



HAL
open science

Conservation du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et du puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*). Approche multispécifique pour la conservation des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion.

Arthur Choeur

► **To cite this version:**

Arthur Choeur. Conservation du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et du puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*). Approche multispécifique pour la conservation des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion.. Ecologie, Environnement. Université de la Réunion, 2021. Français. NNT : 2021LARE0037 . tel-03597660

HAL Id: tel-03597660

<https://theses.hal.science/tel-03597660>

Submitted on 4 Mar 2022

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

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

THÈSE

POUR L'OBTENTION DU GRADE DE

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LA RÉUNION

DISCIPLINE : **BIOLOGIE DE LA CONSERVATION**

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES, TECHNOLOGIES & SANTÉ



CONSERVATION DU GECKO VERT DE MANAPANY (*PHELSUMA INEXPECTATA*) ET DU PUFFIN DU PACIFIQUE (*ARDENNA PACIFICA*)

Approche multispécifique pour la conservation des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion

PRÉSENTÉE PAR

ARTHUR CHOEUR

SOUS LA DIRECTION DE **MATTHIEU LE CORRE** ET **MICKAËL SANCHEZ**

SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE 17 DÉCEMBRE 2021

COMPOSITION DU JURY

Aurélien Besnard	Maître de Conférences, EPHE, UMR 5175 CEFE	Rapporteur
Ivan Ineich	Maître de Conférences, MNHN, UMR 7205	Rapporteur
Éric Vidal	Directeur de Recherche, IRD/UMR ENTROPIE	Examineur
Johanna Clémencet	Maître de Conférences, Université de La Réunion, UMR PVBMT	Examinatrice
Henrich Bruggemann	Professeur, Université de La Réunion, UMR ENTROPIE	Examineur
Patrick Mavingui	Directeur de Recherche, Université de La Réunion, CNRS/UMR PIMIT	Examineur
David Ringler	Ingénieur d'étude, Université d'Auckland, Tetiaroa Society	Examineur
Nicolas Boulard	Chargé de mission, Conservatoire Du Littoral	Invité
Matthieu Le Corre	Professeur, Université de La Réunion, UMR ENTROPIE	Directeur de thèse
Mickaël Sanchez	Ingénieur d'étude, Université de La Réunion, UMR PVBMT	Co-encadrant de thèse

Représentation simplifiée de la biodiversité des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion



*Les illustrations de la flore et de la faune indigènes de La Réunion de ce manuscrit ont été réalisées par Anaïs Grondin
(Contact : anais.grondin.melissa@hotmail.fr)*

PARTENAIRES DE CETTE THÈSE





ARTICLES SOUMIS OU EN COURS D'ÉCRITURE

- › **Choeur Arthur**, Couturier Thibaut, Clémencet Johanna, Le Corre Matthieu, and Sanchez Mickaël. High extinction risk of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) populations revealed by CMR monitoring and Population Viability Analysis. *En préparation pour « Biological Conservation ».*
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Le Corre Matthieu, and Sanchez Mickaël. Evidence of seasonal reproduction, laying site fidelity and oviposition synchronicity in the critically endangered endemic Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) of Reunion Island (Western Indian Ocean). *En révision mineure dans « Salamandra ».*
- › **Choeur Arthur** and Le Corre Matthieu. Multi-scale breeding habitat selection and breeding success of the wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) at Reunion Island: implications for conservation. *En préparation pour « Ibis ».*
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Le Corre Matthieu, and Sanchez Mickaël. Characterization of intra-annual variations in micro-habitat use and laying site for the conservation of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*): implications for the conservation of a critically endangered reptile endemic to Reunion Island. *En préparation pour « Amphibia-Reptilia ».*
- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Potin Gaël, Bureau Sophie, Guilhaumon François, and Le Corre Matthieu. Impacts and management of unowned and domestic cats at a seabird colony on Reunion Island (Western Indian Ocean). *En révision mineure dans « Biological Invasions ».*
- › **Choeur Arthur**, Quiriet Mathieu, Beaulieu Richard, et Le Corre Matthieu. Effets d'un contrôle de chats aux abords d'une colonie d'oiseaux marins de l'île de La Réunion : implications pour la gestion des chats dans une zone péri-urbaine et touristique. *En préparation pour « Revue d'écologie (La Terre et la Vie) ».*



ARTICLES ACCEPTÉS OU EN COURS D'ÉCRITURE ANNEXÉS À LA THÈSE

- › Sanchez Mickaël, **Choeur Arthur**, Bignon Florent, and Laubin Alexandre (2019). Reptiles of the Iles Eparses, Indian Ocean: inventory, distribution and conservation status. *Herpetological conservation and biology*, 14(2), 481-502.
- › **Choeur Arthur** and Sanchez Mickaël (2018). Observation of a new species of breeding seabird on Lys Island (Glorieuses Archipelago). *Indian Ocean Seabird Group (IOSG), Newsletter* n° 5:9-10.
- › Mathieu Steeve, Saunier Merlène, **Choeur Arthur**, and Le Corre Matthieu. Population dynamics of the wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) of Reunion Island : implications for conservation. *En préparation pour « Avian conservation and ecology »*.
- › Juhasz Claire-Cécile, Avargues Naïs, Humeau Laurence, Ringler David, Pinet Patrick, Hollinger Clémence, Beaulieu Richard, Faulquier Lucie, **Choeur Arthur**, Bureau Sophie, Da Silva Denis, Dubos Jérôme, Soulaïmana-Mattoir Yahaia, and Le Corre Matthieu. Applying genetic tools and Spatially Explicit Capture Recapture analyses to design appropriate feral cat control in a large inhabited island. *En préparation pour « NeoBiota »*.



RAPPORTS TECHNIQUES

- › Sanchez Mickaël, Gérard Agathe, Conord Melissa, et **Choeur Arthur** (2018). Suivi démographique et spatial de la population de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) du Cap Devot (Petite-Île), année 2017. Action du PNA n°12. *Rapport Nature Océan Indien*. Financement DEAL Réunion et Région Réunion. 27 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2019). Suivi démographique et spatial de la population de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) du Cap Devot (Petite-Île), année 2018. Action du PNA n°12. *Rapport Nature Océan Indien*. Financement DEAL Réunion et Région Réunion. 27 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2020). Suivi démographique et spatial des populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) des falaises littorales de Petite-Île, année 2019. Action du PNA n°12. *Rapport Nature Océan Indien*. Financement DEAL Réunion. 37 pp + annexe.

- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2020). Élevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 1 - Étude de faisabilité. Financement programme FEDER, CDL. 46 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2020). Élevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 3 - Protocoles de prélèvement, de réintroduction et de suivi. Financement programme FEDER, CDL. 27 pp.



CONGRÈS INTERNATIONAUX ET NATIONAUX

- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Potin Gaël, Bureau Sophie, and Le Corre Matthieu (2019). Behavioural ecology and impact of feral and domestic cats (*Felis catus*) at a coastal seabird colony of Reunion Island: implications for conservation. *Island Biology 2019*. July 8-13 2019, Saint Denis, île de La Réunion, France.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Couturier Thibaut, Le Corre Matthieu, et Sanchez Mickaël (2019). Caractérisation des paramètres démographiques du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) : implications pour la conservation de cette espèce menacée sur l'île de La Réunion. *47^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France*. 10-12 octobre 2019, Saint-Girons, France.



CONFÉRENCES ET ATELIERS RÉGIONAUX

- › **Choeur Arthur** et Sanchez Mickaël (2018). Premier état des populations et sélection d'habitat de deux espèces de reptile de l'archipel des Glorieuses (Îles Éparses, océan Indien). *Conférences de Biologie et Écologie Tropicale des UMR PVBMT et ENTROPIE de l'Université de La Réunion (BioEcoTrop)*. Le 26 avril 2018, île de La Réunion, France.
- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Bureau Sabine, et Le Corre Matthieu (2018). Impacts des chats haretts (*Felis catus*) et domestiques sur les oiseaux marins et suivi d'une opération de contrôle de chats sur les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion. *Séminaire de clôture du projet DyCIT, Dynamique et Conservation de l'Île Tromelin*. Le 30 octobre 2018, île de La Réunion, France.

- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Potin Gaël, Bureau Sophie, et Le Corre Matthieu (2018). Éco-éthologie des chats (*Felis catus*), impacts sur les oiseaux marins du sud de l'île de La Réunion et suivi d'une opération expérimentale de contrôle de chats. *Rencontre des Gestionnaires de la Conservation de la Biodiversité (GECOBIO)*. Le 15 novembre 2018, île de La Réunion.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Couturier Thibaut, Le Corre Matthieu, et Sanchez Mickaël (2019). Quel avenir pour le gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) ? Démographie d'un reptile endémique de l'île de La Réunion en danger critique d'extinction. *Rencontre des Gestionnaires de la Conservation de la Biodiversité (GECOBIO)*. Le 29 octobre 2019, île de La Réunion.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Couturier Thibaut, Le Corre Matthieu, et Sanchez Mickaël (2019). Démographie d'un reptile endémique de l'île de La Réunion en danger critique d'extinction. *Conférences de Biologie et Écologie Tropicale des UMR PVBMT et ENTROPIE de l'Université de La Réunion (BioEcoTrop)*. Le 21 novembre 2019, île de La Réunion.

VULGARISATIONS SCIENTIFIQUES

- › Émission TV « Loca'Terre » sur Réunion première : « Gecko vert : le trésor de Manapany en danger ». Diffusée le 3 mars 2019.
- › Site internet : <https://choeurarthur.wixsite.com/celsir>
- › Instagram : https://www.instagram.com/arthur_choeur/
- › Lopez Jade, **Choeur Arthur**, et Le Corre Matthieu. Les oiseaux marins de l'île de La Réunion. Poster pour la fête de la science (2019 et 2020). Saint Denis, île de La Réunion.
- › Mini-reportage de présentation du projet REPT'ILE, Herpétofaune des Iles Eparses, porté par l'association Nature Océan Indien.
Disponible sur : https://www.youtube.com/watch?v=SBeskm13J_c

PRÉFACE

Ce travail de thèse a été réalisé au sein de l'UMR ENTROPIE¹ (Écologie Marine Tropicale des Océans Pacifique et Indien) de l'Université de La Réunion et de l'association Nature Océan Indien² (NOI). J'ai été encadré par Matthieu Le Corre (directeur d'unité de l'UMR ENTROPIE et Professeur des Universités) et Mickaël Sanchez (chargé de mission dans l'Association Nature Océan Indien puis ingénieur d'étude dans l'UMR PVBMT). L'UMR ENTROPIE est une unité mixte de recherche en écologie marine et insulaire tropicale, développant, entre autres, des études sur le fonctionnement des écosystèmes insulaires tropicaux et sur leur évolution face aux forçages naturels et anthropiques à différentes échelles, spatiales et temporelles. NOI est une association à but non lucratif (loi 1901) impliqué depuis 2007 dans la conservation de l'herpétofaune terrestre de l'île de La Réunion et de l'océan Indien par le développement des connaissances et la mise en place d'actions de gestion. Ce projet a aussi été en étroite collaboration avec le Conservatoire Du Littoral par le biais de Catherine Latreille, Nicolas Boulard et Olivier Bielen.

J'ai bénéficié d'une Allocation Régionale de Recherche (ARR) sur une durée de trois ans, émanant de la Région Réunion et de l'Europe (Fonds Social Européen, FSE). Au cours de ces trois années, j'ai aussi été enseignant vacataire (76h TD) au sein du Département de Biologie de l'Université de La Réunion. J'ai ensuite été recruté en tant qu'Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER, temps plein 192h TD) dans ce même département au cours de ma quatrième année de thèse.

Ces travaux de thèse abordent la conservation de deux espèces patrimoniales du littoral sud de l'île de La Réunion, le gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et le puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*). Ce mémoire s'articule autour de trois grandes parties : (i) **l'introduction** présentant le contexte général et les objectifs, (ii) **les travaux de recherche** regroupés en trois chapitres constitués chacun de deux articles scientifiques en préparation ou soumis, et (iii) **une discussion générale** synthétisant les implications de ces travaux en termes de conservation. Chaque partie et chapitre peut être lu de manière indépendante. Cette organisation mène quelques fois à des répétitions, mais semble nécessaire au vu du caractère multispécifique de mon travail associant recherche et gestion. Un lecteur uniquement intéressé par une espèce, une thématique de recherche ou par les prescriptions de gestion, pourra ainsi cibler sa lecture.

¹ <http://umr-entropie.ird.nc/index.php/home>

² <https://natureoceanindien.org/>

Cette thèse contient des données sensibles sur deux espèces protégées. La large diffusion de ces données pourrait porter préjudice à ces espèces patrimoniales. Dans un document diffusable, certaines figures seront volontairement supprimées.

CITATION

Choeur Arthur (2021). Conservation du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et du puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*). Approche multispécifique pour la conservation des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion. *Thèse de Doctorat de l'Université de La Réunion*. 340 pp.



REMERCIEMENTS



Je remercie tout d'abord Matthieu Le Corre et Mickaël Sanchez, mes deux encadrants de thèse. Merci de m'avoir fait confiance et accompagné depuis le master dans ma formation de jeune chercheur. Grâce à vous j'ai pu découvrir le monde de la biologie de la conservation sous le prisme de vos passions respectives pour les oiseaux et les reptiles. Merci de m'avoir soutenu dans mes thématiques de recherches et de m'avoir laissé cette autonomie que j'aime tant. Je vous remercie aussi pour avoir toujours trouvé un petit temps pour m'aider dans mon travail malgré vos emplois du temps chargés. J'espère pouvoir continuer à travailler avec vous de près ou de loin pour conserver le patrimoine naturel réunionnais ou d'ailleurs. Merci également au Conservatoire Du Littoral (en particulier Catherine Latreille, Nicolas Boulard, et Olivier Bielen) pour la confiance accordée et m'avoir permis de réaliser mes travaux de recherche sur ces sites protégés. Je remercie également Johanna Clémencet pour ses précieux conseils et encouragements pour mener à bien ce travail.

Mes remerciements vont ensuite à toutes les personnes qui m'ont aidé sur le terrain pour collecter les nombreuses données sur lesquelles reposent cette thèse : Julien Dijoux, Jade Lopez, Anaïs Grondin, Miguel Uldaric Nauche, Sarah Jondreville, Mickaël Sanchez, Thomas Roussel, Matthieu Le Corre, Merlène Saunier, Sabine Orłowski, Solenne Boucher, Sylvain Poisblaud, Yahaia Soulaimana, Jérôme Dubos, Lucie Faulquier, et Sophie Bureau. J'espère que vous en retiendrez les beaux paysages, les espèces uniques et la dodo de Grande Anse à défaut de la pluie, des moustiques, de la chaleur, du soleil, des guêpes, des fourmis de feu et des pentes abruptes. Je sais combien le terrain dans ces falaises peut être éprouvant et je vous remercie de votre participation. Merci également aux membres de l'association Nature Océan Indien de m'avoir permis de loger au cœur de mon site d'étude durant mes longues missions de terrain. Merci aux membres de l'association AVE2M (en particulier Richard Beaulieu et Mathieu Quiriet) pour leur travail de terrain et pour les échanges sur la gestion des chats.

Je remercie également François Guilhaumon, Audrey Jaeger et Laurence Humeau pour leurs avis sur les analyses statistiques ; Thibaut Couturier, Aurélien Besnard et Christophe Barbraud pour leurs avis sur les analyses de CMR et Abishek Harihar pour son aide sur les analyses SEMR. Merci à vous d'avoir pris le temps de répondre à mes longs mails, quand les livres ne suffisaient plus. Vos réponses m'ont beaucoup aidé quand je me retrouvais bien seul face à mon ordinateur à ne pas savoir si mes analyses étaient valides ou non. Merci à Markus Roesch pour ces précieux échanges concernant les *Phelsuma*.

Je remercie les membres de mes comités de thèse, Mickaël Sanchez, Matthieu Le Corre, Éric Vidal, Thibaut Couturier, Johanna Clémencet, David Ringler, Catherine Latreille, Nicolas Boulard, et Christophe Lavergne pour leurs conseils avisés qui ont su enrichir, mais aussi cadrer cette thèse lorsque je m'égarais dans mes nombreux résultats.

Merci à Nathalie Choeur et Anaïs Grondin pour la relecture de ce document.

Merci à l'ensemble de l'équipe pédagogique du Département de Biologie de l'Université de La Réunion, en particulier Johanna Clémencet, Audrey Jaeger, Maud Balland, Matthieu Le Corre, Patrick Frouin, et Sébastien Jaquemet, pour m'avoir épaulé durant mes premiers pas dans l'enseignement, en particulier durant mon poste d'ATER. Cette expérience fut extrêmement enrichissante.

À mes amis de Métropole et de La Réunion : Loris, Alex, Cam, Flo, Thomas, Vivien, Jade, Ludo, Angélique, J-C, et Lou-Anne. Je ne sais pas si vous lirez ces lignes étant donné nos domaines professionnels parfois aux antipodes, mais merci d'avoir été là même après mes longs mois d'absence plongé dans cette thèse. Clins d'œil à mes collègues thésards et de bureau ;

Jade, Florian, Guillaume, Merlène, Joséphine, Nicolas, Arnaud, Margot, Marion, Thomas et Chrystelle, courage pour la suite !

Un grand merci à la famille Grondin et Frédélys pour votre accueil, votre aide et votre gentillesse.

Merci à mes parents de m'avoir soutenu dans mes projets. Merci d'avoir toujours fait en sorte que je réalise mes objectifs de vie.

Enfin merci à toi Anaïs. Si nos chemins ne s'étaient pas croisés je n'écrirais pas ces lignes. Je me souviens encore de notre rencontre sur les bancs froids de l'université à Grenoble. Quelques années plus tard, tu me faisais découvrir ton île. Regarde..., on œuvre maintenant tous les deux pour la conservation de son patrimoine. Merci d'avoir toujours été là dans les hauts comme dans les bas. Pas facile de vivre avec un thésard ... !

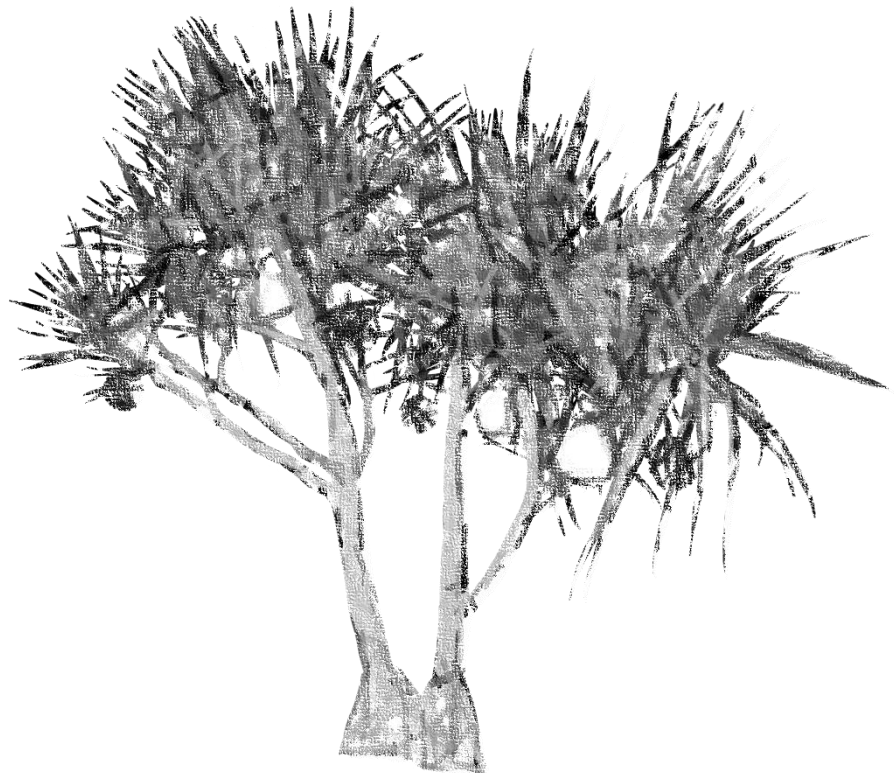


TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. Biologie de la conservation : de la recherche à la gestion opérationnelle	1
1.1. Conserver la biodiversité : des origines à une prise de conscience générale.....	1
1.2. La naissance d'une science appliquée à la conservation de la biodiversité.....	3
1.3. Cadre de recherche pour la science de la conservation.....	4
1.4. Interface entre recherche et gestion : un continuum indispensable, mais semé d'embûches ?	6
2. Approche multispécifique en biologie de la conservation	9
3. La conservation de la biodiversité en milieu insulaire	10
3.1. Écosystèmes insulaires : enjeux de conservation et opportunités de recherche	10
3.2. Problématiques de conservation en milieu insulaire.....	11
3.3. La restauration écologique en milieu insulaire	13
4. Les falaises du sud de l'île de La Réunion, un écosystème remarquable	15
4.1. L'île de La Réunion : un radeau de biodiversité dans les Mascareignes	15
4.2. Les falaises de Petite-Île : un laboratoire pour la recherche appliquée à la conservation.....	20
4.3. Le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique : deux espèces patrimoniales des falaises de Petite-Île.....	23
5. Objectifs et structure de la thèse	27
CHAPITRE 1 : DÉMOGRAPHIE ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU GECKO VERT DE MANAPANY (<i>PHELSUMA INEXPECTATA</i>)	31
1-1. High extinction risk of Manapany day gecko (<i>Phelsuma inexpectata</i>) populations revealed by CMR monitoring and Population Viability Analysis.....	33
1-2. Evidence of seasonal reproduction, laying site fidelity and oviposition synchronicity in the critically endangered endemic Manapany day gecko (<i>Phelsuma inexpectata</i>) of Reunion Island (Western Indian Ocean).....	84
CHAPITRE 2 : HABITATS TERRESTRES ET BESOINS ÉCOLOGIQUES DU GECKO VERT DE MANAPANY (<i>PHELSUMA INEXPECTATA</i>) ET DU PUFFIN DU PACIFIQUE (<i>ARDENNA PACIFICA</i>)	102
2-1. Multi-scale breeding habitat selection and breeding success of the wedge-tailed shearwater (<i>Ardenna pacifica</i>) at Reunion Island: implications for conservation	104

2-2. Characterization of intra-annual variations in micro-habitat use and laying sites for the conservation of the Manapany day gecko (<i>Phelsuma inexpectata</i>), a critically endangered reptile endemic to Reunion Island	145
CHAPITRE 3 : IMPACTS ET GESTION DES CHATS (<i>FELIS CATUS</i>) AUX ABORDS D'UNE COLONIE D'OISEAUX MARINS	177
3-1. Impacts and management of unowned and domestic cats at a seabird colony on Reunion Island (Western Indian Ocean).....	179
3-2. Effets d'un contrôle de chats (<i>Felis catus</i>) aux abords d'une colonie d'oiseaux marins de l'île de La Réunion : implications pour la gestion des chats dans une zone peri-urbaine et touristique.....	214
CHAPITRE 4 : DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	245
4.1. État de conservation des populations de geckos verts de Manapany et de puffins du Pacifique	247
4.2. Les espèces exotiques envahissantes : une menace pour la biodiversité des falaises de Petite-Île	251
4.3. Prescriptions de gestion pour la conservation du gecko vert de Manapany et du puffin du Pacifique sur les falaises littorales de Petite-Île.....	258
4.4. Interface entre gestion et recherche : retour d'expérience	284
4.5. Perspectives	287
CONCLUSION	293
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	294
ANNEXE A. COMITÉS D'EXPERTISES, FORMATION ET ENSEIGNEMENTS	316
ANNEXE B. CURRICULUM VITAE	318
RÉSUMÉ	325



Falaises littorales de Petite-Île, crédit photo : Choeur Arthur

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Biologie de la conservation : de la recherche à la gestion opérationnelle

1.1. Conserver la biodiversité : des origines à une prise de conscience générale

« Conserver la biodiversité », ce concept qui sera le cœur de cette thèse est relativement récent et n'émerge qu'à la fin du XIX^{ème} siècle. Jusque-là, la croyance dominante reposait sur une nature en permanent équilibre comprenant des espèces éternelles et immuables. L'idée de protéger la diversité biologique restait marginale (Delord 2010; Maris 2016). Les travaux des paléontologues et les avancées du darwinisme au milieu du XIX^{ème} vont remettre en question la fixité temporelle de la diversité biologique et montrer que les espèces peuvent évoluer et disparaître (Darwin 1859). À la même époque, l'avènement de la société industrielle va amplifier les menaces sur la diversité biologique et de nombreux travaux vont commencer à mettre en lumière l'impact délétère des activités humaines sur les espèces (Delord 2010; Maris 2016). Ces évolutions sur la compréhension du monde vivant vont faire prendre conscience au grand public de la nécessité d'agir pour protéger la nature (Delord 2010; Maris 2016). La formalisation de la protection de la diversité biologique va commencer par la création des premiers espaces naturels protégés, avec par exemple le parc national de Yellowstone aux États-Unis créé en 1872 (Raffin 2005). Mais c'est à partir de 1948 que la protection de la diversité biologique va entrer sur la scène internationale avec la création de la première union environnementale mondiale dénommée IUPN (International Union for the Protection of Nature) qui deviendra l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) en 1956. S'ensuivent plusieurs rassemblements et actions internationales (ex. : stratégie mondiale de la conservation de l'IUCN en 1980 ; le sommet international de la Terre de Rio de Janeiro en 1992 ; la convention sur la diversité biologique de Kuala-Lumpur en 2004 ; the Millennium Ecosystem Assessment en 2005 ; ...) qui cristalliseront la conscience écologique au sein de la société actuelle et des politiques nationales et internationales (Delord 2010). Malgré cette prise de conscience mondiale il y a maintenant environ 70 ans, la perte de la biodiversité est toujours d'actualité et est même devenue une crise mondiale majeure, comme en témoignent les nombreux sommets internationaux définissant les objectifs à atteindre pour stopper cette crise dans les années futures (ex. : COP 10 à Nagoya en 2010 ; 4^{ème} édition du « One Planet Summit

pour la Biodiversité » en 2021, le congrès mondial de la nature par l’IUCN à Marseille en 2021, COP 15 à Kunming en 2021 ; ...).

La terminologie va aussi évoluer passant de « protéger la diversité biologique » à « conserver la biodiversité » (Blandin 2009; Maris 2016). Durant l’assemblée générale de l’IUCN en 1956, le terme « protéger » pouvant s’apparenter à une mise sous cloche de la nature axé sur une vision défensive, est remplacé par « conserver » donnant une image plus interventionniste dans la gestion de la nature (Raffin 2005). Le terme « biodiversité » va quant à lui apparaître pour la première fois en 1986 au forum national de la « BioDiversité » à Washington. Le terme de « diversité biologique », désignant « *de façon plutôt neutre les propriétés du monde vivant* », va tendre à être remplacé par le terme « biodiversité », sous-entendant une diversité biologique menacée par l’homme et considérée comme « *un objet de souci et de protection* » (Maris 2016).

Cette nouvelle conception d’une nature en perdition va amener une réflexion sur la valeur de la biodiversité. Longtemps considérée pour sa valeur intrinsèque, la diversité biologique va aussi être perçue comme une ressource utile et indispensable pour la survie de l’espèce humaine. Cette vision utilitaire va initier le concept de développement durable dans les années 1980, mais aussi servir d’argumentaire sur la nécessité de conserver la biodiversité au niveau mondial (Blandin 2009). Au début du XXI^{ème} siècle, un rapport commandé par l’ONU dénommé « the Millennium Ecosystem Assessment » va mettre en exergue les services rendus par les écosystèmes aux êtres humains pour leur développement et leur bien-être (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Sur la base de travaux scientifiques internationaux (1 360 experts de 95 pays), quatre catégories de services écosystémiques sont définies : les services d’approvisionnement (biens prélevés dans les écosystèmes comme l’eau, la nourriture, les produits pharmaceutiques, ...), les services de régulation (services intangibles découlant de fonctions écologiques comme la stabilisation du climat, la régulation des maladies et des pollutions, ...), les services culturels (bénéfices non-matériels de la biodiversité comme les aspects récréatifs, éducatifs, ...), et les services de supports (services nécessaires à la production des autres services comme les grands cycles biogéochimiques, la production primaire, ...). Autrement dit « *toute personne dans le monde dépend complètement des écosystèmes de la planète et des services qu'ils procurent (...)* » (Millennium Ecosystem Assessment 2005).

1.2. La naissance d'une science appliquée à la conservation de la biodiversité

Parallèlement à la prise de conscience sur la nécessité de conserver la biodiversité et face aux lacunes de connaissance et de méthodologie pour faire face à l'accélération des extinctions d'espèces, la science va commencer à s'articuler autour de cette problématique pour donner naissance à une nouvelle discipline scientifique : « la biologie de la conservation » (Delord 2010). À partir du milieu du XX^{ème} siècle, plusieurs journaux internationaux vont ouvrir la voie à la discipline (« *Biological Conservation* » en 1968, « *Conservation Biology* » en 1987) (Pakeman et al. 2019). Mais c'est en 1985, dans un article fondateur intitulé « *What is conservation biology ?* », que Michael Ellman Soulé pose les fondements de la biologie de la conservation. Cette discipline est définie comme « *une application de la science aux problèmes de conservation par l'étude de la biologie des espèces, des communautés, et écosystèmes perturbés par l'homme* » (Soulé 1985). C'est « *une discipline de crise qui a pour objectif de fournir des principes et outils pour la préservation de la diversité biologique* » (Soulé 1985). La biologie de la conservation est une discipline d'action dans des situations de crise. Les biologistes de la conservation doivent être pragmatiques, et même en ayant une compréhension incomplète du système étudié, ces derniers doivent fournir des solutions de gestion rapides et efficaces pour conserver la biodiversité (Frankel and Soulé 1981). Pour arriver à ce but, les chercheurs vont appréhender différents domaines de la biologie (écologie, dynamique des populations, biogéographie, ...), mais aussi s'appuyer sur les compétences de nombreuses autres disciplines (mathématiques, climatologie, cartographie, ...), faisant de la biologie de la conservation un champ de recherche multidisciplinaire (Soulé 1985). Par le développement de pratiques pour conserver les espèces qui nous entourent et leurs habitats, la biologie de la conservation représente une discipline normative incluant certains jugements de valeur pouvant faire face à des divergences d'opinions des parties prenantes de la nature (Nelson and Vucetich 2009; Delord 2010; Primack et al. 2012). En ce sens, le biologiste de la conservation va devoir intégrer une dimension sociale, politique et économique dans l'analyse des situations qu'il doit investiguer. De par sa multidisciplinarité, la biologie de la conservation est de plus en plus étiquetée « science de la conservation » (Barbault et al. 2006).

Aujourd'hui plus qu'hier et moins que demain, la biologie de la conservation se révèle être une discipline fondamentale pour faire face à la perte continue de la biodiversité et aux enjeux sociétaux qui en découlent. La population mondiale et le taux de consommation de ressources naturelles par habitant ne cessent de croître, menant à une augmentation exponentielle de perte de biodiversité (Tilman et al. 2017; Ripple et al. 2017). L'humanité a

laissé une trace profonde sur les écosystèmes de la planète, à tel point qu'on parle aujourd'hui d'Anthropocène : une nouvelle ère de l'histoire de la Terre où l'activité humaine se place comme la principale force géologique modelant la biosphère (Crutzen and Stoermer 2000). L'humanité est au cœur d'une sixième crise d'extinction (Pereira et al. 2010; Ceballos et al. 2017; IUCN 2021a) avec des taux d'extinction environ 1 000 fois supérieurs à ceux précédents l'Anthropocène (Barnosky et al. 2011; Pimm et al. 2014). Bien qu'il y ait eu un approfondissement de nos connaissances sur la science de la conservation, les résultats sont encore largement insuffisants pour stopper cet anéantissement biologique (Johnson et al. 2017; Ceballos et al. 2017, 2020; Butchart et al. 2019), et les menaces identifiées il y a 50 ans sont toujours d'actualité (Marrs 2009; IUCN 2021b). Ce constat bien qu'alarmant n'est pas pour autant purement défaitiste vis-à-vis de la biologie de la conservation. L'engouement récent pour cette nouvelle science a mené à une meilleure gestion de la biodiversité et plusieurs actions de conservation ont permis de sauver des espèces de l'extinction (voir Russell et al. 2016). Les travaux de recherche appliqués à la conservation doivent ainsi se multiplier pour répondre à un des grands défis du XXI^{ème} siècle qui est de concilier activité humaine et préservation de la nature.

1.3. Cadre de recherche pour la science de la conservation

Les chercheurs en biologie de la conservation passent par plusieurs étapes afin de formuler des prescriptions pour endiguer la perte de biodiversité. Afin d'avoir une vision plus concrète du travail de biologiste de la conservation, je décrirai brièvement leurs actions à travers un cadre de recherche conceptuel proposé par Williams et al. (2020) (*Figure 1*). Ce cadre conceptuel se propose aussi de montrer comment cette science devrait progresser pour atteindre ses objectifs et ne pas rester dans une dimension purement académique (Soulé 1986).

La recherche doit commencer par déterminer l'état de conservation de la population, de la communauté ou de l'écosystème d'intérêt (ex. : tendance démographique d'une population d'oiseaux marins). Un état dégradé du système d'étude (ex. : déclin des abondances) doit ensuite mener à des travaux permettant d'identifier les mécanismes directs et/ou indirects responsables de ce changement d'état (ex. : prédation par les chats errants). Étant donné que le ciblage des mécanismes directs est peu efficace et efficient à long terme (ex. : contrôle de chats), la recherche doit ensuite progresser pour identifier et comprendre l'origine du problème (ex. : augmentation de la population de chats errants) et les moteurs des menaces (ex. : introduction biologique). Parallèlement et sur la base du travail sur la chaîne causale des menaces, la

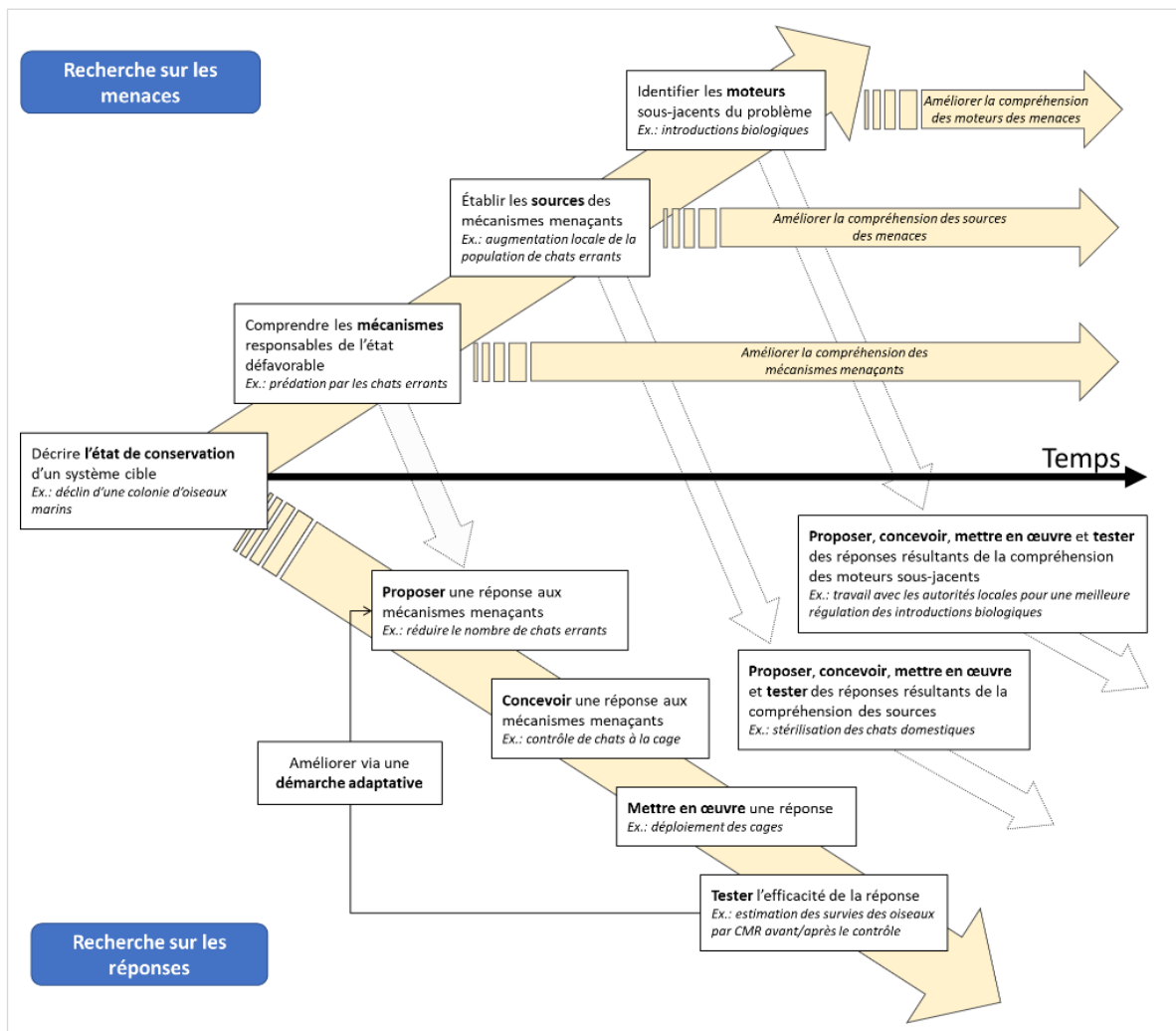


Figure 1 : Cadre de recherche en biologie de la conservation montrant comment la science devrait progresser pour arriver à réduire efficacement la perte de biodiversité (d'après Williams et al. 2020 modifié). La description de l'état de conservation d'un système cible (population, communauté, écosystème) doit être suivie de la caractérisation progressive de la chaîne causale des menaces (mécanismes, sources, et moteurs sous-jacents ; représentée par la flèche vers le haut). Ce travail sur les menaces doit amener à un travail sur les réponses (flèches vers le bas) pour fournir des mesures de gestion efficaces. Après l'identification des menaces et la mise en place d'actions de gestion, il est nécessaire de continuer à améliorer la compréhension du système étudié (flèches horizontales et boucle rétroactive) afin de parfaire les actions de gestion mises en œuvre (démarche adaptative).

recherche doit proposer, concevoir et tester des solutions de gestion. Suivant l'urgence de la situation et les moyens pouvant être mis en œuvre, les mesures de gestion peuvent être proposées dès la description de l'état de conservation du système étudié ou porter sur les mécanismes (ex. : contrôle de chats), les sources (ex. : stérilisation des chats domestiques) et les moteurs (ex. : régulation des introductions biologiques) des menaces. La science de la

conservation devrait ainsi être orientée vers des solutions de gestion qui émergent d'un approfondissement progressif de la compréhension des processus menaçants, menant à la conception et au test des interventions pour y faire face (Williams et al. 2020). Le suivi des actions de gestion mises en place doit permettre aux biologistes de la conservation d'entrer dans une démarche adaptative active (Parma 1998) en ajustant constamment leurs prescriptions par une compréhension continue du système étudié (Grantham et al. 2010).

