectives

### 9.3.1 Compréhension de la dynamique des populations de chats

L'identification des facteurs qui conduisent à moduler l'intensité de la densité-dépendance dans les populations de chats va nécessiter d'étudier plus en détails les populations de chats à l'échelle intra-site. Notre hypothèse (chapitre 4) est que l'abondance et la distribution spatiale des lapins peut moduler l'intensité de la compétition entre les chats. L'étendue des surfaces favorables aux lapins, plus grande à PJDA qu'à RAT pourrait expliquer pourquoi nous estimons une densité dépendance plus forte à RAT qu'à PJDA. En raison de la difficulté d'obtenir des données quantitatives sur les lapins, une solution pourrait consister d'une part, à comparer la taille des domaines vitaux des chats entre les sites et d'autre part, à comparer

### 9.3. PERSPECTIVES

---

les taux de recouvrement de ces derniers. On s'attend à observer un plus fort taux de recouvrement des domaines vitaux des chats lorsque les zones favorables pour les lapins sont très localisées dans l'espace.

Nous avons mis en évidence dans les chapitre 4,6 et 7 un effet négatif des conditions de température sur les variations du taux d'accroissement et d'abondance des populations locales de chats. Une hypothèse serait que les conditions climatiques sévères puissent induire une surmortalité dans les populations de lapins qui pourrait bénéficier aux chats du fait d'un accès plus facile à sa ressource principale. Il va être nécessaire de poursuivre l'étude de la condition physique des lapins pour vérifier la pertinence biologique de ce résultat inattendu. En effet, nous pourrons à moyen terme, lorsque la taille d'échantillon sera suffisamment grande, rechercher si les variations de la condition physique hivernale des chats sont négativement reliées aux variations de la condition physique des lapins.

Il serait bénéfique pour améliorer notre compréhension du système de pouvoir étudier les facteurs qui conditionnent la fécondité des individus. En particulier, il conviendrait de rechercher si les femelles en mauvaise condition physique ne vont pas se reproduire, ou bien vont réduire le nombre et/ou la taille de leurs portées. Il est probable que des stratégies différentes puissent émerger entre les sites du fait des différences dans l'intensité de la densité-dépendance. Toutefois, il semble difficile de pouvoir tester ces mécanismes en raison de la difficulté rencontrée sur le terrain pour récolter ce type de données.

Enfin, il serait intéressant d'étudier plus en détail la structure génétique des populations de chats. En particulier le génotypage des cadavres de chats qui ont été récoltés à l'échelle de la Grande Terre pourrait venir compléter la base de données existante (chapitre 8). Les méthodes d'analyses multivariées récentes (Jombart *et al.* 2010) pourront ainsi être utilisées pour décrire la structuration génétique des populations de chats à différentes échelles spatiales (inter et intra-sites). Cela nous permettra notamment d'identifier la structuration fine des populations. L'augmentation de la taille de notre échantillon nous permettra également d'approfondir l'analyse des patrons d'isolement par la distance réalisés par Devillard (2004) afin d'étudier les distances de dispersion au sein de chaque sexe.

#### 9.3.2 Conservation des oiseaux marins

Une première étape dans l'étude des interactions chats/oiseaux sur la grande Terre va consister à approfondir l'étude du comportement alimentaire du chat (Pontier *et al.* 2002).

A partir des échantillons de poils et de sang collectés depuis le début de l'étude (1994) nous allons pouvoir, à l'aide de la méthode des isotopes stables (West *et al.* 2006), analyser la composition et les variations temporelles du régime alimentaire des chats sur nos sites d'étude. En effet nous disposons des signatures isotopiques de l'ensemble des espèces de proies disponibles pour le chat sur chacun de nos sites d'étude (Collaboration CEBC Chizé) ce qui va nous permettre à l'aide de méthodes Bayésiennes, d'estimer la contribution de chaque espèce au régime alimentaire du chat (Parnell *et al.* 2010). Plus précisément nous étudierons les variations saisonnières de ces proportions en lien avec la présence-absence des oiseaux marins. Un des grands avantages de la méthode des isotopes stables est qu'elle permet de suivre dans le temps l'évolution du régime alimentaire d'un individu donné. Ainsi nous pourrions notamment rechercher si certains individus ont des comportements de prédation plus spécialisés sur les oiseaux que d'autres. Les premiers résultats des analyses isotopiques réalisées sur les échantillons de poils suggèrent de fortes variations spatiales du régime alimentaire du chat en lien avec le nombre de proies disponibles. Ils suggèrent également l'existence de comportements de cannibalisme en particulier sur le site de RAT où la densité dépendance est plus marquée. Mais ces résultats sont encore à confirmer avec l'analyse isotopiques des prélèvements sanguins qui débutera en Janvier 2011.

Un deuxième volet consistera à évaluer plus en détail l'effet du chat sur les paramètres démographiques des populations d'oiseaux marins. Depuis 2 ans maintenant, un suivi de la démographie des oiseaux marins est réalisé de manière conjointe sur deux sites contrastés (collaboration CNRS Chizé) : l'île de Mayes où le chat est absent et qui accueille un grand nombre d'oiseaux marins, et le Site de Pointe Morne sur la Grande Terre où le chat et le lapin sont tous les deux présents. L'utilisation d'un site témoin va nous permettre de pouvoir faire ressortir l'impact propre du chat sur la démographie des oiseaux.

Un troisième volet pourrait s'intéresser aux possibles évolutions de ce système prédateur-proie dans un contexte de réchauffement climatique. Les îles sub-Antarctiques connaissent une augmentation marquée de leur température moyenne depuis les dernières décennies (Smith 2002). Ceci est attendu avoir de profondes implications dans le fonctionnement de ce système. En effet, on sait par exemple que l'*Acaena* qui occupe une place importante dans le régime alimentaire du lapin, en particulier pendant l'hiver, ne supporte pas bien le stress hydrique (Chapuis *et al.* 1994). Or l'augmentation des températures à Kerguelen s'accompagne d'une baisse notable de la quantité de précipitation annuelle. Ainsi le réchauffe-

## 9.4. CONCLUSION

---

ment climatique pourrait bénéficier à d'autres espèces végétales indigènes ou introduites. Le réchauffement climatique pourrait être favorable ou au contraire défavorable au lapin suivant les caractéristiques des espèces qui pourraient se développer. Ces deux scénarios pourraient conduire soit à un effet de relâche du mésoprédateur, soit à un renforcement du phénomène d'hyperprédation et donc *in fine* nuire aux populations d'oiseaux marins.

Enfin un dernier volet consistera à mettre en lien les résultats que nous avons obtenus dans ce travail avec la dynamique des oiseaux marins (Collaboration CNRS Chizé). En effet, nous avons montré que les variations spatio-temporelles de l'abondance des populations de chats étaient synchrones, et que ce patron semblait être associé aux effets indirects des conditions climatiques sur la quantité de ressource disponible pour le chat. Or, la dynamique des oiseaux marins est elle aussi dépendante des variations climatiques (Inchausti *et al.* 2003, Barbraud & Weimerskirch 2003). Aussi serait-il intéressant de rechercher un patron de synchronie interspécifique (Post & Forchhammer 2002) afin de déterminer si les variations climatiques à large échelle peuvent être à l'origine d'un couplage entre les dynamiques des oiseaux marins et des chats. L'étude conjointe de la dynamique des populations de chats et de celle des oiseaux marins permettrait de déterminer comment les variations climatiques peuvent conditionner les interactions entre le chat et les oiseaux marins, et de pouvoir prédire l'impact des changements climatiques sur l'évolution de ces interactions.