La hiérarchisation des thématiques de recherches est ainsi importante pour affiner la compréhension du système étudié et arriver à l'objectif ultime, qui est la mise en œuvre de mesures de gestion efficace. Cependant, cette démarche progressive est peu appliquée et les projets de recherche se contentent bien souvent de décrire l'état de conservation et les processus des menaces sans aborder les sources et les moteurs des changements. De plus, peu de projets mènent à l'élaboration d'actions de gestion concrètes, et encore moins proposent un suivi des réponses associées (Knight et al. 2008; Williams et al. 2020).

1.4. Interface entre recherche et gestion : un continuum indispensable, mais semé d'embûches ?

La quête de la conservation de la biodiversité entremêle action et théorie menant parfois à des missions et savoir-faire aux antipodes (ex. : développement de méthodes d'analyses statistiques pour estimer les paramètres démographiques d'une espèce devant un ordinateur *versus* éradication d'une population de prédateurs sur une île isolée). Deux grands corps de métier sont généralement distingués avec d'un côté les chercheurs (développant les connaissances et proposant des mesures de conservation) et de l'autre les gestionnaires (gérant les espaces naturels et mettant en œuvre les prescriptions de conservation sur le terrain)³. Afin de conserver efficacement la biodiversité, une synergie doit être développée entre ces deux classes d'acteurs (Barbault et al. 2006). Les gestionnaires ont besoin des chercheurs pour orienter leurs actions, utiliser des méthodes de gestion efficaces, et développer des indicateurs de suivi (Ferraro and Pattanayak 2006). De leur côté, les chercheurs dépendent bien souvent des gestionnaires pour nourrir leurs raisonnements de données empiriques de terrain et faire avancer la science (Besnard 2013), mieux connaître les espèces étudiées, et transposer leurs résultats en actions concrètes de conservation. Cependant, force est de constater qu'un manque

³ La distinction entre gestionnaires et chercheurs est quelque peu plus complexe, et représente en réalité un continuum. Il ne s'agit pas d'une stricte dichotomie : certains chercheurs peuvent appliquer des mesures de conservation et certains gestionnaires peuvent avoir leurs propres programmes de recherches.

de collaboration existe entre le monde de la recherche et le monde de la gestion (Arlettaz et al. 2010). Il en résulte des jeux de données accumulés par les gestionnaires mais inexploités, des connaissances théoriques non appliquées et des actions de gestion aux potentiels bridés (Milner-Gulland et al. 2012; Schmeller et al. 2012).

De manière non exhaustive, plusieurs raisons à cette fracture peuvent être évoquées. Un premier conflit d'intérêts peut résulter d'une différence d'objectifs à court terme entre gestionnaires et chercheurs. Les travaux de recherche ont pour finalité la publication d'avancées scientifiques souvent sur des échelles spatiales et temporelles larges, contrairement aux gestionnaires dont l'objectif est la mise en place d'actions concrètes sur un site d'étude précis (Arlettaz et al. 2010; Besnard 2013). Les gestionnaires peuvent alors reprocher aux scientifiques que la science est déconnectée de leurs besoins en n'étant pas traduite en recommandations concrètes de gestion, est difficilement accessible, car diffusée dans des revues payantes en anglais ou trop peu vulgarisée pour être comprise facilement (Roux et al. 2006; Braunisch et al. 2012). Les bénéfices de l'application de la science pour la conservation sont peu reconnus dans le monde universitaire et la recherche appliquée peut aussi être perçue avec condescendance par certains chercheurs en science fondamentale (Chapron and Arlettaz 2008; Jarry 2009; Gimenez 2010). Certains chercheurs se détournent alors des collaborations avec les gestionnaires pour ne pas freiner leur carrière académique. Lorsque des collaborations ont lieu avec les gestionnaires, les chercheurs peuvent reprocher aux gestionnaires des questions imprécises et des exigences de délais de réponse trop courts pour répondre à des problèmes complexes (Génot and Barbault 2004; Laurance et al. 2012). D'autre part, les stigmates d'anciennes collaborations infructueuses peuvent encore représenter un frein aux échanges (Roux et al. 2006; Besnard 2013). Des sentiments d'instrumentalisation sans reconnaissance mutuelle peuvent se faire ressentir avec des chercheurs vus comme des pilleurs de données et des gestionnaires exploitant les scientifiques uniquement pour leurs capacités d'expertise, sans prise en compte des recommandations de gestion formulées par les scientifiques. Le clivage peut de plus être renforcé par des ressentis hiérarchiques (chercheur au col blanc *versus* gestionnaire au col bleu) (Roux et al. 2006; Mauz and Granjou 2011; Besnard 2013). Enfin, certains praticiens sont aussi tout simplement dubitatifs quant à l'apport de la science pour la conservation, comparé à leurs expertises de terrain.

Cependant, le tableau n'est pas complètement noir entre gestionnaires et chercheurs. De nombreux projets ont pu mener à des collaborations fructueuses pour les chercheurs (*via* la publication d'articles), les gestionnaires (*via* la mise en place d'actions de gestion efficaces) et la diversité biologique (amélioration de l'état de conservation des espèces) (Powell et al. 2010;

Besnard 2013; Prakash et al. 2019). Un exemple concret pour illustrer ces collaborations pourrait être celui du Crécerelle de Maurice (*Falco punctatus*), un petit faucon endémique de l'île Maurice. Suite à la destruction de son habitat et l'empoisonnement par les pesticides (DDT) utilisés pour l'agriculture, il ne restait plus que quatre individus sauvages connus en 1974 (Jones et al. 1995). Un important programme de conservation associant gestionnaires et chercheurs a alors été mis en place pour sauver l'espèce. Ce programme incluait entre autres, l'élevage et la reproduction d'individus en captivité, des translocations (réintroduction et renforcement) et la mise en place de nids artificiels, ce qui a permis le rétablissement de la population à 350 individus en 2019 (Jones et al. 1995; Nicoll et al. 2021). Tout au long du programme, la science s'est immiscée dans les décisions, et a permis d'apporter de nouvelles connaissances qui sont aujourd'hui le sujet de plusieurs articles scientifiques (ex.: Nicoll et al. 2003, 2004, 2021; Nevoux et al. 2013). Encore récemment, des Analyses de Viabilité de Populations (PVA) ont été menées pour guider les orientations de gestion (Nicoll et al. 2021).

Par ailleurs, des initiatives visent aussi à rapprocher praticiens et chercheurs pendant des colloques (exemple des colloques « le réveil du dodo » en France métropolitaine, « GECOBIO » à La Réunion, de la « *Society for Conservation Biology* » à l'international,...) ou des ateliers visant à échanger des compétences théoriques et pratiques pour la gestion de la nature (exemple des formations du GIP « Atelier Technique des Espaces Naturels ATEN ») (Génot and Barbault 2004; Besnard 2013).

Ainsi, le biologiste de la conservation doit savoir faire preuve d'abnégation et se positionner à l'interface entre l'univers de la gestion et de celui de la recherche. La biologie de la conservation doit inévitablement développer des collaborations entre chercheur et praticiens, et lier la science fondamentale et appliquée pour prétendre répondre à ses objectifs fondateurs.

Dans ce contexte, la présente thèse a pour première originalité de reposer sur un encadrement mixte de chercheurs (UMR ENTROPIE) et de gestionnaires (association Nature Océan Indien et Conservatoire Du Littoral). Par ce positionnement à l'interface entre recherche et gestion, nous avons entrepris une démarche progressive dans la compréhension des mécanismes de menaces et de réponses à des actions de conservation. Cette thèse a ainsi pour ambition d'arriver à des applications concrètes de conservation non déconnectées des besoins des gestionnaires tout en valorisant les avancées scientifiques qui en découlent.

2. Approche multispécifique en biologie de la conservation

La conservation de l'ensemble des espèces d'intérêts dans un écosystème en gestion est un projet ambitieux, bien souvent contraint par un budget en temps et en argent limité (Murdoch et al. 2007; Waldron et al. 2017; Martin et al. 2018). Une solution couramment employée est alors d'utiliser des raccourcis en se concentrant sur la conservation d'espèces emblématiques et/ou de substitutions (espèces parapluies, clefs de voute, indicatrices) avec l'idée que leur protection aura des effets bénéfiques sur l'ensemble de l'écosystème (Lambeck 1997; Simberloff 1998; Wiens et al. 2008; Caro 2010). Cette idée a mené à de nombreux projets de conservation centrés sur une seule espèce, qui, bien que pouvant être efficaces pour conserver la biodiversité au-delà de l'espèce cible, ont aussi reçu de nombreuses critiques (Simberloff 1998; Bifulchi and Lodé 2005; Wiens et al. 2008; Branton and Richardson 2011; Norvell et al. 2014; Boyd et al. 2014). L'approche monospécifique pourrait ne pas être optimale face à la crise d'extinction actuelle, car trop chronophage et économiquement non viable. Cette approche pourrait par ailleurs entraîner des prescriptions de gestion incompatibles avec d'autres espèces non cibles, délaisser des espèces non charismatiques et mener à des conflits d'intérêts entre différents projets de conservation (Simberloff 1998; Lindenmayer et al. 2002; Norvell et al. 2014). Ainsi, de nombreux auteurs recommandent des approches multispécifiques et écosystémiques pour compléter les approches monospécifiques, afin de progresser vers une démarche holistique dans la conservation de la nature (Franklin 1993; Grumbine 1994; Simberloff 1998; Schwenk and Donovan 2011; Timmer et al. 2019). Cependant, de nombreux projets de conservation restent encore monospécifiques ou portés sur un même groupe taxonomique, en profitant de l'engouement des financeurs pour certaines espèces phares (Clucas et al. 2008; Wosnick et al. 2021). De plus, les projets multi-taxon peuvent être plus complexes à mettre œuvre d'un point de vue logistique et pour trouver des accords communs, car ils nécessitent des collaborations entre plusieurs chercheurs et praticiens, bien souvent ayant chacun une expertise sur un seul groupe taxonomique.

La seconde originalité de cette thèse repose sur la volonté d'initier une démarche de conservation intégrant plusieurs taxons⁴. L'objectif est de créer une synergie dans les actions de gestion en couplant des travaux de recherche sur une espèce de reptile et d'oiseau marin

⁴ À sa genèse, le projet de thèse devait inclure des travaux de recherche sur la conservation de la flore indigène afin de renforcer cette dimension multispécifique. Cependant, pour des raisons de temps et d'encadrement, ce travail n'a pas pu être réalisé (ce qui souligne une des difficultés logistiques de ce type d'approche multispécifique).

insulaire tropicale. Cette originalité est soutenue par la collaboration d'organismes de recherche (UMR ENTROPIE) et de gestion (CDL, NOI, AVE2M) travaillant initialement sur des taxons différents.

3. La conservation de la biodiversité en milieu insulaire

3.1. Écosystèmes insulaires : enjeux de conservation et opportunités de recherche

Bien que ne représentant que 5 % des terres émergées, les îles sont des hauts lieux de biodiversité (environ 20 % des espèces terrestres de plantes et de vertébrés sont insulaires) en raison de forts taux d'endémismes (quatre fois supérieur aux continents) (Wilson and MacArthur 1967; Kier et al. 2009; Tershy et al. 2015; Russell and Kueffer 2019). Ces îles et archipels sont malheureusement aussi des épices de perte de biodiversité (Sax and Gaines 2008; Kier et al. 2009; Walker and Bellingham 2011; Tershy et al. 2015; Wood et al. 2017). Deux tiers des extinctions recensées ces derniers siècles se sont produites sur des îles et près de la moitié des espèces insulaires évaluées par l'IUCN comme menacées d'extinction sont confinées aux îles (Tershy et al. 2015; Leclerc et al. 2018). Les îles composent un tiers de tous les points chauds de la biodiversité mondiale (Myers et al. 2000; Zachos and Habel 2011), représentant des zones de conservation prioritaires. Parmi ces îles, les enjeux de conservation sont particulièrement importants sous les tropiques où les taux d'endémismes sont très élevés et les menaces sont exacerbées (Wilson 1988; Kreft et al. 2008; Lane 2010, 2011; Zachos and Habel 2011).

En tant que points chauds de biodiversité, les îles sont considérées comme des systèmes modèles pour la biologie de la conservation (Kueffer 2012; Ewel et al. 2013; Kueffer and Kaiser-Bunbury 2014). Elles offrent de nombreuses problématiques de recherche avec à la clef des opportunités de découvertes scientifiques. Aussi, l'embrasement de la biodiversité dans les écosystèmes insulaires est une aubaine malheureuse offerte aux chercheurs pour s'exercer à la discipline de crise qu'est la biologie de la conservation. De nombreux projets de gestion sont mis en œuvre permettant de travailler sur des actions concrètes de conservation (Russell and Kueffer 2019). Les problématiques de conservation rencontrées sur certains systèmes insulaires peuvent être seulement à l'étape de la prédiction sur les continents, permettant des travaux avant-gardistes pour développer des *process* de gestion innovants (Kueffer 2012; Kueffer and Kaiser-Bunbury 2014; Russell and Kueffer 2019). Ainsi, au-delà de leur vulnérabilité, les îles

peuvent être perçues comme des lieux d'espoir pour la conservation du patrimoine naturel mondiale (Russell and Kueffer 2019).

3.2. Problématiques de conservation en milieu insulaire

Les espèces insulaires sont plus sujettes aux extinctions que les espèces continentales, car elles ont généralement des tailles de population plus petites, des distributions plus limitées, une diversité génétique plus faible, des comportements anti-prédateurs souvent inexistantes ou réduits, et des capacités de dispersion et d'adaptation réduites (Wilson and MacArthur 1967; Frankham 1998; Blumstein and Daniel 2005). Les écosystèmes insulaires présentent aussi des niches écologiques vacantes (notamment les prédateurs supérieurs) ainsi que des réseaux trophiques simplifiés avec une faible redondance fonctionnelle (Gillespie and Clague 2009). Ces caractéristiques inhérentes aux îles, aussi appelées « syndrome d'insularité » (Carlquist 1965; Adler and Levins 1994), sont le fruit de processus écologiques et évolutifs en milieu isolé et s'accroissent d'autant plus que les îles sont de petites tailles et éloignées d'autre terre. Ces spécificités rendent les écosystèmes insulaires particulièrement vulnérables aux perturbations environnementales naturelles et anthropiques, menant à des impacts rapides importants et souvent irréversibles sur la biodiversité (Whittaker and Fernandez-Palacios 2007; Russell and Kueffer 2019).

Parmi les menaces anthropiques, les invasions biologiques (introduction d'espèces de plantes, animales, pathogènes/micro-organismes non indigènes par l'homme), l'exploitation de la faune (utilisation excessive des ressources biologiques « sauvages »), et la destruction des habitats pour la mise en culture (agriculture et aquaculture) sont les trois principaux moteurs d'extinction présents (85 % des extinctions recensées) et futurs (60 % des espèces menacées recensées) des espèces insulaires (Leclerc et al. 2018; Russell and Kueffer 2019) (**Figure 2**). Ces menaces sont exacerbées par le déficit de connaissance sur les espèces insulaires, particulièrement prononcé en milieu tropical (Jaisankar et al. 2018). Comparée aux espèces continentales, l'écologie des espèces insulaires tropicales reste peu étudiée et de nombreuses espèces ne sont pas encore évaluées sur la liste rouge de l'UICN (Jaisankar et al. 2018; Mair et al. 2021). Ce déficit de connaissances représente un frein pour mettre en œuvre et hiérarchiser des actions de conservation optimales.

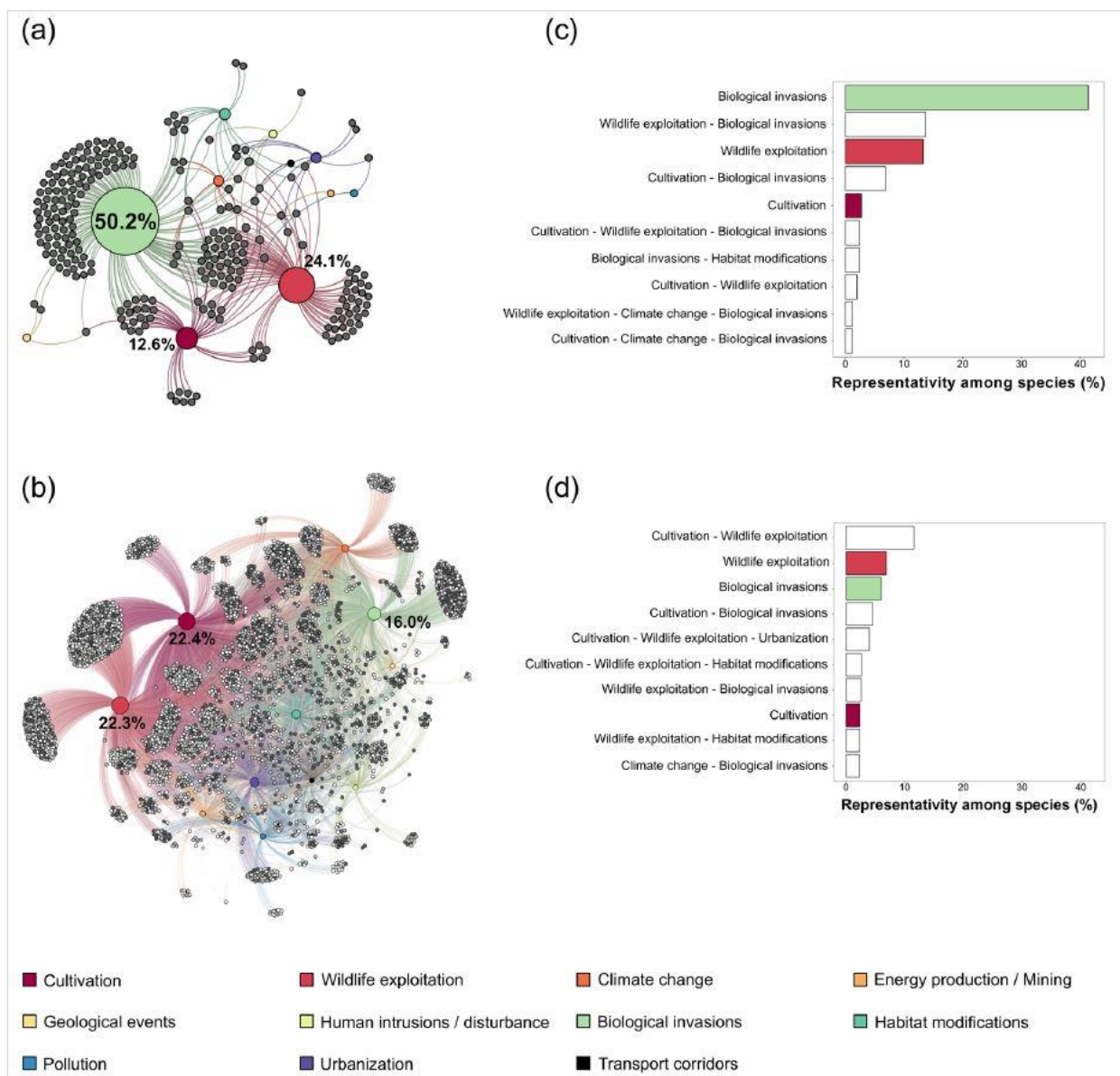


Figure 2 : Représentation (a) des facteurs ayant conduit à l'extinction des espèces insulaires ($n = 249$), et (b) des menaces actuelles sur les espèces insulaires ($n = 4\ 127$). Les espèces présentées sont des vertébrés, invertébrés, et plantes de 15 régions insulaires. Les nœuds colorés reflètent (a) les facteurs responsables des déclin ou (b) les menaces actuelles, et les nœuds gris représentent (a) des espèces éteintes ou (b) des espèces actuellement vulnérables (gris clair), en danger (gris) ou en danger critique d'extinction (gris foncé). La sous-figure (c) représente les principales causes de déclin ayant agi seules (barres de couleurs) ou en association (barres blanches) sur les espèces éteintes. La sous-figure (d) représente les principales menaces agissant seules (barres de couleurs) ou en association (barres blanches) sur les espèces menacées. D'après Leclerc et al. (2018).

Parmi les principales perturbations anthropiques, les invasions biologiques représentent la première cause d'extinction (50 % des extinctions) et la troisième menace actuelle pour les espèces insulaires menacées (16 % des espèces menacées) (Lockwood et al. 2013; Leclerc et al. 2018) (**Figure 2**). Les espèces exotiques envahissantes (dénommées ensuite espèces invasives) sont des organismes introduits volontairement ou non par l'homme hors de leur aire de répartition naturelle et qui se sont installées puis propagées, en causant des impacts sur les écosystèmes d'accueils (Richardson et al. 2011; Essl et al. 2018; Pyšek et al. 2020). Ces espèces ont bien souvent des attributs biologiques et écologiques permettant de supplanter les espèces natives, favorisant ainsi leur expansion dans de nouveaux environnements et leurs impacts délétères. Ces attributs avantageux comprennent par exemple des stratégies de reproduction de type « r », une variabilité génétique élevée, et une plasticité d'adaptation à différentes conditions abiotiques et biotiques (Williamson 1996; Whittaker and Fernandez-Palacios 2007). Les espèces invasives sont présentes dans la grande majorité des îles de la planète (Atkinson 1985; Courchamp et al. 2003; Russell et al. 2017), et peuvent avoir des conséquences néfastes à différents niveaux d'organisation structurels du vivant (écosystèmes, communautés, populations, espèces, individus) et de diversité (taxonomique, fonctionnelle, génétique) (Blackburn et al. 2014; Kumschick et al. 2015). Les espèces invasives peuvent impacter (*i*) directement les espèces natives par la prédation, la compétition pour l'habitat ou les ressources alimentaires, la transmission de maladies, l'hybridation ou encore la dégradation de l'habitat et/ou (*ii*) indirectement par effets en cascade dans la chaîne trophique, hyperprédation, impact synergique avec d'autres espèces invasives et compétition apparente (Lockwood et al. 2013). Ces impacts au niveau spécifique peuvent mener à l'extinction de populations ou d'espèces, modifiant ainsi la structure des communautés et impacter le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème (ex. : modification des chaînes trophiques, rupture des interactions mutualistes, perturbation du cycle de la matière, ...) (Ehrenfeld 2010; Lockwood et al. 2013; Blackburn et al. 2014; Wood et al. 2017). L'étude des interactions entre espèces indigènes et invasives est ainsi primordiale pour cibler et développer des actions de gestion optimales et se révèle être un axe de recherche capitale pour conserver la biodiversité insulaire.

3.3. La restauration écologique en milieu insulaire

Après avoir évalué l'état de conservation des populations et identifié les menaces, l'étape de la restauration écologique a pour objectif de se rapprocher de l'état originel d'un écosystème ayant été dégradé par des perturbations anthropiques (Palmer et al. 2016). La

restauration écologique cherche à déplacer la composition, la structure et la dynamique d'un système endommagé vers un état écologique moins altéré et durable sur le long terme. La première étape vise généralement à neutraliser ou réduire les perturbations afin que le système puisse se rétablir de lui-même, via des processus naturels de résilience (Falk et al. 2006). En milieu insulaire, la mesure de restauration la plus entreprise est le contrôle et/ou l'éradication des espèces exotiques envahissantes, en particulier les mammifères tels que les chats et les rats (Howald et al. 2007; Campbell et al. 2011; DIISE database 2021). Ces actions de gestion peuvent avoir des effets bénéfiques spectaculaires sur les communautés d'espèce indigènes. Par exemple, l'éradication des rats surmulots (*Rattus norvegicus*) sur l'île Tromelin (petite île tropicale de l'océan Indien) a conduit à une augmentation annuelle d'environ 20 % du nombre de couples reproducteurs de deux espèces d'oiseaux marins résidentes, à une recolonisation de cinq espèces d'oiseaux marins et à une augmentation du couvert végétal indigène (Le Corre et al. 2015). Sur l'île Ronde à Maurice (océan Indien), l'éradication des chèvres (*Capra hircus*) et des lapins (*Oryctolagus cuniculus*) a mené au recrutement de trois espèces d'arbres indigènes et à une augmentation spectaculaire des abondances de Scinque de Telfair (*Leiopisma telfairii*) (Bullock et al. 2002). Cependant, il arrive bien souvent que le système soit poussé en deçà de sa capacité naturelle de résilience. Des actions de restauration visant à retrouver des processus sous-jacents essentiels au maintien et au bon fonctionnement de l'écosystème peuvent alors être nécessaires (Jones et al. 2011). Par exemple, des translocations de tortues géantes d'Aldabra (*Aldabrachelys gigantea*) sur l'île aux Aigrettes et l'île Ronde à Maurice ont permis de restaurer le processus de dispersion et de germination des plantes indigènes tout en diminuant les pestes végétales menaçant le bon fonctionnement de l'écosystème (Griffiths et al. 2010, 2013; Griffiths 2014, 2016).

La planification d'un projet de restauration nécessite de définir des objectifs clairs pour déterminer un état écologique à atteindre (Dey and Schweitzer 2014). Les praticiens de la conservation peuvent se baser sur des écosystèmes similaires de références ou sur les conditions environnementales historiques dans lesquelles le système a existé pour guider la restauration (Wood et al. 2017). Ces informations sont cependant souvent difficilement accessibles ou non pertinentes (dynamique temporelle naturelle de l'écosystème, système différent) et sont généralement associées et/ou remplacées par l'étude des besoins écologiques actuels des espèces dans l'écosystème d'intérêt (Jones et al. 2011). C'est par exemple l'un des objectifs des travaux de description ou de sélection d'habitat visant à relier l'occurrence ou la fitness individuelle d'espèces d'intérêts aux caractéristiques environnementales (Manly et al. 2007).

Les petites îles inhabitées se prêtent particulièrement bien à la restauration écologique de par leur isolement anthropique et leur surface limitée. Les menaces peuvent être plus ou moins contrôlées et les actions de conservation peuvent permettre d'impacter la totalité de l'écosystème (Russell and Kueffer 2019). Sur les îles habitées, la restauration est plus complexe, car les moyens mis en œuvre doivent prendre en compte l'activité humaine et les intérêts des différentes parties prenantes de la nature (acceptation sociale, conflits d'usage,...) (Glen et al. 2013). La taille des îles est aussi une contrainte importante, car sur les îles de grandes tailles (>200 km²) les menaces ne peuvent généralement pas être complètement neutralisées et les actions de restauration ne peuvent pas couvrir l'ensemble de l'île. Dans le cas des grandes îles, la restauration est généralement réalisée sur des zones d'intérêts prédéfinies grâce à une gestion intensive et/ou continue (Russell and Kueffer 2019). Par exemple, des contrôles continus de chats aux abords d'une colonie d'oiseaux marins peuvent être réalisés (Raine et al. 2020). Des enclos anti-prédateurs peuvent aussi être mis en place autour de sites à forts intérêts biologiques. Les zones ciblées peuvent alors être débarrassées de prédateurs et sévir de zone refuge pour la biodiversité indigène (Burns et al. 2012). Ces dernières décennies, l'avancée des connaissances en science de la conservation et d'ingénierie écologiques a permis de multiplier les projets de restauration en milieu insulaire (Glen et al. 2013; DIISE database 2021). Ces projets restent néanmoins principalement entrepris en dehors des régions tropicales et les résultats de ces actions sont encore trop peu suivis et diffusés (Keitt et al. 2011; Palmer et al. 2016).

La troisième originalité et plus-value de cette thèse repose sur le développement des connaissances sur les invasions biologiques et la biologie d'espèces natives menacées en milieu insulaire tropical, deux thématiques clefs pour la conservation de la biodiversité mondiale. Plusieurs prescriptions de conservation découleront de ces travaux dont certaines seront mises en œuvre et suivies durant cette thèse.

4. Les falaises du sud de l'île de La Réunion, un écosystème remarquable

4.1. L'île de La Réunion : un radeau de biodiversité dans les Mascareignes

L'archipel des Mascareignes regroupe trois îles volcaniques (Maurice, La Réunion et Rodrigues) situées au sud-ouest de l'océan Indien (*Figure 3*). Avant l'arrivée de l'homme, les

Mascareignes présentait des niveaux d'endémisme extrêmement élevés dans de nombreux groupes taxonomiques. Par exemple, ces îles avaient la plus grande diversité d'espèces de reptiles parmi les îles océaniques du monde (avec notamment 30 espèces de reptiles terrestres) dont 94 % d'endémicité. Ces îles abritaient autrefois environ 80 espèces d'oiseaux indigènes, dont 67 % étaient endémiques de l'archipel, voire d'une île dans l'archipel (Thébaud et al. 2009). Avec l'arrivée de l'homme au XVII^{ème} siècle, cette faune unique a subi des taux d'extinction record. Maurice est l'ancienne terre du dodo (*Raphus cucullatus*), symbole mondial des effets délétères de l'homme sur les espèces insulaires. Aujourd'hui, les Mascareignes ont perdu environ 40 % de leur cortège d'espèces de vertébrés terrestres indigènes. Environ la moitié des espèces de reptiles terrestres et une grande majorité des oiseaux indigènes ont disparu (Thébaud et al. 2009). Impulsées par ce contexte, les Mascareignes sont le théâtre de programmes avant-gardistes en biologie de la conservation. Plusieurs projets pionniers de restauration de l'habitat, de lutte/éradication contre les espèces exotiques envahissantes, de mise en place d'enclos anti-prédateurs, de restauration de fonctions écologiques, d'élevage en captivité sont en cours depuis la fin des années 1960, principalement sur l'île Maurice et Rodrigue (Thébaud et al. 2009; Florens 2013; Cole et al. 2014). Par rapport à ces îles sœurs, l'île de La Réunion reste encore en retrait dans les programmes de conservation de la biodiversité.

La Réunion (55°E, 21°S) (**Figure 3**) est une jeune île volcanique tropicale de 2 512 km² née d'un point chaud il y a environ trois millions d'années (Middleton and Burney 2013). La Réunion est composée de deux massifs volcaniques, le Piton des Neiges (point culminant de l'île avec ses 3 070 m) et le Piton de la Fournaise (2 631 m) qui est toujours actif. Ce volcanisme intense, associé à une érosion marquée, ont écorché les reliefs de l'île en façonnant ravines, cirques et remparts (Thébaud et al. 2009). L'île est sous l'influence d'un climat tropical humide saisonnier avec un été austral chaud et humide de novembre à avril et un hiver austral froid et sec de mai à octobre propice aux dépressions tropicales (Météo France 2021a, b). N'échappant pas au changement climatique global, les températures moyennes sont en augmentation (entre +0,15°C à +0,2°C par décennie depuis 50 ans) et les précipitations annuelles sont en diminution sur la plupart des régions de l'île (entre -1 % et -8 % par décennie depuis 50 ans) (Météo France 2015).

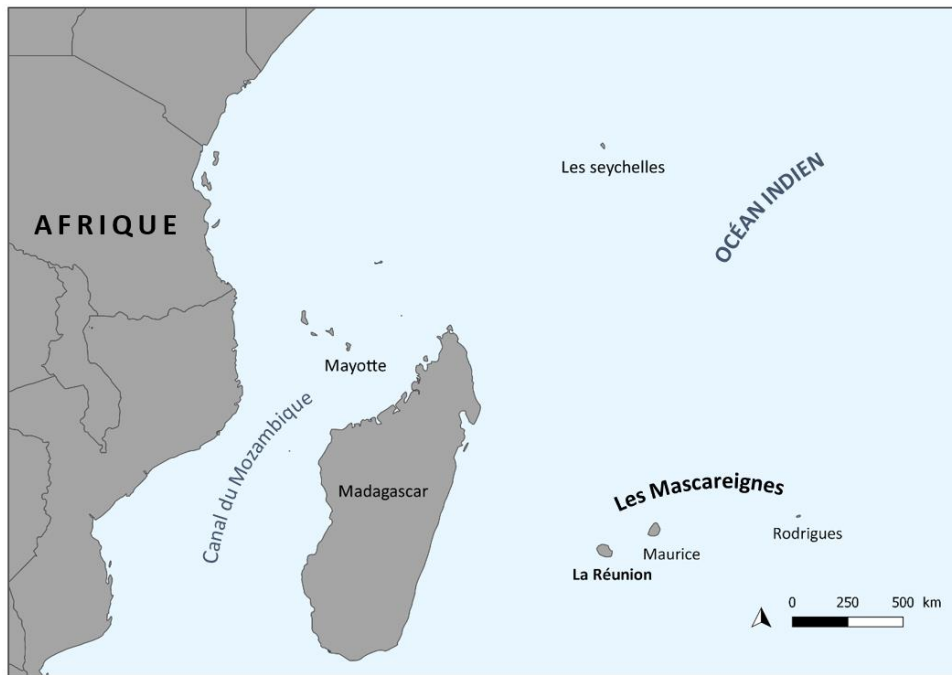


Figure 3 : Localisation de l'île de La Réunion dans l'archipel des Mascareignes. Carte réalisée par Arthur Choeur.

Malgré sa faible superficie, l'île de La Réunion se singularise par sa mosaïque d'habitats naturels résultant de variations locales de température et de précipitation (Cadet 1977; Strasberg et al. 2005) (**Figure 4**). Cette pluralité de micro-habitats « du battant des lames au sommet des montagnes », couplée à l'isolement géographique de l'île, est à l'origine d'un fort taux d'endémismes. On recense actuellement 867 espèces de plantes vasculaires indigènes dont 246 sont endémiques (soit 28 %) (CBNM 2021a), 41 espèces de vertébrés terrestres indigènes dont 14 endémiques ou subendémiques (soit 34 %) (Gargominy et al. 2020) et plus de 2 000 espèces d'invertébrés terrestres indigènes avec des taux d'endémismes pouvant atteindre plus de 80 % pour certains groupes taxonomiques (Cheke 1987; Mourer-Chauvire et al. 1999; Rochat 2008; Gargominy et al. 2020; Legros et al. 2020). Cette biodiversité n'est que relique du temps passé et est actuellement menacée par des pressions anthropiques de plus en plus fortes (Thébaud et al. 2009). Depuis l'arrivée de l'homme, on relève l'extinction d'une trentaine d'espèces animales et une quarantaine d'espèces végétales, toutes indigènes (IUCN 2010a, b; Gargominy et al. 2020). Les taux d'extinction sont particulièrement prononcés pour les oiseaux avec 25 espèces éteintes sur les 42 présentes avant l'arrivée de l'homme (soit 59 %) ainsi que pour les reptiles terrestres avec quatre espèces éteintes sur les sept originelles (soit 57 %) (Gargominy et al. 2020). Actuellement, 30 % des espèces de plantes vasculaires et 22 % des espèces

animales indigènes de l'île de La Réunion évaluées par l'IUCN sont considérées comme menacées d'extinction (IUCN 2010a, b). Entre menaces et biodiversité unique, l'île de La Réunion fait partie intégrante du point chaud de biodiversité de « Madagascar et des îles de l'océan Indien » (Myers et al. 2000).