## 9.4 Conclusion

Nous avons montré au cours de ce travail que bien que le chat puisse avoir des impacts désastreux sur les populations d'oiseaux marins qui viennent se reproduire sur la Grande Terre, ces derniers ne semblent pas être un élément clef de la dynamique spatio-temporelle des populations de chats. Plus largement, notre travail souligne la nécessité de varier les échelles d'analyses à la fois temporelles et spatiales pour comprendre la dynamique des interactions entre les communautés introduites et indigènes. Il met également en évidence la nécessité de ne pas négliger les effets de l'erreur de mesure dans la recherche de corrélats écologiques. Les différents résultats obtenus et en particulier l'existence de phénomènes de densité-dépendance et la synchronie des dynamique locales des populations de chats, offrent de nouvelles pistes de travail pour la conservation des oiseaux marins car ils permettent de mieux comprendre certains aspects de la dynamique des populations de chats. Il serait

souhaitable d'intégrer ces derniers à l'évaluation des méthodes de contrôle des populations de lapins et/ou de chats qui pourraient être envisagées par les gestionnaires. Mais l'identification et la compréhension des mécanismes qui conditionnent les variations spatio-temporelles des dynamiques locales des populations de chats est un projet ambitieux qui nécessite d'avoir accès à l'ensemble des compartiments du système. Or, les données récoltées jusqu'ici ne permettent pas à elles seules de faire la lumière sur l'ensemble de ces mécanismes. En particulier l'absence de données quantitatives sur le lapin et sur la fécondité des individus font cruellement défaut pour mener une réelle étude de 'Dynamique des populations' de chats. Aussi, la complexité des méthodes utilisées ne pouvant en aucun cas se substituer à ces données, cela pose la question de la poursuite de cette étude avec le même protocole et le même design. Étant donné les contraintes climatiques et logistiques, la faible densité des populations de chats, la grande variabilité des comptages et le faible taux de recapture malgré l'effort consenti, il serait nécessaire de revoir le dispositif dans son ensemble. Il pourrait par exemple être envisageable de concentrer les efforts sur un plus petit nombre de sites permettant d'étudier plus en détails les interactions chats/oiseaux comme sur le site de Pointe morne. Mais la mise en place d'un nouveau design devra faire l'objet d'une réelle étude au sens statistique pour évaluer la faisabilité de l'effort qu'il sera nécessaire de fournir afin d'obtenir un degré de précision souhaité dans les données recueillies, *ex.*, combien de transects doivent être parcourus pour atteindre une précision de 15% sur l'estimation des densités de chats. Ceci nécessite un travail approfondi qu'il serait présomptueux d'anticiper ici en quelques lignes.

# Bibliographie

- ANDERSON, D., BURHNAM, K. & WHITE, G. (1994). AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology*, 75:1780–1793.
- ATCKINSON, I. (1985). *The spread of commensal species of Rattus to oceanic islands and their effects on island avifauna. IBCP Technical Publication n°3.* – Cambridge, pp 35–81.
- BADECK, F., BONDEAU, A., DOKTOR, D., LUCHT, W. & SITCH, S. (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162(2):295–309.
- BARBRAUD, C. & WEIMERSKIRCH, H. (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270:2111–2116.
- BELKHIR, K., BORSA, P., CHIKHI, L., RAUFASTE, N. & BONHOMME, F. (1996). GENETIX 4.05, logiciel sous windows TM pour la génétique des populations. *Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France)*, <http://www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/intro.htm>.
- BELOTE, R. T. & JONES, R. H. (2009). Tree leaf litter composition and nonnative earthworms influence plant invasion in experimental forest floor mesocosms. *Biological Invasions*, 11(4): 1045–1052.
- BENTON, T. G., LAPSLEY, C. T. & BECKERMAN, A. P. (2001). Population synchrony and environmental variation: an experimental demonstration. *Ecology Letters*, 4(3):236–243.
- BERGSTROM, D. M., LUCIEER, A., KIEFER, K., WASLEY, J., BELBIN, L., PEDERSEN, T. K. & CHOWN, S. L. (2009). Indirect effects of invasive species removal devastate world heritage island. *Journal of Applied Ecology*, 46(1):73–81.
- BESTER, M. N., BLOOMER, J. P., BARTLETT, P. A., MULLER, D. D., van ROOYEN, M. & BUCHNER, H. (2000). Final eradication of feral cats from sub-antarctic marion island, southern indian ocean. *South African Journal of Wildlife Research*, 30(1):53–57.
- BLASIUS, B. & STONE, L. (2000). Ecology: Nonlinearity and the moran effect. *Nature*, 406(6798):846–847.

- BLISS, C. & FISHER, R. (1953). Fitting the Negative Binomial Distribution to Biological Data. *Biometrics*, 9:176–200.
- BOLKER, B. M., BROOKS, M. E., CLARK, C. J., GEANGE, S. W., POULSEN, J. R., STEVENS, M. H. H. & WHITE, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3):127 – 135.
- BONNAUD, E., ZARZOSO-LACOSTE, D., BOURGEOIS, K., RUFFINO, L., LEGRAND, J. & VIDAL, E. (2010). Top-predator control on islands boosts endemic prey but not mesopredator. *Animal Conservation*, DOI:10.1111/j.1469-1795.2010.00376.x.
- BOUSSÈS, P. (1991). *Biologie de population d'un vertébré phytophage introduit, le lapin (Oryctolagus cuniculus) dans les îles subantarctiques de Kerguelen*. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, France.
- BOUZAT, J., CHENG, H., LEWIN, H., WESTEMEIER, R., BRAWN, J. & PAIGE, K. (1998). Genetic evaluation of a demographic bottleneck in the greater prairie chicken. *Conservation Biology*, 12(4):836–843.
- BRIED, J. & JOUVENTIN, P. (1999). Influence of breeding success on fidelity in long-lived birds: an experimental study. *Journal of Avian Biology*, 30(4):392–398.
- BROTHERS, N. (1982). Feral cat control on Tasman Island. *Australian Ranger Bulletin*, 2(1).
- BROTHERS, N., EBERHARD, I., COPSON, G. & SKIRA, I. (1992). Control of rabbits on Macquarie Island by myxomatosis. *Wildlife Research*, 9(3):477–485.
- BROWN, M. E., PINZON, J. E., DIDAN, K., MORISETTE, J. T. & TUCKER, C. J. (2006). Evaluation of the consistency of long-term NDVI time series derived from AVHRR, SPOT-Vegetation, SeaWiFS, MODIS, and Landsat ETM+ sensors. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 44(7):1787–1793.
- BUCKLAND, S., ANDERSON, D., BURNHAM, K. & LAAKE, J. (1993). *Distance sampling. Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London.
- BUCKLAND, S., ANDERSON, D., BURNHAM, K., LAAKE, J., BORCHERS, D. & THOMAS, L. (2001). *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- BURNHAM, K. & ANDERSON, D. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach (2<sup>nd</sup> ed.)*. Springer-Verlag, New York.
- BURNHAM, K., ANDERSON, D., WHITE, G., BROWNIE, C. & POLLOCK, K. (1987). *Design and analysis method for fish survival experiments based on release-recapture*. American Fisheries Society Monograph, Bethesda Maryland.
- BUSCH, J., WASER, P. & DEWOODY, J. (2007). Recent demographic bottlenecks are not accompanied by a genetic signature in banner-tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Molecular Ecology*, 16(12):2450–2462.
- CABEZAS, S. & MORENO, S. (2007). An experimental study of translocation success and habitat improvement in wild rabbits. *Animal Conservation*, 10(3):340–348.
- CAMPOS, J., POSADA, D., CABALLERO, P. & MORAN, P. (2007). Spatio-temporal genetic variability in sea trout (*Salmo trutta*) populations from north-western Spain. *Freshwater Biology*, 52(3):510–524.
- CASWELL, H. (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology*, 81(3):619–627.
- CHAKRABORTY, R. & NEI, M. (1977). Bottleneck effects on average heterozygosity and genetic distance with stepwise mutation model. *Evolution*, 31(2):347–356.
- CHAPUIS, J. & BOUSSES, P. (1987). Relations animal-végétation: conséquences des introductions de mammifères phytophages dans l'archipel de Kerguelen. *In Actes du colloque sur la Recherche française dans les Terres Australes*, pages 269–278.
- CHAPUIS, J., BOUSSÈS, P. & BARNAUD, G. (1994). Alien mammals, impact and management in the French subantarctic islands. *Biological Conservation*, 67(2):97–104.
- CHESSON, P. L. & WARNER, R. R. (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive-systems. *American Naturalist*, 117(6):923–943.
- CHOQUET, R., LEBRETON, J., GIMENEZ, O., REBOULET, A. & PRADEL, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE-RECAPTURE data. *Ecography*, 32(6):1071–1074.



- COOKE, B., MYERS, K. & MACINNES, C. (1981). Food and dynamics of rabbit populations in inland australia. *In World Lagomorph Conference*, pages 643–647, University of Guelph, Ontario.
- CORNUET, J. & LUIKART, G. (1996). Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144(4):2001–2014.
- COURCHAMP, F. (1996). *Etude de l'épidémiologie du virus de l'Immunodéficience Féline dans les populations de chats domestiques (Felis catus)*. Thèse de doctorat, University of LyonEditor.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J. & PASCAL, M. (2003). Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews (Cambridge)*, 78(3):347–383.
- COURCHAMP, F., LANGLAIS, M. & SUGIHARA, G. (1999). Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology*, 68(2):282–292.
- COURCHAMP, F., LANGLAIS, M. & SUGIHARA, G. (2000). Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology*, 69(1):154–164.
- CROOKS, K. (2002). Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 16(2):488–502.
- CROW, J. & KIMURA, M. (1970). *An Introduction to Population Genetics theory*. Harper and Row, New York.
- DE VALPINE, P. & HASTINGS, A. (2002). Fitting population models incorporating process noise and observation error. *Ecological Monographs*, 72(1):57–76.
- DENNIS, B. & OTTEN, M. R. M. (2000). Joint effects of density dependence and rainfall on abundance of san joaquin kit fox. *Journal of Wildlife Management*, 64(2):388–400.
- DENNIS, B., PONCIANO, J. & TAPER, M. (2010). Replicated sampling increases efficiency in monitoring biological populations. *Ecology*, 91(2):610–620.
- DENNIS, B., PONCIANO, J. M., LELE, S. R., TAPER, M. L. & STAPLES, D. F. (2006). Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs*, 76(3):323–341.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- DENNIS, B. & TAPER, M. L. (1994). Density dependence in time series observations of natural populations: Estimation and testing. *Ecological Monographs*, 64(2):205–224.
- DERENNE, P. (1976). Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia*, 40:531–595.
- DERENNE, P. & MOUGIN, J. (1976). Données craniométriques sur le lapin et le chat haret de l'île aux cochons, archipel Crozet (46°06'S, 50°14'E). *Mammalia*, 40(3):495–516.
- DEVILLARD, S. (2004). *Importance des échelles spatio-temporelles dans la variabilité et l'évolution de la dispersion chez les mammifères. Les multiples visages du chat domestique (Felis catus L.)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon I, France.
- DEVILLARD, S., SAY, L. & PONTIER, D. (2003). Dispersal pattern of domestic cats (*Felis catus*) in a promiscuous urban population: do females disperse or die? *Journal of Animal Ecology*, 72(2):203–211.
- DOBSON, F. (1982). Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30(4):1183–1192.
- DONOHO, D. (1995). De-noising by soft-thresholding. *IEEE Transactions on Information Theory*, 41(3):613–627.
- DOWDING, J. E. & MURPHY, E. C. (2001). The impact of predation by introduced mammals on endemic shorebirds in New Zealand: a conservation perspective. *Biological Conservation*, 99(1):47–64.
- DUFFY, J. E., CARINALE, B. J., FRANCE, K. E., MCINTYRE, P. B., THEBAULT, E. & LOREAU, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10(6):522–538.
- EARN, D., ROHANI, P. & GRENFELL, B. (1998). Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1390):7–10.
- EASON, C., MILNE, L., POTTS, M., MORRIS, G., WRIGHT, G. & SUTHERLAND, O. (1999). Secondary and tertiary poisoning risks associated with brodifacoum. *New Zealand Journal of Ecology*, 23(2):219–224.

- EHRICH, D. & JORDE, P. (2005). High genetic variability despite high-amplitude population cycles in lemmings. *Journal Of Mammalogy*, 86(2):380–385.
- EHRICH, D., YOCCOZ, N. & IMS, R. (2009). Multi-annual density fluctuations and habitat size enhance genetic variability in two northern voles. *Oikos*, 118(10):1441–1452.
- ENGEN, S. & SAETHER, B. E. (2005). Generalizations of the moran effect explaining spatial synchrony in population fluctuations. *American Naturalist*, 166(5):603–612.
- FAUVELOT, C., CLEARY, D. & MENKEN, S. (2006). Short-term impact of disturbance on genetic diversity and structure of indonesian populations of the butterfly drupadia theda in east kalimantan. *Molecular Ecology*, 15(8):2069–2081.
- FITZGERALD, B. & TURNER, D. (2000). Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In TURNER, D. & BATESON, P., éditeurs: *The domestic cat: the biology of its behaviour*, pages 151–175. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FRANKHAM, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10(6):1500–1508.
- FRANKHAM, R., BALLOU, J. & BRISCOE, D. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FRECKLETON, R., WATKINSON, A., GREEN, R. & SUTHERLAND, W. (2006). Census error and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology*, 75(4):837–851.
- FREELAND, J. R. & BOAG, P. T. (1999). The mitochondrial and nuclear genetic homogeneity of the phenotypically diverse darwin's ground finches. *Evolution*, 53(5):1553–1563.
- FRENOT, B., CHOWN, L., WHINAM, J., SELKIRK, P., CONVEY, P., SKOTNICKI, M. & BERGSTROM, D. (2005). Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80:45–72.
- FULLER, W. (1987). *Measurement error models*. Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics, New York.
- GABRIEL, W. & BÜRGER, R. (1992). Survival of small populations under demographic stochasticity. *Theoretical Population Biology*, 41(1):44–71.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- GALLARDO, M., KOHLER, N. & ARANEDA, C. (1995). Bottleneck effects in local-populations of fossorial ctenomys (rodentia, ctenomyidae) affected by vulcanism. *Heredity*, 74:638–646.
- GALLO, K., LI, L., REED, B., EIDENSHINK, J. & DWYER, J. (2005). Multi-platform comparisons of MODIS and AVHRR normalized difference vegetation index data. *Remote Sensing of Environment*, 99(3):221–231.
- GALVAN, J., G., G. H., SAMANIEGO, A., KEITT, B., RUSSEL, J., PASCAL, M., BROWNE, M., BROOME, K., PARKES, J. & TERSHY, B. (2005). A review of commensal rodent eradication on islands. In *13<sup>th</sup> Australasian Vertebrate Pest Conference: Te Papa*, pages 158–159, Lincoln, Manaaki Whenua. Landcare Research.
- GARZA, J. & WILLIAMSON, E. (2001). Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 10(2):305–318.
- GASTON, K. J., JONES, A. G., HANEL, C. & CHOWN, S. L. (2003). Rates of species introduction to a remote oceanic island. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-biological Sciences*, 270(1519):1091–1098.
- GAUCEL, S., LANGLAIS, M. & PONTIER, D. (2005). Invading introduced species in insular heterogeneous environments. *Ecological Modelling*, 188(1):62–75.
- GELMAN, A., CARLIN, J., STERN, H. & RUBIN, D. (2003). *Bayesian Data Analysis, Second Edition*. Chapman & Hall/CRC.
- GIMENEZ, O., BONNER, S., KING, R., PARKER, R., BROOKS, S., JAMIESON, L., GROSBOS, V., MORGAN, B. & THOMAS, L. (2009). WinBUGS for Population Ecologists: Bayesian Modeling Using Markov Chain Monte Carlo Methods. In THOMSON, D., COOCH, E. & CONROY, M., éditeurs: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, volume 3, pages 883–915. springer Series: Environmental and Ecological Statistics.
- GIRET, A. (1987). Géologie des Terres australes françaises. *CNFRA. Comité national français pour les recherches antarctiques*, 1(58):17–41.
- GOODMAN, D. (1987). The demography of change extinction. In *Viable populations for conservation*, pages 11–34. Cambridge University Press, London/New-York.