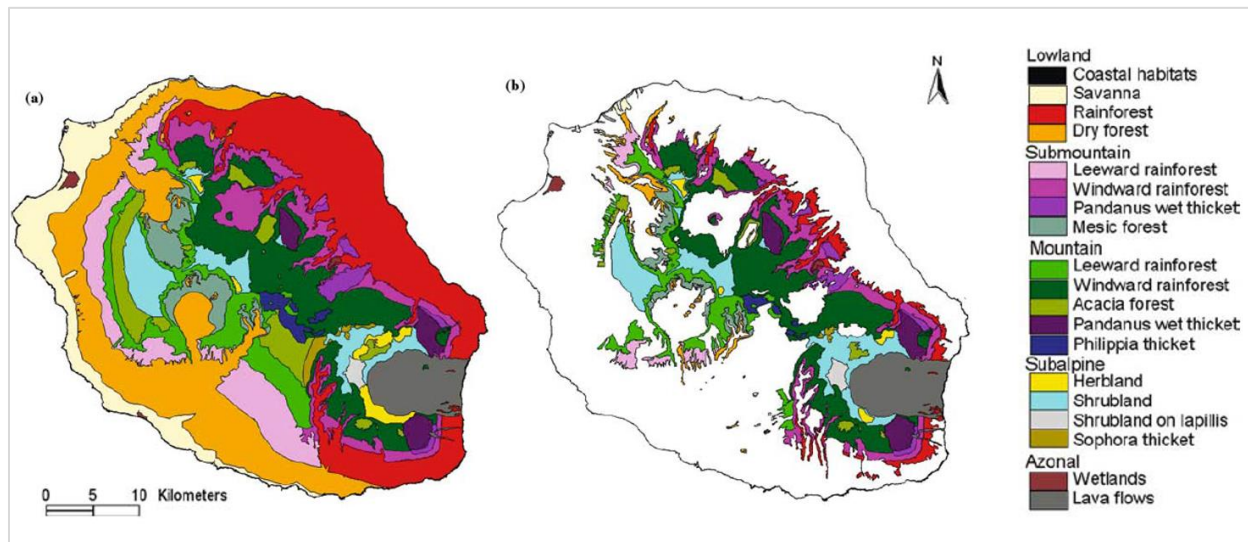


Figure 4 : Carte des différents types d'habitats naturels originels avant l'installation humaine (a) et actuels (b). D'après Strasberg et al. (2005).

La biodiversité réunionnaise a fortement été impactée par la chasse humaine et l'introduction d'espèces exotiques envahissantes lors de l'arrivée de l'homme en 1638 (Thébaud et al. 2009). Lors des premiers débarquements, les marins ont introduit un cortège d'espèces exotiques animales (chèvres, bœufs, cochons, ...) pour subvenir au besoin alimentaire des voyageurs ou naufragés. Ils ont aussi chassé de nombreuses espèces, en particulier les oiseaux, particulièrement faciles à capturer (absence de vol, naïf, docile) (Thébaud et al. 2009). De manière plus involontaire, les rats (*Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*), souris (*Mus musculus*) et musaraignes (*Suncus murinus*), voyageurs clandestins des cales des bateaux, coloniseront à leur tour l'île Bourbon avec l'arrivée de l'homme et auront des impacts catastrophiques. Face à la prolifération incontrôlée des micromammifères, des chats (*Felis catus*) sont introduits quelques années après la colonisation en 1685. L'introduction de ce super-prédateur n'a cependant pas mené à réguler les populations de méso-prédateurs, mais a conduit à l'extinction de nombreuses espèces indigènes (Barré et al. 1996; Cheke and Hume 2008; Thébaud et al. 2009; Saliman-Hitillambeau 2020). Les chats ainsi que les rats sont toujours présents sur la quasi-totalité de l'île et représentent l'une des principales menaces pour

le patrimoine naturel réunionnais (Pinet et al. 2009; Faulquier et al. 2009, 2017; Riethmuller et al. 2012; Salamolard and Fouillot 2012; Saliman-Hitillambeau 2020; CBNM 2021b). Les premiers colons ont également découvert une île extrêmement pauvre en plantes comestibles et ont introduit une multitude d'espèces végétales pour se nourrir et se soigner. Certaines des plantes exotiques, de par leur croissance rapide et leur forte adaptation à de nouveaux sols, ont supplanté la flore native en l'étouffant et en bloquant les processus de renouvellement, menant à la dégradation et à la fragmentation des habitats naturels originels (Cheke and Hume 2008; Thébaud et al. 2009; Saliman-Hitillambeau 2020). Actuellement, 85 % de la végétation indigène de La Réunion est envahie par les pestes végétales (Fenouillas et al. 2021). Couplée aux invasions biologiques et à la chasse, la perte des habitats naturels originels liée aux activités humaines est le second moteur de l'érosion de la biodiversité de l'île intense. Au cours du XIX^{ème} siècle, la population sur l'île de La Réunion a fortement augmenté, notamment à cause de la politique coloniale, entraînant un défrichage intense des forêts pour développer l'agriculture (canne à sucre, l'huile de maïs, de café et de géranium). Plus récemment, la croissance démographique exponentielle de la population (taux de croissance annuel de 1,5 % sur la période 1999 à 2006), associée à une importante modernisation socio-économique, a mené à une urbanisation intense (augmentation de 157 % des zones urbanisées entre 1989 à 2002, Lagabrielle et al. 2007), qui a accentué la destruction des habitats naturels originels (Sandron 2007; Lagabrielle et al. 2010; INSEE 2020). Actuellement, la flore indigène ne recouvre plus que 30 % de la superficie de l'île (Cadet 1977; Strasberg et al. 2005) (**Figure 4**). La destruction des habitats naturels originels est particulièrement prononcée sur le littoral et les plaines avec une quasi-disparition de l'ensemble des formations végétales indigènes de basse altitude (savanes à latanier, forêt semi sèche et forêt tropicale humide de basse altitude) (Strasberg et al. 2005) (**Figure 4**).

Malgré ce constat funeste, l'île de La Réunion fait bonne figure comparée à ses sœurs Rodrigues et Maurice, qui ont respectivement perdu plus de 99 % et 98 % de leurs habitats naturels (Thébaud et al. 2009; Florens 2013). La Réunion dispose encore d'une biodiversité d'exception, lui conférant de grandes responsabilités pour la conservation de la biodiversité des Mascareignes et à l'échelle mondiale (Thébaud et al. 2009). Conscient de ce patrimoine unique à sauvegarder, les acteurs réunionnais de la conservation se sont engagés dans de nombreuses initiatives locales, notamment la création de réserves naturelles, d'Espaces Naturels Sensibles (ENS), de réserves biologiques, d'un parc national couvrant 42 % de l'île, des acquisitions foncières du Conservatoire Du Littoral (1 713 ha), plusieurs Plans Nationaux d'Action (PNA) pour les espèces menacées (cinq concernant des espèces animales et huit concernant des espèces

végétales), et une Stratégie Réunionnaise pour la Biodiversité visant à intégrer la sauvegarde de la biodiversité au sein de l'ensemble des politiques territoriales (Thébaud et al. 2009; SRB 2014; CDL 2016).

4.2. Les falaises de Petite-Île : un laboratoire pour la recherche appliquée à la conservation

Au sud de l'île de La Réunion, entre Grande Anse et Manapany, une étroite bande littorale de 5 km de long et 100 m de large se distingue par une faune et une flore de falaises basaltiques remarquables, parmi les plus riches et menacées de l'île (**Figure 5**). Ces falaises abruptes et spectaculaires situées sur la commune de Petite-Île abritent des reliques de végétation indigène littorale comprenant un cortège d'espèces endémiques menacées (ex. : *Euphorbia viridula*, *Psiadia retusa*, *Delosperma napiforme*, *Latania lontaroides*, ...) (Grondin et al. 2004; Delbosc et al. 2011; Frances 2015). On y retrouve également les dernières populations en milieu naturel du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*), un reptile endémique du sud de l'île en danger critique d'extinction (Sanchez and Probst 2011; Sanchez and Caceres 2019; Sanchez 2021). Ces falaises sont aussi des lieux importants de reproduction pour trois espèces d'oiseaux marins: le paille-en-queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*), le puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*) et le noddie brun (*Anous stolidus*) (Probst et al. 1995; Couzi et al. 2007; Sanchez et al. 2010). Cet écosystème subit de nombreuses pressions anthropiques ayant des impacts sur la biodiversité indigène. L'urbanisation et l'agriculture ont détruit et fragmenté l'habitat littoral originel qui se retrouve maintenant acculé entre l'océan et les champs de cannes à sucre ou les milieux périurbains (**Figure 5**, photo du bas). Les reliques de végétation indigène sont menacées par les pestes végétales (principalement *Schinus terebenthifolius*, *Furcraea foetida*, *Litsea glutinosa*, et *Casuarina equisetifolia*) qui sont maintenant dominantes dans ces falaises littorales (Frances 2015). Par ailleurs, un cortège d'espèces animales introduites cohabitent avec les espèces natives, dont des mammifères (*Rattus sp*, *Felis catus*, *Mus musculus*, *Suncus murinus*, *Tenrec ecaudatus*), des oiseaux terrestres (*Acridotheres tristis*, *Pycnonotus jocosus*), des invertébrés (*Atta geminata*, *Heteropoda venatoria*, ...) et des reptiles (*Phelsuma laticauda*, *Calotes versicolor*, *Furcifer pardalis*, *Lycodon aulicus*, ...) (Sanchez and Choer 2020a). Enfin, ces falaises littorales, en particulier le site de Grande Anse, ont la particularité d'être un lieu touristique (plusieurs milliers de visiteurs certains jours) où les activités humaines sont très présentes (plagistes, joggeurs, promeneurs, pêcheurs, restaurants, snacks, aires de pique-nique) amenant leur lot de menaces (braconnage, piétinement, dérangement).

Figure non diffusable

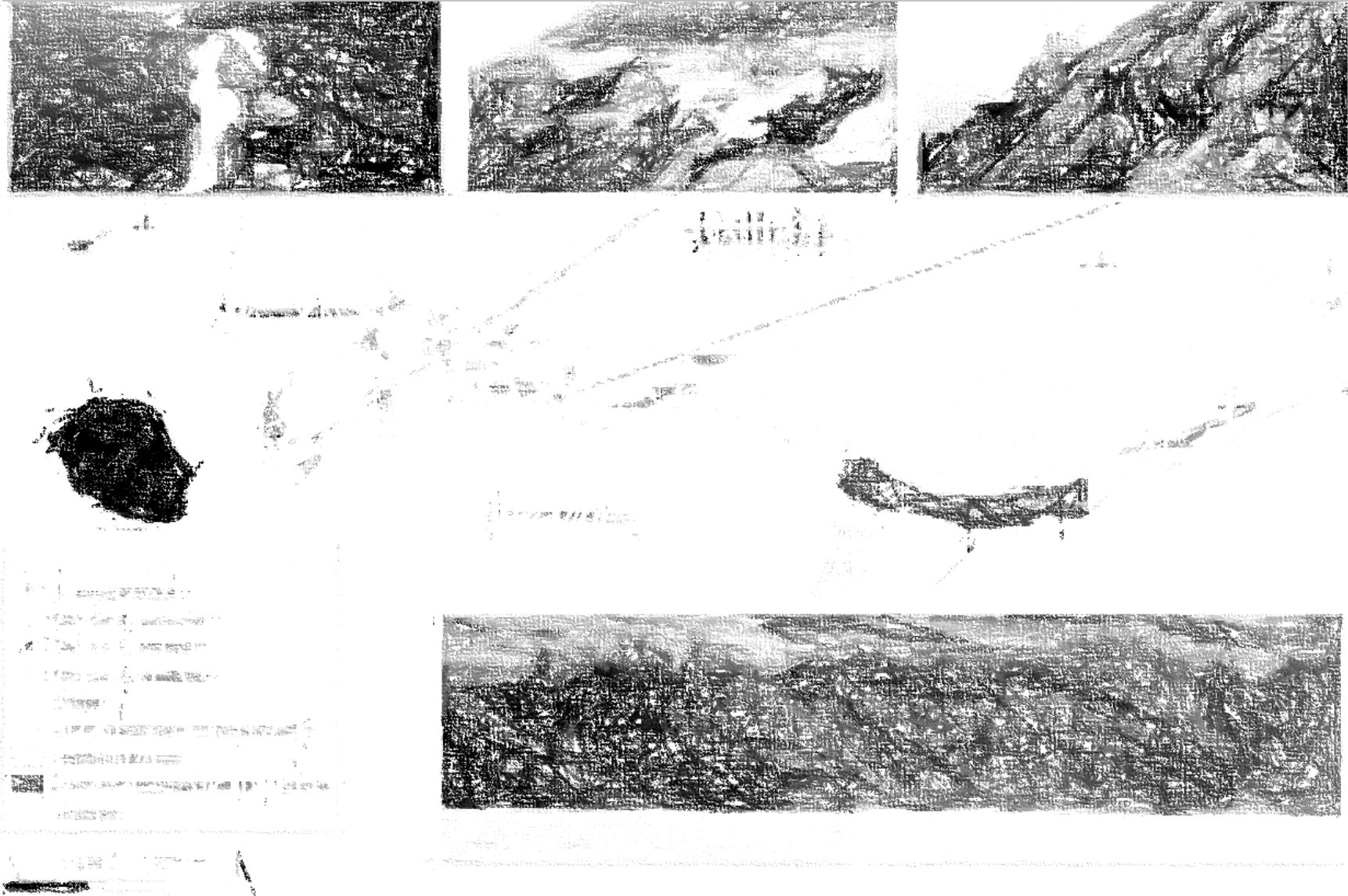


Figure 5 : Site d'étude sur les falaises littorales de la commune de Petite-Île au sud de l'île de La Réunion et répartition depuis 2010 des geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et des nids d'oiseaux marins. Crédits photos : Choeur Arthur pour les photos en haut et Debordes Laurent pour la photo du bas. Données de répartition : NOI et ENTROPIE.

Conscient de ce patrimoine naturel menacé, le Conservatoire Du Littoral (CDL) a acquis foncièrement 19 ha de littoral dans ces falaises entre Grande Anse et Manapany à partir de 1982 afin de promouvoir une politique de gestion durable. Plusieurs projets de restauration écologique axés sur la lutte contre les pestes végétales et la replantation d'espèces indigènes ont commencé à être initiés en 2012 par l'association Nature Océan Indien (NOI) sur 2 ha et en 2018 par l'Office National des Forêts (ONF) dans le cadre d'un projet FEDER dénommé LITTOREHAB - « *Restauration d'habitats naturels littoraux accueillant des populations de geckos verts de Manapany, de puffins du Pacifique et de noddis bruns* » sur 8 ha (**Figure 5**). L'association NOI et l'AVE2M (Association pour la Valorisation de l'Entre-Deux Monde) ont d'autre part mené plusieurs actions de lutte contre les prédateurs exotiques (chats, rats, musaraignes, bulbuls orphées, Martin triste) depuis 2017 dans le cadre de plusieurs projets FEDER (FEDER « opérations de lutte contre les prédateurs du gecko vert de Manapany » porté par NOI et FEDER « lutte contre les prédateurs des pétrels et puffins de La Réunion » porté par l'AVE2M). Parallèlement à ces actions de restauration, plusieurs *monitorings* et inventaires de la biodiversité ont été initiés. Depuis les années 2000, l'UMR ENTROPIE géolocalise les nids d'oiseaux marins, estime le succès reproducteur et bague les individus. Depuis 2015, NOI réalise des suivis de Capture-Marquage-Recapture (CMR) sur le gecko vert de Manapany et des inventaires ponctuels de la flore ont été menés par le CBNM (Conservatoire Botanique National de Mascarin) en 2004 et 2015. La SEOR (Société d'Études Ornithologiques de La Réunion) intervient aussi sur ce site certaines années pour identifier des nids d'oiseaux marins.

Les falaises de Petite-Île représentent un véritable laboratoire pour le biologiste de la conservation : biodiversité unique et menacée, actions de gestion et indicateurs de suivi de la biodiversité initiés sur le terrain. Les travaux de cette thèse se sont focalisés sur cette fine bande littorale (**Figure 5**) qui, malgré son étendue restreinte, présente des enjeux de conservation locale importants et un fort potentiel de recherche appliquée à la conservation en milieu insulaire tropical.

4.3. Le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique : deux espèces patrimoniales des falaises de Petite-Île

Ce travail de thèse porte sur la conservation de deux espèces emblématiques des falaises de Petite-Île : le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique. Je présenterai ici quelques éléments sur leur biologie, écologie et statut de conservation. Un lecteur plus exigeant pourra se tourner vers les plans de sauvegarde consacrés à ces espèces pour plus d'exhaustivité : le Plan National d'Actions 2020-2029 en faveur des geckos verts de l'île de La Réunion (Sanchez and Caceres 2019) et le Plan Directeur de Conservation en faveur des puffins de l'île de La Réunion 2018-2027 (Faulquier et al. 2017).

4.3.1. Le gecko vert de Manapany

Le gecko vert de Manapany appartient à l'ordre des Squamates et au genre *Phelsuma*. Ce genre comprend une cinquantaine d'espèces réparties principalement dans les îles du sud-ouest de l'océan Indien. *Phelsuma inexpectata* est endémique de l'île de La Réunion (Austin et al. 2004; Rocha et al. 2007).

Phelsuma inexpectata est un petit gecko insectivore, nectarivore et frugivore d'environ 2 cm à sa naissance et 13 cm à l'âge adulte (**Figure 6**) (Probst 2002; Deso et al. 2008; Sanchez and Lavergne 2009; Sanchez et al. 2009). C'est une espèce diurne, grégaire et territoriale vivant par petits groupes. Ovipare, le gecko vert de Manapany atteint sa maturité sexuelle vers 18 mois (Sanchez et al. 2009; Sanchez and Caceres 2019). Lors de l'oviposition, les femelles pondent un ou deux œufs. Le sexe de la progéniture est dépendant de la température d'incubation des œufs (les femelles sont produites à des températures d'incubation < 32°C) (Gamble 2010; Berghof 2014). Ce gecko est arboricole avec des tendances saxicoles. Il est inféodé aux formations littorales indigènes incluant *Pandanus utilis*, *Scaevola taccada*, *Psiadia retusa* (**Figure 7**), et en milieu urbain, aux jardins à palmiers incluant *Ravenala sp*, *Dypsis sp*, *Latania sp* et *Cocos nucifera* (Sanchez et al. 2009).

L'aire de répartition mondiale de ce gecko est extrêmement réduite et se limite principalement à une fine bande littorale de 11 km au sud de l'île de La Réunion sur les communes de Petite-Île et Saint-Joseph. Quelques populations, probablement introduites de manière volontaires, se retrouvent aussi sur la commune de Saint-Pierre et du Tampon. Depuis 1995, les abondances et le nombre de populations sont en déclin. Actuellement, une cinquantaine de petites populations, isolées les unes des autres par des habitats défavorables, persisteraient dans les reliques de végétation indigène dans les falaises littorales, les espaces

verts urbanisés et les jardins de particuliers (Bour et al. 1995; Sanchez and Probst 2011; Sanchez and Caceres 2019). La dernière estimation « à dire d'expert » du nombre d'individus (datant de 2010) est de 3 000 à 5 000 geckos, mais elle nécessite d'être réévaluée sur la base de méthodes plus robustes (Sanchez and Probst 2011). Les principales menaces supposées pour ce gecko sont la perte d'habitat et les espèces exotiques envahissantes (Bour et al. 1995; Probst and Turpin 1996; Sanchez et al. 2009; Sanchez and Probst 2011; Sanchez and Caceres 2019; Sanchez and Choeur 2020a). L'important déficit de connaissances sur cette espèce participe aussi à son déclin. En effet, les connaissances de base sur l'écologie (ex. : relations interspécifiques avec les prédateurs ou les compétiteurs exotiques, micro-habitats utilisés), la biologie (phénologie de reproduction) et la démographie (paramètres démographiques tels que la survie, la structure et la taille de population, les taux de recrutement, ...) sont lacunaires et entravent la mise en place d'une stratégie de conservation optimale (Sanchez and Caceres 2019). Le gecko vert de Manapany est l'une des espèces les plus menacées de l'île de La Réunion, et classée en danger critique d'extinction par l'IUCN (Sanchez 2021), mais elle reste paradoxalement très peu étudiée.



Figure 6 : *Gecko vert de Manapany* (*Phelsuma inexpectata*) (A) adulte mâle, (B) adulte femelle et (C) juvénile. Crédit photos : Choeur Arthur.



Figure 7 : Exemple de végétation littorale indigène favorable aux geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans les falaises du sud de l'île de La Réunion. Crédit photo : Choeur Arthur.

4.3.2. Le puffin du Pacifique

Le puffin du Pacifique est un oiseau marin de la famille des Procellariidés. Cette espèce à une large répartition entre les latitudes 35° Nord et Sud des océans Pacifique et Indien. Il niche sur de nombreuses îles océaniques (BirdLife International 2021).

Ardenna pacifica a une taille d'environ 46 cm pour une envergure de 100 cm et un poids moyen de 390 g à l'âge adulte, faisant de lui le plus grand des puffins tropicaux (**Figure 8**) (Hoyo et al. 1992; Onley and Scofield 2007). C'est une espèce océanique exploitant les habitats terrestres uniquement pour se reproduire. À La Réunion, la reproduction est saisonnière et comprise entre août et mai. Comme tous les Procellariidés, les puffins du Pacifique présentent une forte philopatrie et une fidélité à leur partenaire. La période nuptiale à terre commence par une phase de parade et de prospection des nids (nidification hypogée dans des terriers creusés ou des cavités naturelles), suivi d'une phase d'incubation (un seul œuf pondu sans ponte de

remplacement en cas d'échec) et d'élevage où les deux partenaires seront impliqués pour couvrir l'œuf et nourrir le poussin (**Figure 8**) (Faulquier et al. 2017).



Figure 8 : *Puffin du Pacifique* (*Ardenna pacifica*) au stade (A) œuf (ici abandonné par ses parents), (B) jeune poussin avec adulte dans un nid durant la phase de « brooding », (C) poussin en duvet et (D) exemple de nid creusé (en bas à gauche) et de nid sous blocs rocheux (flèche en haut à droite). Crédits photos : Choeur Arthur et Lucie Faulquier.

Sur l'île de La Réunion, le puffin du Pacifique se reproduit dans les ravines et falaises au nord et à l'intérieur de l'île ainsi que sur le littoral sud (Probst 1995, 1998; Probst et al. 1995; Gerdil 1998; Faulquier et al. 2017). La plus grande colonie connue se trouve sur le site de Grande Anse (**Figure 5**). Les principales menaces à terre sont la prédation par les mammifères introduits (rats et chats notamment), la perte des habitats de reproduction, les collisions avec les infrastructures anthropiques (cables, filets de protection des routes) et la pollution lumineuse (Faulquier et al. 2017). En raison de sa large répartition et ses importants effectifs (cinq millions d'individus au niveau mondial) (Brooke 2004), le puffin du Pacifique n'est pas considéré comme menacé par l'IUCN, mais en préoccupation mineure au niveau mondial. Il est classé comme quasi menacé au niveau national français (Brooke 2004; UICN France 2013; IUCN 2018). Cependant, sur l'île de La Réunion, le nombre d'individus est relativement faible (estimation à 1 000 couples à dire d'expert) avec des tendances au déclin des colonies (Probst

1995; Gerdil 1998; Faulquier et al. 2017). De plus, les connaissances de base (écologie, biologie, dynamique des populations) sont encore trop parcellaires pour mener à bien une politique de gestion adaptée. Entre autres, les menaces ne sont que supposées, la dynamique des populations est inconnue et les habitats de reproduction n'ont jamais fait l'objet d'étude descriptive.

5. Objectifs et structure de la thèse

L'objectif central de cette thèse est d'apporter des **solutions de gestion** pour **conserver** deux espèces patrimoniales des falaises du sud de l'île de La Réunion : **le gecko vert de Manapany** et **le puffin du Pacifique**. La pierre angulaire de ce projet reposait sur la volonté de créer une **synergie entre chercheurs** (UMR ENTROPIE) et **gestionnaires** (CDL, NOI, AVE2M) travaillant sur des modèles biologiques différents à travers des **travaux de recherche appliqués** à une **gestion multispécifique**. Nous avons entrepris une **démarche progressive** de la description de **l'état de conservation** des espèces étudiées en passant par la **compréhension des menaces** jusqu'au **suivi des actions de conservation prescrites**. À partir des opportunités offertes (actions de gestion et *monitoring* initiées), de l'état initial des connaissances, des menaces observées et des besoins des gestionnaires, nous avons axé ce travail autour de trois grandes thématiques de recherche présentées ci-dessous et récapitulées sur la **Figure 9**.

Dans un **premier chapitre**, nous avons développé les connaissances sur la **démographie** et la **biologie de la reproduction** du **gecko vert de Manapany** afin d'apporter des solutions de gestion pour comprendre et enrayer le déclin de cette espèce. Les objectifs sous-jacents étaient les suivants :

- (i) Estimer les paramètres démographiques de l'espèce et évaluer les tendances démographiques de deux populations ainsi que les facteurs intrinsèques (mécanismes démographiques) et extrinsèques (facteurs biotiques et abiotiques) qui influent sur cette dynamique (**Chapitre 1-1**).
- (ii) Modéliser la viabilité dans le temps de deux populations et mesurer, par la modélisation démographique, les effets de différents scénarios de gestion (**Chapitre 1-1**).
- (iii) Étudier la phénologie et la reproduction de l'espèce (**Chapitre 1-2**).

Dans un **second chapitre**, nous nous sommes intéressés aux **besoins écologiques** des deux espèces vis-à-vis de **leurs habitats terrestres** afin de fournir des recommandations pour

la **restauration multispécifique** des falaises littorales de Petite-Île. Les objectifs sous-jacents étaient :

- (i) Déterminer les caractéristiques de l'habitat influençant la sélection du site de nidification à micro et macro-échelle et les performances de la reproduction du puffin du Pacifique dans ces différents habitats (**Chapitre 2-1**).
- (ii) Étudier l'occupation intra-annuelle des micro-habitats utilisés par les geckos verts de Manapany (**Chapitre 2-2**).
- (iii) Caractériser les sites de pontes du gecko vert de Manapany (**Chapitre 2-2**).

Dans un **troisième chapitre**, nous avons étudié **les impacts des mammifères exotiques** en particulier **les chats errants et domestiques sur les puffins du Pacifique** dans une zone urbaine et touristique. Cette étude a mené à la prescription **d'actions de contrôle de chats** que nous avons suivies afin de **quantifier leur réussite** et **optimiser la méthode utilisée** pour une **gestion efficace**. Les objectifs sous-jacents étaient :

- (i) Déterminer si les mammifères exotiques, en particulier les chats domestiques et errants, impactaient les puffins du Pacifique. Nous avons aussi étudié l'influence des activités humaines dans cette relation interspécifique (**Chapitre 3-1**).
- (ii) Évaluer l'efficacité d'un contrôle de chats à la cage dans une zone péri-urbaine ainsi que l'utilisation de pièges photographiques pour quantifier l'efficacité de cette action de gestion et l'optimiser (**Chapitre 3-2**).

Bien que l'objectif principal fût d'apporter des recommandations concrètes de conservation, cette thèse repose avant tout sur un travail de recherche. Chaque chapitre est constitué de deux articles scientifiques soumis ou en préparation. Dans ces articles, je me suis efforcé d'aborder des problématiques de conservation locales afin d'apporter des connaissances applicables à la conservation d'autres écosystèmes insulaires. Ces articles omettent ainsi parfois des éléments concrets de conservation locale pour les deux espèces et sont souvent « espèces centrées » de par les méthodes et thématiques abordées. C'est pourquoi, un dernier chapitre « **Discussion générale** » mettra en perspective l'ensemble des résultats pour fournir des recommandations concrètes de conservation multispécifique locale. Enfin tout au long de ma thèse, je me suis retrouvé à l'interface entre recherche et gestion. J'aborderai mon retour d'expérience sur ce positionnement, aussi modeste soit-il, en discutant notamment des attentes de chacun et l'équilibre que j'ai essayé d'atteindre.

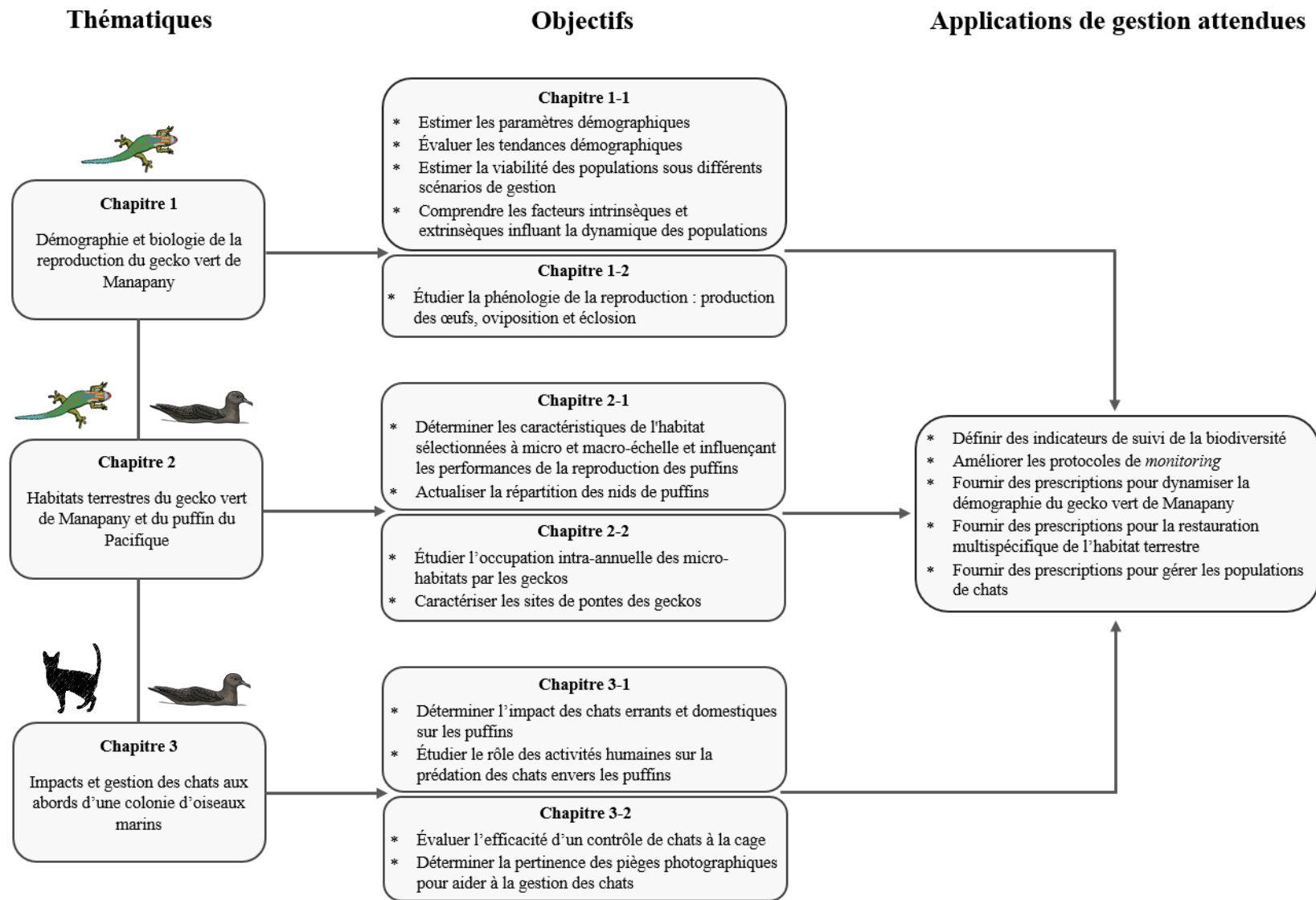
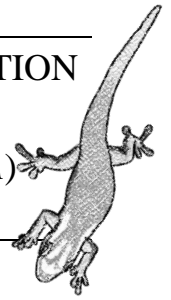


Figure 9 : Structure de la thèse, principaux objectifs et principales applications attendues pour la conservation.

CHAPITRE 1 : DÉMOGRAPHIE ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

DU GECKO VERT DE MANAPANY (*PHELSUMA INEXPECTATA*)



Le gecko vert de Manapany est un reptile en danger critique d'extinction endémique de l'île de La Réunion dont les populations sont en déclin depuis au moins 1995 (Bour et al., 1995; Sanchez et al., 2015; Sanchez and Caceres, 2019; Sanchez, 2021). Face à l'urgence de la situation, deux Plans Nationaux d'Actions (PNA) (Sanchez and Caceres, 2011, 2019) ont vu le jour afin de définir la stratégie de conservation pour sauver l'espèce. Un des organismes pionniers œuvrant pour la conservation du gecko vert de Manapany est l'association Nature Océan Indien (NOI), qui depuis 2008 mène des actions de sensibilisation, de restauration de l'habitat naturel, de lutte contre les prédateurs, et met en place des refuges en faveur de cette espèce (Sanchez et al., 2015; Conord and Joly, 2018a, 2018b; Gérard and Sanchez, 2018). Cependant, aucun suivi démographique des populations n'était mis en place pour quantifier les effets de ces actions de gestion. De plus, très peu de connaissances sur la démographie (survie, effectifs, sex-ratio, recrutement, succès d'éclosion, ...) et la reproduction (phénologie, durée d'incubation des œufs, ...) de ce gecko (et d'une manière générale chez les *Phelsuma*) n'étaient disponibles en milieu naturel pour guider les gestionnaires. Dans le cadre d'un objectif du PNA en faveur du gecko vert de Manapany (2012-2016) (Sanchez and Caceres, 2011), NOI a initié un suivi démographique annuel de Capture-Marquage-Recapture (CMR) en 2015 sur les deux plus grandes populations connues en milieu non-urbanisé. Au cours de cette thèse, j'ai pris part à ce suivi annuel de CMR (années 2018 et 2019) et je l'ai complété avec un suivi mensuel de CMR (mai 2018-octobre 2019) et des sites de reproduction (février 2018-août 2020) sur une des populations. Ce chapitre se propose d'étudier ces suivis démographiques des populations de geckos verts de Manapany avec pour principaux objectifs : (i) étudier les variations temporelles des paramètres démographiques de l'espèce et mieux comprendre la dynamique des populations de *Phelsuma*, (ii) modéliser la viabilité des populations dans le temps (PVA) et les effets de différents scénarios de gestion, (iii) quantifier les effets des actions de gestion mises en place, (iv) décrire la phénologie de la reproduction et, (v) apporter des solutions concrètes de conservation pour enrayer le déclin de l'espèce.



Gecko vert de Manapany juvénile sur fruit de Vacoa, crédit photo : Choeur Arthur

1-1. HIGH EXTINCTION RISK OF MANAPANY DAY GECKO (*PHELSUMA INEXPECTATA*) POPULATIONS REVEALED BY CMR MONITORING AND POPULATION VIABILITY ANALYSIS

Arthur Choer^{1,2}, Thibaut Couturier³, Johanna Clémencet⁴, Matthieu Le Corre¹, and
Mickaël Sanchez^{4,2}

¹ UMR ENTROPIE, *Saint-Denis, La Réunion, France*

² Nature Océan Indien, *Petite-Île, La Réunion, France*

³ Centre d'Écologie Fonctionnelle Et Évolutive, CNRS, EPHE-PSL, *Montpellier, France*

⁴ UMR PVBMT, *Saint-Denis, La Réunion, France*

En préparation pour soumission pour « Biological Conservation »

Abstract

Population Viability Analysis (PVA) are powerful tools to assess extinction risk of endangered species and compare various conservation scenarios, but they require a large amount of demographic data. We investigated the population dynamics of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*), a critically endangered reptile endemic of Reunion Island (Indian Ocean). We realized Capture-Mark-Recapture (CMR) monitoring annually over five years (2015-2019) and monthly over 18 months (2018-2019) on two patches of a population. We used Robust Design models to estimate demographic parameters and their variations over time, between sexes, and ages. We also estimated hatching success and reproductive effort over two breeding seasons (2018-2019). We built a matrix population model and performed PVA to estimate extinction probabilities and modeled head-start conservation program. For both patches, our results showed a significant decrease of adult abundances by around 50%, and a significant unbalanced sex-ratio in favor of males (around 1:3). Annual survival rates of adult females (0.59) and males (0.75) were low and constant over time. Because annual survival rates of subadults (0.16) and juveniles (0) were extremely low, adult recruitment decreased by around 90% between 2016 and 2019 leading to the decline of population patches. Extinction probabilities of patches were greater than 70% over the next 20 years. Elasticity analysis revealed that growth rate was mostly impacted by adult female survival. PVA showed that head-start program could reduce the risk of extinction to rates below 5% over the next 20 years. Our

study provides conservation perspectives for *Phelsuma* species and for the local conservation of *Phelsuma inexpectata*.