- GOTTELLI, D., SILLERO-ZUBIRI, C., APPLEBAUM, G., ROY, M., GIRMAN, D., GARCIA-MORENO, J., OSTRANDER, E. & WAYNE, R. (1994). Molecular-genetics of the most endangered canid - the ethiopian wolf *canis simensis*. *Molecular Ecology*, 3(4):301–312.
- GOUDET, J. (2001). FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.
- GOUDET, J., RAYMOND, M., MEUÛS, T. D. & ROUSSET, F. (1996). Testing differentiation in diploid populations. *Genetics*, 144:1933–1940.
- GRENFELL, B. T., WILSON, K., FINKENSTADT, B. F., COULSON, T. N., MURRAY, S., ALBON, S. D., PEMBERTON, J. M., CLUTTON-BROCK, T. H. & CRAWLEY, M. J. (1998). Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature*, 394(6694):674–677.
- GROSBOIS, V., HARRIS, M., ANKER-NILSSEN, T., MCCLEERY, R., SHAW, D., MORGAN, B. & GIMENEZ, O. (2009). Modeling survival at multi-population scales using mark-recapture data. *Ecology*, 90(10):2922–2932.
- GROTAN, V., SAETHER, B. E., ENGEN, S., SOLBERG, E. J., LINNELL, J. D. C., ANDERSEN, R., BROSETH, H. & LUND, E. (2005). Climate causes large-scale spatial synchrony in population fluctuations of a temperate herbivore. *Ecology*, 86(6):1472–1482.
- GUINAND, B., SCRIBNER, K., PAGE, K. & BURNHAM-CURTIS, M. (2003). Genetic variation over space and time: analyses of extinct and remnant lake trout populations in the upper great lakes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270(1513):425–433.
- GUREVITCH, J. & PADILLA, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends In Ecology & Evolution*, 19(9):470–474.
- HANSKI, I. & GILPIN, M. (1997). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, CA.
- HANSKI, I. & WOIWOD, I. P. (1993). Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *Journal of Animal Ecology*, 62(4):656–668.
- HANSSON, B., BENSCH, S., HASSELQUIST, D., LILLANDT, B., WENNERBERG, L. & VON SCHANTZ, T. (2000). Increase of genetic variation over time in a recently founded

## BIBLIOGRAPHIE

---

- population of great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) revealed by microsatellites and DNA fingerprinting. *Molecular Ecology*, 9(10):1529–1538.
- HARRISON, S. & QUINN, J. F. (1989). Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos*, 56(3):293–298.
- HAYNES, K. J., LIEBHOLD, A. M., FEARER, T. M., WANG, G. M., NORMAN, G. W. & JOHNSON, D. M. (2009). Spatial synchrony propagates through a forest food web *via* consumer-resource interactions. *Ecology*, 90(11):2974–2983.
- HEDRICK, P. (2000). *Genetics of populations*. Jones & Bartlett Learning, Boston.
- HEDRICK, P. & MILLER, P. (1992). Conservation genetics - techniques and fundamentals. *Ecological Applications*, 2(1):30–46.
- HEINO, M., KAITALA, V., RANTA, E. & LINDSTRÖM, J. (1997). Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 264(1381):481–486.
- HOELZEL, A., FLEISCHER, R., CAMPAGNA, C., BOEUF, B. L. & ALVORD, G. (2002). Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(4):567–575.
- HOWALD, G., DONLAN, C. J., GALVAN, J. P., RUSSELL, J. C., PARKES, J., SAMANIEGO, A., WANG, Y. W., VEITCH, D., GENOVESI, P., PASCAL, M., SAUNDERS, A. & TERSHY, B. (2007). Invasive rodent eradication on islands. *Conservation Biology*, 21(5):1258–1268.
- HUGUENY, B. (2006). Spatial synchrony in population fluctuations: extending the Moran theorem to cope with spatially heterogeneous dynamics. *Oikos*, 115(1):3–14.
- HURLBERT, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52:577–586.
- ICHIH, K., KAWABATA, A. & YAMAGUCHI, Y. (2002). Global correlation analysis for NDVI and climatic variables and NDVI trends: 1982-1990. *International Journal of Remote Sensing*, 23(18):3873–3878.

- IHAKA, R. & GENTLEMAN, R. (1996). R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5(3):299–314.
- IMBER, M., HARRISON, M. & HARRISON, J. (2000). Interactions between petrels, rats and rabbits on whale island, and effects of rat and rabbit eradication. *New Zealand Journal of Ecology*, 24(2):153–160.
- IMS, R. A. & STEEN, H. (1990). Geographical synchrony in microtine population-cycles - a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos*, 57(3):381–387.
- INCHAUSTI, P., GUINET, C., KOUDIL, M., DURBEC, J., BARBRAUD, C., WEIMERSKIRCH, H., CHEREL, Y. & JOUVENTIN, P. (2003). Interannual variability in the breeding performances of seabirds in relation to oceanographic anomalies affecting the crozet and kerguelen sectors of the southern ocean. *Journal of Avian Biology*, 34:1299(2):170–176.
- JABLONSKI, D. (1991). Extinctions - a paleontological perspective. *Science*, 253(5021):754–757.
- JEANNEL, R. (1941). *Coléoptères carabiques: Deuxième partie*. Librairie de la Faculté des Sciences.
- JOMBART, T., DEVILLARD, S. & BALLOUX, F. (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC genetics*, 11(1):94.
- JOMBART, T., DEVILLARD, S., DUFOUR, A. & PONTIER, D. (2008). Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity*, 101(1):92–103.
- KAEUFFER, R., COLTMAN, D., CHAPUIS, J., PONTIER, D. & RÉALE, D. (2007). Unexpected heterozygosity in an island mouflon population founded by a single pair of individuals. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, 274(1609):527–533.
- KALMAR, A. & CURRIE, D. J. (2006). A global model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1):72–81.
- KELLER, L., JEFFERY, K., ARCESE, P., BEAUMONT, M., HOCHACHKA, W., SMITH, J. & BRUFORD, M. (2001). Immigration and the ephemerality of a natural population bottle-

## BIBLIOGRAPHIE

---

- neck: evidence from molecular markers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1474):1387.
- KENDALL, B. E., BJORNSTAD, O. N., BASCOMPTE, J., KEITT, T. H. & FAGAN, W. F. (2000). Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *American Naturalist*, 155(5):628–636.
- KERLIN, D. H., HAYDON, D. T., MILLER, D., AEBISCHER, N. J., SMITH, A. A. & THIRGOOD, S. J. (2007). Spatial synchrony in red grouse population dynamics. *Oikos*, 116(12):2007–2016.
- KESSLER, C. (2002). Eradication of feral goats and pigs and consequences for other biota on sarigan island, commonwealth of the northern mariana islands. In *Turning the tide: the eradication of invasive species: proceedings of the International Conference on Eradication of Island Invasives*, pages 132–140. IUCN.
- KIDDER, J. (1876). Contribution to the natural history of kerguelen island, made in connection with the united states transit-of-Venus expedition, 1874-75. *Bulletin of the United States National Museum*, 3:1–122.
- KIER, G., KREFT, H., LEE, T. M., JETZ, W., IBISCH, P. L., NOWICKI, C., MUTKE, J. & BARTHLOTT, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23):9322–9327.
- KLINGER, R., SCHUYLER, P. & STERNER, J. (2002). Eradication of feral goats and pigs and consequences for other biota on sarigan island, commonwealth of the northern mariana islands. In *Turning the tide: the eradication of invasive species: proceedings of the International Conference on Eradication of Island Invasives*, pages 141–154. IUCN.
- KOENIG, W. D. (1999). Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1):22–26.
- KOENIG, W. D. (2002). Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography*, 25(3):283–288.



- LAAKE, J., BUCKLAND, S., ANDERSON, D. & BURNHAM, K. (1994). DISTANCE user's guide V2. 1. *Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, Colorado, USA*, 84.
- LACK, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Co, London.
- LANDE, R. (1988). Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia*, 75(4):601–607.
- LANDE, R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, 142(6):911–927.
- LANDE, R., ENGEN, S. & SAETHER, B. E. (1999). Spatial scale of population synchrony: Environmental correlation versus dispersal and density regulation. *American Naturalist*, 154(3):271–281.
- LAPEYSSONNIE, L. (1988). *La médecine coloniale: mythes et réalités*. Seghers, Paris.
- LE GOUAR, P., VALLET, D., DAVID, L., BERMEJO, M., GATTI, S., LEVRÉRO, F., PETIT, E. & MÉNARD, N. (2009). How Ebola impacts genetics of western lowland Gorilla populations? *PloS one*, 4(12):e8375.
- LEBERG, P. (2002). Estimating allelic richness: Effects of sample size and bottlenecks. *Molecular Ecology*, 11(11):2445–2449.
- LEBRETON, J., BURNHAM, K., CLOBERT, J. & ANDERSON, D. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1):67–118.
- LEE, S. & CORPORATION, E. (2007). *Structural equation modeling: A Bayesian approach*. Wiley New York.
- LELE, S., DENNIS, B. & LUTSCHER, F. (2007). Data cloning: easy maximum likelihood estimation for complex ecological models using Bayesian Markov chain Monte Carlo methods. *Ecology Letters*, 10(7):551–563.
- LESEL, R. (1968). Essai d'estimation de la population d'*Oryctolagus cuniculus L.* sur la péninsule Courbet (Iles Kerguelen). *Mammalia*, 32(4):612–620.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- LESSIOS, H., WEINBERG, J. & STARZACK, V. (1994). Temporal variation in populations of the marine isopod *excirolana* - how stable are gene-frequencies and morphology. *Evolution*, 48(3):549–563.
- LEVINS, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the ESA*, 15(3):237–240.
- LIBERG, O., SANDELL, M., PONTIER, D., NATOLI, E., TURNER, D. & BATESON, P. (2000). Density, spatial organisation, and reproductive tactics in the domestic cats and other felids. In TURNER, D. & BATESON, P., éditeurs: *The domestic cat: the biology of its behaviour*, pages 119–147. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- LIEBHOLD, A., KOENIG, W. D. & BJORNSTAD, O. N. (2004). Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35:467–490.
- LINDSTRÖM, J., RANTA, E. & LINDEN, H. (1996). Large-scale synchrony in the dynamics of capercaillie, black grouse and hazel grouse populations in Finland. *Oikos*, 76(2):221–227.
- LINK, W. A. & NICHOLS, J. D. (1994). On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population-size. *Oikos*, 69(3):539–544.
- LOE, L., BONENFANT, C., MYSTERUD, A., GAILLARD, J., LANGVATN, R., KLEIN, F., CALENGE, C., ERGON, T., PETTORELLI, N. & STENSETH, N. (2005). Climate predictability and breeding phenology in red deer: timing and synchrony of rutting and calving in Norway and France. *Journal of Animal Ecology*, 74(4):579–588.
- LOOPE, L., SHEPPARD, A., PASCAL, M. & JOURDAN, H. (2006). L'éradication: une mesure de gestion des populations allochtones. *Les espèces envahissantes dans l'archipel néocalédonien (M.-L. Beauvais, A. Coléno & A. Jourdan, édit.)*. IRD Éditions, Paris, pages 396–412.
- LUIKART, G. & CORNUET, J. (1998). Empirical evaluation of a test for detecting recent historical population bottlenecks. *Conservation Biology*, 12(1):228–237.
- LUNN, D. J., THOMAS, A., BEST, N. & SPIEGELHALTER, D. (2000). WinBUGS - A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing*, 10(4):325–337.

- MACARTHUR, R. & WILSON, E. (1967). The theory of island biogeography, 203 pp. *New Jersey: Princeton.*
- MACK, R. & LONSDALE, W. (2000). Eradicating invasive plants: hard-won lessons for islands. In TURNER, D. & BATESON, P., éditeurs: *The domestic cat: the biology of its behaviour*, pages 164–172. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MACK, R., SIMBERLOFF, D., MARK LONSDALE, W., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3):689–710.
- MACK, R. N. (1981). Invasion of *Bromus-tectorum* L into western north-america - an ecological chronicle. *Agro-Ecosystems*, 7(2):145–165.
- MARCHANDEAU, S., AUBINEAU, J., BERGER, F., GAUDIN, J. C., ROOBROUCK, A., CORDA, E. & REITZ, F. (2006). Abundance indices: reliability testing is crucial - a field case of wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*. *Wildlife Biology*, 12(1):19–27.
- MARTIN, W. & SOBEY, W. (1983). Improvement in seabird nesting habitat on Bowen Island New South Wales by eradication of rabbits. *Corella*, 7:40.
- MARTINS, T. L. F., BROOKE, M. D., HILTON, G. M., FARNSWORTH, S., GOULD, J. & PAIN, D. J. (2006). Costing eradications of alien mammals from islands. *Animal Conservation*, 9(4):439–444.
- MATTHYSEN, E. (2005). Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, 28(3):403–416.
- MCKINNEY, M. L. (2004). Citizens as propagules for exotic plants: Measurement and management implications. *Weed Technology*, 18(1):1480–1483.
- MERTON, D. (1987). Eradication of rabbits from Round Island, Mauritius: a conservation success story. *Dodo Journal of Jersey Wildlife Preservation Trust*, 24:19–43.
- MOORS, P., ATCKINSON, I. & SHERLEY, G. (1992). Reducing the rat threat to island birds. *Bird Conservation International*, 2(2):93–114.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- MOORS, P. & ATKINSON, I. (1984). Predation on seabirds by introduced animals, factors affecting its severity. *Int. Counc. Preserv. Birds Tech. Publ.*, 2:667–690.
- MORAN, P. A. P. (1953). The Statistical Analysis of the Canadian Lynx Cycle .II. Synchronization and Meteorology. *Australian Journal of Zoology*, 1(3):291–298.
- MOTRO, U. & THOMSON, G. (1982). On heterozygosity and the effective size of populations subject to size changes. *Evolution*, 36(5):1059–1066.
- MOUSADIK, A. E. & PETIT, R. J. (1996). High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (l. skeels)) endemic to morocco. *Theoretical Applied Genetic*, 92:832–836.
- MYERS, J., SIMBERLOFF, D., KURIS, A. & CAREY, J. (2000). Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(8):316–320.
- MYNENI, R., HALL, F., SELLERS, P. & MARSHAK, A. (1995). The interpretation of spectral vegetation indexes. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 33(2):481–486.
- MYNENI, R. B., KEELING, C. D., TUCKER, C. J., ASRAR, G. & NEMANI, R. R. (1997). Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 386(6626):698–702.
- NEI, M., MARRUYAMA, T. & CHAKRABORTY, R. (1975). Bottleneck effect and genetic-variability in populations. *Evolution*, 29(1):1–10.
- NOGALES, M., MARTIN, A., TERSHY, B. R., DONLAN, C. J., WITCH, D., PUERTA, N., WOOD, B. & ALONSO, J. (2004). A review of feral cat eradication on islands. *Conservation Biology*, 18(2):310–319.
- NUSSEY, D., COLTMAN, D., COULSON, T., KRUUK, L., DONALD, A., MORRIS, S., CLUTTON-BROCKS, T. & PEMBERTON, J. (2005). Rapidly declining fine-scale spatial genetic structure in female red deer. *Molecular Ecology*, 14(11):3395–3405.
- ORTEGO, J., APARICIO, J., CALABUIG, G. & CORDERO, P. (2007). Increase of heterozygosity in a growing population of lesser kestrels. *Biology Letters*, 3(5):585–588.