Keywords: Capture-Mark-Recapture, head-start conservation program, *Phelsuma inexpectata*, population dynamics, Population Viability Analysis

Résumé

Les Analyses de Viabilité de Populations (PVA) sont des outils puissants pour évaluer le risque d'extinction des espèces menacées et comparer divers scénarios de conservation, mais nécessitent une bonne connaissance des paramètres démographique des espèces. De telles données sont rarement disponibles chez les geckos, bien que de nombreuses espèces soient en voie de disparition. Nous avons étudié la dynamique de populations du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*), un reptile en danger critique d'extinction endémique de l'île de La Réunion (île tropicale de l'océan Indien). Nous avons réalisé un suivi de Capture-Marquage-Recapture (CMR) par photo-identification annuel sur cinq ans et mensuel sur 18 mois entre 2015 et 2019 sur deux patches d'une population. Nous avons utilisé des modèles de « *Robust Design* » pour estimer les paramètres démographiques de l'espèce (abondances, survies, recrutement adulte et sex-ratio) et étudié leurs variations au cours du temps, entre les sexes, et les âges. Nous avons également estimé le succès d'éclosion des œufs et l'effort de reproduction des femelles au cours de deux saisons de reproduction (2018-2019). Sur la base des paramètres démographiques estimés, nous avons construit des modèles matriciels et effectué des PVA pour comparer le devenir des patches de la population avec ou sans actions de conservation. Nous avons déterminé si un programme d'élevage en captivité de jeunes geckos (<2 ans) issus de la population suivie (« *head-start program* ») était une stratégie de conservation efficace. Pour les deux patches de la population, nos résultats montrent un déclin significatif du nombre d'adultes d'environ 50% entre 2016 et 2019, de très faibles effectifs en 2019 (57 et 36 adultes) avec seulement une dizaine de femelles restantes et, un sex-ratio fortement biaisé en faveur des mâles (environ 1:3 en 2019). Les taux de survie annuels des femelles adultes (0,59) et des mâles (0,75) étaient faibles et constants au fil du temps. Les taux de survie annuels des subadultes (0,16) et des juvéniles (0) étaient extrêmement faibles. Le taux de recrutement adultes a diminué d'environ 90 % entre 2016 et 2019 en raison d'une baisse des taux de survie des jeunes, entraînant le déclin de la population. Les deux patches de la population n'étaient pas viables à court terme. Les probabilités d'extinction des patches étaient supérieures à 70 % au cours des 20 prochaines années, même avec nos scénarios de PVA les plus optimistes. L'analyse d'élasticité a révélé que le taux de croissance de la population était principalement influencé

par des changements dans la survie des femelles adultes. Nos PVA ont montré qu'un programme d'élevage en captivité des jeunes geckos pourrait réduire les risques d'extinctions des deux patches de la population à des taux inférieurs à 5 % au cours des 20 prochaines années. Nos résultats apportent de nombreuses perspectives de conservation pour les *Phelsuma* (état démographique de référence, vulnérabilité des populations à une diminution ponctuelle du recrutement local, taux de détection, élasticité des paramètres démographiques) et pour la conservation locale de *Phelsuma inexpectata* (projet d'élevage, état de conservation, indicateurs de suivi).

Mots-clefs : Capture-Mark-Recapture, dynamique de populations, *Phelsuma inexpectata*, programme d'élevage, Analyse de Viabilité de Population

1.1.1. Introduction

Population Viability Analyses (PVA, estimation of growth rate and extinction probabilities over a finite time) are powerful tools for investigating population dynamics and to provide practical conservation guidelines for threatened species (Caswell, 2006; Caughley, 1994; Lindenmayer and Possingham, 1996; Morris and Doak, 2002). PVA allow to estimate extinction risks, perform sensitivity analysis and compare different management scenarios. Effects of demographic and environmental stochasticity on population dynamics can be explored with these modeling tools, which is particularly interesting for small populations where random events may have a high impact (Beissinger and McCullough, 2002; Boyce, 1992; Caswell, 2006; Caughley, 1994). However, PVA are rely on fine demographic parameters estimates, which are often lacking in the most endangered and cryptic species (Conde et al., 2019; Tingley et al., 2016).

Reptile extirpation frequency has increased dramatically over the last several decades (Gibbons et al., 2000; Huey et al., 2010) and nearly 20% of the reptilian species are threatened (Böhm et al., 2013). The decline of reptiles is mainly attributed to habitat loss and degradation, invasive species, pollution, diseases and climate changes (Böhm et al., 2013; Gibbons et al., 2000). Their ecological traits such as low dispersal ability, specialization in narrow ecological niche, small home ranges, and thermoregulatory constraints make them particularly sensitive to these threats (Gibbons et al., 2000; Kearney et al., 2009). Tropical oceanic islands host a high proportion of the world threatened reptile species (Böhm et al., 2013). Reptiles living on these islands are often predator-naive, present high levels of endemism, and face strong and rapid degradations of habitat (Blázquez et al., 1997; Böhm et al., 2013; Gibbons et al., 2000; Kier et

al., 2009). Furthermore, numerous rare and cryptic tropical island reptiles are very poorly known and have not been assessed by IUCN especially due to insufficient data on population dynamics (Böhm et al., 2013; Meiri and Chapple, 2016; Tingley et al., 2016). Because knowledge gap represents an impediment to implement management actions, reptiles are often overlooked in conservation programs (Blundell and Burkey, 2007; Böhm et al., 2013; Brooks et al., 2006; Roll et al., 2017; Tingley et al., 2016).

Among reptiles, geckos are relatively poorly studied into the wild and little is known about their demography (Bauer, 2013). To our knowledge, no study has estimated all demographic parameters for a gecko species. Most studies have estimated abundance over time (e.g.: Costa et al., 2019; Croak et al., 2013; Sakai, 2019; Salvidio and Oneto, 2008) and/or some demographic parameters as survival rates (e.g.: Cole, 2011; Croak et al., 2013; Smith et al., 2012; Wessels et al., 2018), hatching success (e.g.: Roesch et al., 2021; Sarre et al., 1996), and reproductive effort (e.g.: Sarre et al., 1996). Also, demographic parameters are mainly estimated during a short period of time, with no attempt to investigate the effects of age, sex and time on vital rates. Indeed, the use of classical methods in demography (Capture-Mark-Recapture, eggs monitoring, ...) represents a challenge when they are applied to geckos because geckos are difficult to detect and to mark individually, especially for young age (Buckland et al., 2014a; Croak et al., 2013; Wessels et al., 2018). Consequently, there are very few studies which include demographic models to investigate population dynamics and population viability of geckos, and to quantify the effects of environmental perturbations or management actions (e.g.: Bell and Herbert, 2017; Dayananda et al., 2016).

The genus *Phelsuma* includes 52 species mainly distributed on tropical islands in the Western Indian Ocean (Rocha et al., 2010). Although 36% of the *Phelsuma* assessed by IUCN are considered threatened or extinct (Glaw and Rösler, 2015), no detailed study about demographic was published for these species. We investigated the demography of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*), a critically endangered reptile endemic of Reunion Island (Sanchez, 2021). *Phelsuma inexpectata* is mainly distributed along a thin 11 km littoral fringe in the south of Reunion Island, both in urban and natural area (Bour et al., 1995; Sanchez, 2021; Sanchez and Probst, 2011). Due to habitat degradation by urbanization and invasive alien species, the main population of geckos has declined and is now fragmented into small populations isolated from each other by unsuitable habitats. Studies based on visual encounter surveys suggest a decrease in the number of sub-populations and an overall decline of the remaining ones since 1995 (Bour et al., 1995; Sanchez, 2021; Sanchez and Probst, 2011). In order to implement relevant conservation strategy for Manapany day gecko and to develop

knowledge on the demography of *Phelsuma*, the aims of this study were to: (i) estimate demographic parameters (abundance, survival rate, hatching success, reproductive effort, recruitment) and study their variations over time, age and sex; (ii) understand the demographic mechanisms underlying dynamics of isolated populations ; and (iii) model population viability and management scenarios to provide local conservation guidelines.

1.1.2. Materials and methods

1.1.2.1. Species studied

Phelsuma inexpectata is a diurnal, semi-arboreal and territorial gecko with a total length of 13 cm (Supplementary material 1). It may reach 12 years in captivity (M. Roesch and J. Pastor, pers. comm. 2019) but longevity in the wild is unknown. Adults reach sexual maturity at around 18 months (J. Pastor, pers. comm. 2019). Females lay one or two eggs per clutch in trunk crevices, rock crevices or at the base of leaves. Laying occurs between September and December and hatching between November and April (Choeur et al. in prep., and see **Chapter 1-2**). The sex of the offspring is temperature-dependent. Females are produced when eggs are incubated at cool temperatures (mean of $< 32^{\circ}\text{C}$ during incubation period) and males are produced at warm temperatures (Berghof, 2014; Gamble, 2010). Sex and age stages can be determined visually according to a suite of morpho-anatomical features including body shape, body length, color and the presence of hemipenal bulges in males. Geckos can be categorized into three age classes: juvenile (<1 year-old), subadult (1–2 years-old) or adult (>2 years-old) and only adults can be sexed visually (Supplementary material 1) (Sanchez and Caceres, 2019). Few months after birth, Manapany day geckos have stable natural individual marking on the dorsal side of their back and head (red spots pattern on green ground from head to tail). This marking is highly polymorphic and variable between individuals (Supplementary material 1). These color pattern can be used for individual marking (see below and Supplementary material 1). In natural areas, populations of Manapany day geckos are strictly associated with remnants of indigenous coastal vegetation (*Pandanus utilis* thickets and *Scaevola taccada* / *Psiadia retusa* association) and some exotic plants as Agavaceae thickets (*Furcraea foetida*) (Sanchez et al., 2009).

1.1.2.2. Study area

This study was carried out in Reunion Island (21°06' S, 55°36' E; Western Indian Ocean). The climate is tropical, with a hot and humid season from November to April (austral

summer), and a dry and cooler season from May to October (austral winter). We studied two patches of a Manapany day gecko population named “patch A” (0.84 Ha) and “patch B” (0.24 Ha) located on coastal cliffs (Fig. 1). Patches are distributed inside fragments of native coastal vegetation included in a matrix of non-suitable exotic vegetation composed by alien shrubs (dense thickets of *Schinus terebinthifolius* and *Flacourtia indica*) and trees (*Casuarina equisetifolia*). These patches are separated by 70 m of non-suitable habitat and isolated from the other nearest populations by 400 m of non-suitable habitats. The study site is invaded by alien predators, including mammals (rats, cats, mice, musk shrews), landbirds (common myna, red-whiskered bulbul), reptiles (Indian wolf snake, house geckos), and invertebrates (tropical fire ants, giant crab spider).

Several management measures were undertaken during the period of this study: (i) restoration of natural habitats in patch A since 2012 (cuts of alien shrubs and planting of *Latania lontaroides*, *S. taccada*, *P. utilis*) and in patch B since 2016 (cuts of alien shrubs), and (ii) poison control of rats from March 2017 to April 2018, live trap control of musk shrews (*Suncus murinus*) from December 2018 to March 2020 and of Red-whiskered bulbul (*Pycnonotus jocosus*) from September 2019 to March 2020 in the two patches (Supplementary material 2).

1.1.2.3. Field sampling

Capture-Mark-Recapture monitoring

We used the unique color patterns and photo identification to identify each individual, following the Capture-Mark-Recapture (CMR) method (Lebreton et al., 1992) to estimate demographic traits and abundances at patch A and B between 2015 and 2019. We collected photo-ID data following Pollock’s Robust Design (Pollock, 1982) that relies on primary sampling occasions, each composed of several secondary sampling occasions. Over a 5-year period (2015–2019), we surveyed patch A and B annually (primary sampling occasions) three times (secondary sampling occasions) in September and October (end of austral winter). We also surveyed the patch B monthly (primary sampling occasions) three times per month (secondary sampling occasions) between May 2018 and October 2019 (18 months). On both patches, we defined a grid of square cells of 0.04 ha each (21 cells for patch A and 6 for patch B) (Fig. 1). The corners of the cells were marked in the field. On each secondary sampling occasion, an observer visually searched for geckos in each cell during 20 minutes. To maximize detection probability, geckos were searched when weather conditions were favorable for their activity (absence of rain and strong wind) and during times of high activity (from 8:00 am to

04:00 pm). The observer had a homogeneous search in the field and climbed the trees to detect the geckos above the canopy, as often as possible. For each detection, we took several close-up photos of the animals using a digital camera (Lumix DMC-FZ72, telephoto lens x60).

Robust Design assumes that population can be open between primary sampling periods but closed within a primary sampling period (Kendall et al., 1995; Pollock, 1982). All secondary samples made during an annual primary sample (patch A and B) were carried out during a maximum of 26 days and all secondary samples made during a monthly primary sample (patch B) were carried out during a maximum of five days. We assume no death/birth during these periods. To ensure that there was no emigration or immigration, one observer searched for geckos around patches (with a buffer zone of 20m) during 30 minutes (for each patch) at the end of each secondary sampling occasion to detect potential individuals outside surveyed cells. We also compared photos of geckos from the two patches to check for exchanges between patches.

Monitoring of the laying sites

From February 2018 to August 2020, we searched for laying sites three hours per month on patch B with a flashlight. We defined laying sites as a cavity containing eggs and/or traces of glued shells to the substrate (Supplementary material 3). Each laying sites was labeled, geo-referenced and monitored monthly to determine hatching success from February 2018 to August 2020. Eggs were photographed and we assign a unique ID number of each egg. We qualified hatched egg as egg with slit in the eggshell (Supplementary material 3). All eggs that had disappeared (while it was present the previous month) or that did not hatch after six months were considered as failed eggs.

1.1.2.4. Capture-Mark-Recapture analyzes

Photographic identification and matching procedure

We built a photo ID catalog that contained all photographed individuals. We visually compared all photos taken during each sampling occasion with the photos of the catalog to identify each gecko and constructed their individual CMR histories. Throughout the matching procedure, we took the following precautions to avoid any misidentification. We only used high-quality photographs with clearly visible color patterns, at least from head to lower back. A minimum of three-color pattern parts had to be identical to match an individual. Any gecko with good photo and clear color patterns that did not match to an individual previously included

in the catalog was considered as a new gecko and was included in the catalog. We did not include very young geckos (< 1-2 months) in the ID-catalog and in the analysis because they do not have distinct and stable color pattern (Supplementary material 4).

Design of Capture-Mark-Recapture analysis

We performed three distinct analyzes using Mark software 9.0 (White and Burnham, 1999). Firstly, we estimated the annual apparent survival probabilities (Φ^a), annual recruitment (R) and annual abundance of adults (N_{Ad}) from the annual encounter histories of adults in both patches (p_a) A (p_{aA}) and B (p_{aB}). Secondly, we explored the intra-annual variation of adult monthly apparent survival probabilities (Φ^m) from the monthly encounter histories of adults in patch B. Thirdly, we estimated the annual apparent survival probabilities and abundance of non-mature geckos (juvenile and subadult stage) from the monthly encounter histories of non-mature individuals in patch B. For the three analyzes, we carried out the following procedure. First, we used U-Care software V2.3.2 (Choquet et al., 2009) to perform Goodness-Of-Fit tests (GOF test) to assess the fit of a general model (model with time-dependent-only parameters). No formal GOF test exists for Robust Design analysis. We considered an alternative (see also: Chan and Karczmarski, 2017; Manen et al., 2019) by collapsing encounter histories across the primary sampling periods and assessing GOF of a time-variant Cormack-Jolly-Seber model (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965). Second, we built a set of models in order to test combinations of several biological hypotheses (Doherty et al., 2012). We compared all models using Akaike's Information Criterion adjusted for small sample sizes (AICc) (Burnham and Anderson, 2002; Doherty et al., 2012). We considered a difference in AICc larger than two as significant to select the model with the lowest AICc (Burnham and Anderson, 2002). If several models were within $2\Delta AICc$ from the best-fitting model, we used the most parsimonious model (i.e.: the one with the lowest number of parameters) to interpret parameter variations. Estimates from a single model in the candidate model set ignore model uncertainty (Burnham and Anderson, 2002). Therefore, we used the model averaging approach to estimate patch abundances and demographic parameters with 95% confidence intervals (Doherty et al., 2012). Models that showed signs of a lack of convergence or those that produced erroneous confidence intervals around the estimate were excluded (Cooch and White, 2018). Details of each analysis are presented below.

Annual apparent survival, recruitment and abundance of adults for patch A and B

We analyzed annual capture matrix of adults with sex and patch as group covariate using Robust Design Huggins full likelihood Pradel model (Kendall and Nichols, 1995; Pradel, 1996). This model includes the parameters capture probability (p), recapture probability (c), annual apparent survival probability (Φ^a) and seniority probability (γ). Adult abundances (N_{ad}) at each primary sampling occasion are estimated as a derived parameter. Seniority probability is defined as the probability that an individual captured at primary sampling occasion $t+1$ was present at primary sampling occasion t . Because there was no physical capture of the animals, we considered no recapture effect on detection probabilities and we fixed $p=c$ for all CMR analysis. We built a set of 790 models to determine whether: (i) Φ^a varied among sex $\Phi^a_{(Sex)}$, patch $\Phi^a_{(Pa)}$, over years $\Phi^a_{(t)}$ or was constant $\Phi^a_{(.)}$; (ii) γ varied among sex $\gamma_{(Sex)}$, patch $\gamma_{(Pa)}$, over years $\gamma_{(t)}$ or was constant $\gamma_{(.)}$ and (iii) p varied among sex $p_{(Sex)}$, patch $p_{(Pa)}$, over time (between all secondary samples, $p_{(tps)}$; or between primary samples $p_{(tp)}$) or was constant $p_{(.)}$. Using estimate of γ and N_{Ad} based on the average from candidate models, we derived the number of adults newly entered in the patches between two primary sampling occasion (recruitment, R) as follows: $R_t = N_{Ad}t - (\gamma t * N_{Ad}t)$. We calculated approximate 95% confidence intervals (CI 95%) of R_t with bootstrap approach by randomly drawing 10,000 values from the distribution of γt and $N_{Ad}t$.

Monthly apparent survival probabilities of adults for patch B

We analyzed monthly capture matrix of adults in patch B with sex as group covariate using Huggins Robust Design model (Huggins, 1989; Kendall and Nichols, 1995). This model includes the parameters capture probability (p), recapture probability (c), monthly apparent survival probability (Φ^m), temporary emigration (γ'') and probability of remaining outside the sample (γ'). Temporary emigration is the probability of being off the study area or unavailable for capture during the primary sampling occasion t , given that the animal was present during the primary sampling occasion ($t-1$), and survived to sampling occasion t . Probability of remaining outside the sample is the probability of being off the study area or unavailable for capture during primary sampling occasion t given that the animal was not present on the study area during primary sampling occasion ($t-1$) and survived to sampling occasion t . Based on the CMR results of the annual monitoring, we considered that both sex have the same detection probabilities and that females have apparent survival probabilities different to males. Because no gecko was detected outside patch A and B during the five years of monitoring, we considered

no temporary immigration and we fixed $\gamma'=\gamma''=0$. We built a set of 21 models to determine whether (i) Φ^m varied over months $\Phi^m_{(t)}$, over seasons (winter/summer) $\Phi^m_{(s)}$ or was constant $\Phi^m_{(.)}$ and (ii) p varied over time (between all secondary samples, $p_{(tps)}$; or between primary samples, $p_{(tp)}$) or was constant $p_{(.)}$.

Monthly apparent survival probabilities and abundance of non-mature geckos for patch B

Given that we know the egg-laying period (Choeur et al., in prep. and see **Chapter 1-2**), we determined the season of birth of each non-mature gecko newly identified (juvenile [J_u] and subadult [S_a]). We analyzed monthly capture matrix of non-mature geckos (< 2 years) in patch B with birth season as group covariate using Huggins Robust Design model. Group structures in our data and high number of encounter samples ($N=54$) led to over parameterized models not suitable for our small data sample. To keep n/K ratios high (where n is the number of captures and K the number of parameters), we defined apparent survival probabilities as constant over time for each age classes ($\Phi^m_{(.)}$) and capture probabilities of juveniles as constant over time ($p_{(J_u)}$) (Pollock et al., 1990). We assumed that apparent survival and capture probabilities were different between juveniles, subadults and adults (A_d) based on available literature (Daniels et al., 1986; Sarre et al., 1996), our field experience and because the number of juvenile and subadult detections was low compared to adults. We built a set of six age models to determine whether (i) p of subadults and adults varied over time (between all secondary samples, $p_{(tps)}$; or between primary samples, $p_{(tp)}$) or were constant $p_{(.)}$ and (ii) p of subadults and adults were different ($p_{(S_a/A_d \text{ Age})}$) or not ($p_{(S_a \text{ Ad Age})}$). We extrapolated apparent monthly survival probabilities and 95% confidence intervals to annual apparent survival probabilities using delta method (Seber, 1982). Abundances of juveniles and subadults of each primary sampling occasion are estimated as derived parameters.

1.1.2.5. Hatching success and reproductive effort

We calculated hatching success (hs) for the breeding seasons 2018/2019 and 2019/2020 as $hst = \frac{Neht}{Nel_t}$ where $Neht$ = number of eggs hatched in patch B during breeding season t and Nel_t = number of eggs laid in patch B during breeding season t .

We calculated the minimum clutch frequency (cf) by two methods. First, we estimated cf for the breeding season 2019/2020 assuming that a female lay two eggs per clutch (Scharf et al., 2015) as $cf = \frac{Nel_{2019/2020} * 0.5}{NAdFoct_{2019}}$ where $Nel_{2019/2020}$ is the number of eggs laid during the breeding season 2019/2020 found in laying cavities recorded, and $NAdFoct_{2019}$ = number of

adult females in patch B estimated by annual CMR analysis in October 2019. Clutch frequency estimate here is the “minimum” rate because we are not sure that we have discovered all egg-laying in patch B. We estimated clutch frequency only for the breeding season 2019/2020 because we estimated that we did not have discovered enough laying sites in breeding season 2018/2019 for realistic estimation (eight in 2018/2019 and 15 in 2019/2020). Second, we also estimated the minimum clutch frequency by determining the reproductive status (gravid or not) of each photographed female on patch B during monthly surveys between May 2018 and October 2019. We considered a female as gravid if we observed an important physical distension of body shape and bumps on the lower abdomen due to eggs (Supplementary material 5). Otherwise it was considered as non-gravid.

1.1.2.6. Demographic models

Model construction and scenarios

We constructed age and sex classified pre-breeding census population models (modified Leslie matrix; Caswell, 2006; Kendall et al., 2019; Leslie, 1945) (Supplementary material 6) in ULM software (Unified Life Models, version 6.0 software, Legendre and Clobert, 1995). We defined two age classes: 1-2 years and >2 years. The survival of the age class 0-1 year is included in the breeding parameters (pre-breeding census). Age at first reproduction is two years. We used demographic parameters and patch abundances estimated from this study (Table 1). For patch A, we did not have estimation of juvenile and subadult abundance. Thus, we used the same stage proportion (based on CMR analysis in October 2019) as those of patch B to calculate these abundances. Because CMR estimations of juvenile and subadult survival probabilities had large confidence intervals (see Results), we defined four scenarios denoted by S0, S1, S2, S3 from pessimistic to optimistic that involved different values of non-mature survival probabilities (Table 1), as recommended by Akçakaya and Sjögren-Gulve (2000). For adult survival and hatching success, we accounted uncertainty of estimates in our models drawing each year a value according to a beta distribution (McGowan et al., 2011), based on the mean value and the standard deviation estimated in our CMR analysis and our laying sites monitoring. For the four scenarios S0 to S3, we assumed a sex-ratio at hatching of 50% females, following Gamble (2010). However, given the low number of adult females recruited in the two patches each year compared to males (see Results), we modeled the impact of an unbalanced hatchling sex-ratio on population dynamics. From scenario S3, we varied hatchling sex-ratio

between 20% (minimum sex-ratio value of adult recruitment estimated from CMR models) and 50% females, at 10% intervals.

Elasticity analysis and reproductive value

We used a stochastic matrix model to calculate elasticity of growth rate (λ) under scenario S3 and balanced sex-ratio to assess to which parameters the population growth rate is most sensitive (Caswell, 2006). We also calculated the reproductive value of each age class to determine the contribution of each class to population growth. We used scenario S3 because under the other scenarios, the matrix was singular in eigenvector computation due to the low non-mature survival rates.

PVA models and fitness landscape

We built a branching process on the matrix relations, using integer-valued distributions to model demographic stochasticity (Caswell, 2006). Number of eggs hatched, number of adults surviving from one year to the next and sex of each newborn individual was computed using binomial distributions (Caswell, 2006) with mean and standard deviation estimations of our study. For reproductive transitions, the number of offsprings is computed by summing Poisson samples. We estimated mean stochastic growth rate (λ_s , Caswell, 2006) over 20 years for each scenario and both patches under 10,000 simulations. To look for the best combination of adult and non-mature survivals that allow a stable or growing patch, we plotted fitness landscape corresponding to λ_s isoclines equal one according to survival probabilities of juveniles, subadults and adults. We estimated the viability of both patches over 20 years under scenario S0 to S3 and under scenario S3 with unbalanced hatchling sex-ratio by estimating the probability of extinction with the Monte-Carlo method and 10,000 simulations. A patch was considered extinct when it contained no individual. Extinction probabilities were computed as the number of extinct trajectories over the total number of trajectories.

Captive head-start conservation program

In view of the extremely low non-mature survival probabilities in wild population (see Results), we assessed the effect of a head-start program as a management measure for the two patches (scenario SC, Table 1 and Supplementary material 6). From scenario S0, we modeled a yearly harvest of 80% of juveniles just after hatching with a captive rearing during two years and a release at adult stage in their patch of origin. Annual survival of non-mature captive

Phelsuma is generally close to 100% (M. Roesch, pers. comm. 2021) but we set the survival of juveniles and subadults reared in captivity at 80% in order to be conservative. We kept all other demographic parameters identical. For both patches, we estimated the probabilities of extinction over 20 years for the start of the head-start program at t_{+1} , t_{+2} or t_{+3} after the CMR monitoring in October 2019 and for harvest of juveniles during one, five, 10 or 20 years. Finally, we investigated the impact of unbalanced hatchling sex-ratio on the head-start program. For both patches, we estimated the probabilities of extinction over 20 years for the start of captive head-start program at t_{+1} after CMR monitoring in October 2019 and for harvest of juveniles during 20 years with biased hatchling sex-ratio values of 20%, 30% and 40% in favor of males.

1.1.3. Results

1.1.3.1. CMR

For annual CMR survey in both patches, we searched for geckos during 15 secondary sampling occasions, representing 135 hours of active prospection. We realized 1,147 detections of adult geckos (650 in patch A and 497 in patch B) among which 94.75% resulted in a photo-identification. In total, 266 adults were identified (patch A: 59 females and 94 males, patch B: 50 females and 63 males). For monthly CMR survey in patch B, we searched for geckos during 54 secondary sampling occasions representing 108 hours of active prospection. We realized 1,423 detections (1,348 of adults, 47 of subadults, and 28 of juveniles) among which 95.64% resulted in a photo-identification (96.36% adults, 89.36% subadults, and 71.43% juveniles). In total, 85 individual geckos were identified (age at the first detection and sex: 40 adult males, 22 adult females, 13 subadults, and 10 juveniles).

For the three CMR analyzes, the overall GOF test was not significant, indicating an adequate fit of the data: annual CMR of adults ($\chi^2 = 13.29$, $p = 0.996$, $df = 30$), monthly CMR of adults ($\chi^2 = 93.59$, $p = 0.125$, $df = 79$), monthly CMR of non-matures ($\chi^2 = 7.46$, $p = 0.991$, $df = 19$).

No exchange of individuals between the patch A and B was observed and no gecko was detected outside the patches. Apparent survival estimated is a product of true survival and site fidelity. Given that the patches studied are strictly closed, we will use below the term "survival" and not "apparent survival", thus assuming that no gecko left their patch (Lebreton et al., 1992).

Survival, detection probabilities and recruitment

For annual CMR of adults in patch A and B, the best-fitting model ($\Phi^{a(. Sex)} \gamma_{(t)} p_{(tps)}$) included constant survival probabilities over five years, identical for the two patches but different between sex; annual variation in seniority probabilities and variation in capture probabilities for each secondary sampling occasion (Supplementary material 7). No model was within $2\Delta AICc$ from the best-fitting model. The best-fitting model supported strongly the data compared to other models (4.38 times better, based on AICc weight) (Supplementary material 7). Model-averaged estimates of survival probabilities were lower for females than for males and differed only marginally between years (<0.02) and patches (<0.01). From 2018 to 2019 for both patches, annual survival probability of adult females was 0.59 (0.49–0.69 CI 95%) and annual survival probability of adult males was 0.75 (0.64–0.83 CI 95%). Model-averaged estimates of adult detection probabilities ranged 0.27–0.53 (SE = 0.045–0.050). Model-averaged estimates of seniority probabilities differed greatly between years and only marginally between patches (<0.001) and sex (<0.03) each year. Seniority probabilities were low in 2016, ranging from 0.58 (SE = 0.07) to 0.61 (SE = 0.07) and increased in 2017 to reach 0.94 (SE = 0.04) for both sex and patches. Seniority probabilities remained high in 2018 and 2019, ranging from 0.81 (SE = 0.06) to 0.86 (SE = 0.06). Recruitment of adults in patches A and B decreased respectively by 90.91% and 88.37% from 2016 ($R_{PaA} = 33$ and $R_{PaB} = 43$) to 2017 ($R_{PaA} = 3$ and $R_{PaB} = 5$) and remained low in 2018 ($R_{PaA} = 10$ and $R_{PaB} = 11$) and 2019 ($R_{PaA} = 5$ and $R_{PaB} = 8$) (Fig. 2). The average number of adult females that recruited each year was 1.48 to 3.86 times lower than males in both patches.

For monthly CMR of adults in patch B, there were four models with $\Delta AIC \leq 2.5$ that accounted for 100% of the total model weight (Supplementary material 8). These models included variation in detection probabilities for each primary sampling occasion but some included variation in survival probabilities over seasons (winter/summer) for males and/or females. The best-fitting model ($\Phi^{m(. female/. male Sex)} \gamma' = \gamma'' = 0 p_{(tp)}$) included constant monthly adult survival probabilities over years and supported minimum 1.86 times better the data than other models. There was some support for a difference in survival probabilities between seasons for males (AICc Weight = 0.23) and for females (AICc Weight = 0.23). For models with variation in survival probabilities over seasons, monthly survival probabilities were slightly lower in summer for both sexes ($\Delta\Phi_{summer/winter} = 0.015$ for males and $\Delta\Phi_{summer/winter} = 0.029$ for females). Model-averaged estimates of monthly survival probabilities of females were 0.95 (0.89–0.97 CI 95%) in summer and 0.96 (0.91–0.98 CI 95%) in winter. For males, these estimates were

0.97 (0.94–0.99 CI 95%) in summer and 0.98 (0.95–0.99 CI 95%) in winter. Model-averaged estimates of monthly detection probabilities ranged 0.18–0.46 (SE = 0.03–0.04).

For monthly CMR of non-mature geckos, the best-fitting model ($\Phi^m_{(Ju./Sa./Ad Age)} \gamma' = \gamma'' = 0$ p_(Ju./ Sa Ad Age)) included the same detection probabilities for adults and subadults but different for juveniles and constant detection probabilities (Supplementary material 9). Model-averaged estimates of survival probabilities were higher for adults than for subadults and lower for juveniles than for subadults. Model-averaged estimate of annual juvenile survival probability was $3.23e^{-03}$ ($4.07e^{-05}$ –0.21 CI 95%) and annual subadult survival probability was 0.16 (0.04–0.50 CI 95%). Model-averaged estimates detection probabilities were 0.20 (SE = 0.06) for juveniles and 0.34 (SE = 0.06) for subadults during monthly CMR survey.

Trends in abundance within each patch

Adult abundances in both patches had the same trends (Fig. 2). Model-averaged estimates of adult abundances were stable in 2015 and 2016 (overlap of the estimates confidence intervals). Adult abundances then decreased significantly between 2016 and 2019 by 47.17% for patch A (64.10% for females and 35.82% for males) and by 55.56% for patch B (68.75% for females and 46.94% for males). In 2019, the patch A contained 14 females (10–19 CI 95%) and 43 males (33–52 CI 95%), and the patch B, 10 females (7–14 CI 95%) and 26 males (19–33 CI 95%). In patch B, no juvenile or subadult was observed during the last six-monthly secondary samples. Juvenile and subadult abundances of patch B in October 2019 was 0 (0–0 CI 95%). The decrease of abundances was correlated with the decrease of recruitment rates. Between 2016 and 2019, for both patches and in 2015 for patch A, sex-ratio of adults was significantly unbalanced in favor of males and this trend increased over the years. In 2015 there were 1.89 times more males in patch A and 1.17 times more males in patch B. In 2019, there were 3.10 times more males in patch A and 2.71 times more males in patch B.

1.1.3.2. Hatching success and reproductive effort

We monitored 67 eggs ($N_{el\ 2018/2019} = 33$; $N_{el\ 2019/2020} = 34$) on 15 different laying sites. Mean hatching success (\pm SD) during the two breeding seasons was 0.78 ± 0.026 ($h_{s\ 2018/2019} = 0.79$; $h_{s\ 2019/2020} = 0.76$). Minimum clutch frequency per female was two during the 2019/2020 breeding season. Between August 2018 and August 2019, we observed 25 different females among which two were observed gravid twice and eight were observed gravid once. Each female was observed on average on 5.44 ($SD \pm 3.11$) different months.

Clutch frequency per females estimated from direct observation of gravid females on CMR photo-data and frequency derived from the ratio of adult female abundance and number of eggs lay give the same result. Consequently, for PVA model we estimated that each female will lay twice per year, with one or two eggs per laying attempt (total two to four eggs per year and per female).

1.1.3.3. PVA models and elasticity analysis

Under scenario S0 to S3 (no management) both patches were not viable in the short term (Fig. 3) and would decline to extinction. Estimates of stochastic growth rate (λ_s) were low for the three scenarios and ranged from 0.817 to 0.820 for patch A and from 0.836 to 0.838 for patch B. Extinction probabilities of scenario S0 to S3 became non-zero from 8–10 years for patch A and from 7-8 years for patch B. At 20 years, extinction probabilities of scenario S0 to S3 were between 0.72–0.88 for patch A and between 0.81–0.93 for patch B.

An unbalanced hatchling sex-ratio in favor of males slightly increases extinction probabilities of the two patches (Fig. 4). Under scenario S3 and for patch A, probabilities of extinction at 20 years reach 0.72 for a balanced hatchling sex-ratio and increase at 0.78, 0.76 and 0.74 for unbalanced hatchling sex-ratio of respectively 0.2, 0.3, 0.4 in favor of males. Under scenario S3 and for patch B, probabilities of extinction at 20 years reach 0.81 for a balanced hatchling sex-ratio and increase at 0.84, 0.84 and 0.82 for unbalanced hatchling sex-ratio of respectively 0.2, 0.3, 0.4 in favor of males.

For both patches, captive head-start program (scenario SC) reduced the risk of extinction and delayed the time before extinction (Fig. 5). Furthermore, the longer captive head-start program occurs, the lower the probabilities of extinction. However, if captive head-start program starts too late, this increases the probabilities of extinction. For patch A, if captive head-start program does not start at t_{+1} after October 2019, there is still a risk of extinction even with continuous head-start program over 20 years. For patch B, even if captive head-start program starts at t_{+1} and lasts 20 years, the probability of extinctions at t_{+20} is 0.04 and up to 0.34 if head-start program starts at t_{+3} .

An unbalanced hatchling sex-ratio in favor of males increases extinction probabilities of patches during captive head-start program (Fig. 6). For patch A under scenario SC and for a captive head-start program starting at t_{+1} after October 2019 during 20 years, extinction probability at t_{+20} is less than 0.01 for a balanced hatchling sex-ratio and increase at 0.27, 0.11 and 0.04 for unbalanced hatchling sex-ratio of respectively 0.2, 0.3, 0.4 in favor of males. For patch B under scenario SC and for a captive head-start program starting at t_{+1} during 20 years,

extinction probability at t_{+20} is 0.04 for a balanced hatchling sex-ratio and increase at 0.40, 0.21 and 0.10 for unbalanced hatchling sex-ratio of respectively 0.2, 0.3, 0.4 in favor of males.

Elasticity analysis revealed that growth rate was strongly influenced by changes in adult female survival (Table 2) and stochastic growth rate isoclines confirm the importance of adult females for population growth (Fig. 7). Male survival did not influence the growth rate of the patch. The impact of removing a single gecko on λ is the largest if this gecko is an adult female (reproductive value: 0.66; Table 3). Increasing adult survival probabilities, including females, has more impact on stochastic growth rate than increasing juvenile and subadult survival probabilities. Also, the more adult survival probabilities increase, the less the subadult survival and juvenile probabilities must increase to have a growing population. Current low adult survival values require high juvenile and subadult survival values to reach an annual growth rate of one (e.g.: 0.62 for juvenile survival probability and 0.63 for subadult survival probability), which are very far from the current estimates (0 for juvenile survival probability and 0.16 for subadult).

1.1.4. Discussion

1.1.4.1. Demographic pattern and robustness of our estimates

For both population patches, abundances drastically declined during the four last years of the study and sex-ratio was unbalanced in favor of males (around 1:3 in 2019). The highest densities of adult Manapany day gecko recorded in 2016 (127 ind.ha [CI 95% 110–143] for patch A and 339 ind.ha [CI 95% 290–388] for patch B) were far below the densities of the closed species *Phelsuma ornata* on Île aux Aigrettes (Mauritius) (774 ind.ha [CI 95% 615–973], Cole et al., 2018). In the last year of survey, adult patch sizes were very low (57 and 36 for patch A and B respectively) with very few females (14 and 10 for patch A and B respectively). Extinction probabilities of patches are greater than 70% over the next 20 years, even with our optimistic scenarios. Both population patches were isolated (no exchange of individuals between the two population patches and no geckos leaving or entering the study site) and we can consider them as distinct populations.

The Robust Design Capture-Mark-Recapture method used, provides robust estimates of male and female adult survival rates, adult recruitments and detection probabilities. However, estimation of young survival rates has represented a challenge, as already underlined in other reptile monitoring studies (Pike et al., 2008; Ream and Ream, 1966; Rodrigues et al., 2021). We did not succeed to estimate precisely juvenile and subadult survivals despite a high field

sampling effort. The main reasons were probably the low number of individuals monitored and re-sighted due to low survival rate, and/or an individual heterogeneity in capture rates. On the other hand, given that the population studied are not subject to migration processes, estimation of survival rates represents true survivals and not apparent survivals (survivals biased by permanent emigration) (Lebreton et al., 1992), which is rarely the case in CMR analyzes (Marshall et al., 2004). Inferences about population dynamics in our study are thus not flawed or misleading. Finally, our PVA are based only on local demographic parameters and not on estimated of other populations or species, which may bias results.