- 
- OSCZEWSKI, R. & BLUESTEIN, M. (2005). The new wind chill equivalent temperature chart. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 86(10):1453–1458.
- ØSTERGAARD, S., HANSEN, M., LOESCHCKE, V. & NIELSEN, E. (2003). Long-term temporal changes of genetic composition in brown trout (*Salmo trutta L.*) populations inhabiting an unstable environment. *Molecular Ecology*, 12(11):3123–3135.
- PARADIS, E., BAILLIE, S. R., SUTHERLAND, W. J. & GREGORY, R. D. (2000). Spatial synchrony in populations of birds: Effects of habitat, population trend, and spatial scale. *Ecology*, 81(8):2112–2125.
- PARER, I. (1977). The population ecology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in a mediterranean-type climate in new south wales. *Australian Wildlife Research*, 4(2):171–205.
- PARNELL, A., INGER, R., BEARHOP, S. & JACKSON, A. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*, 5(3):e9672.
- PASCAL, M. (1980). Structure et dynamique de la population de chats harets de l'archipel des kerguelen. *Mammalia*, 44(2):161–182.
- PASCAL, M. (1984). Le chat haret (*Felis catus L.*) aux îles kerguelen. *Arvicola*, 1(2):31–35.
- PASCAL, M. & CASTANET, J. (1978). Méthodes de détermination de l'âge chez le chat haret des îles kerguelen. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)*, 32:529 – 555.
- PELTONEN, M., LIEBHOLD, A. M., BJORNSTAD, O. N. & WILLIAMS, D. W. (2002). Spatial synchrony in forest insect outbreaks: Roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology*, 83(11):3120–3129.
- PERCIVAL, D. & WALDEN, A. (2000). *Wavelet methods for time series analysis. Cambridge series in statistical and probabilistic mathematics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- PETIT, R. J., MOUSADIK, A. E. & PONS, O. (1998). Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12:844–855.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- PETTORELLI, N., VIK, J., MYSTERUD, A., GAILLARD, J.-M., TUCKER, C. & STENSETH, N. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution*, 20:503–510.
- PIERCE, R. & ZEALAND, N. (2002). *Kiore (Rattus exulans) impact on breeding success of Pycroft's petrels and little shearwaters*. Dept. of Conservation, Wellington, New Zealand.
- PLUMMER, M., BEST, N., COWLES, K. & VINES, K. (2004). *CODA: output analysis and diagnostics for MCMC. R package version 0.9-1*. <http://www-fis.iarc.fr/coda/>.
- POLLARD, E. (1991). Synchrony of population fluctuations - the dominant influence of widespread factors on local butterfly populations. *Oikos*, 60(1):7–10.
- PONCIANO, J. M., TAPER, M. L., DENNIS, B. & LELE, S. R. (2009). Hierarchical models in ecology: confidence intervals, hypothesis testing, and model selection using data cloning. *Ecology*, 90(2):356–362.
- PONTIER, D., FOUCHET, D. & BRIED, J. (2010). Can cat predation help competitors coexist in seabird communities? *Journal of Theoretical Biology*, 262(1):90–96.
- PONTIER, D., FOUCHET, D., BRIED, J. & BAHJ-JABER, N. (2008). Limited nest site availability helps seabirds to survive cat predation on islands. *Ecological Modelling*, 214(2-4):316–324.
- PONTIER, D., GAILLARD, J. & ALLAINE, D. (1993). Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. *Oikos*, 66(3):424–430.
- PONTIER, D., RIOUX, N. & HEIZMANN, A. (1995). Evidence of selection on the orange allele in the domestic felis catus: the role of the social structure. *Oikos*, 73:299–308.
- PONTIER, D., SAY, L., DEBIAS, F., BRIED, J., THIOULOUSE, J., MICOL, T. & NATOLI, E. (2002). The diet of feral cats (*Felis catus L.*) at five sites on the grande terre, kerguelen archipelago. *Polar Biology*, 25(11):833–837.
- PONTIER, D., SAY, L., DEVILLARD, S. & BONHOMME, F. (2005). Genetic structure of the feral cat (*Felis catus L.*) introduced 50 years ago to a sub-Antarctic island. *Polar Biology*, 28(4):268–275.

- POOLE, W. (1960). Breeding of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in relation to the environment. *CSIRO Wildlife Research*, 5(1):21–43.
- POST, E. & FORCHHAMMER, M. C. (2002). Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature*, 420(6912):168–171.
- PROMISLOW, D. (1992). Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, 247:203–210.
- QUENEY, G., FERRAND, N., MARCHANDEAU, S., AZEVEDO, M., MOUGEL, F., BRANCO, M. & MONNEROT, M. (2000). Absence of a genetic bottleneck in a wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population exposed to a severe viral epizootic. *Molecular Ecology*, 9(9):1253–1264.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- RANTA, E., KAITALA, V. & LINDSTRÖM, J. (1997). Dynamics of canadian lynx populations in space and time. *Ecography*, 20(5):454–460.
- RANTA, E., KAITALA, V., LINDSTRÖM, J. & LINDEN, H. (1995a). Synchrony in population-dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-biological Sciences*, 262(1364):113–118.
- RANTA, E., KAITALA, V. & LUNDBERG, P. (1998). Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos*, 83(2):376–382.
- RANTA, E., KAITALA, V. & LUNDBERG, P. (2006). *Ecology of populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RANTA, E., LINDSTRÖM, J. & LINDÉN, H. (1995b). Synchrony in tetraonid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 64(6):767–776.
- RAUZON, M. (1985). Feral cats on jarvis island: their effects and their eradication. *Atoll Research Bulletin*, 282:1–32.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- RAYNER, M. J., HAUBER, M. E., IMBER, M. J., STAMP, R. K. & CLOUT, M. N. (2007). Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(52):20862–20865.
- REED, B., BROWN, J., VANDERZEE, D., LOVELAND, T., MERCHANT, J. & OHLEN, D. (1994). Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science*, 5(5):703–714.
- RHYMER, J. M. & SIMBERLOFF, D. (1996). Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:83–109.
- RICHARDSON, B. J., HAYES, R. A., WHEELER, S. H. & YARDIN, M. R. (2002). Social structures, genetic structures and dispersal strategies in australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(2):113–121.
- RIPA, J. (2000). Analysing the moran effect and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics. *Oikos*, 89(1):175–187.
- RODDA, G. & FRITTS, T. (1992). The impact of the introduction of the colubrid snake *Boiga irregularis* on Guam's lizards. *Journal of Herpetology*, 26:166–174.
- RÖDEL, H., BORA, A., KAETZKE, P., KHASCHEI, M., HUTZELMEYER, H. & von HOLST, D. (2004). Over-winter survival in subadult European rabbits: weather effects, density dependence, and the impact of individual characteristics. *Oecologia*, 140(4):566–576.
- ROGERS, P. & MYERS, K. (1979). Ecology of the European wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in Mediterranean habitats. I. Distribution in the landscape of the Coto Doñana, S. Spain. *Journal of Applied Ecology*, 16(3):691–703.
- ROOTS, E. F. (1989). Climate change - high-latitude regions. *Climatic Change*, 15(1-2):223–253.
- ROYAMA, T. (1992). *Analytical population dynamics*. Chapman & Hall, London.
- RUXTON, G. D. & ROHANI, P. (1998). Population floors and the persistence of chaos in ecological models. *Theoretical Population Biology*, 53(3):175–183.



- SAETHER, B. E., LILLEGARD, M., GROGAN, V., FILLI, F. & ENGEN, S. (2007). Predicting fluctuations of reintroduced ibex populations: the importance of density dependence, environmental stochasticity and uncertain population estimates. *Journal of Animal Ecology*, 76(2):326–336.
- SANTIN-JANIN, H., GAREL, M., CHAPUIS, J.-L. & PONTIER, D. (2009). Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models: a case study on the Kerguelen archipelago. *Polar Biology*, 32(6):861–871.
- SAX, D. F. & BROWN, J. H. (2000). The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 9(5):363–371.
- SAX, D. F. & GAINES, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends In Ecology & Evolution*, 18(11):561–566.
- SAX, D. F. & GAINES, S. D. (2008). Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(1):11490–11497.
- SAY, L., DEVILLARD, S., NATOLI, E. & PONTIER, D. (2002a). The mating system of feral cats (*Felis catus*) in a sub-Antarctic environment. *Polar Biology*, 25(11):838–842.
- SAY, L., GAILLARD, J. & PONTIER, D. (2002b). Spatio-temporal variation in cat population density in a sub-Antarctic environment. *Polar Biology*, 25(2):90–95.
- SCANLAN, J. C., BERMAN, D. M. & GRANT, W. E. (2006). Population dynamics of the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in north eastern australia: Simulated responses to control. *Ecological Modelling*, 196(1-2):221–236.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A., ZINNER, B., MILLAR, J. & HICKLING, G. (2005). Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology*, 86(1):155–163.
- SCHWARTZ, M., LUIKART, G. & WAPLES, R. (2007). Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(1):25–33.
- SCRIBNER, K. (1993). Conservation genetics of managed ungulate populations. *Acta Theriologica*, 38:89–101.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- SHIMADA, M. & ISHIHAMA, F. (2000). Asynchronization of local population dynamics and persistence of a metapopulation: a lesson from an endangered composite plant, aster kantoensis. *Population Ecology*, 42(1):63–72.
- SHIPLEY, B. (2009). Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology*, 90(2):363–368.
- SMITH, V. R. (2002). Climate change in the sub-antarctic: An illustration from marion island. *Climatic Change*, 52(3):345–357.
- SOULÉ, M., BOLGER, D., ALBERTS, A., SAUVAJOT, R., WRIGHT, J., SORICE, M. & HILL, S. (1988). Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology*, 2(1):75–92.
- SPIEGELHALTER, D., THOMAS, A., BEST, N. & LUNN, D. (2003). Winbugs user manual. version 1.4 (<http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/>). Rapport technique, Medical Research Council Biostatistics Unit, Cambridge, UK.
- STACY, J. E., JORDE, P. E., STEEN, H., IMS, R. A., PURVIS, A. & JAKOBSEN, K. S. (1997). Lack of concordance between mtDNA gene flow and population density fluctuations in the bank vole. *Molecular Ecology*, 6(8):751–759.
- STATTERSFIELD, A. & CAPPER, D. (2000). *Threatened Birds of the World*. BirdLife International and Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- STEADMAN, D. (2006). *Extinction & biogeography of tropical Pacific birds*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- STEEN, H., IMS, R. A. & SONERUD, G. A. (1996). Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale. *Ecology*, 77(8):2365–2372.
- STENSETH, N. C., VILJUGREIN, H., SAITOH, T., HANSEN, T. F., KITILSEN, M. O., BØLVIKEN, E. & GLÖCKNER, F. (2003). Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(20):11478–11483.
- STODART, E. & MYERS, K. (1966). The effects of different foods on confined populations of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *CSIRO Wildlife Research*, 11:111–124.

- STURTZ, S., LIGGES, U. & GELMAN, A. (2005). R2WinBUGS: A package for running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software*, 12(3):1–16.
- TAYLOR, C. M. & HASTINGS, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8(8):895–908.
- TEDESCO, P. A., HUGUENY, B., PAUGY, D. & FERMON, Y. (2004). Spatial synchrony in population dynamics of West African fishes: a demonstration of an intraspecific and interspecific Moran effect. *Journal of Animal Ecology*, 73(4):693–705.
- TOWNS, D. R. & BROOME, K. G. (2003). From small maria to massive campbell: forty years of rat eradications from new zealand islands. *New Zealand Journal of Zoology*, 30(4):377–398.
- TUKEY, J. (1977). *Exploratory data analysis*. Addison–Wesley Publishing Company, Massachusetts.
- TYLIANAKIS, J. M., DIDHAM, R. K., BASCOMPTE, J. & WARDLE, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12):1351–1363.
- VANDEWALLE, P. (1989). Le cycle reproducteur du lapin de garenne (*Orycolagus cuniculus*) en camargue: influence des facteurs environnementaux. *Gibier Faune Sauvage*, 6:1–25.
- VASSEUR, D. & FOX, J. (2009). Phase-locking and environmental fluctuations generate synchrony in a predator–prey community. *Nature*, 460(7258):1007–1010.
- VENABLES, W. & RIPLEY, B. (2002). *Modern applied statistics with S*. Springer, New York.
- VIALLEFONT, A., LEBRETON, J., REBOULET, A. & GORY, G. (1998). Parameter identifiability and model selection in capture-recapture models: a numerical approach. *Biometrical journal*, 40(3):313–325.
- VITOUSEK, P., DANTONIO, C., LOOPE, L., REJMANEK, M. & WESTBROOKS, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21:1–16.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- VIVRETTE, N. J. & MULLER, C. H. (1977). Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum-crystallinum*. *Ecological Monographs*, 47(3):301–318.
- WALDMAN, J., BENDER, R. & WIRGIN, I. (1998). Multiple population bottlenecks and DNA diversity in populations of wild striped bass, *Morone saxatilis*. *Fishery Bulletin*, 96(3):614–620.
- WANG, J. & CABALLERO, A. (1999). Developments in predicting the effective size of subdivided populations. *Heredity*, 82:212–226.
- WARD, E. J., CHIRAKKAL, H., GONZALEZ-SUAREZ, M., AURIOLES-GAMBOA, D., HOLMES, E. E. & GERBER, L. (2010). Inferring spatial structure from time-series data: using multivariate state-space models to detect metapopulation structure of california sea lions in the gulf of california, mexico. *Journal of Applied Ecology*, 47(1):47–56.
- WEIMERSKIRCH, H., ZOTIER, R. & JOUVENTIN, P. (1989). The Avifauna of the Kerguelen-islands. *Emu*, 89:15–29.
- WEIR, B. & COCKERHAM, C. (1984). Estimation of f-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38:1358–1370.
- WEST, J., BOWEN, G., CERLING, T. & EHLERINGER, J. (2006). Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7):408–414.
- WHEELER, S. & KING, D. (1985). The european rabbit in south-western australia. III. survival. *Australian Wildlife Research*, 12(2):213–225.
- WHISENANT, S. G. (1990). Postfire population-dynamics of *Bromus japonicus*. *American Midland Naturalist*, 123(2):301–308.
- WHITE, P., BRUGGEMAN, J. & GARROTT, R. (2007). Irruptive population dynamics in yellowstone pronghorn. *Ecological Applications*, 17:1598–1606.
- WHITEHOUSE, A. & HARLEY, E. (2001). Post-bottleneck genetic diversity of elephant populations in south africa, revealed using microsatellite analysis. *Molecular Ecology*, 10(9):2139–2149.