1.1.4.2. Demographic mechanisms underlying population dynamics

To our knowledge, our work provides the first temporal estimates of life history parameters by sex and age for a *Phelsuma* species. Fecundity (minimum 2 clutches/year) of *P. inexpectata* was similar to other arboreal tropical island geckos and *Phelsuma* species, but hatching success (0.78) was slightly weaker (Cole et al., 2014, 2013; Roesch et al., 2021; Sarre et al., 1996). Survival rate of juveniles (0), subadults (0.16) and adults (0.59 for females and 0.75 for males) were very lower compared to other arboreal tropical island gecko species (e.g.: between 0.20–0.54 and 0.50–0.60 for respectively juveniles and subadults of *Oedura reticulata* and *Gehyra variegata* and, between 0.78–0.92 for adults of *Oedura lesueurii*, *Nactus coindemirensis* and *Nactus durrelli*) (Cole et al., 2009; Croak et al., 2013; Sarre et al., 1996) and *Phelsuma guentheri* (0.76 for juveniles and 0.79 for adults) (Cole, 2011).

Our study populations were isolated and their dynamics was driven only by local survival and birth. Populations significantly declined from 2016 to 2019 despite constant adult survival due to a decrease of adult recruitment. In isolated populations, adult recruitment depends on three parameters: fecundity, egg survival and young survival. The main factor that reduced recruitment since 2016 was the extremely low young survival rate, maybe due to increase of predatory attacks (amplified by the ineffectiveness of young autotomy behavior, Daniels et al., 1986), drought events (decrease of food availability and change of thermal conditions; Kwok et al., 2016; Stamps and Tanaka, 1981 and see Supplementary material 1) and/or genetic processes acting in small populations (inbreeding depression; Frankham, 1996; Lande, 1995; Wright, 1931).

Although young survivals are definitively too low to maintain the population, the adult survival, especially female, is also very low. Knowing the very high sensitivity of the population growth rate to female adult survival, such a low survival greatly contributes to the decline. High sensitivity of female survival rate was also noted for *O. reticulata* (Wiegand et

al., 2001) and is generally observed for species with high lifespan (Crone, 2001). Low adult survival rates require constant and high adult recruitment and make small populations very vulnerable to rapid extinction due to stochastic demographic and environmental processes (Caughley, 1994; Shaffer, 1987). Factors that might explain constant and low adult survivals during five years are multiple, including predation pressure of invasive predators (rats, cats, mice, musk shrews, fire ants, Indian wolf snake, landbirds) (Crook, 1973; Harper and Bunbury, 2015; Jones, 1993; Norbury et al., 2014; Tidemann et al., 1994; Tonge, 1990, 1990) and non-optimal abiotic conditions (drought, temperature, sunlight, humidity, salinity) (Lunney et al., 1991; Pontes-da-Silva et al., 2018). Although the best CMR model of monthly adult survey assumes constant intra-annual survival, models with lower survival in summer for males and females strongly supported data (AIC <2 of the best model). During this period, micro-mammal densities are probably higher (Ringler, 2013) and could have a high impact on adult geckos. On the other hand, southern coastal cliffs of Reunion Island, where geckos live, face to strong and quick climatic changes (temperature and drought occurrence increase) in recent years (Météo France, 2021, 2015, Supplementary material 2). Because geckos are small ectotherms, changes of abiotic conditions may greatly reduce individual fitness (Deutsch et al., 2008; Lunney et al., 1991; Pontes-da-Silva et al., 2018).

Our CMR models suggest that survival of adult females is low and significantly lower than survival of adult males. Intersex survival difference might be explained by the cost of reproduction and by behavioral changes (Shine, 1980). Gravid females have reduced mobility, spend more time basking and are closer to the ground where they look for egg-laying sites (Choeur et al. in prep., and see **Chapter 2-2**), which making them particularly vulnerable and accessible to predators (Shine, 1980; Vitt and Caldwell, 2013). On the other hand, as highlighted by studies in other reptile populations (Grayson et al., 2014; Le Galliard et al., 2005), we observed repeated harassing behaviors of males towards females (hunting, pursuit, forced copulation) (A. Choeur, pers. obs.), which can reduce the survival of females (Le Galliard et al., 2005).

It would seem that there are more adult males recruited each year than females in the two-populations monitored, but the results are not significant maybe due to low population size. In the current context of global warming, temperatures in Reunion Island increase by 0.2 °C per decade (Météo France, 2021, 2015). Because Manapany day gecko is a TSD species, temperature increased could lead to hatchling sex-ratio skewed towards males. Also, in reptiles with TSD mechanism, changes in habitat around laying site has the potential to impact hatchling sex-ratio (Freedberg and Bowne, 2006; Janzen, 1994; Korpelainen, 1990; Mitchell and Janzen,

2010; Mrosovsky, 1982). Habitat restoration actions undertaken, especially the cut of alien flora, may have decreased plant cover and increased laying site temperature. Hatchling sex-ratio could be strongly impacted by changes in habitat because females of Manapany day gecko have communal nest sites and show nest site fidelity (Choeur et al. in prep., and see **Chapter 1-2**).

Our PVA admitting an unbalanced hatchling sex-ratio in favor of males show slightly higher extinction probabilities than model with a balanced hatchling sex-ratio. In fact, given the very low survival rates of young geckos in population monitored, hatchling sex-ratio has little impact on population growth rate, as confirmed by our elasticity analyzes. However, in the case where survival of young is higher, such as for the captive head-start program, an unbalanced hatchling sex-ratio strongly affects population viability.

Both a male biased hatchling sex-ratio and a lower adult female survival lead to unstable sex structure of populations with a continuous increase of male proportion. Male biased population are a recognized problem for the conservation and management of populations, especially in small isolated populations, which have higher risk of extinction (Caughley, 1994; Grayson et al., 2014; Wedekind, 2002). An overabundance of males is detrimental to population growth and viability due to a reduced production of offspring (Clout et al., 2002; Dale, 2001). Moreover, an increasing proportion of males can result in an increasing impact on females through mating harassment and this may lead a vortex of extinction (Grayson et al., 2014): the increase in the proportion of males leads to an increase in harassment of females, which decreases the survival and fertility of females (Clutton-Brock and Parker, 1995; Le Galliard et al., 2005) and this increases the proportion of males and so on.

1.1.4.3. Conservation implications

Such a rapid decline of both populations in just four years shows the vulnerability of small isolated populations of *Phelsuma*, which is a common context for these species (Buckland et al., 2014b; Cole et al., 2009; Gardner, 1984; Glaw and Rösler, 2015; Sanchez and Probst, 2017). Very low adult recruitment and very low number of juveniles detected one year in small isolated populations should be considered as warning signs of sudden abundance decline. Detection values estimated may help to calibrate future demographic monitoring for *Phelsuma* species (e.g.: to predict an adequate number of sampling occasions to detect significant abundance trends) and demographic parameters estimated may help conservationists to conduct PVA and explore the relevance of management strategies (Beissinger and McCullough, 2002).

High female survival elasticity, especially adult stage, suggests that conservation efforts to reduce mortality of females should be prioritized to increase growth rate of *Phelsuma* populations. However, local biotic and abiotic reasons for the decline of Manapany day gecko populations are still unclear and it is not yet known how to decrease mortality of individuals. Indeed, due to several potential stressors (habitat degradation, predators, climate change, loss of genetic diversity, demographic stochasticity) and the overlap of management actions undertaken, our study does not allow to disentangle relative effects of each threat. In this context, captive head-start program may be relevant management strategy to artificially dynamize population and reduce quickly risk of extinction. Indeed, our CMR survey shows that when adult recruitment is high, populations may have stable or positive dynamics even with current adult survivals. This is also supported by our PVA analyzes where extinction rates are close to 0 when juveniles are collected and raised in captivity to increase their survivals. Captive rearing methods of young Manapany day geckos are well-known and captive survival rates are close to 100% (M. Roesch, pers. comm. 2021). Thus, this management action can only result in benefic effect because current young survival rates are very low. Such *ex situ* management program should be considered as temporary and emergency conservation solution until threatening processes have been understood and mitigated. In the same time, it is crucial to study the causes of decline, increase survival rates of adults and young up to rates allowing population growth (fitness landscape Fig.7). Also, adult survivals appear to be buffered against environmental stochasticity and show little variation over time, which is common for long-lived species, including reptiles (Briggs-Gonzalez et al., 2017; Gaillard and Yoccoz, 2003; Rodrigues et al., 2021). Adult survivals will potentially be less likely to respond favorably to management actions than other more labile parameters (Koons et al., 2014), such as young survival. Thus, prioritize studies and conservation action to increase survival of young geckos could be more relevant to save populations.

Given the greater number of male adults recruited each year on both populations, hatchling sex-ratio could be biased in favor of males. If that is the case, simply increasing individual survivals will not be enough in order that populations become viable. Other management actions should be implemented to restore balanced sex-ratio (e.g.: decrease of eggs incubation temperature in natural area and/or incubation of eggs in captivity under controlled temperatures) (Miller et al., 2012; Mitchell et al., 2010). However, manipulation of sex-ratio with these management actions require sustained effort if there is no evolutionary adaptation to current temperature increases (Grayson et al., 2014).

Agreeing with Sanchez and Probst (2011), our study confirms the close association between *P. inexpectata* and native coastal habitat (see also **Chapter 2-2**) and very low dispersal and colonization capacity of this gecko. All populations of Manapany day geckos are subject to degradation of their habitat and native coastal habitat is one of the most endangered habitats on Reunion Island (Fenouillas et al., 2021; Strasberg et al., 2005). This inevitably led to the fragmentation of small isolated populations, which in addition to be directly threatened by habitat degradation, may be threatened by demographic stochasticity and loss of genetic variation (Shaffer, 1987). Coupled with captive head-start program and field conservation actions aimed to increase individual survival rates, it is critically important in the longer term to maintain and restore a suitable habitat for Manapany day geckos and establish ecological corridors between populations.

Acknowledgments

A. Choeur benefited from a Ph.D. grant given by the Région Réunion and the European Social Fund (FSE) [DIRED/20171385]. This work was supported by la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DEAL) de La Réunion and the Conservatoire du Littoral (CDL), Antenne océan Indien. We thank A. Gérard, V. Créchet, T. Roussel, M. Conord and A. Grondin for their help in the field. We also thank A. Besnard and C. Barbraud for their advices on Capture-Mark-Recapture analysis. We are grateful to the members of the ONG "Nature Océan Indien" for their involvement in this study.

Author Contributions

Funding: MS, AC, MLC; Conceptualization: MS, AC, TC; Field sampling: AC, MS; Analysis: AC, MS, TC, MLC; Interpretation: AC, MS, TC, JC, MLC; Writing, review and editing: AC, MS, TC, JC, MLC.

References

- Akçakaya, H.R., Sjögren-Gulve, P., 2000. Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological bulletins* 9–21.
- Bauer, A.M., 2013. *Geckos: The Animal Answer Guide*. JHU Press. Baltimore, USA.
- Beissinger, S.R., McCullough, D.R., 2002. *Population viability analysis*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Bell, T.P., Herbert, S.M., 2017. Establishment of a self-sustaining population of a long-lived, slow-breeding gecko species

- (Diplodactylidae: *Hoplodactylus duvaucelii*) evident 15 years after translocation. *Journal of Herpetology* 51, 37–46.
- Berghof, H.-P., 2014. Taggeckos. Die Gattung *Phelsuma*. Pflege und Vermehrung. – NTV Natur und Tier-Verlag, Münster, 142 pp.
- Blázquez, M.C., Rodríguez-Estrella, R., Delibes, M., 1997. Escape behavior and predation risk of mainland and island spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). *Ethology* 103, 990–998.
- Blundell, A.G., Burkey, T.V., 2007. A database of schemes that prioritize sites and species based on their conservation value: focusing business on biodiversity. *BMC ecology* 7, 1–5.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S.R., Ram, M., Rhodin, A.G.J., Stuart, S.N., van Dijk, P.P., Young, B.E., Afuang, L.E., Aghasyan, A., García, A., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L.R.V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., Andrés, C., Ariano-Sánchez, D., Arredondo, J.C., Auliya, M., Austin, C.C., Avci, A., et al. 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157, 372–385. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.015>
- Bour, R., Probst, J.-M., Ribes, S., 1995. *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966, le lézard vert de Manampany-les-Bains (La Réunion): données chorologiques et écologiques (Reptilia, Gekkonidae). *Dumerilia* 2, 99–124.
- Boyce, M.S., 1992. Population viability analysis. *Annual review of Ecology and Systematics* 23, 481–497.
- Briggs-Gonzalez, V., Bonenfant, C., Basille, M., Cherkiss, M., Beauchamp, J., Mazzotti, F., 2017. Life histories and conservation of long-lived reptiles, an illustration with the American crocodile (*Crocodylus acutus*). *Journal of Animal Ecology* 86, 1102–1113.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Da Fonseca, G.A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S., 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313, 58–61.
- Buckland, S., Cole, N.C., Aguirre-Gutiérrez, J., Gallagher, L.E., Henshaw, S.M., Besnard, A., Tucker, R.M., Bachraz, V., Ruhomaun, K., Harris, S., 2014a. Ecological Effects of the Invasive Giant Madagascar Day Gecko on Endemic Mauritian Geckos: Applications of Binomial-Mixture and Species Distribution Models. *PLOS ONE* 9, e88798. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088798>
- Buckland, S., Cole, N.C., Godsall, B., Rodríguez-Pérez, J., Gallagher, L.E., Henshaw, S.M., Harris, S., 2014b. Habitat selection of the Mauritian lowland forest day gecko at multiple spatial scales: A baseline for translocation. *Global Ecology and Conservation* 1, 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.06.001>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. A practical information-theoretic

- approach. Model selection and multimodel inference. New York: Springer-Verlag. 488 pp. 2nd ed.
- Caswell, H., 2006. Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation, 2nd Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. Massachusetts, USA.
- Caughley, G., 1994. Directions in conservation biology. *Journal of animal ecology* 215–244.
- Chan, S.C.Y., Karczmarski, L., 2017. Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in Hong Kong: Modelling demographic parameters with mark-recapture techniques. *PLOS ONE* 12, e0174029.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174029>
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., Pradel, R., 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture–Recapture data. *Ecography* 32, 1071–1074.
- Clout, M.N., Elliott, G.P., Robertson, B.C., 2002. Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biological Conservation* 107, 13–18.
- Clutton-Brock, T.H., Parker, G.A., 1995. Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour* 49, 1345–1365.
- Cole, N., 2011. Restoration of Island Ecosystems in Mauritius. Mauritius Reptile Recovery Programme Interim Report: July-Dec. Durrell Wildlife Conservation Trust Mauritian Wildlife Foundation. 22 pp. Unpublished report.
- Cole, N., Goder, M., Vencatasamy, D., Mootoocurpen, R., Havery, S., Gamble, F., Nundlaur, V., 2013. Restoration of Island Ecosystems in Mauritius: The Mauritius Reptile Recovery Programme Annual Report 2013. Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey, UK. 54 pp. Unpublished report.
- Cole, N., Goder, M., Vencatasamy, D., Mootoocurpen, R., Le Flohic Gillies, A., Herbert, S., Gamble, F., Ramen, B., Ramjeeawon, D., Nundlaur, V., 2014. Restoration of Island Ecosystems in Mauritius: The Mauritius Reptile Recovery Programme Annual Report 2014. Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey, Channel Islands, UK. 54 pp. Unpublished report.
- Cole, N., Jones, C., Buckland, S., Jhumka, Z., Mootoocurpen, R., Tatayah, V., 2009. The reintroduction of endangered Mauritian reptiles. The Darwin Initiative Reptile Translocation Project 2006-2009. The Mauritian Wildlife Foundation, Mauritius.
- Cole, N., Mootoocurpen, R., Nundlaur, V., 2018. Relative density estimates of Round Island’s reptiles. *Journal of the Royal Society of Arts* 18.
- Conde, D.A., Staerk, J., Colchero, F., da Silva, R., Schöley, J., Baden, H.M., Jouvét, L., Fa, J.E., Syed, H., Jongejans, E., 2019. Data gaps and opportunities for comparative and conservation biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116, 9658–9664.

- Conord, M., Joly, R., 2018a. Restauration écologique des falaises littorales de Petite-Île (Cap Devot, littoral Bordet) en faveur du gecko vert de Manapany - Bilan technique des opérations menées la quatrième année d'action financée : mars 2017 – juin 2018. Rapport technique, Nature Océan Indien pour la DEAL. 43 pp.
- Conord, M., Joly, R., 2018b. Opération " Gecko et Jardin " pour la sauvegarde du gecko vert de Manapany - Bilan technique des actions menées la quatrième année de l'opération : Avril 2017 – Juin 2018. Rapport technique, Nature Océan Indien pour la DEAL. 18 pp.
- Cooch, E., White, G.C., 2018. Program MARK," A gentle introduction". (18th ed.). Available at <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>. (2018). <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.
- Cormack, R.M., 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51, 429–438.
- Costa, A., Oneto, F., Salvidio, S., 2019. Time-for-space substitution in N-mixture modeling and population monitoring. *The Journal of Wildlife Management* 83, 737–741.
- Croak, B.M., Webb, J.K., Shine, R., 2013. The benefits of habitat restoration for rock-dwelling velvet geckos *Oedura lesueurii*. *Journal of Applied Ecology* 50, 432–439. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12040>
- Crone, E.E., 2001. Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity? *Evolution* 55, 2611–2614.
- Crook, I.G., 1973. The tuatara, *Sphenodon punctatus*, on islands with and without populations of the Polynesian rat, *Rattus exulans* (Peale), in: *Proceedings (New Zealand Ecological Society)*. JSTOR, pp. 115–120.
- Dale, S., 2001. Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92, 344–356.
- Daniels, C.B., Flaherty, S.P., Simbotwe, M.P., 1986. Tail Size and Effectiveness of Autotomy in a Lizard. *Journal of Herpetology* 20, 93–96. <https://doi.org/10.2307/1564134>
- Dayananda, B., Gray, S., Pike, D., Webb, J.K., 2016. Communal nesting under climate change: fitness consequences of higher incubation temperatures for a nocturnal lizard. *Global Change Biology* 22, 2405–2414.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 6668–6672.
- Doherty, P.F., White, G.C., Burnham, K.P., 2012. Comparison of model building and selection strategies. *Journal of Ornithology* 152, 317–323.
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B.,

- Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., Rouget, M., 2021. Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/aec.13048>
- Frankham, R., 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation biology* 10, 1500–1508.
- Freedberg, S., Bowne, D.R., 2006. Monitoring juveniles across years reveals non-Fisherian sex ratios in a reptile with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology Research* 8, 1499–1510.
- Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84, 3294–3306.
- Gamble, T., 2010. A Review of Sex Determining Mechanisms in Geckos (Gekkota: Squamata). *Sexual Development* 4, 88–103.
<https://doi.org/10.1159/000289578>
- Gardner, A.S., 1984. The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles (Ph.D.). University of Aberdeen, UK.
- Gérard, A., Sanchez, M., 2018. Contrôle des rats dans les falaises littorales de Petite-Ile (île de La Réunion), pour la conservation de la flore indigène et du gecko vert de Manapany - Expérience pilote. Rapport Nature Océan Indien. Financement TeMeUm. 31 pp + annexes.
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians: Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *BioScience* 50, 653–666.
- Glaw, F., Rösler, H., 2015. Taxonomic checklist of the day geckos of the genera *Phelsuma* Gray, 1825 and *Rhoptropella* Hewitt, 1937 (Squamata: Gekkonidae). *Vertebrate Zoology* 65, 247–283.
- Grayson, K.L., Mitchell, N.J., Monks, J.M., Keall, S.N., Wilson, J.N., Nelson, N.J., 2014. Sex ratio bias and extinction risk in an isolated population of tuatara (*Sphenodon punctatus*). *PLoS One* 9, e94214.
- Harper, G.A., Bunbury, N., 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation* 3, 607–627.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.010>
- Huey, R.B., Losos, J.B., Moritz, C., 2010. Are lizards toast? *Science* 328, 832–833.
- Huggins, R.M., 1989. On the statistical analysis of capture experiments. *Biometrika* 76, 133–140.
- Janzen, F.J., 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of*

- the National Academy of Sciences 91, 7487–7490.
- Jolly, G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52, 225–247.
- Jones, C.G., 1993. The ecology and conservation of Mauritian skinks. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Sciences of Mauritius* 5, 71–95.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 3835–3840.
- Kendall, B.E., Fujiwara, M., Diaz-Lopez, J., Schneider, S., Voigt, J., Wiesner, S., 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models. *Ecological modelling* 406, 33–43.
- Kendall, W.L., Nichols, J.D., 1995. On the use of secondary capture-recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *Journal of Applied Statistics* 22, 751–762.
- Kendall, W.L., Pollock, K.H., Brownie, C., 1995. A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics* 293–308.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T.M., Jetz, W., Ibsch, 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* 106, 9322–9327.
- Koons, D.N., Gunnarsson, G., Schmutz, J.A., Rotella, J.J., 2014. Drivers of waterfowl population dynamics: from teal to swans. *Wildfowl (Special Issue 4)* 169–191.
- Korpelainen, H., 1990. Sex ratios and conditions required for environmental sex determination in animals. *Biological reviews* 65, 147–184.
- Kwok, A.B., Wardle, G.M., Greenville, A.C., Dickman, C.R., 2016. Long-term patterns of invertebrate abundance and relationships to environmental factors in arid Australia. *Austral Ecology* 41, 480–491.
- Lande, R., 1995. Mutation and conservation. *Conservation biology* 9, 782–791.
- Le Galliard, J.-F., Fitze, P.S., Ferrière, R., Clobert, J., 2005. Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National academy of Sciences* 102, 18231–18236.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Legendre, S., Clobert, J., 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22, 817–834.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 183–212.

- Lindenmayer, D.B., Possingham, H.P., 1996. Ranking Conservation and Timber Management Options for Leadbeater's Possum in Southeastern Australia Using Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 10, 235–251. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010235.x>
- Lunney, D., Eby, P., O'connell, M., 1991. Effects of logging, fire and drought on three species of lizards in Mumbulla State Forest on the south coast of New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 16, 33–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01479.x>
- Manen, F.T. van, Ebinger, M.R., Gustine, D.D., Haroldson, M.A., Wilmot, K.R., Whitman, C.L., 2019. Primarily resident grizzly bears respond to late-season elk harvest. *Ursus* 2019, 1–15. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-18-00018R2>
- Marshall, M.R., Diefenbach, D.R., Wood, L.A., Cooper, R.J., 2004. Annual survival estimation of migratory songbirds confounded by incomplete breeding site-fidelity: study designs that may help. *Animal Biodiversity and Conservation* 27, 59–72.
- McGowan, C.P., Runge, M.C., Larson, M.A., 2011. Incorporating parametric uncertainty into population viability analysis models. *Biological Conservation* 144, 1400–1408.
- Meiri, S., Chapple, D.G., 2016. Biases in the current knowledge of threat status in lizards, and bridging the 'assessment gap.' *Biological Conservation*, Advancing reptile conservation: Addressing knowledge gaps and mitigating key drivers of extinction risk 204, 6–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.009>
- Météo France, 2021. Temperatures and precipitations on Reunion Island [WWW Document]. Données Publiques de Météo-France. URL <https://donneespubliques.meteofrance.fr/> (accessed 4.27.21).
- Météo France, 2015. Le changement climatique à La Réunion [WWW Document]. Météo France Réunion. URL <http://www.meteofrance.re/climat/changement-climatique> (accessed 7.11.21).
- Miller, K.A., Miller, H.C., Moore, J.A., Mitchell, N.J., Cree, A., Allendorf, F.W., Sarre, S.D., Keall, S.N., Nelson, N.J., 2012. Securing the demographic and genetic future of tuatara through assisted colonization. *Conservation Biology* 26, 790–798.
- Mitchell, N.J., Allendorf, F.W., Keall, S.N., Daugherty, C.H., Nelson, N.J., 2010. Demographic effects of temperature-dependent sex determination: will tuatara survive global warming? *Global Change Biology* 16, 60–72.
- Mitchell, N.J., Janzen, F.J., 2010. Temperature-Dependent Sex Determination and Contemporary Climate Change. *Sexual Development* 4, 129–140. <https://doi.org/10.1159/000282494>
- Morris, W.F., Doak, D.F., 2002. Quantitative conservation biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Mrosovsky, N., 1982. Sex ratio bias in hatchling sea turtles from artificially incubated eggs. *Biological Conservation* 23, 309–314.
- Norbury, G., Reardon, J., Ludwig, K., 2014. Impacts of invasive house mice on post-release survival of translocated lizards. *New Zealand Journal of Ecology* 38, 6.
- Pike, D.A., Pizzatto, L., Pike, B.A., Shine, R., 2008. Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology* 89, 607–611.
- Pollock, K.H., 1982. A Capture-Recapture Design Robust to Unequal Probability of Capture. *The Journal of Wildlife Management* 46, 752–757. <https://doi.org/10.2307/3808568>
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Brownie, C., Hines, J.E., 1990. Statistical Inference for Capture-Recapture Experiments. *Wildlife Monographs* 3–97.
- Pontes-da-Silva, E., Magnusson, W.E., Sinervo, B., Caetano, G.H., Miles, D.B., Colli, G.R., Diele-Viegas, L.M., Fenker, J., Santos, J.C., Werneck, F.P., 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *Journal of Thermal Biology* 73, 50–60. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.01.013>
- Pradel, R., 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 703–709.
- Ream, C., Ream, R., 1966. The Influence of Sampling Methods on the Estimation of Population Structure in Painted Turtles. *The American Midland Naturalist* 75, 325–338. <https://doi.org/10.2307/2423395>
- Ringler, D., 2013. Écologie du rat noir (*Rattus rattus*) dans les îles tropicales et impacts sur les oiseaux marins implications pour la restauration écologique à la réunion et dans les îles éparses. Thèse de doctorat de l'Université de La Réunion. Ile de La Réunion, France.
- Rocha, S., Roesler, H., Gehring, P.-S., Glaw, F., Posada, D., Harris, D.J., Vences, M., 2010. Phylogenetic systematics of day geckos, genus *Phelsuma*, based on molecular and morphological data (Squamata: Gekkonidae). *Zootaxa* 2429, 1–28.
- Rodrigues, C.W., Angin, B., Besnard, A., 2021. Favoring recruitment as a conservation strategy to improve the resilience of long-lived reptile populations: Insights from a population viability analysis. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.8021>
- Roesch, M.A., Hansen, D.M., Cole, N.C., 2021. Understanding demographic limiting factors to species recovery: Nest-site suitability and breeding ecology of *Phelsuma guentheri* on Round Island, Mauritius. *Global Ecology and Conservation* 30, e01761.
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A.M., Bernard, R., Böhm, M., Castro-Herrera, F., Chirio, L., Collen, B., 2017. The global distribution of tetrapods reveals a need

- for targeted reptile conservation. *Nature Ecology & Evolution* 1, 1677–1682.
- Sakai, O., 2019. Population Density of a Clonal Gecko Species in Its Northernmost Range, the Ryukyus in Japan. *Current Herpetology* 38, 180–186.
- Salvidio, S., Oneto, F., 2008. Density regulation in the Mediterranean leaf-toed gecko *Euleptes europaea*. *Ecological Research* 23, 1051–1055. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0465-5>
- Sanchez, M., 2021. *Phelsuma inexpectata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T17450049A17450059. Downloaded on 05 September 2021.
- Sanchez, M., Caceres, S., 2019. Plan National d'Actions (PNA) en faveur des Geckos verts de La Réunion *Phelsuma borbonica* et *Phelsuma inexpectata*. NOI/ONCFS pour la DEAL Réunion. 173 pages + annexes.
- Sanchez, M., Caceres, S., 2011. Plan National d'Actions (PNA) en faveur du gecko vert de Manapany *Phelsuma inexpectata*. Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de La Réunion. NOI/ONCFS, 137 pp + annexes.
- Sanchez, M., Crechet, V., Saliman, M., 2015. Le gecko vert de Manapany, une espèce emblématique menacée d'extinction. *Info Nature*, 36: 4-12.
- Sanchez, M., Probst, J.-M., 2017. *Phelsuma borbonica* Mertens, 1966 (Sauria: Gekkonidae) sur l'île de La Réunion. Répartition et habitats naturels. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 162, 17–30.
- Sanchez, M., Probst, J.-M., 2011. Distribution and conservation status of the Manapany day gecko, *Phelsuma inexpectata* MERTENS, 1966, an endemic threatened reptile from Réunion Island (Squamata: Gekkonidae). *Cahiers scientifiques de l'océan Indien occidental* 2.
- Sanchez, M., Probst, J.-M., Deso, G., 2009. *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966 (Squamata : Gekkonidae) sur l'île de La Réunion : écologie, répartition et menaces. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 132, 43–69.
- Sarre, S., Wiegand, K., Henle, K., 1996. The Conservation Biology of a Specialist and a Generalist Gecko in the Fragmented Landscape of the Western Australian Wheatbelt, in: Settele, J., Margules, C., Poschlod, P., Henle, Klaus (Eds.), *Species Survival in Fragmented Landscapes*, The GeoJournal Library. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 39–51. https://doi.org/10.1007/978-94-009-0343-2_5
- Scharf, I., Feldman, A., Novosolov, M., Pincheira-Donoso, D., Das, I., Böhm, M., Uetz, P., Torres-Carvajal, O., Bauer, A., Roll, U., 2015. Late bloomers and baby boomers: ecological drivers of longevity in squamates and the tuatara. *Global Ecology and Biogeography* 24, 396–405.
- Seber, G.A., 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52, 249–259.

- Seber, G.A.F., 1982. The estimation of animal abundance and related parameters, 2nd edn. Macmillan, New York, USA.
- Shaffer, M., 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. *Viable populations for conservation* 69, 86.
- Shine, R., 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46, 92–100.
- Smith, A.L., Bull, C.M., Driscoll, D.A., 2012. Post-fire succession affects abundance and survival but not detectability in a knob-tailed gecko. *Biological Conservation* 145, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.10.023>
- Stamps, J., Tanaka, S., 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62, 33–40.
- Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D.M., Baret, S., Dupont, J., Cowling, R.M., 2005. An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-scale Conservation Priorities. *Biodiversity & Conservation* 14, 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>
- Tidemann, C.R., Yorkston, H.D., Russack, A.J., 1994. The diet of cats, *Felis catus*, on Christmas Island, Indian ocean. *Wildlife Research* 21, 279–285.
- Tingley, R., Meiri, S., Chapple, D.G., 2016. Addressing knowledge gaps in reptile conservation. *Biological Conservation*, 204, 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.021>
- Tonge, S., 1990. The past, present and future of the herpetofauna of Mauritius. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 25, 220–226.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P., 2013. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego, USA.
- Wedekind, C., 2002. Manipulating sex ratios for conservation: short-term risks and long-term benefits, in: *Animal Conservation Forum*. Cambridge University Press, pp. 13–20.
- Wessels, J.L., Carter, E.T., Hively, C.L., Hayter, L.E., Fitzpatrick, B.M., 2018. Population viability of nonnative Mediterranean house geckos (*Hemidactylus turcicus*) at an urban site near the northern invasion front. *Journal of Herpetology* 52, 215–222.
- White, G.C., Burnham, K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Wiegand, K., Sarre, S.D., Henle, K., Stephan, T., Wissel, C., Brandl, R., 2001. Demographic stochasticity does not predict persistence of gecko populations. *Ecological Applications* 11, 1738–1749.
- Wright, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97.

Table 1. Model parameters and initial abundances used in Population Viability Analysis (PVA) for two patches (A and B) of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population on Reunion Island under various scenarios without management action (S0 to S3), and with captive head-start program (SC). All parameters are expressed annually with associated standard errors in parentheses.

Parameter	Description	Scenario				
		S0	S1	S2	S3	SC
$\Phi^a_{JuF}, \Phi^a_{JuM}$	Survival of juveniles (females and males)	0.00	0.10	0.20	0.30	0.00
$\Phi^a_{SaF}, \Phi^a_{SaM}$	Survival of subadults (females and males)	0.10	0.20	0.30	0.40	0.10
$\Phi^a_{CJuF}, \Phi^a_{CJuM}$	Survival of captive juveniles (females and males)	–	–	–	–	0.80
$\Phi^a_{CSaF}, \Phi^a_{CSaM}$	Survival of captive subadults (females and males)	–	–	–	–	0.80
Φ^a_{AdF}	Survival of adult females	0.59 (0.052)	0.59 (0.052)	0.59 (0.052)	0.59 (0.052)	0.59 (0.052)
Φ^a_{AdM}	Survival of adult males	0.75 (0.050)	0.75 (0.050)	0.75 (0.050)	0.75 (0.050)	0.75 (0.050)
ci	Clutch size	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
cf	Clutch frequency	2	2	2	2	2
hs	Hatching success	0.78 (0.026)	0.78 (0.026)	0.78 (0.026)	0.78 (0.026)	0.78 (0.026)
fh	Proportion of adult females that lay	1	1	1	1	1
sr	Hatching sex-ratio	0.5	0.5	0.5	0.2, 0.3, 0.4, 0.5	0.2, 0.3, 0.4, 0.5
$N_{AdF PaA}$	Adult females, patch A	14	14	14	14	14
$N_{AdM PaA}$	Adult males, patch A	43	43	43	43	43
$N_{AdF PaB}$	Adult females, patch B	10	10	10	10	10
$N_{AdM PaB}$	Adult males, patch B	26	26	26	26	26
$N_{SaF}, N_{SaM PaA}$	Subadult females and males, patch A	0	0	0	0	0

$N_{\text{SaF}}, N_{\text{SaM PaB}}$	Subadult females and males, patch B	0	0	0	0	0
$N_{\text{JuF}}, N_{\text{JuM PaA}}$	Juvenile females and males, patch A	0	0	0	0	0
$N_{\text{JuF}}, N_{\text{JuM PaB}}$	Juvenile females and males, patch B	0	0	0	0	0

Table 2. Elasticities computed for both patches of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population on Reunion Island under scenario S3.

Parameter	Elasticity
Female subadult survival	0.19
Female adult survival	0.62
Male subadult survival	0
Male adult survival	0
Female fertility * female juvenile survival	0.19
Female fertility * male juvenile survival	0

Table 3. Reproductive values computed for both patches of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population on Reunion Island under scenario S3.

Class	Reproductive value
Female subadult	0.34
Female adult	0.66
Male subadult	0
Male adult	0

Figure non diffusable

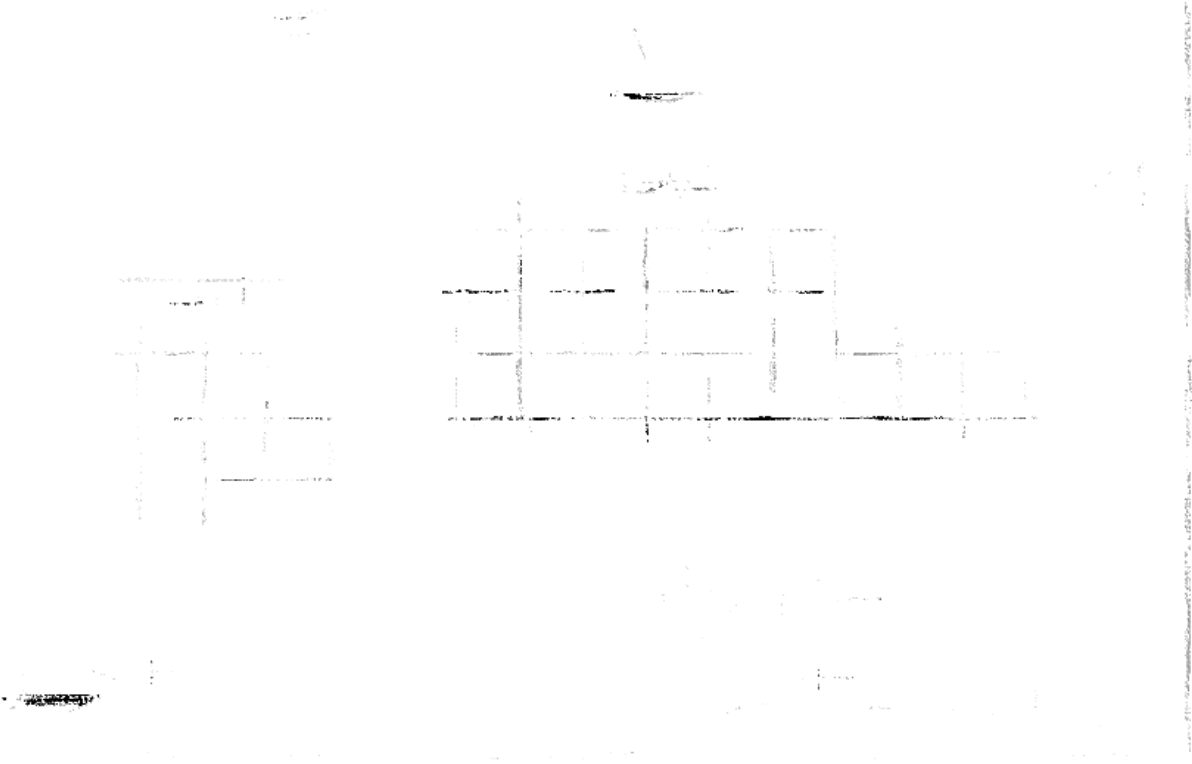


Fig. 1. Study area and population patches of Manapany day geckos (*Phelsuma inexpectata*) monitored on the rocky cliffs on the south of Reunion Island (Western Indian Ocean).

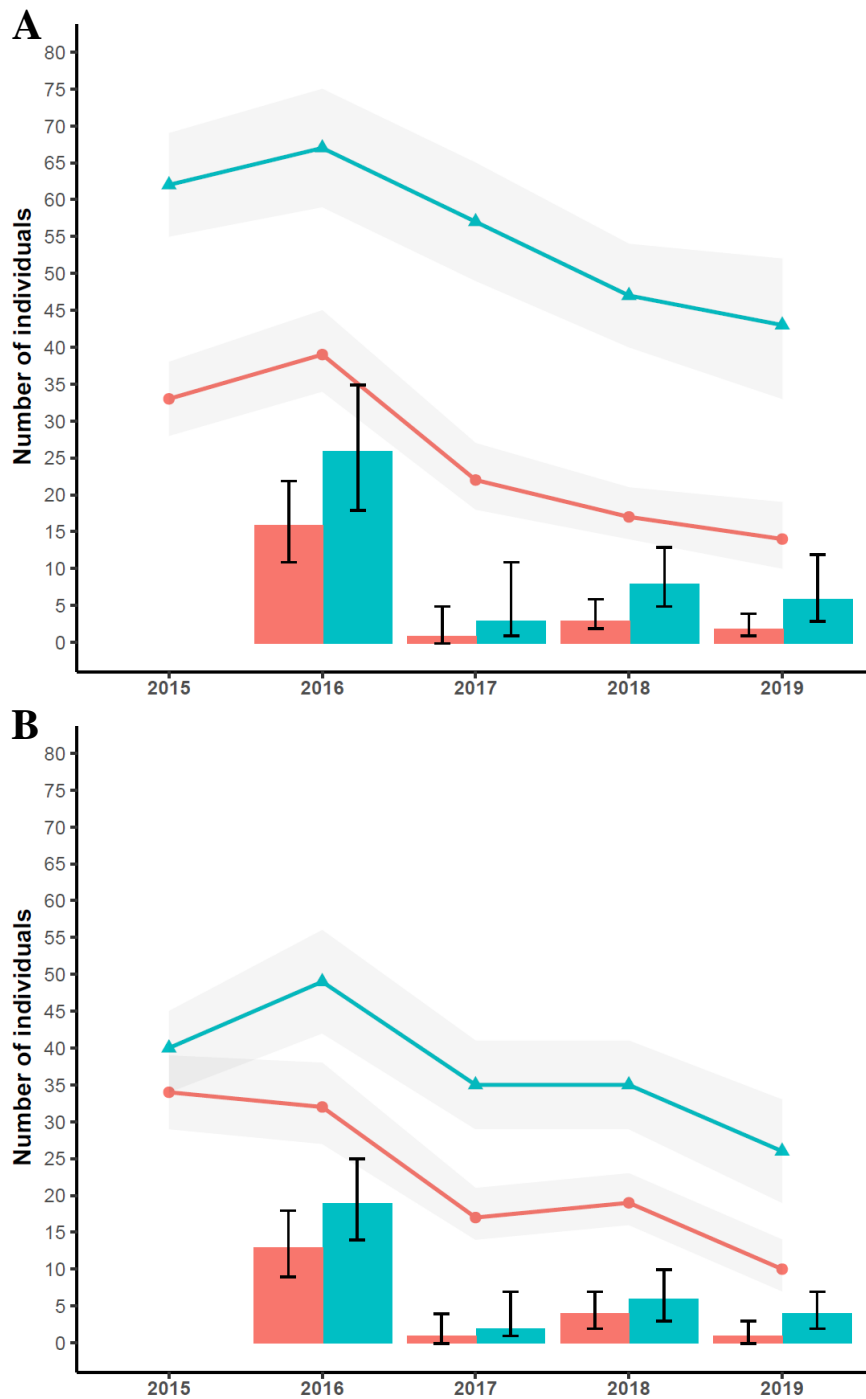


Fig. 2. Adult abundances (lines) and adult recruitments (rectangles) of Manapany day geckos (*Phelsuma inexpectata*) in population patch A (A) and B (B) during five years on Reunion Island estimated with Capture-Mark-Recapture method and Robust Design Huggins full likelihood Pradel model. Blue: males, red: females, shaded areas and black bars represent 95% CI.

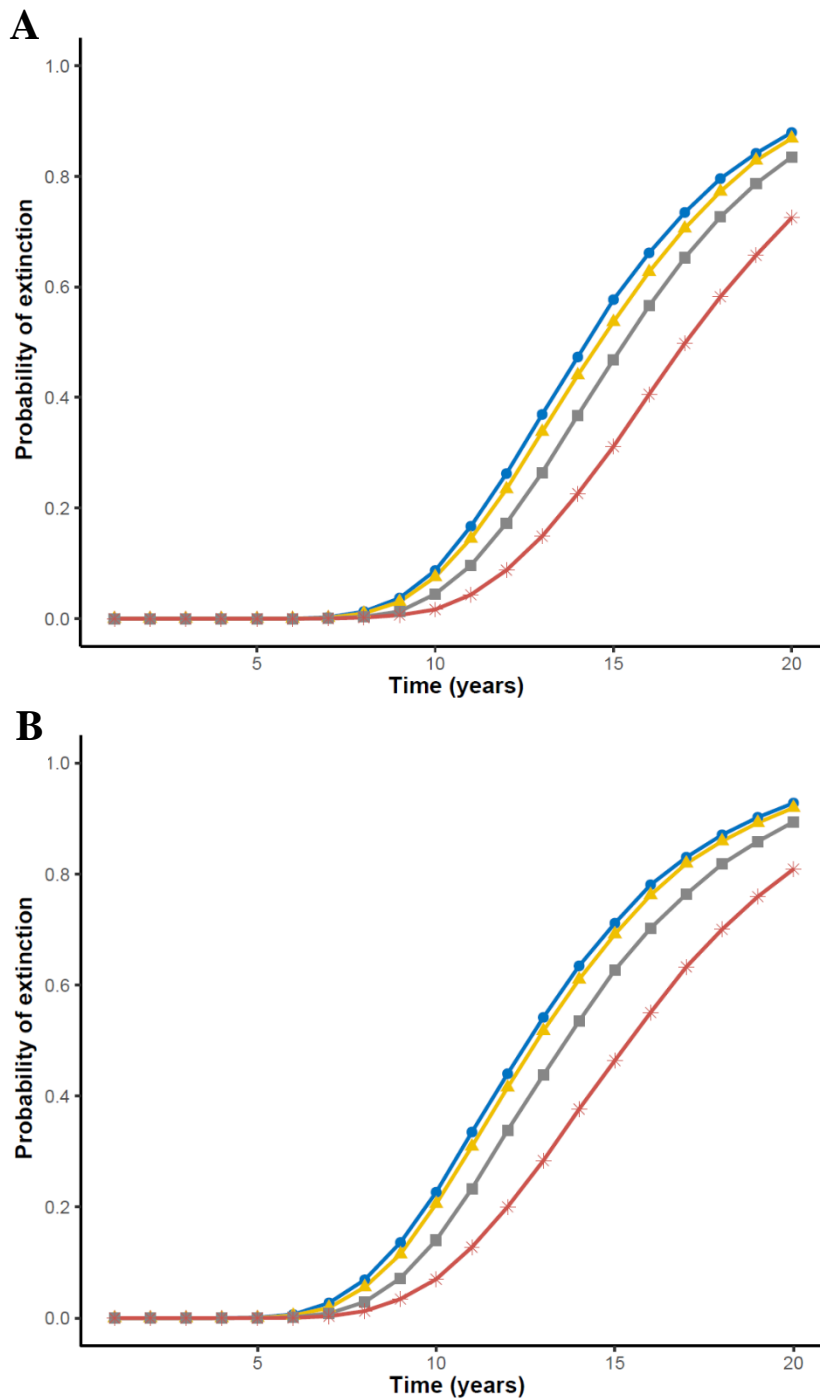


Fig. 3. Extinction probabilities of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population patch A (A) and B (B) over 20 years on Reunion Island estimated with Monte-Carlo method (10,000 simulations) under different stochastic scenarios (see Table 1 for details): S0 (blue close round), S1 (yellow triangle), S2 (gray square), and S3 (red cross).

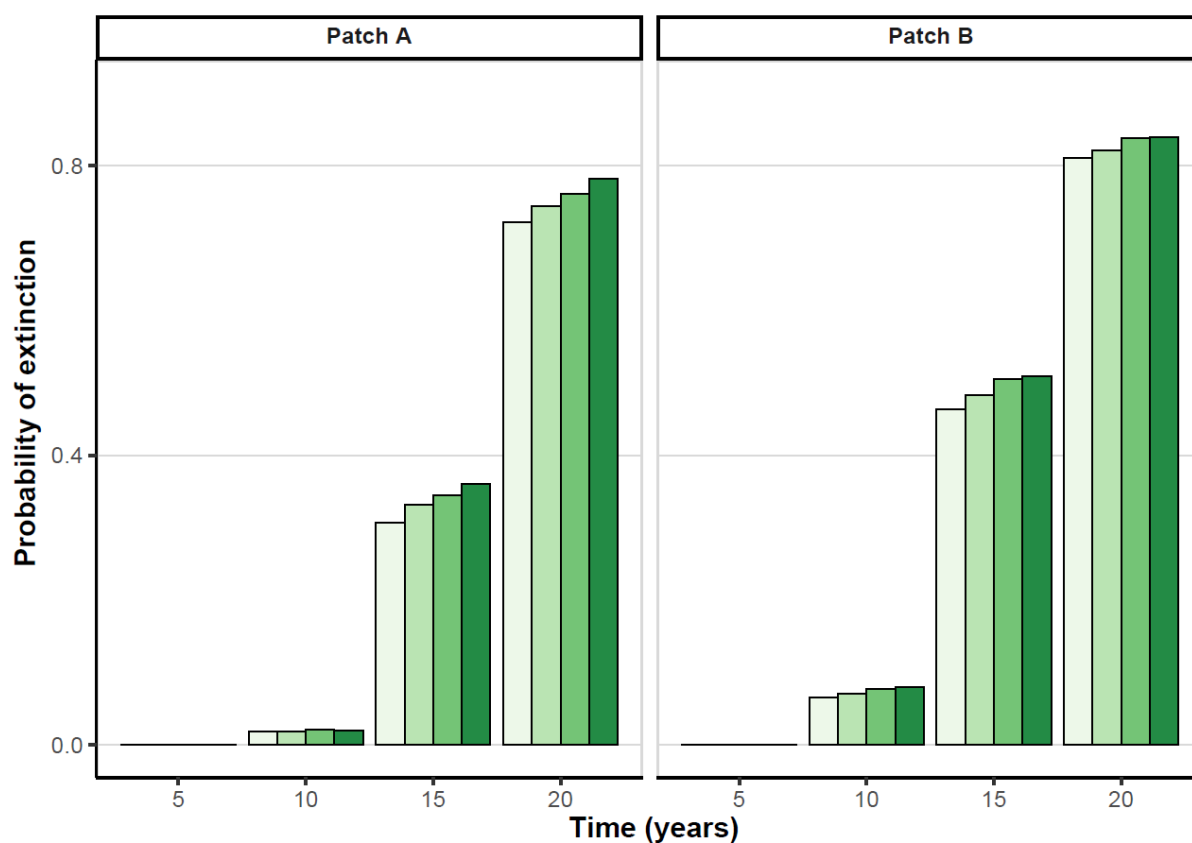


Fig. 4. Extinction probabilities of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population patch A and B over 20 years at five, 10, 15, and 20 years on Reunion Island estimated with Monte-Carlo method (10,000 simulations) under scenario S3 (see Table 1 for details) for different male biased hatchling sex-ratio: 0.2 (white), 0.3 (light green), 0.4 (green), and 0.5 (dark green).

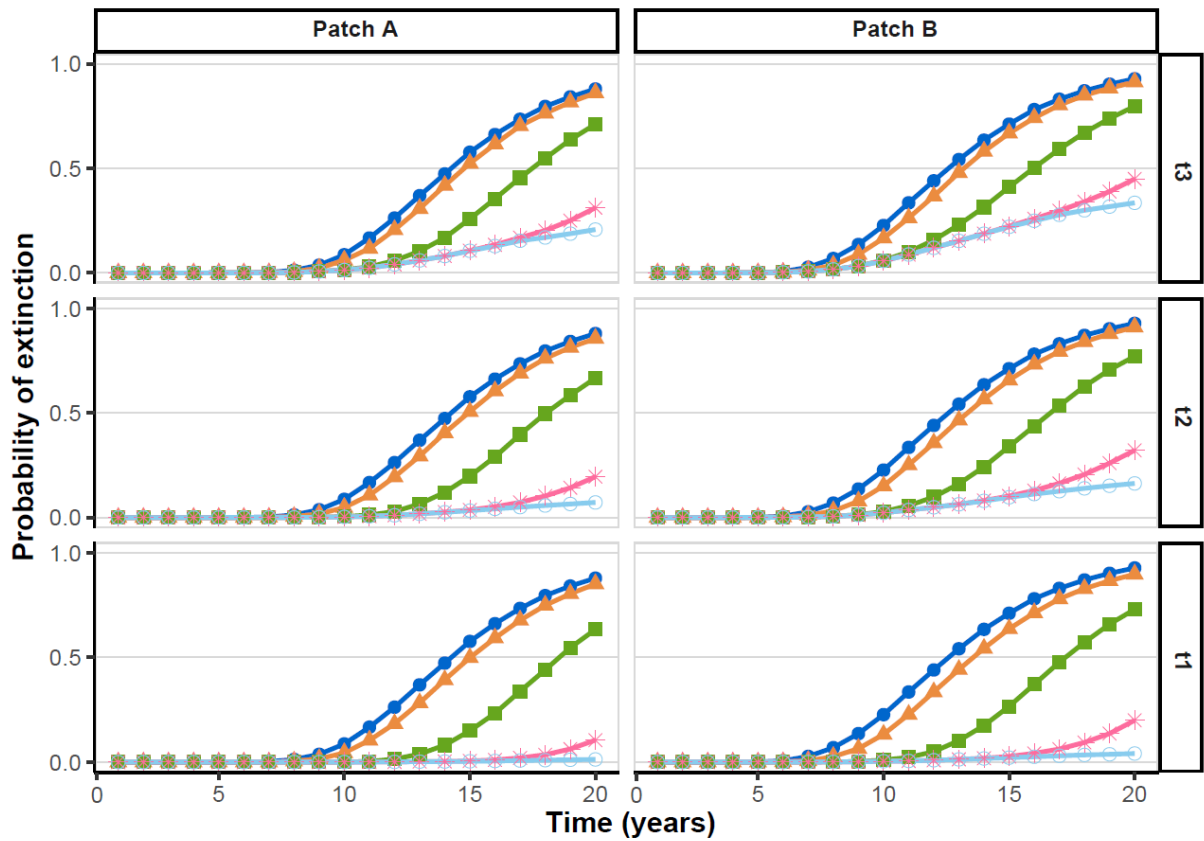


Fig. 5. Extinction probabilities of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population patch A and B over 20 years on Reunion Island estimated with Monte-Carlo method (10,000 simulations) under scenario S0 and SC (see Table 1 for details) for different captive head-start management strategies. Blue close round: no captive head-start program; orange triangle: harvest of juveniles during one year; green square: harvest of juveniles during five years; pink cross: harvest of juveniles during 10 years; and light blue open round: harvest of juveniles during 20 years. t1: start of captive head-start program at t_{+1} after October 2019; t2: start of captive head-start program at t_{+2} ; and t3: start of captive head-start program at t_{+3} .

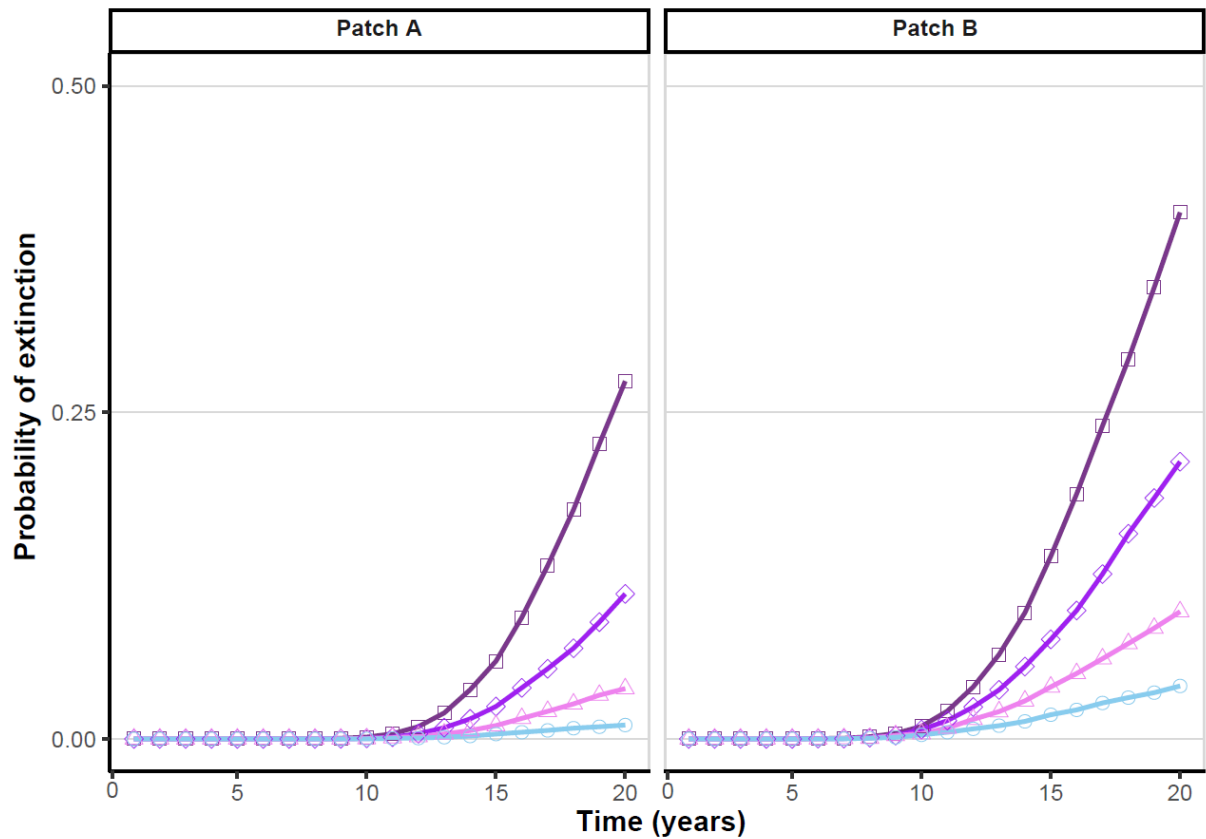


Fig. 6. Extinction probabilities of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population patch A and B over 20 years on Reunion Island estimated with Monte-Carlo method (10,000 simulations) under scenario SC (see Table 1 for details) for captive head-start program during 20 years from year t_{+1} after October 2019 and for different values of hatchling male biased sex-ratios. Dark purple square: 0.2 for sex-ratio rate; light purple rhombus: 0.3; light purple triangle: 0.4; and light blue open round: 0.5.

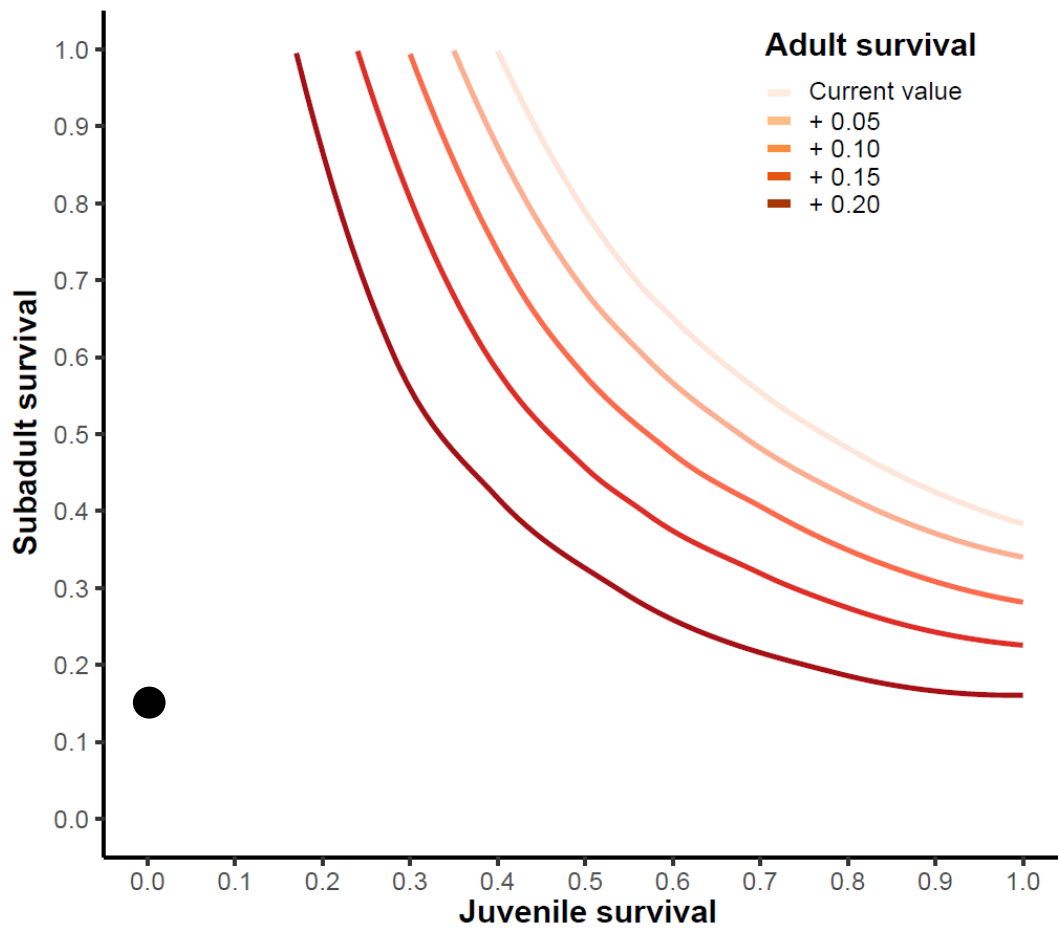
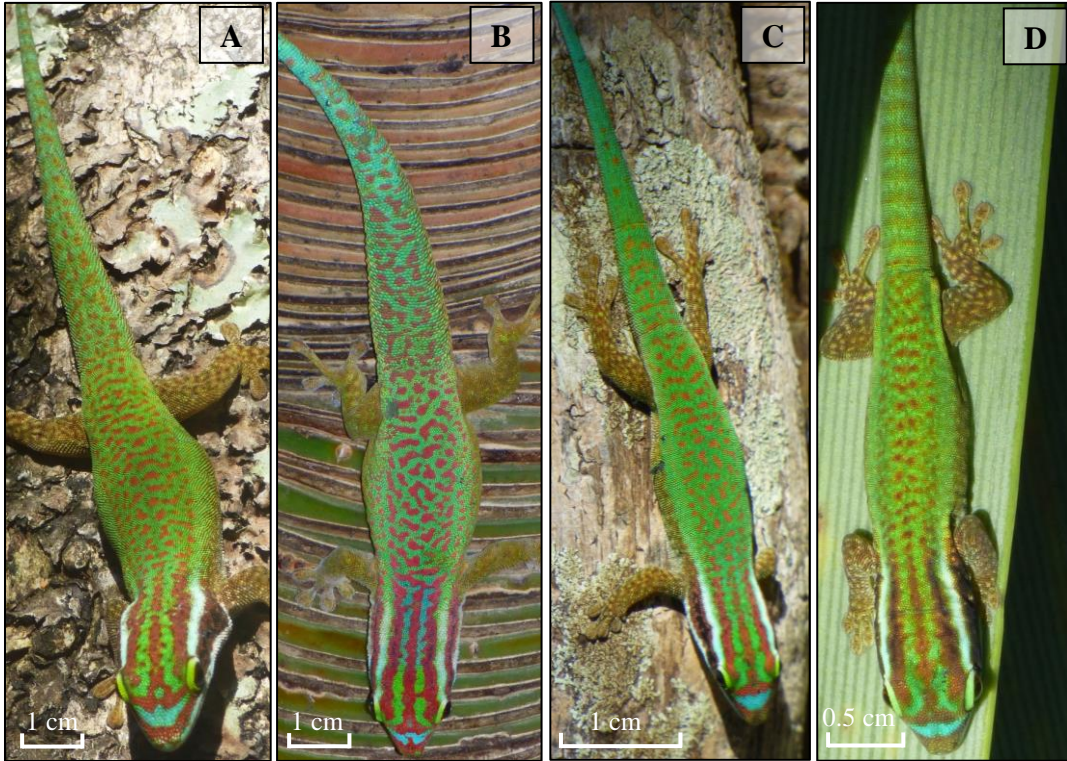
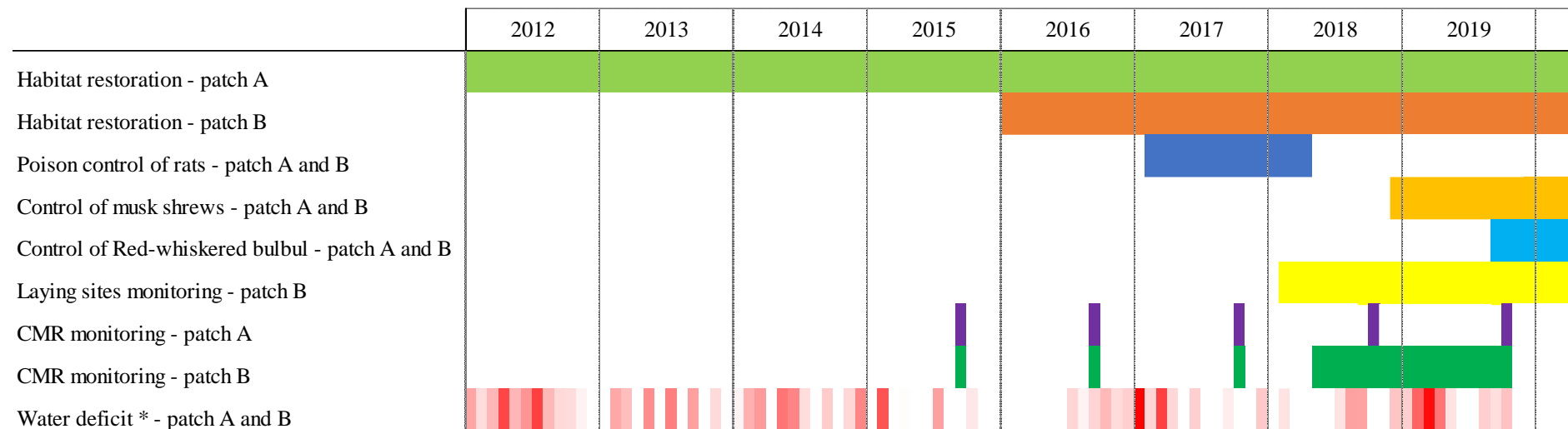


Fig. 7. Fitness landscape for the stochastic model of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) population patch B on Reunion Island (outcomes were similar for patch A). Isoclines correspond to the set of survival values of juveniles (< 1 year) and subadults (1-2 years) giving the stochastic growth rate (λ_s) equal to 1 according to the positive change in adult (> 2 years) survival rates compared to the current rates (adult male survival = 0.75; adult female survival = 0.59). Black point represents current survival values of juvenile and subadult geckos.

Supplementary material 1. Age classes and unique stable color pattern (red spots pattern on green ground from head to tail) on adult (> 2 years) female (A), adult male (B), subadult (1–2 years) (C), and juvenile (< 1 year) (D) of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) used as individual identification for the Capture-Mark-Recapture protocol.



Supplementary material 2. Calendar of management actions undertaken and monitoring on two patches of Manapany day geckos (*Phelsuma inexpectata*) studied on Reunion Island and month water deficit on study area (in millimeters).



* Water deficit on study area (data Météo France 2021): deficit of monthly cumulative precipitation heights in millimeters (mm) compared to the 20-year average (2000-2020) represented by a red color gradient from white (no deficit = 0 mm) to dark red (deficit = - 161 mm).

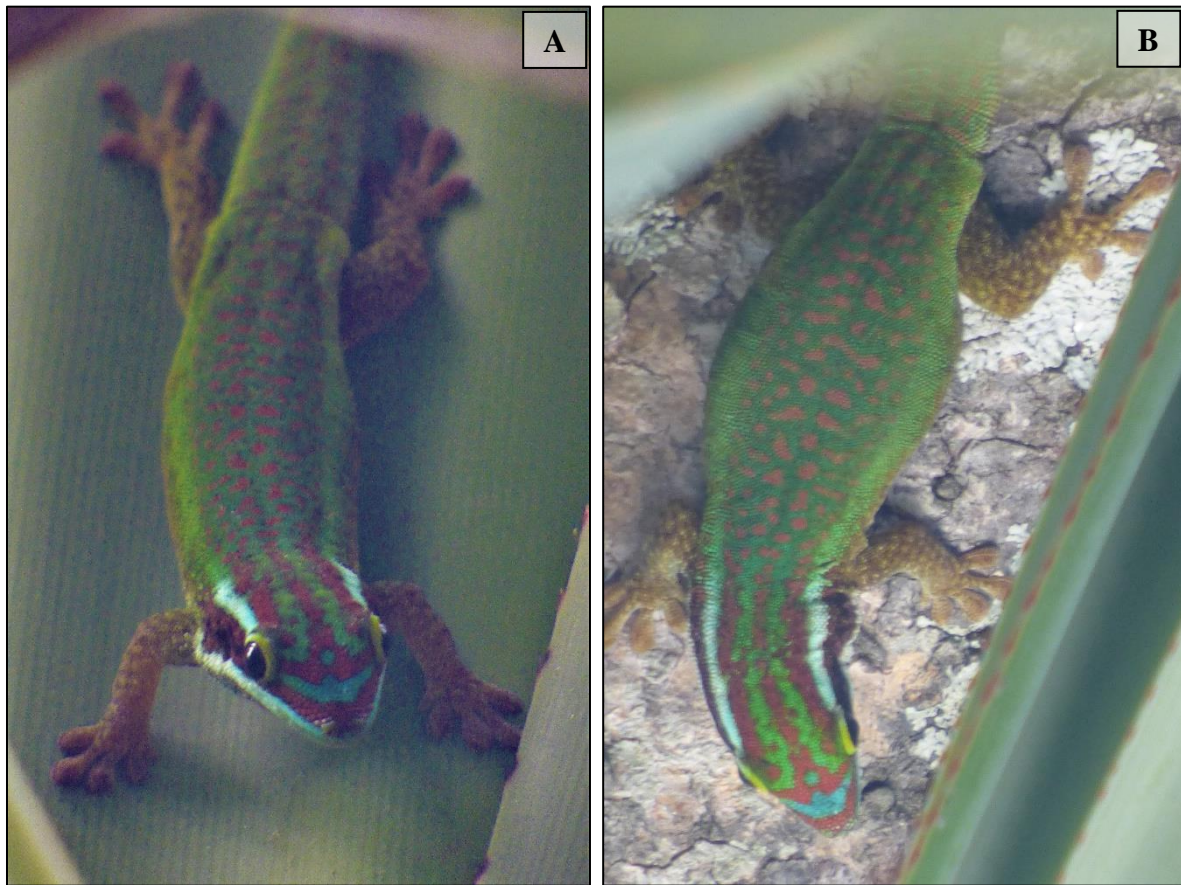
Supplementary material 3. Laying sites of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) in patch B on Reunion Island with eggs recently laid (white or light pink, A), old (covered with mold and with brown spots and presumably dead, B), and recently hatch (slit in the eggshell, C).



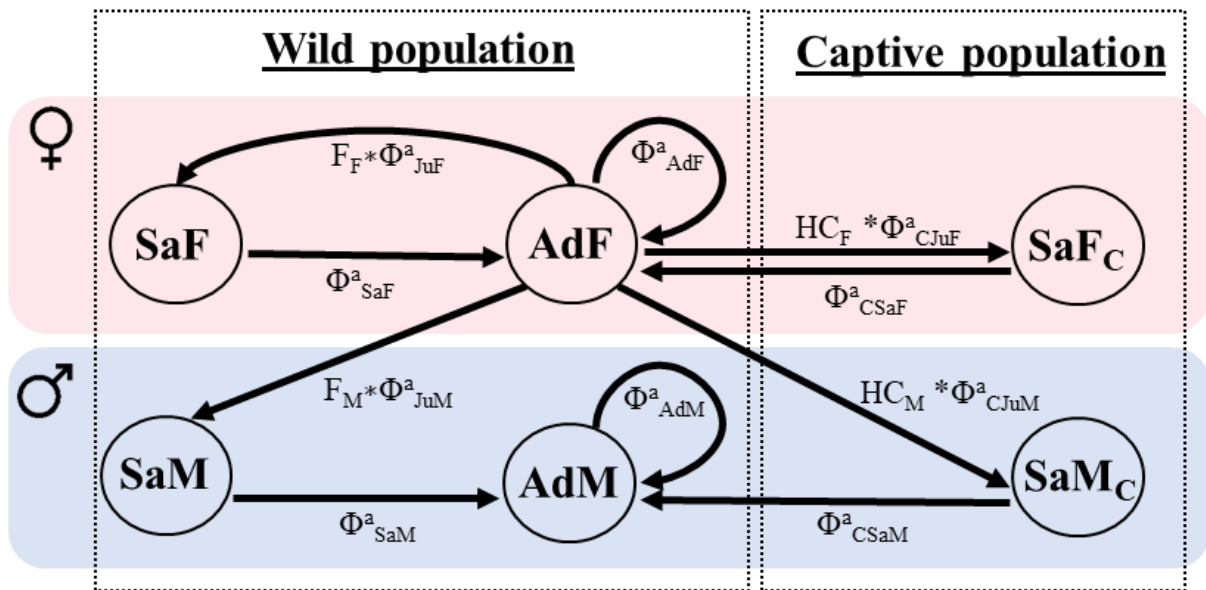
Supplementary material 4. Juvenile (< 2 months) of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) with no distinct and no stable color pattern for individual identification.



Supplementary material 5. Adult female (ID number: F126) of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) non-gravid (A) in June 2018 and gravid (B) in August 2018 in patch B on Reunion Island.



Supplementary material 6. Life cycle graphs of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) with annual transition (all parameters are expressed annually) and captive head-start program. SaF: subadult females in wild population; SaM: subadult males in wild population; AdF: adult females in wild population; AdM: adult males in wild population; SaFc: subadult females in captive population; SaMc: subadult males in captive population; $\Phi^{a_{JuF}}$ and $\Phi^{a_{JuM}}$ survival of juveniles (females and males) in wild population; $\Phi^{a_{SaF}}$ and $\Phi^{a_{SaM}}$: survival of subadults (females and males) in wild population; $\Phi^{a_{AdF}}$ and $\Phi^{a_{AdM}}$: survival of adults (females and males) in wild population; $\Phi^{a_{CJuF}}$ and $\Phi^{a_{CJuM}}$ survival of juveniles (females and males) in captive population; $\Phi^{a_{CSaF}}$ and $\Phi^{a_{CSaM}}$: survival of subadults (females and males) in captive population; F: fertility coefficient; HC: harvest coefficient of juveniles. $F_F = fh * cf * ci * sr * hs * (1 - he)$; $F_M = fh * cf * ci * (1 - sr) * hs * (1 - he)$; $HC_F = fh * cf * ci * sr * hs * he$ and $HC_M = fh * cf * ci * (1 - sr) * hs * he$; where fh: proportion of female hatchlings; cf: clutch frequency; ci: clutch size; sr: hatching sex-ratio; hs: hatching success and he: harvest eggs rate.



Supplementary material 7. Huggins Robust Design full likelihood Pradel candidate models (10 first among 790 models done) to estimate annual survival probabilities (Φ^a), seniority probabilities (γ), and capture probabilities (p) of adult Manapany day geckos (*Phelsuma inexpectata*) from the annual encounter histories in patch A and B on Reunion Island. Models are ranked by the lowest Akaike's Information Criterion adjusted for small sample sizes ($\Delta AICc$). Notation: (.) constant; (t) annual time-dependence; (/ Pa) patch effect; (/ Sex) sex effect; (tps) variation between all secondary samples; and (tp) variation between primary samples. We considered no recapture (c) effect on detection probabilities and we fixed $p=c$.