- WHITLOCK, M. (1992). Temporal fluctuations in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution*, 46(3):608–615.
- WILLIAMS, C. K., IVES, A. R. & APPLGATE, R. D. (2003). Population dynamics across geographical ranges: Time-series analyses of three small game species. *Ecology*, 84(10): 2654–2667.
- WOOD, D. (1980). The demography of a rabbit population in an arid region of new south wales, australia. *Journal of Animal Ecology*, 49(1):55–79.
- WORM, B. & MYERS, R. (2003). Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology*, 84(1):162–173.
- WRIGHT, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. In *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Congress of Genetics*, volume 1, pages 356–366.
- WRIGHT, S. (1978). *Evolution and the genetics of population, variability within and among natural populations*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- WRIGHT, S. (1988). Surfaces of selective value revisited. *American Naturalist*, 131(1):115–123.
- XIE, J. & ZHANG, Z. (2006). Genetic diversity decreases as population density declines: implication of temporal variation in mitochondrial haplotype frequencies in a natural population of tscherskia triton. *Integrative Zoology*, 1(4):188–193.
- YDENBERG, R. C. (1987). Nomadic predators and geographical synchrony in microtine population-cycles. *Oikos*, 50(2):270–272.
- YOCCOZ, N. & IMS, R. (2004). Spatial population dynamics of small mammals: some methodological and practical issues. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27.1:427–435.
- ZAVALETA, E. S., HOBBS, R. J. & MOONEY, H. A. (2001). Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8):454–459.
- ZHANG, J. M., FAN, M. & KUANG, Y. (2006). Rabbits killing birds revisited. *Mathematical Biosciences*, 203(1):100–123.

## Annexe I

### Les méthodes d'éradication

Deux grands types de méthodes sont utilisées pour l'éradication des espèces invasives : les méthodes physico-chimiques et biologiques. Les trois méthodes physico-chimiques les plus couramment employées sont la chasse, le piégeage et l'empoisonnement (Courchamp *et al.* 2003). La chasse est surtout employée pour éradiquer des populations de grands mammifères. Le recours historique à cette méthode, vient principalement du fait qu'elle est sélective, et qu'elle autorise de récupérer la venaison des animaux tués. Cependant, elle n'est pas appropriée pour les îles qui sont très difficiles d'accès, et pour celles dont la conformation du terrain rend certaines zones inaccessibles. Le piégeage quant à lui, est surtout utilisé pour les petits carnivores et les grands rongeurs. Le principal avantage de cette méthode est d'être non destructive, permettant ainsi de limiter l'impact sur les espèces autochtones, qui seraient capturées accidentellement. Mais le piégeage est une technique lourde qui réduit son application à des zones facilement accessibles et de faibles étendues. Pour cette raison elle est souvent utilisée en combinaison avec la dissémination d'appâts empoisonnés, en particulier pour éradiquer des populations de micro-mammifères. Le gros problème associé à l'utilisation de toxines comme le monoluoroacetate (1080) ou le brodifacoum, est leur persistance dans l'écosystème. Par exemple, le brodifacoum n'est pas soluble dans l'eau, ne se dégrade que très lentement et est connu pour s'accumuler dans les tissus (Eason *et al.* 1999). Ainsi, par le biais d'empoisonnement secondaires, il va affecter les individus (dont ceux d'espèces indigènes) qui vont se nourrir des cadavres de micro-mammifères initialement visés. Des méthodes biologiques ont également été utilisées pour éradiquer des espèces introduites. Ces méthodes consistent à introduire un prédateur, un compétiteur ou un pathogène de l'espèce ciblée. On notera notamment l'exemple de l'éradication dans le Sud des Etats-Unis de la Lucile bouchère (*Cochliomyia hominivorax*), à l'aide de la technique des mâles stérilisés (Myers *et al.* 2000). Cette technique consiste à relâcher dans la nature un grand nombre de mâles préalablement stérilisés par irradiation. Les femelles de cette espèce ne se reproduisant qu'une seule fois, elles ont une forte probabilité de s'accoupler avec un mâle stérile, et ainsi de ne pas être fécondée. Mais l'introduction de bactérie et de virus est de loin la voie la plus utilisée. Un

des exemples les plus connus est celui de la myxomatose, qui a été introduite en Australie pour contrôler les populations de lapins (Brothers *et al.* 1992). Même si ce mode d'action ne permet pas à lui seul d'éradiquer une espèce introduite sur un territoire donné, elle permet de réduire considérablement ses effectifs. En effet, les différentes méthodes, qu'elles soient physiques ou biologiques ne sont pas exclusives, et il est souvent nécessaire de les combiner pour parvenir à la complète éradication d'une espèce invasive sur un territoire donné.





---

## Résumé

Les écosystèmes sub-Antarctiques sont particulièrement vulnérables aux perturbations environnementales et notamment aux invasions biologiques. L'introduction du Chat (*Felis silvestris catus*) sur la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen a eu des effets désastreux sur les communautés d'oiseaux marins. Ce prédateur doit sa survie dans cet environnement à la présence d'une proie introduite, le Lapin (*Oryctolagus cuniculus*), qui constitue sa ressource principale pendant l'hiver lorsque les oiseaux marins sont repartis en mer. L'éradication du chat n'apparaît pas être une solution réaliste compte tenu de la taille de l'île (6675 km<sup>2</sup>) et son inaccessibilité. De plus elle serait susceptible de conduire à des résultats non souhaités comme par exemple une explosion démographique des populations de lapins. La mise en place d'une politique de gestion adaptée nécessite d'améliorer notre connaissance des facteurs qui conditionnent la dynamique spatio-temporelle des populations de chats. Au cours de cette thèse, j'ai cherché à identifier les mécanismes des interactions entre le chat, le lapin et la végétation, car elles sont attendues conditionner celles existantes entre le chat et les oiseaux marins. J'ai analysé la dynamique spatio-temporelle de quatre populations de chats sur la Grande Terre et j'ai en particulier recherché si des conditions environnementales spatialement corrélées (effet Moran) pouvaient, en se propageant dans la chaîne alimentaire, synchroniser les variations temporelles d'abondance des populations de chats. Enfin, j'ai étudié l'impact des variations spatio-temporelles d'abondance des populations de chats sur les variations spatio-temporelles de la structure génétique des populations de chats.

**Mots-clefs :** Archipel des Kerguelen, espèces invasives, métapopulation, prédateur-proie, synchronie des populations, effet Moran, statistiques Bayésiennes, erreur d'échantillonnage.

---

## Summary

Sub-Antarctic ecosystems are particularly vulnerable to environmental perturbations including biological invasions. The introduction of the feral cat (*Felis silvestris catus*) on the Grande Terre Island of the Kerguelen archipelago has led to detrimental effects on seabird's communities. Cat survival in this environment is possible because of the presence of the introduced rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), which constitutes the main prey of the cat during winter when most seabirds are offshore. Cat eradication is not a realistic solution given the size and inaccessibility of the island (6675 km<sup>2</sup>). Moreover it can lead to unwanted results such as the demographic explosion of rabbit populations. The design of appropriate management policy needs to improve our understanding of the factors that influence the spatio-temporal dynamics of cat populations. In this thesis, I explored the mechanisms of cat-rabbit-vegetation interactions, as they are expected to determine interactions existing between cats and seabirds. I analyzed the spatio-temporal dynamics of four cat populations on Grande Terre Island and I especially sought whether environmental conditions spatially correlated (Moran effect) could synchronize cat through their effect on the trophic web pathways. Finally, I studied the impact of spatio-temporal variations in cat population abundance on the spatio-temporal variations of the genetic structure of cat populations.

**Keywords :** Kerguelen archipelago, invasive species, metapopulation, predator-prey, population synchrony, Moran effect, Bayesian statistics, sampling error.

---