Model	$\Delta AICc$	AICc Weights	Likelihood	No. of parameter	Deviance
$\Phi^a_{(. / . Sex)} \gamma_{(t)} P_{(tps)}$	0.00	0.66	1.00	21	1622.50
$\Phi^a_{(. / . Sex)} \gamma_{(t / t Sex)} P_{(tps)}$	2.96	0.15	0.23	25	1617.04
$\Phi^a_{(. / . / . Pa Sex)} \gamma_{(t)} P_{(tps)}$	4.11	0.08	0.13	23	1622.41
$\Phi^a_{(t / t Sex)} \gamma_{(t)} P_{(tps)}$	5.28	0.05	0.07	27	1615.13
$\Phi^a_{(. / . Sex)} \gamma_{(t / t Pa)} P_{(tps)}$	6.77	0.02	0.03	25	1620.85
$\Phi^a_{(. / . / . Pa Sex)} \gamma_{(t / t Sex)} P_{(tps)}$	7.10	0.02	0.03	27	1616.95
$\Phi^a_{(t / t Sex)} \gamma_{(t / t Sex)} P_{(tps)}$	8.85	0.01	0.01	31	1610.16
$\Phi^a_{(. / . / . Pa Sex)} \gamma_{(t / t Pa)} P_{(tps)}$	10.73	0.00	0.00	27	1620.58
$\Phi^a_{(t / t Sex)} \gamma_{(t / t Pa)} P_{(tps)}$	12.18	0.00	0.00	31	1613.49
$\Phi^a_{(t)} \gamma_{(t)} P_{(tps)}$	13.10	0.00	0.00	23	1631.40

Supplementary material 8. Huggins Robust Design candidate models (10 first among 21 models done) to estimate monthly survival probabilities (Φ^m), temporary emigration (γ''), probabilities of remaining outside the sample (γ'), and capture probabilities (p) of adult Manapany day geckos (*Phelsuma inexpectata*) from the monthly encounter histories of adults in patch B on Reunion Island. Models are ranked by the lowest Akaike's Information Criterion adjusted for small sample sizes ($\Delta AICc$). Notation: (.) constant; (t) monthly time-dependence; (s) season (winters / summer) time-dependence; (/ Sex) sex effect; (tps) variation of capture between all secondary samples; (tp) variation of capture between primary samples; and ($\gamma'=\gamma''=0$) no emigration models. We considered no recapture (c) effect on detection probabilities and we fixed $p=c$.

Model	$\Delta AICc$	AICc Weights	Likelihood	No. of parameter	Deviance
$\Phi^m_{(. \text{ female/. male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tp)}$	0.00	0.42	1.00	20	5787.00
$\Phi^m_{(. \text{ female/s male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tp)}$	1.24	0.23	0.54	21	5786.16
$\Phi^m_{(s \text{ female/. male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tp)}$	1.25	0.23	0.53	21	5786.17
$\Phi^m_{(s \text{ female/s male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tp)}$	2.48	0.12	0.29	22	5785.31
$\Phi^m_{(t \text{ female/. male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tp)}$	21.89	0.00	0.00	36	5775.06
$\Phi^m_{(. \text{ female/. male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tps)}$	22.12	0.00	0.00	56	5731.44
$\Phi^m_{(. \text{ female/s male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tps)}$	23.53	0.00	0.00	57	5730.60
$\Phi^m_{(s \text{ female/. male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tps)}$	23.54	0.00	0.00	57	5730.61
$\Phi^m_{(. \text{ female/t male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tp)}$	24.20	0.00	0.00	36	5777.36
$\Phi^m_{(s \text{ female/s male Sex})} \gamma'=\gamma''=0 p_{(tps)}$	24.93	0.00	0.00	58	5729.76

Supplementary material 9. Huggins Robust Design candidate models to estimate monthly survival probabilities (Φ^m), temporary emigration (γ''), probabilities of remaining outside the sample (γ'), and capture probabilities (p) of monthly encounter histories of non-mature Manapany day geckos (*Phelsuma inexpectata*) in patch B on Reunion Island. Models are ranked by the lowest Akaike's Information Criterion adjusted for small sample sizes ($\Delta AICc$). Notation: (.) constant; (/ Age) age effect; (tps) variation between all secondary samples; (tp) variation between primary samples; ($\gamma'=\gamma''=0$) no emigration models; (Ju) juvenile; (Sa) subadult; and (Ad) adult. We considered no recapture (c) effect on detection probabilities and we fixed $p=c$.

Model	$\Delta AICc$	AICc Weights	Likelihood	No. of parameter	Deviance
$\Phi^m_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)} \gamma'=\gamma''=0 p_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)}$	0.00	0.69	1.00	6	538.74
$\Phi^m_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)} \gamma'=\gamma''=0 p_{(Ju/.Sa\ Ad\ Age)}$	1.63	0.31	0.44	5	542.58
$\Phi^m_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)} \gamma'=\gamma''=0 p_{(.Ju/tp\ Sa\ Ad\ Age)}$	18.22	0.00	0.00	22	515.27
$\Phi^m_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)} \gamma'=\gamma''=0 p_{(.Ju/tp\ Sa/tp\ Ad\ Age)}$	51.28	0.00	0.00	33	510.67
$\Phi^m_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)} \gamma'=\gamma''=0 p_{(.Ju/tps\ Sa\ Ad\ Age)}$	156.09	0.00	0.00	60	463.50
$\Phi^m_{(Ju/.Sa/.Ad\ Age)} \gamma'=\gamma''=0 p_{(.Ju/tps\ Sa/tps\ Ad\ Age)}$	760.92	0.00	0.00	93	453.94

1-2. EVIDENCE OF SEASONAL REPRODUCTION, LAYING SITE FIDELITY AND OVIPOSITION SYNCHRONICITY IN THE CRITICALLY ENDANGERED ENDEMIC MANAPANY DAY GECKO (*PHELSUMA INEXPECTATA*) OF REUNION ISLAND (WESTERN INDIAN OCEAN)

Arthur Choeur^{1,2}, Johanna Clémencet³, Matthieu Le Corre¹, and Mickaël Sanchez^{3,2}

¹ UMR ENTROPIE, Saint-Denis, La Réunion, France

² Nature Océan Indien, Petite-Île, La Réunion, France

³ UMR PVBMT, Saint-Denis, La Réunion, France

En révision mineure dans « Salamandra »

Abstract

The reproductive phenology of tropical geckos varies considerably between species. We investigated the reproductive timing of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*), a critically endangered tropical reptile endemic to Reunion Island (Western Indian Ocean). From February 2018 to August 2020 (30 months), we carried out monthly monitoring of laying sites. The Manapany day gecko showed seasonal reproductive pattern, from the mid of austral winter to the end of austral summer. We observed intra- and inter-annual synchrony of the oviposition in September. Seasonal reproductive pattern appears to be synchronized with optimal environmental conditions (temperatures, food resources) for egg and new-born survivals. Females laid their eggs in communal laying sites (up to 9 eggs) and showed inter-annual laying site fidelity (50 % of the laying sites being reused the second breeding season). Minimum and maximum incubation durations (\pm SE) were respectively 69 ± 4 days and 115 ± 4 days. Our study provides the first description of the Manapany day gecko reproduction in the wild and useful information to improve the conservation of this species.

Keywords: Breeding biology, incubation duration, laying site fidelity, oviposition synchrony, *Phelsuma inexpectata*, reproductive phenology, Reunion Island, tropical island gecko

Résumé

La phénologie de la reproduction des geckos tropicaux varie considérablement entre les espèces. Nous avons étudié le cycle de la reproduction du gecko vert de Manapany (*Phelsuma*

inexpectata), un reptile tropical en danger critique d'extinction endémique de l'île de La Réunion (océan Indien). De février 2018 à août 2020 (30 mois), nous avons réalisé un suivi mensuel des sites de pontes. La reproduction était saisonnière s'étalant de la seconde moitié de l'hiver austral à la fin de l'été austral. Nous avons observé une synchronisation journalière de l'oviposition durant le mois de septembre durant des deux saisons de reproduction. Ce patron saisonnier de la reproduction semble être synchronisé avec des conditions environnementales (températures, ressources alimentaires) favorables à la survie des œufs et des nouveau-nés. Les femelles ont déposé leurs œufs dans des sites de ponte communautaire (jusqu'à 9 œufs) et ont montré une fidélité à leur site de pontes d'une saison à l'autre (50 % des sites de ponte sont réutilisés). Les temps d'incubation minimum et maximum (\pm SE) étaient respectivement de 69 ± 4 jours et de 115 ± 4 jours. Notre étude fournit pour la première fois une description de la reproduction du gecko vert de Manapany en milieu naturel et des informations déterminantes pour sa conservation (ex. : période de suivi et de vulnérabilité, élevage en captivité).

Mots-clés : Biologie de la reproduction, durée d'incubation, fidélité au site de ponte, gecko insulaire tropical, île de La Réunion, phénologie de la reproduction, *Phelsuma inexpectata*, synchronie des pontes

1.2.1. Introduction

Reproductive phenology (i.e.: time of mating, egg production, laying, egg incubation and hatching) of tropical geckos varies considerably between species (VITT 1995, VITT & CALDWELL 2013). Some species breed seasonally (VINSON 1975, COLLI et al. 1997, MIRANDA & ANDRADE 2003), while others breed throughout the year (GARDNER 1984, VITT 1986, OTA 1994, ANJOS & ROCHA 2008). Timing of reproduction in lizards is related to biotic and abiotic determinants maximizing individual fitness (VITT 1990, COLLI 1991, WATLING et al. 2005, VITT & CALDWELL 2013). The observed phenological patterns may result of local environment conditions but may also reflect evolutionary histories of species (VITT & CALDWELL 2013). In tropical geckos, temperature, food resource and rainfall patterns are the main factors that explain reproductive phenology. Reproduction typically occurs virtually year-round in unseasonal environments and is concentrated during the hot and rainy months in seasonal regions (BAUER 2013).

The genus *Phelsuma* belongs to the family Gekkonidae, with 52 species distributed on most islands of the Western Indian Ocean (ROCHA et al. 2010). Oviparous and mainly arboreal, these geckos used cavities in tree trunks or rocks, leaf axes of palm species, or man-made

structures as oviposition sites (VINSON 1975, AUGROS et al. 2017, SANCHEZ & PROBST 2017). As “egg-gluer species”, the *Phelsuma* of the Mascarene Archipelago (Réunion, Mauritius, Rodrigues) glue their eggs in communal laying sites shared by several females (VINSON & VINSON 1969, VINSON 1975, GARDNER 1984, HENKEL & SCHMIDT 2000, GLAW & VENCES 2007, SANCHEZ & PROBST 2017, ROESCH et al. 2021). Their eggs have hard and calcified shells (GARDNER 1984). Despite many information available from captive breeding (reproduction behaviours, egg production duration, maximum reproductive effort per year, ...) (RUNDQUIST 1994, HENKEL & SCHMIDT 1995, HENKEL & SCHMIDT 2000, GLAW & VENCES 2007, BERGHOF 2014), the reproductive biology in natural habitats is poorly known for most species. In their native range in Round Island (Mauritius), VINSON (1975) suggested a seasonal summer breeding for the two species *Phelsuma guentheri* and *Phelsuma ornata*, while in the Seychelles, two other native species *Phelsuma sundbergi* and *Phelsuma astriata* have an unseasonal breeding cycle (GARDNER 1984). In Hawaii, both introduced Malagasy species, *Phelsuma grandis* and *Phelsuma laticauda*, also do not have definite seasonal reproductive cycle (GOLDBERG & KRAUS 2009, GOLDBERG 2011).

Here, we analysed the reproductive biology of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*), a critically endangered species endemic to the southern coast of Reunion Island (Western Indian Ocean) (AUSTIN et al. 2004, SANCHEZ 2021). This species is highly threatened by habitat loss and alien predators and competitors (SANCHEZ & PROBST 2011, CHOEUR et al. in prep, see **Chapter 1-1** and **Chapter 2-2**). Knowing the reproductive biology of the species in its natural habitat is a prerequisite to design adapted monitoring protocols and to implement conservation actions such as captive rearing or targeted alien species control (CHOEUR et al. in prep and see **Chapter 1-1**). In this context, we investigated the breeding phenology, incubation duration and laying site fidelity in this endemic and poorly known species.

1.2.2. Materials and methods

1.2.2.1. Species and study site

The Manapany day gecko is arboreal, insectivorous, nectarivorous and frugivorous. It is a diurnal gecko that can reach 13 cm at adult stage (SANCHEZ et al. 2009). In natural habitats, geckos are strongly associated with patches of native coastal vegetation (CHOEUR et al. in prep and see **Chapter 2-2**). Females lay one or two eggs per clutch inside cavities (tree trunks or rocks) or in the leaf axes of palm species (SANCHEZ et al. 2009, CHOEUR et al. in prep and see

Chapter 2-2). After hatching, the outer calcareous layer of the eggs remains stuck to the support for many years, facilitating the detection of old laying sites.

Our study was conducted in a population of geckos located on the southern coast of Reunion Island (21°06' S, 55°36'E). The population is limited to a small patch (0.24 ha) of native coastal vegetation (thickets of *Pandanus utilis*, *Scaevola taccada* and *Psiadia retusa*) surrounded by alien vegetation (thickets of *Schinus terebinthifolius* and *Flacourtia indica* among others). The population is monitored since 2015 and adult abundances are estimated to 35 (29–41 CI 95%) males and 19 (16–23) females in October 2018, and 26 (19–33) males and 10 (7–14) females in October 2019 (CHOEUR et al. in prep and see **Chapter 1-1**).

The climate of Reunion Island is seasonal and characterized by a hot and humid austral summer from November to April (mean monthly temperature: 26°C, mean monthly precipitation: 146 mm) and a dry austral winter with cooler temperatures from May to October (22°C, 96 mm) (METEO FRANCE 2021a). The cliffs where geckos live are orientated to the south, so the area receives more sun in austral summer (approximately 8 h) compared to the austral winter (approximately 5 h) (A. CHOEUR, unpublished data). During austral summer, the island is regularly impacted by tropical storms and cyclones (28 tropical cyclones from 2000 to 2021) (METEO FRANCE 2021b).

1.2.2.2. Field sampling

From February 2018 to August 2020, one observer searched for laying sites every month, with three consecutive daily visits per month. Each visit consisted of one hour of search/day. We defined a laying site as a site with eggs or traces of glued shells on a support. We defined a laying area as a group of laying sites at less than 4m from each other (e.g.: rocky block). We inspected the vegetation from the bottom to the top of the canopy and as many natural cavities as possible using a flashlight. Each laying area and site were identified in the field by a unique number (area) and letter (site). Some natural cavities without any traces of eggs but near a laying site were also monitored monthly. The content of laying site was photographed and each egg was identified by a unique number. Eggs were classified into two categories: (i) eggs recently laid (discovered the first time in an already known cavity, in that case the oviposition occurred between the previous monthly monitoring and the date of discovery of the egg) and (ii) eggs without information on the laying date (discovered the first time in a new cavity, the date of oviposition was therefore unknown). We assumed that an egg had hatched if it had a small crack in the shell characteristic of the hatching. We assumed that

an egg had not hatched if it has completely disappeared (supposedly destroyed by bad weather or predators).

1.2.2.3. Analyses

Our study includes two breeding seasons: austral summers 2018/2019 (BS1) and 2019/2020 (BS2). In order to describe reproduction phenology, we characterized three stages: (i) the oviposition period, beginning at the discovery of the first recently laid egg and ending at the discovery of the last recently laid egg, and (ii) the hatching period, beginning at the discovery of the first hatched egg and ending at the discovery of the last hatched egg. Based on the egg production duration in captivity of 30 days (BERGHOF 2014), we inferred the (iii) egg production period, beginning 30 days before the detection of the first recently laid egg and ending 30 days before the discovery of the last recently laid egg.

Given the monthly frequency of monitoring, we estimated a minimum and a maximum incubation duration of each egg that hatched. The minimum was the duration between the date of the discovery of the newly laid egg and the date of monitoring before the discovery of the hatched egg. The maximum was the duration between the date of the monitoring before the discovery of the newly laid egg and the date of the discovery of the hatched egg.

We estimated the proportion of laying sites reused from one season to the next and we studied the factors that may influence laying site fidelity (i.e.: reuse of laying site already used the previous year by population females). We compared hatching success of eggs laid during BS1 between reused and non-reused cavities with a Chi-Square Test of Independence. We compared the number of eggs laid during BS1 between reused and non-reused laying sites with a non-parametric Wilcoxon test. Statistical analyses were performed using R software (R CORE TEAM 2021) with a significance level of 0.05.

1.2.3. Results

We identified 25 laying sites (15 with eggs and 10 with traces of glued shells but without eggs) on 13 different laying areas (Table 1). The laying areas hosted between one to seven laying sites (mean: $1.92 \pm SD 1.71$ laying sites). We identified 67 eggs (55 recently laid and 12 without information on the laying date) of which 52 hatched and 15 disappeared.

During BS1, egg production occurred from August to November, oviposition from September to December and hatching from November to April. During BS2, eggs production occurred from August to September, oviposition from September to October and hatching from

December to February (Figure 1 and Table 1). For both breeding seasons, the majority of eggs were laid in September ($68.00 \pm \text{SE } 8.00\%$) and half of them hatched in December ($44.52 \pm \text{SE } 5.48\%$) (Figure 1). During BS1, 37% of the eggs laid in September were laid within 48h (three eggs in laying site 2A and four eggs in laying site 3A). During BS2, 22% of the eggs laid in September were laid within 24h (two eggs in laying site 1A and two eggs in laying site 3A).

During the 30 months survey, we discovered six laying sites with more than two new eggs recently laid (33% of laying events observed) and three of them had more than four new eggs (17% of laying events observed) (Table 1). Based on the egg production duration (around 30 days) and clutch size (maximum two eggs), these observations suggest that several females used the same communal laying site. Within a breeding season, the number of eggs laid per laying site was $3.53 \pm \text{SE } 0.56$ eggs (range 1 to 9 eggs) (Figure 2 and Table 1). In total, 40% of the laying sites hosted more than two eggs at the same time (Table 1). During one breeding season, one laying site had on average $10.52 \pm \text{SD } 7.33\%$ of the total eggs laid in the study area (range 2.94 to 27.27%).

The majority of the eggs (67.2%) were detected in laying sites that have already been used before (i.e.: harbouring initial traces of glued shells), while 16.4% of the eggs were detected in empty cavities (without initial traces). Concerning the 16.4% left, it could not have been possible to determine if the laying sites were reused or not, given that those eggs were discovered in new cavities that had never been inspected before. Among the laying sites used during BS1 ($N = 8$), 50% were reused during BS2. Hatching success during BS1 was not significantly different between reused (77% of success) and presumably non-reused laying sites (100% of success) (Chi-squared test; $\chi_1^2 = 0.30$, $P = 0.59$). The number of eggs laid during BS1 was significantly higher in laying sites reused during BS2 (Wilcoxon test; $W = 16.00$, $P = 0.027$).

Based on the 41 eggs monitored from laying until hatching, minimum and maximum incubation durations ($\pm \text{SE}$) were respectively 69 ± 4 days (min.-max.: 31-130 days) and 115 ± 4 days (min.-max.: 65-181 days) (Table 1). Minimum and maximum incubation durations between laying sites range respectively from 31 to 130 days and from 65 to 181 days.

1.2.4. Discussion

Our study provides the first description of breeding biology of the Manapany day gecko in their natural environment. The Manapany day gecko has a clear seasonal breeding regime from the mind of austral winter to the end of austral summer. As recorded in other tropical

reptiles (FITCH 1982, BROWN & SHINE 2006, RIGHI et al. 2012), this pattern appears to be synchronized with optimal abiotic and biotic conditions. Egg production and incubation begin respectively in August and September when annual temperatures and insolation increase (METEO FRANCE 2021a), which probably offers optimal conditions for embryogenesis and energetic needs (ZUG 1993). Like *Phelsuma borbonica* in Reunion Island, incubation occurs mainly before the cyclonic season (SANCHEZ & GÉRARD 2017) and this may be an adaptive strategy to avoid destruction of eggs (flooding of cavities, moisture due to heavy rains, strong winds that may destroy cavities in trees) (COLE et al. 2014, SANCHEZ & GÉRARD 2017). Hatching occurs during the wet season (November-April), when water and food resources (fruits of *P. utilis* and arthropods) are abundant for juveniles (LEVINGS & WINDSOR 1982, NICOLL 1982, A. CHOEUR, unpublished data). This abundant and accessible food resources may be beneficial to inexperienced new-borns but also to adult females which need to restore their body condition after egg production.

We observed intra- and inter-annual synchrony of the oviposition in September. For respectively BS1 and BS2, considering adult female abundance (19 in September 2018 and 10 in September 2019), clutch size (between one and two eggs) and the number of eggs laid over two days (seven eggs in September 2018 and four in September 2019), we can estimate that between 21-37% and 20-40% of the females laid their eggs in less than 48 hours in September. This very high synchrony was confirmed during the following breeding season (2020/2021, A. CHOEUR, unpublished data). Monthly oviposition synchrony has already been documented for other reptile species (BOCK & RAND 1989, BURGER & ZAPPALORTI 1992, WIEWANDT 1992). However, to our knowledge, it is the first time that oviposition synchrony is recorded in *Phelsuma* genus and, all at such a fine daily scale. This phenomenon could be initiated by environmental cues (e.g.: day-length, temperature) (OSADNIK 1984) and allow to match reproduction with optimal environmental conditions (BOCK & RAND 1989). Synchrony behaviour may also enhance survival of gravid females, eggs and new-borns through dilution effect (TURNER & PITCHER 1986).

Our study provides the first estimation of *P. inexpectata* incubation duration into the wild (69-115 days) and is similar to other *Phelsuma* species (GARDNER 1984, GLAW & VENCES 2007, ROESCH et al. 2021). Incubation duration seems to be different between laying sites (range 65-181 days) and may be due to temperature variations that may influence embryo development (ZUG 1993, KÖHLER 2005, ROESCH et al. 2021).

Females Manapany day gecko laid in communal laying sites as reported for this species in urban area (SANCHEZ et al. 2009) and for other *Phelsuma* species (VINSON & VINSON 1969,

VINSON 1975, GARDNER 1984, SANCHEZ & PROBST 2017, ROESCH et al. 2021). Reported to adult female abundance (10 females), our observations show that between 40 and 80% of the females laid their eggs in the same cavity in September 2019. Females also show strong laying site fidelity as previously reported in Gekkota (HENKEL & SCHMIDT 1995, SOMAWEERA 2009, BAUER 2013, DAS et al. 2018) but to a lesser extent for *Phelsuma* genus (SANCHEZ & PROBST 2009). However, we do not know whether the same females used the same laying sites, but it is very likely given the low number of laying sites identified. Fidelity and communal laying sites could be explained by adaptive advantages involving survival benefits to females, eggs, and/or new-borns. These behaviours may be crucial for oviparous species without parental care (DOODY et al. 2009). Communal laying sites also confer a thermal advantage in ectotherms providing stable and optimal abiotic conditions (especially temperature) for embryo growth (HÅKANSSON & LOMAN 2004). On the other hand, communal laying sites could have a dilution effect on predators, particularly effective when laying and hatching are synchronized (TURNER & PITCHER 1986, GRAVES & DUVALL 1995). Communal laying and site fidelity may also avoid inbreeding through temperature dependent sex determination (most new-borns from the same laying site having more chance to be of the same sex) (SHINE 1999). It may also be explained by the use of common conspecific cues to assess the quality of a laying site (DOODY et al. 2009). These behaviours may be advantageous in terms of energy and time expenditure (to search for a site), and in terms of survival of the eggs (GIRALDEAU et al. 2002, DOODY et al. 2009). However, our results indicate that hatching success is not greater in cavities reused from one season to the next. Studies over a longer time period and on more laying-sites would be required to investigate this question. Several authors also suggested that in some reptile species, females may be genetically programmed to lay their eggs to their natal birth sites (BROWN & SHINE 2007, WEBB et al. 2008). Apart from adaptive hypotheses, the scarcity of suitable nesting sites may be an alternative hypothesis to explain these reproductive behaviours (DOODY et al. 2009, INEICH 2010, SANCHEZ & PROBST 2017). However, it appears unlikely that *P. inexpectata* suffers from laying site limitation because rock cavities are abundant across our study area and several laying sites were not reused from one year to the next.

In conclusion, our study shows a very synchronous and seasonal breeding, communal laying sites and laying site fidelity for the Manapany day gecko. These results will be very useful for designing adapted conservation actions in the field (timing of predator control for instance) and for designing monitoring protocols of the breeding and survival parameters (hatching success, reproductive effort, new-born and female survivals). They will be also very

useful for implementing adapted captive rearing program of new-borns (CHOEUR et al. in prep and see **Chapter 1-1**).

Acknowledgments

We are grateful to the members of the NGO "Nature Océan Indien" for their involvement in this study. A. CHOEUR benefited from a Ph.D. grant given by the Région Réunion and the European Social Fund (ESF, convention DIREC/20171385). This research funded by DEAL-Réunion and Conservatoire du Littoral, Antenne océan Indien.

Author Contributions

Funding: MS, AC, MLC; Conceptualization: AC; Field sampling: AC, MS; Analysis: AC; Interpretation: AC, MS, JC, MLC; Writing, review and editing: AC, MS, JC, MLC.

References

- ANJOS, L. A. & C. F. D. ROCHA (2008): Reproductive ecology of the invader species gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* in an area of southeastern Brazil. – *Iheringia. Série Zoologia*, **98**: 205–209, DOI: 10.1590/S0073-47212008000200006
- AUGROS, S., L. FAIPOUX, M. BODIN, A. LE GOFF, M. SANCHEZ & J. CLEMENCET (2017): Evidence of anthropogenic habitats colonization by the Réunion day gecko *Phelsuma borbonica* (Mertens, 1966) (Réunion Island, France): conservation implications. – *Herpetology Notes*, **10**: 563–571.
- AUSTIN, J. J., E. N. ARNOLD & C. G. JONES (2004): Reconstructing an island radiation using ancient and recent DNA: the extinct and living day geckos (*Phelsuma*) of the Mascarene islands. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**: 109–122, DOI: 10.1016/j.ympev.2003.07.011
- BAUER, A. M. (2013): *Geckos: The animal answer guide*. – JHU Press, Baltimore, 176 pp.
- BERGHOF, H.-P. (2014): *Taggeckos. Die gattung Phelsuma. Pflege und vermehrung*. – NTV Natur und Tier-Verlag, Münster, 142 pp.
- BOCK, B. C. & A. S. RAND (1989): Factors influencing nesting synchrony and hatching success at a green iguana nesting aggregation in Panama. – *Copeia*, **1989**: 978–986, DOI:10.2307/1445983
- BROWN, G. P. & R. SHINE (2007): Like mother, like daughter: inheritance of nest-site location in snakes. – *Biology Letters*, **3**: 131–133, DOI:10.1098/rsbl.2006.0605
- BROWN, G. P. & R. SHINE (2006): Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an

- australian snake. – *Ecology*, **87**: 133–143, DOI:10.1890/04-1882
- BURGER, J. & R. T. ZAPPALORTI (1992): Philopatry and nesting phenology of pine snakes *Pituophis melanoleucus* in the New Jersey Pine Barrens. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**: 331–336, DOI:10.1007/BF00170599
- COLE, N., M. GODER, D. VENCATASAMY, R. MOOTOOCURPEN, A. LE FLOHIC GILLIES, S. HERBERT, F. GAMBLE, B. RAMEN, D. RAMJEEAWON & V. NUNDLAUL (2014): Restoration of island ecosystems in Mauritius: the Mauritius reptile recovery programme annual report 2014. – Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey, Channel Islands. 54 pp. Unpublished report.
- COLLI, G. R. (1991): Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the cerrado of central Brazil. – *Copeia*, **1991**: 1002–1012, DOI:10.2307/1446095
- COLLI, G. R., A. K. PERES & M. G. ZATZ (1997): Foraging mode and reproductive seasonality in tropical lizards. – *Journal of Herpetology*, **31**: 490–499, DOI:10.2307/1565600
- DAS, U. K., S. K. BEHERA, A. P. DASH & B. B. BEHERA (2018): Ecological status of Indian golden rock gecko, *Calodactylodes aureus* (Beddome, 1870) in lakhari valley wildlife sanctuary and around Mahendragiri hills of South Odisha, India. – *International Journal of Multidisciplinary Research and Development*, **5**: 53–60.
- DOODY, J. S., S. FREEDBERG & J. S. KEOGH (2009): Communal egg-laying in reptiles and amphibians: evolutionary patterns and hypotheses. – *The Quarterly Review of Biology*, **84**: 229–252, DOI:10.1086/605078
- FITCH, H. S. (1982): Reproductive cycles in tropical reptiles. – *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, **96**: 1–53.
- GARDNER, A. S. (1984): The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. – Ph.D. Dissertation, University of Aberdeen, Aberdeen.
- GIRALDEAU, L.-A., T. J. VALONE & J. J. TEMPLETON (2002): Potential disadvantages of using socially acquired information. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **357**: 1559–1566, DOI:10.1098/rstb.2002.1065
- GLAW, F. & M. VENCES (2007): A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar, 3rd ed. – Vences and Glaw Verlag, Cologne, Germany, 496 pp.
- GOLDBERG, S. R. (2011): Notes on reproduction of the Gold Dust Day Gecko, *Phelsuma laticauda* (Gekkonidae) from Hawaii. – *Current herpetology*, **30**: 79–81, DOI:10.5358/hsj.30.79
- GOLDBERG, S. R. & F. KRAUS (2009): Notes on reproduction of the introduced Madagascar Day Gecko, *Phelsuma grandis* (Squamata: Gekkonidae) in Hawaii. – *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, **45**: 73–75.

- GRAVES, B. M. & D. DUVALL (1995): Aggregation of squamate reptiles associated with gestation, oviposition, and parturition. – *Herpetological Monographs*, **9**: 102–119, DOI:10.2307/1466999
- HÅKANSSON, P. & J. LOMAN (2004): Communal spawning in the common frog *rana temporaria*– egg temperature and predation consequences. – *Ethology*, **110**: 665–680, DOI:10.1111/j.1439-0310.2004.01017.x
- HENKEL, F. W. & W. SCHMIDT (1995): Geckoes: biology, husbandry, and reproduction. – Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 237 pp.
- HENKEL, F.-W. & W. SCHMIDT (2000): Amphibians and reptiles of Madagascar and the Mascarene, Seychelles, and Comoro Islands. – Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 316 pp.
- INEICH, I. (2010): How habitat disturbance benefits geckos: conservation implications. – *Comptes Rendus Biologies*, **333**: 76–82, DOI:10.1016/j.crv.2009.11.005
- KÖHLER, G. (2005): Incubation of reptile eggs: basics, guidelines, experiences. – Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 228 pp.
- LEVINGS, S. C. & D. M. WINDSOR (1982): Seasonal and annual variation in litter arthropod populations (Forest, Barro Colorado Island, Panama). – pp. 355–387 in: Leigh, E. G., A. S. Rand & D. M. Windsor (eds): *The ecology of a tropical rain forest*. – Smithsonian Institution, Washington.
- METEO FRANCE (2021a): Temperatures and precipitations on Reunion Island. – Données Publiques de Météo-France, available at: <https://donneespubliques.meteofrance.fr/>
- METEO FRANCE (2021b): Cyclonic activity on Reunion Island. – Météo France, La Réunion, available at: <http://www.meteofrance.re/publications>
- MIRANDA, J. P. & G. V. ANDRADE (2003): Seasonality in diet, perch use, and reproduction of the gecko *Gonatodes humeralis* from Eastern Brazilian Amazon. – *Journal of Herpetology*, **37**: 433–438, DOI:10.1670/0022-1511(2003)037[0433:SIDPUA]2.0.CO; 2
- NICOLL, M. E. (1982): Reproductive ecology of *Tenrec ecaudatus* (Insectivora: Tenrecidae) in the Seychelles. – Ph.D. Dissertation, University of Aberdeen, Aberdeen.
- OSADNIK, G. (1984): An investigation of egg laying in *Phelsuma* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). – *Amphibia-Reptilia*, **5**: 125–134, DOI:10.1163/156853884X-005-02-07
- OTA, H. (1994): Female reproductive cycles in the northernmost populations of the two gekkonid lizards, *Hemidactylus frenatus* and *Lepidodactylus lugubris*. – *Ecological Research*, **9**: 121–130, DOI:10.1007/BF02347487
- R CORE TEAM. (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, – R Core Team, Vienna, Austria.

- RIGHI, A. F., L. B. NASCIMENTO & C. A. B. GALDINO (2012): Seasonal reproduction in the rock gecko *Phyllopezus pollicaris* from a rock field habitat in southeastern Brazil. – *Journal of Herpetology*, **46**: 632–636, DOI:10.1670/11-210
- ROCHA, S., H. ROESLER, P.-S. GEHRING, F. GLAW, D. POSADA, D. J. HARRIS & M. VENCES (2010): Phylogenetic systematics of day geckos, genus *Phelsuma*, based on molecular and morphological data (Squamata: Gekkonidae). – *Zootaxa*, **2429**: 1–28.
- ROESCH, M. A., D. M. HANSEN & N. C. COLE (2021): Understanding demographic limiting factors to species recovery: nest-site suitability and breeding ecology of *Phelsuma guentheri* on Round Island, Mauritius. – *Global Ecology and Conservation*, e01761, DOI: 10.1016/j.gecco.2021.e01761
- RUNDQUIST, E. M. (1994): Day geckos. T.F.H. – T. F. H. publications Inc, Neptune City, 65 pp.
- SANCHEZ, M. (2021): *Phelsuma inexpectata*. – The IUCN red list of threatened species 2021: e.T17450049A17450059. Downloaded on 05 September 2021.
- SANCHEZ, M. & A. GÉRARD (2017): Le gecko vert de Bourbon *Phelsuma borbonica* suivi de la reproduction et évaluation de la prédation des œufs par les rats en milieu naturel. Rapport Final. – Rapport Nature Océan Indien pour le Parc national de La Réunion. La Réunion. 24 pp. Unpublished report.
- SANCHEZ, M. & J.-M. PROBST (2011): Distribution and conservation status of the Manapany day gecko, *Phelsuma inexpectata* MERTENS, 1966, an endemic threatened reptile from Réunion Island (Squamata: Gekkonidae). – *Cahiers scientifiques de l’océan Indien occidental*, **2**: 13–28.
- SANCHEZ, M. & J.-M. PROBST (2009): Note brève : observation d’une ponte communale exceptionnelle chez le gecko vert de Manapany, *Phelsuma inexpectata* (Mertens, 1966) (Sauropsides : Sauria : Gekkonidae). – *Bulletin Phaethon*, **29**:12–15.
- SANCHEZ, M. & J.-M. PROBST (2017): *Phelsuma borbonica* Mertens, 1966 (Sauria : Gekkonidae) sur l’île de La Réunion. II. Écologie et éthologie. – *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **163**: 35–52.
- SANCHEZ, M., J.-M. PROBST & G. DESO (2009): *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966 (Squamata : Gekkonidae) sur l’île de La Réunion : écologie, répartition et menaces. – *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **132**: 43–69.
- SHINE, R. (1999): Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? – *Trends in Ecology & Evolution*, **14**: 186–189, DOI:10.1016/S0169-5347(98)01575-4
- SOMAWEERA, R. (2009): Reproductive ecology of the Kandyan Day Gecko, *Cnemaspis kandiana*, in Gannoruwa Forest Reserve. – *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, **37**: 13–22.
- TURNER, G. F. & T. J. PITCHER (1986): Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and

- dilution. – *The American Naturalist*, **128**: 228–240, DOI:10.1086/284556
- VINSON, J. M. (1975): Notes on the reptiles of Round Island. – *Bulletin of the Mauritius Institute*, **8**: 49–67.
- VINSON, J. & J.-M. VINSON (1969): The saurian fauna of the Mascarene Islands. – *Mauritius Institute Bulletin*, **6**: 203–320.
- VITT, L. J. (1986): Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. – *Copeia*, **3**: 773–786.
- VITT, L. J. (1995): The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. – *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, **1**: 1–29.
- VITT, L. J. (1990): The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. – *Paéis Avulsos de Zoologia*, **37**: 107–123.
- VITT, L. J. & J. P. CALDWELL (2013): *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. – Academic Press, San Diego, 773 pp.
- WATLING, J. I., J. H. WADDLE, D. KIZIRIAN & M. A. DONNELLY (2005): Reproductive phenology of three lizard species in Costa Rica, with comments on seasonal reproduction of neotropical lizards. – *Journal of Herpetology*, **39**: 341–348, DOI:10.1670/80-02A.1
- WEBB, J. K., D. A. PIKE & R. SHINE (2008): Population ecology of the velvet gecko, *Oedura lesueurii* in south eastern Australia: implications for the persistence of an endangered snake. – *Austral Ecology*, **33**: 839–847, DOI:10.1111/j.1442-9993.2008.01852.x
- WIEWANDT, T. A. (1992): Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. – pp. 119–141 in: Burghardt, G. M. & A. S. Rand (eds): *Iguanas of the World: their behavior, ecology, and conservation*, Noyes, Park Ridge, New Jersey.
- ZUG, G. R. (1993): *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. – Academic Press Inc, San Diego.

Table 1. Monthly monitoring of laying sites of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) in a wild population of the Southern Reunion Island from February 2018 to August 2020. Red dots represent eggs recently laid, white dots represent incubating eggs, grey dots represent eggs hatched, black dots represent eggs with uncertain hatch date. Grey and hatched areas represent the periods during which the laying sites were monitored for respectively sites with traces of glued shells and no trace of glued shells. White areas represent the periods during which the laying site was not monitored. ID: identification code where the number indicates laying area and letter laying site; Tot. eggs: number of eggs laid (BS1: breeding season 1, BS2: breeding season 2); Hat. Suc.: hatching success (%); Max. inc. tim.: maximum incubation time (days).

ID	2018												2019												2020												Tot. Eggs			Hat. Suc.			Max. inc. tim.		
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	BS1	BS2	Tot.	BS1	BS2	All	BS1	BS2	All					
1A							•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•							9	8	17	78	100	88	111	141	127						
1B							•				•																			2	0	2	100		100	107		107							
1C																				•	•	•	•	•						0	2	2		100	100		90	90							
1D																			•	•	•	•	•	•						0	1	1		100	100		150	150							
1E																														0	0	0													
1F																														0	0	0													
1G																														0	0	0													
2A							•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•						6	4	10	83	100	90	92,2	112	101							
2B								•			•			•																1	0	1	100		100	181		181							
2C																														0	0	0													
3A							•	•	•	•	•																			4	4	8	50	0	25	65		65							
3B																														1	0	1	100		100										
3C																														0	2	2		50	50										
4A								•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•						3	4	7	100	100	100	101	122	112							
5A																														0	1	1	100		100										
6A																														7	0	7	71		71										
7A																														0	2	2		100	100										
7B																														0	0	0													
8A																														0	2	2		100	100		121	121							
9A																														0	4	4		25	25		121	121							
10A																														0	0	0													
11A																														0	0	0													
12A																														0	0	0													
12B																														0	0	0													
13A																														0	0	0													

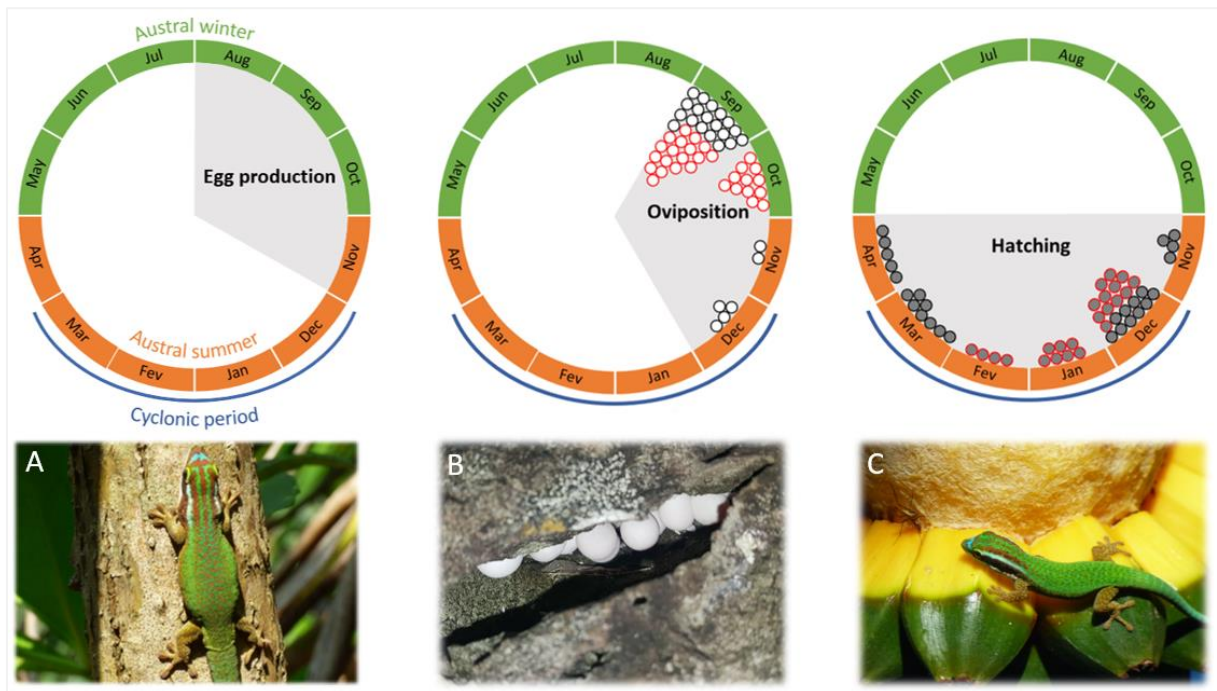


Figure 1. Reproductive phenology of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) monitored from February 2018 to August 2020 in a wild population from the Southern Reunion Island. Each circle corresponds to a detected egg (black outline: breeding season 2018/2019; red outline: breeding season 2019/2020; white inside: eggs laid; dark grey inside: eggs hatched). Austral summer is shown in orange and austral winter in green. Female gravid (A), laying site 1A with eggs recently laid (B) and juvenile (C).

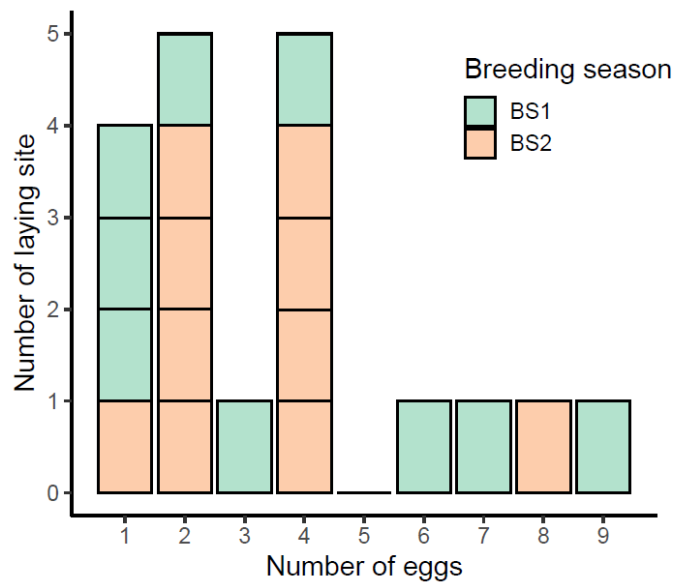
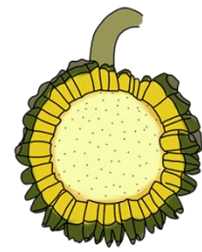


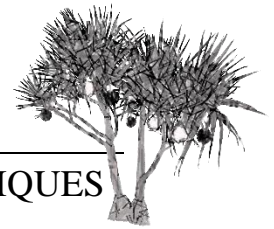
Figure 2. Laying site occupancy. Distribution of eggs in laying sites recorded for both breeding season BS1 (breeding season 2018/2019) and BS2 (breeding season 2019/2020). Each box represents one laying site during one year.

PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE 1



- i.* L'état de conservation des deux plus grandes populations de geckos verts de Manapany connues en milieu non-urbanisé est critique : déclin des effectifs adultes de 50% entre 2016-2019, faibles effectifs en 2019 (population A : 57 adultes ; population B : 36 adultes) dont seulement une dizaine de femelles, sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles (environ 1:3 en 2019), risques d'extinction des populations > 70% dans les 20 prochaines années, et faible survie des geckos adultes (mâles : 0,75 ; femelles : 0,59), subadultes (0,16) et juvéniles (0).
- ii.* Le recrutement adulte dans les populations a diminué d'environ 90% entre 2016 et 2019 en raison d'une baisse des taux de survie des jeunes, entraînant le déclin des populations.
- iii.* Le taux de croissance des populations est principalement influencé par des changements dans la survie des femelles adultes.
- iv.* Un programme d'élevage transitoire en captivité des jeunes geckos pourrait réduire les risques d'extinction des deux populations à des taux inférieurs à 5% au cours des 20 prochaines années.
- v.* Les causes de déclin des populations restent encore hypothétiques, et pourraient être liées aux impacts des prédateurs exotiques (mammifères entre autres), à la perte de diversité génétique et/ou aux conditions environnementales défavorables (sécheresse, environnement thermique non favorable).
- vi.* La reproduction (production des œufs, oviposition, incubation et éclosion) du gecko vert de Manapany est saisonnière, s'étalant d'août à avril, et semble être synchronisée avec des conditions environnementales (températures, ressources alimentaires) optimales pour la survie des œufs, des nouveau-nés et des femelles.
- vii.* L'incubation des œufs dure en moyenne entre 69 et 115 jours.
- viii.* La plupart des femelles pondent en septembre, et certaines ont synchronisé leur ponte sur une période de 48h.
- ix.* Les femelles utilisent des sites de pontes communautaires et montrent une fidélité à leur site de pontes d'une saison à l'autre.

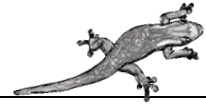
CHAPITRE 2 : HABITATS TERRESTRES ET BESOINS ÉCOLOGIQUES



DU GECKO VERT DE MANAPANY (*PHELSUMA INEXPECTATA*) ET DU



PUFFIN DU PACIFIQUE (*ARDENNA PACIFICA*)



Les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion sont le lieu de vie du gecko vert de Manapany et du puffin du Pacifique. L'habitat de ces falaises est soumis à des pressions anthropiques importantes (espèces exotiques envahissantes, agriculture, urbanisation). Il ne reste aujourd'hui plus qu'une fine bande littorale de végétation naturelle (<100m) avec quelques reliques de formations végétales indigènes (*Pandanus utilis*, *Scaevola taccada*, *Psiadia retusa*, entre autres) entourées de plantes exotiques envahissantes (principalement *Schinus terebinthifolius*, *Flacourtia indica*, *Casuarina equisetifolia*). La disparition de l'habitat originel de ces falaises est identifiée comme l'une des principales causes de déclin des populations de geckos verts de Manapany (Sanchez & Caceres 2019, Sanchez 2021). Depuis 2012, plusieurs actions de restauration de l'habitat (lutte contre les pestes végétales et replantation d'espèces indigènes) sont entreprises par NOI et l'ONF pour améliorer l'état de conservation de ce gecko (Sanchez & Caceres 2019). Cependant, aucune étude fine de l'habitat (description des micro-habitats, variation temporelle de l'utilisation de l'habitat, relation entre l'habitat et les traits d'histoire de vie) n'est disponible pour le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique dans ces falaises. De plus, on ignore si la restauration de l'habitat en faveur du gecko vert de Manapany actuellement mise en place sera favorable aux puffins du Pacifique. Ce chapitre de thèse se propose d'étudier les habitats terrestres du gecko vert de Manapany et du puffin du Pacifique pour (i) mieux connaître leurs besoins écologiques et (ii) fournir des recommandations pour la restauration multispécifique des falaises littorales de Petite-Île.



Relique de végétation indigène (Vacoa), crédit photo : Choeur Arthur

2-1. MULTI-SCALE BREEDING HABITAT SELECTION AND BREEDING SUCCESS OF THE WEDGE-TAILED SHEARWATER (*ARDENNA PACIFICA*) AT REUNION ISLAND: IMPLICATIONS FOR CONSERVATION

Arthur Choeur¹ and Matthieu Le Corre¹

¹UMR ENTROPIE, Saint-Denis, La Réunion, France

En préparation pour soumission pour « Ibis »

Abstract

Deterioration of nesting habitat is one of the main threats for seabirds. In order to implement breeding habitat restoration for wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) in Reunion Island (Western Indian Ocean), we investigated habitat selection at micro and macro-scales and the link between environmental characteristics and breeding performances. We characterized 113 used and unused micro-habitats and 61 used and unused macro-habitats with case-control sampling protocol during breeding season 2018/2019. We also compared the environmental characteristics of 77 successful nests and 27 failed nests. Wedge-tailed shearwaters adopted a hierarchical breeding habitat selection at multi-scale. At large scale, breeders first selected macro-habitats close to the sea with high rocky block cover. At smaller scale, they adjusted their choice within the colony to nest in micro-habitats with specific thresholds of rocky blocks, stones and rocks near conspecifics and avoided very compact soils invaded by exotic low shrubs. Breeding success was higher in cavities with tunnel and located on a steep slope, probably because these abiotic characteristics reduce predator accessibility (especially stray cats). However, wedge-tailed shearwaters did not preferentially selected habitats that would improve their breeding performances. Our results allow to provide management recommendations: enhance habitat quality of existing colonies given the role of social attraction, reduce predation pressure exerted by alien mammal species, fight against invasive plant species that may make habitat unsuitable and implement artificial burrows.

Keywords: *Ardenna pacifica*, breeding success, multi-scale habitat selection, Procellariidae, Reunion Island, seabird conservation

Résumé

La dégradation de l'habitat de nidification est l'une des principales menaces pour les oiseaux marins. Afin de mettre en œuvre la restauration de l'habitat de reproduction du puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*) sur l'île de La Réunion (océan Indien), nous avons étudié la sélection de l'habitat à micro et macro-échelle et le lien entre les caractéristiques environnementales et les performances de la reproduction. Nous avons caractérisé 113 micro-habitats utilisés et inutilisés et 61 macro-habitats utilisés et inutilisés selon un protocole d'échantillonnage « *case-control* » pendant la saison de reproduction 2018/2019. Nous avons également comparé les caractéristiques de 77 nids ayant réussi et 27 nids ayant échoué. Les puffins du Pacifique ont procédé à une sélection hiérarchique de leurs habitats de reproduction à plusieurs échelles. Les oiseaux ont d'abord sélectionné des macro-habitats proches de l'océan avec une couverture de blocs rocheux élevée, puis ont ajusté leur choix à l'intérieur de la colonie pour nicher dans des micro-habitats avec des seuils spécifiques de blocs rocheux, de pierres et de rochers à proximité de congénères, tout en évitant les sols très compacts envahis par les arbustes exotiques bas. Le succès reproducteur était plus élevé dans les cavités présentant un tunnel et situées sur une pente abrupte, probablement parce que ces caractéristiques abiotiques réduisaient l'accessibilité des prédateurs (en particulier des chats errants). Les puffins du Pacifique n'ont pas montré de préférence pour les habitats augmentant leur succès reproducteur. Nos résultats permettent de fournir des recommandations de gestion : améliorer la qualité de l'habitat des colonies existantes compte tenu du rôle de l'attraction sociale, réduire la pression de prédation exercée par les espèces de mammifères exotiques, lutter contre les espèces végétales envahissantes qui peuvent rendre l'habitat défavorable et tester la mise en place de terriers artificiels.

Mots-clés : *Ardenna pacifica*, conservation, île de La Réunion, oiseau marin, Procellariidae, succès reproducteur, sélection d'habitats multi-échelles

2.1.1. Introduction

Habitat quality is a central factor affecting breeding success and survival in many animal species (Boulinier *et al.* 2008). Habitat refers to an area containing a combination of biotic and abiotic resources that are required by individuals of a given species to breed and survive (Hall *et al.* 1997, Morrison *et al.* 2006). Habitat transformations indirectly (e.g.: biological invasions) or directly (e.g.: destruction) caused by human activities may reduce individual fitness and are

major drivers of present and projected loss of biodiversity (Sala *et al.* 2000, Visconti *et al.* 2016, Leclerc *et al.* 2018). Seabirds depend on terrestrial habitats for breeding and on marine habitats for foraging (Fisher & Lockley 1954, Lack 1968, Buckley & Buckley 1980). Because of their protracted breeding phase, breeding seabirds are constrained to remain in the same place for long periods which make them vulnerable to predation (Boulinier *et al.* 2008, Towns *et al.* 2011). For this reason, most seabird species breed on oceanic islands or on vertical cliffs with no native terrestrial predators (Towns *et al.* 2011). Breeding in non-optimal habitats, for instance habitats in which terrestrial predators have been introduced, generally lead to bad breeding performances and/or low survival (Boulinier *et al.* 2008, Towns *et al.* 2011). Exotic species and human activities (e.g.: urbanization, agriculture) are considered to be the main threats for seabird breeding habitats (Croxall *et al.* 2012, Spatz *et al.* 2014, Dias *et al.* 2019) and contribute to population declines or limit population recovery (Taylor *et al.* 2000). In response to pervasive habitat degradation and associated threats, the restoration of breeding habitats (e.g.: removing exotic animals or plants, replanting native vegetation, setting artificial nests or burrows) is a priority for seabird conservation (Croxall *et al.* 2012). The goal of habitat restoration projects is to re-establish optimal habitat characteristics for species to be protected within a given project area. To achieve this goal, it is necessary to know the characteristics of the habitats selected by individuals to satisfy their needs and quantify the links between habitat characteristics and breeding performances and survival.

The study of habitat selection processes is a powerful way to assess the importance of habitat characteristics of a given species (Manly *et al.* 2007, Mayor *et al.* 2009). It consists of comparing the characteristics of used and unused habitats. Habitat selection studies highlight the disproportionate use of certain habitats and provide information on the factors that influence individual fitness (Hutto 1985, Block & Brennan 1993, Jones 2001). By studying why species select specific habitats, habitat selection studies may help identify threats related to these habitats and is a prerequisite for the development of successful management strategies (Manly *et al.* 2007, Cassini 2013).

Avian breeding habitat selection is typically considered to be a hierarchical process (Hildén 1965, Johnson 1980, Hutto 1985, Jones 2001). Environment is structured across spatial scales (Kotliar & Wiens 1990) and individuals perceive and select different habitat components at different scales (Wiens 1989). For instance, breeding habitat selection of yellow-headed blackbirds (*Xanthocephalus xanthocephalu*) involves a cascade of nested scales. Female first identify a general area where prey availability is adequate and then, within this area, select nest sites on the basis of vegetation density (Orians & Wittenberger 1991). Habitat selection studies

conducted at multiple spatial scales provide a more complete characterization of habitat use patterns than do the studies conducted at a single scale (Mayor *et al.* 2009). Such multiple scale studies are thus more appropriate to design adaptive management plans for species threatened by habitat loss or alteration (Poizat & Pont 1996, Mayor *et al.* 2009, Cabeza *et al.* 2010). However, multi-scale approach is rarely taken into account in bird habitat selection studies (Chalfoun & Schmidt 2012). For instance, we found only one study examining multi-scale breeding habitat selection in seabirds (Brandt *et al.* 1995).

When habitats are rapidly degraded by human activities, and if animals are faithful to their breeding site from one year to the next, the selected habitats may be unfavorable, so that an animal preferentially chooses an habitat that reduces its own fitness relative to what it would have been in other available habitats (e.g.: Donovan & Thompson 2001, Schlaepfer *et al.* 2002, Shochat *et al.* 2005, Robertson & Hutto 2006), a process called “ecological trap” (Gates & Gysel 1978, Schlaepfer *et al.* 2002, Battin 2004). As seabirds are generally faithful to their breeding site and because rapid shifts of environmental conditions may occur on islands invaded by alien species, seabirds may use non-optimal habitats leading to ecological traps and breeding failure (Igual *et al.* 2007). Such issues can be critical for the seabird conservation (Boulinier *et al.* 2008). Consequently, it is important to study the habitat characteristics that influence the breeding success and compare these characteristics with those of the selected habitats.

In Reunion Island (Western Indian Ocean), the southern coastal cliffs are the main breeding habitats of the wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*). Native habitats of these cliffs are degraded by alien plants (dense thickets of *Schinus terebinthifolius* and *Flacourtia indica*, and *Casuarina equisetifolia* trees among others) and alien mammals predators (rodents and cats) (Choeur *et al.* in prep and see **Chapter 3-1**). However, no study has investigated habitat requirements for shearwater breeding and impact of biological invasions on breeding habitat selection on these cliffs. In order to provide knowledge for the implementation of an habitat restoration project, we investigated the breeding habitats of wedge-tailed shearwaters selected at micro- and macro-scale. Our aims were to: (i) identify the habitat characteristics that influence nest site selection of wedge-tailed shearwaters, (ii) assess the influence of habitat characteristics on breeding success, and (iii) assess the impact of invasive alien plants on shearwater breeding habitat selection and breeding success.

2.1.2. Materials and methods

2.1.2.1. Study area and species

The study area is located on the rocky cliffs of the southern coast of Reunion Island (21°06' S, 55°36' E) (Figure 1). The climate is tropical, with a hot and humid season from November to April (austral summer), and a dry and cooler season from May to October (austral winter). Rocky cliffs are mainly covered with exotic shrubs (*Schinus terebinthifolia*, *Litsea glutinosa*, *Flacourtia indica*) and trees (*Casuarina equisetifolia*) with some patches of native vegetation (*Pandanus utilis* and *Scaevola taccada* thickets). Substrate consists mainly of basaltic boulders, smaller rocks and humus.

At Reunion Island, the wedge-tailed shearwaters arrive from migration in August. They prospect at night in the colonies to look for a mate and a nest and engage in courtships and nuptial displays. They lay in November and incubate until late December. Chick-rearing occurs from late December to April. Fledging occur from late April to mid-May. A single egg is incubated and chick is fed by both parents. They nest in natural rock cavities (e.g.: among fallen rocky boulders and blocks), preexisting crevices or excavated burrows in the humus. The area is invaded by several exotic mammals (*Felis catus*, *Rattus rattus*, *Suncus murinus*, *Mus musculus*, *Tenrec ecaudatus*, *Canis Lupus*). Cats in particular represent a serious threat for shearwaters (Choeur et al. in prep and see **Chapter 3-1**). Our study focused on two areas named « Grande Anse (25.52 ha) » and « Petite-Île (5.28 ha) » (Figure 1). Grande Anse includes a sandy coral beach, several paths and houses near seabird colonies. Grande Anse is widely used by tourists and inhabitants as a recreational area. Petite-Île is more isolated from human settlements and fewer people use the area (mostly recreational fishermen).

2.1.2.2. Field sampling

Distribution of shearwater nests

In the two areas, we defined a grid of cells of 20x20–m each (excluding urbanized and agricultural areas) using GIS software (QGIS, QGIS Development Team 2019) (Figure 1). Based on the known distribution of the nests of shearwaters in the area (the colonies are monitored since the early 2000), we selected all cells with nests and randomly selected cells without nest. From November to December 2018 (incubation stage), one to three observers searched each cell for shearwater nests. We checked any cavity (natural or excavated) which depth and entrance dimensions that could accommodate and allow the passage of an adult

shearwater. We used a burrowscope with infrared light to check nest content, when necessary. Each occupied nest was tagged in the field and georeferenced.

Characterization of used and unused habitats

From January to March 2019, we examined breeding habitat selection of shearwaters at two nested scales: macro-scale (10x10-m plot, hereafter named “macro-habitat”) and micro-scale (1x1-m plot, hereafter named “micro-habitat”) (Figure 2). For the two scales, we employed a case-control sampling protocol, which consisted in comparing two distinct random samples: one from the pool of used habitat and one from the pool of unused habitat (Keating & Cherry 2004, Manly *et al.* 2007). We employed a constrained design that assumes a hierarchical pattern of habitat selection (Battin & Lawler 2006). The locations of used and unused sites at finer spatial scale (micro-scale) were constrained by the locations of use sites at larger spatial scale (macro-scale) (Figure 2) (Jones 2001, Battin & Lawler 2006).

Under GIS software (QGIS) and based on the preliminary distribution work (see §*Distribution of shearwater nests*), we randomly selected used and unused 10x10-m plots and used and unused 1x1-m plots surrounding occupied nest entry. To confirm that habitat was unused, we searched for shearwaters a second time. For each plot, we recorded several abiotic and biotic variables that may have an impact on shearwater habitat selection (Neil & Dyer 1992, Bourgeois & Vidal 2007, Bourgeois *et al.* 2008) (see Table 1 for the description of variables). Each occupied nest was characterized by abiotic variables that may influence shearwater breeding success (Carter 1997, Bourgeois & Vidal 2007) (see Table 1 for the description of variables). The same observer recorded all habitat variables.

Breeding monitoring

We checked the presence of a fledgling in all nest monitored in early April 2019 (just before the fledging of the chicks) visually or with a burrowscope. We then determined the fate of breeding of each monitored nest (failure if no fledgling was found or success if a fledgling was found) and calculated the breeding success (number of fledglings/number of eggs laid).

2.1.2.3. Data analysis

We used generalized linear models (GLMs) with a logit-binomial link distribution (logistic regressions) to identify the effects of habitat variables (all variables are defined in Table 1) on: (i) shearwater presence/absence at micro-scale, (ii) presence/absence at macro-

scale, and (iii) successful/failure of breeding at micro-scale. We used the same approach for the three logistic regressions. First, to explore non-linearity between explanatory habitat variables and response variable, we built univariate models with a linear relationship, log-transformed relationship (to detect a plateau), and quadratic relationship (to detect an optimum) when relationships were biologically relevant. If the AIC (Akaike Information Criterion) of non-linear model was more than two units lower than the linear model, we kept non-linear relationship with the lowest AIC (Burnham & Anderson 2002). If Δ AIC between log-transformed and quadratic relationships were less than two, we kept the most parsimonious model (that is log-transformed model). Then, we performed univariate analysis with relationship identified previously to estimate the performance of each explanatory variable alone to explain binary response variable compared to a null model (intercept only). We kept the variable when the AIC of a model that included them was two AIC units below null model (Burnham & Anderson 2002). We assessed multicollinearity among variables retained by calculating variance inflation factors (VIFs) and removed all variables with VIFs >3 (Zuur *et al.* 2010). For each uncorrelated variable, we calculated the difference of deviance between the full model and a model not including the target variable. Then, we built a complete model with all variables ordered from the variable that increased the deviance the most to the variable that increased the deviance the least when removed from the complete model. We used a stepwise backward elimination procedure of the least significant terms ($P > 0.05$), beginning by removing non-linear terms, to determine the best adequate minimal model containing only significant terms (Burnham & Anderson 2002, Crawley 2007). We evaluated the ability of each best adequate minimal model to predict modeled occurrence (occupancy at macro-scale, occupancy at micro-scale and breeding success at micro-scale) by estimating the area under the receiver operating characteristic (ROC) curve (area under the curve; AUC) (Fielding & Bell 1997) with R-package “pROC” (Robin *et al.* 2021). We used β parameter estimates to qualify effect of habitat variables on nest site occupancy and breeding success (β parameter estimates > 0 suggest a positive effect on occupancy or breeding success while β parameter estimates < 0 suggest a negative effect on occupancy or breeding success). We used Wald test to assess whether the β parameters were significantly different from 0. For habitat model selection, because nest site presence-absence data were collected following a case-control design, we controlled the proportions of occupied and unoccupied sites surveyed. Thus, case-control logistical regression yielded unbiased estimates of β coefficients and odds ratios, but biased intercept terms because 10x10-m plots and 1x1-m plots selected were not in the same proportion of occurrence in the cliffs (Keating & Cherry 2004). Thereby, the estimated

parameters cannot be used to predict probabilities of nest site occupancy and we quantified the impact of habitat variables on occupancy using odd ratios (number of times an event is expected to occur divided by the number of times it is expected to not occur) (Hosmer *et al.* 2000). For categorical variables, the odd of occupancy for one level of factor is equal to $\exp(\beta)$ times compared to reference levels of this factor. For continuous variables, every 1-unit change in habitat variable, a change of $\exp(\beta)$ units occurs in the odd ratio. In habitat selection studies at multi-scale, cross-scale correlation between variables at different scales could result in erroneous conclusions about habitat selection (Battin & Lawler 2006). Particularly, in our constrained designs, fine-scale habitat selection results (on 1x1-m plot) may produce erroneous selection patterns at coarser scales (on 10x10-m plot). To assess cross-scale correlation, we used Spearman's rank correlation coefficient (ρ) for variables from the best adequate minimal models at micro- and macro-habitat scale (Battin & Lawler 2006). We considered $\rho > 0.5$ as indicative of significant cross-scale correlation between two variables (Booth *et al.* 1994). All statistical analyses were performed using R software (R Core Team 2021).

2.1.3. Results

2.1.3.1. Distribution of shearwater nests

We prospected 171 20x20-m cells (6.84 ha) among which 51 were used and 120 were unused by shearwaters for breeding (Figure 1). Among cells occupied in previous years (between 2000 and 2017), 28% (N=14) has not been used during the survey. We identified 159 nests of shearwaters in the beginning of the breeding season (150 with incubating adults and 9 with recently laid eggs without adults). The mean density (\pm SD) of nest per 20x20-m is 3.18 ± 3.19 (min.-max. = 1-17) or 0.0078 ± 0.0080 nest/m². Nests were aggregated in small patches and no nest was isolated more than 33 m from the others.

2.1.3.2. Macro-scale breeding habitat selection

We characterized macro-habitats (10x10-m plot) in 61 used plots (40 at Grande Anse and 21 at Petite-Île) and in 61 unused plots (58 at Grande Anse and 3 at Petite-Île). Means of all habitat variables of used and unused plots at micro- and macro-scale are summarized in Supplementary material 1. Substrate cover of used plots at macro-scale was mainly blocks (mean cover = $64.59 \pm$ SD 19.63%) and to a lesser extent humus ($27.70 \pm 16.06\%$), stones ($10.16 \pm 12.04\%$) and rocks ($5.74 \pm 15.96\%$). The majority of used macro-habitats were located at the bottom of the cliffs (52.46%), 31.15% in the middle and 16.39% at the top with a large

range of slopes from 16 to 72° (mean slope = 33.36 ± SD 11.28°). Used macro-habitats were between 24 and 133 m from non-natural areas (agriculture or urban areas) and between 16 and 87 m from the sea. For both used and unused macro-habitats, exotic plant species dominated greatly against native species for all vegetation strata. For exotic species, herbaceous represented the most dominant plant stratum on used macro-habitats (mean cover = 30.16 ± SD 28.14%) followed by high shrubs (25.25 ± 31.39%), trees (22.30 ± 27.83%), and low shrubs (14.26 ± 14.66%). For native species, herbaceous represented the most dominant plant stratum (mean cover = 20.00 SD ± 21.13%) followed by low shrubs (12.46 ± 22.03%), high shrubs (4.43 ± 12.72%), and trees (< 1.00%) (Supplementary material 1).

The presence of shearwaters at macro-scale was positively and linearly related to block cover ($\beta = 7.96e^{-02}$, $P < 0.001$) and negatively and linearly related to the distance to the sea ($\beta = -6.67e^{-02}$, $P < 0.001$) (Table 2). Block cover of used macro-habitats was on average 2.72 times higher than unused habitats and the odds of used increased by 8% (OR = 1.08) for each 1% increase in block cover. Used macro-habitats by shearwaters for breeding was on average 3.16 times closer to the sea than unused habitats and the odds of used decreased by 6% (OR = 0.94) for each 1 m increase in distance to the sea. The area under the ROC curve for this model was 0.97, which indicated strong predictive capacity of the model (Elith *et al.* 2006). Complete analyzes of macro-habitat variables selection to include in the complete model are detailed in the Supplementary material 2 and 3.

2.1.3.3. Micro-scale breeding habitat selection

We characterized micro-habitats (1x1-m plot) in 113 used plots (88 at Grande Anse and 25 at Petite-Île) and in 113 unused plots (84 at Grande Anse and 29 at Petite-Île). Substrate cover of used plots at micro-scale was mainly blocks (mean cover = 63.54 ± SD 25.18%), and to a lesser extent humus (27.88 ± 22.26%), stones (6.73 ± 11.22%), and rock (5.04 ± 15.18%). We recorded 56.63% of used micro-habitats on compact soil (range 3), 24.79% on not very compact soil (range 2), 14.16% on very compact soil (range 4), and 4.42% on loose soil (range 1). Slopes of used micro-habitats ranged from 0 to 90° and was on average 20.68 ± SD 14.71°. The majority of used nests (66.37%) were less than 5 m away from another shearwater nest. As with the macro-habitat, exotic species dominated greatly against native species for all plant strata on used or unused micro-habitats. For exotic species, high shrubs represented the most dominant plant stratum on used micro-habitats (22.65 ± SD 34.02%) followed by trees (17.79 ± 30.76%), herbaceous (15.22 ± 22.84%), and low shrubs (6.81 ± 15.88%). For native species, herbaceous represented the most dominant plant stratum (11.06 ± SD 19.38%) followed by low

shrubs ($4.60 \pm 15.36\%$) and high shrubs ($3.27 \pm 15.78\%$). We recorded 48.67% of nests excavated beneath blocks, stones or tree roots, 43.36% beneath stack of blocks, 5.31% were on cavities in rock and 2.66% excavated in humus. Width and height mean entrance (\pm SD) of nests were respectively 33.70 ± 29.94 cm (min.-max. = 7-260 cm) and 21.67 ± 12.48 cm (min.-max. = 9-73 cm) with an average depth (\pm SD) of 97.00 ± 41.92 cm (min.-max. = 5-270 cm). The majority of the nests (81.25%) had a tunnel and 22.66% had a protection in front of the entrance (branches or slabs that concealed the nest entrance) (Supplementary material 1).

The presence of shearwaters at micro-scale was related to block cover, stone cover, rock cover, exotic low shrub cover, neighbor presence less than 5 m away, and soil compaction (Table 2). There was quadratic relationship between the occupancy probability and block cover ($\beta X = 0.14$, $P < 0.001$; $\beta X^2 = -6.53e^{-04}$, $P < 0.05$), a quadratic relationship with stone cover ($\beta X = 0.14$, $P < 0.05$; $\beta X^2 = -2.60e^{-03}$, $P < 0.05$), a quadratic relationship with rock cover ($\beta X = 0.15$, $P < 0.001$; $\beta X^2 = -1.05e^{-03}$, $P < 0.05$), a negative linear relationship with exotic low shrub cover ($\beta = -2.89e^{-02}$, $P < 0.05$), a positive effect of neighbors presence ($\beta = 1.54$, $P < 0.05$) and a negative effect of very compact soil (range 4; $\beta = -2.44$, $P < 0.001$) (Table 2, Figure 3). Exotic low shrub cover on used micro-habitats was on average 2.18 times lesser than unused habitats and the odds of use decreased by 3% (OR = 0.97) for each 1% increase in exotic low shrub cover. The neighbor presence less than 5 m occurred 2.04 times as often for used plots and odds ratios indicated that nests were 4.66 times more likely to occur when there was a conspecific neighbor within 5 m (Table 2). Nest soil was very compact in 14.16% of used plots against 17.70% for unused plots and odds ratios indicated that shearwaters were 11.50 times less likely to nest in micro habitat with very compact soil compared to loose soil. The area under the ROC curve for this model was 0.96, which indicated strong predictive capacity of the model (Elith *et al.* 2006). Complete analyzes of micro-habitat variables selection to include in the complete model are detailed in the Supplementary material 4 and 5.

Spearman's correlation between variables from the best adequate minimal models at micro- and macro-habitat scale did not indicate the presence of cross-scale correlations ($\rho < 0.28$ for all pairs of habitat variables) (Supplementary material 6).

2.1.3.4. Breeding success

Among the 113 monitored nests, 104 were followed from the incubation to fledging stage. Of these, 77 were successful (Grande Anse = 58, Petite-Île = 19) and 27 failed (Grande Anse = 23, Petite-Île = 4), which gives an overall breeding success of 74% (Grande Anse = 71.60%, Petite-Île = 82.61%; not significantly different, see results of GLM below). Means of

all habitat variables for nests with successful breeding are summarized in Supplementary material 7.

The breeding success was positively and linearly related to the slope of the cliff ($\beta = 5.04e^{-02}$, $P < 0.05$) and positively related to the presence of a tunnel ($\beta = 1.17$, $P < 0.05$) (Table 3). According to the best adequate minimal model, the breeding success (CI 95%) when the slope is 0° was 52.92% (37.82–77.19%) for the nests with a tunnel and 30.87% (12.39–58.52%) for the nests without a tunnel (Figure 4). Breeding success becomes greater than 80% from a slope of 20.34° for the nests with a tunnel and 43.48° for the nests without a tunnel. The area under the ROC curve for this model was 0.72, which indicated strong predictive capacity of the model (Elith *et al.* 2006). Preliminary analyzes of habitat variables selection to include in the complete model are detailed in the Supplementary material 8 and 9.

2.1.4. Discussion

2.1.4.1. Habitat selection

Wedge-tailed shearwaters selected their breeding habitat at multi-scale. Breeders first selected macro-habitats close to the sea with high rocky block cover. Then, they adjusted their choice within the colony to nest in micro-habitats with specific thresholds of rocky blocks, stones and rocks near conspecifics while avoiding very compact soils invaded by exotic low shrubs. Breeding habitat selection of wedge-tailed shearwaters was related to both biotic and abiotic factors.

Wedge-tailed shearwaters showed a preference for habitats with suitable shelters, which is consistent with other burrow or cavity nesting petrels and shearwaters (Brandt *et al.* 1995, Bourgeois & Vidal 2007). Rocky habitats provided many natural cavities (rock crevices and cavities beneath blocks) selected at macro-scale for colony establishment and at micro-scale for nesting. At micro-scale, dense thickets of invasive shrubs impeded nest access and make habitat unsuitable (Floyd & Swanson 1982). Relationships between occupancy probabilities at micro-scale and rocky covers were not linear but quadratic because we characterized habitats around nest entry. Wedge-tailed shearwaters used preexisting natural cavities as nests (49% of nests recorded) unlike other islands where they excavate deep burrows in soil (Beruldsen 1980, Floyd & Swanson 1982, Byrd *et al.* 1983, Hill & Barnes 1989, Dyer & Hill 1990, Whittow 1997, Gochfeld *et al.* 1999). The availability of natural cavities on cliffs study probably provided benefits by reducing investment in time and energy related to burrow excavation. Shearwaters also used blocks, stones and tree roots as a roof for their nests by excavating below (49% of

nests recorded) and could explain the avoidance of very compact soil at micro-scale. This behavior allowed them to have shallow but very stable nests resistant to collapses. Indeed, substrate stability can affect habitat quality and influence shearwater breeding site selection (Bourgeois & Vidal 2007). This may explain why wedge-tailed shearwaters avoided micro-habitats with high stone cover that may lead to landslides. Independent of individual choice, human frequentation of breeding sites could lead to the rarefaction of excavated burrows only on the substrate (3% of nests recorded) that are more likely to collapse (Byrd *et al.* 1983). Nest density was lower compared to other wedge-tailed shearwater colonies (see: Shipway 1969, Hill & Barnes 1989, Ogden 1994, Hill *et al.* 1995) maybe due to burrow collapse. Because shearwaters show high nest site fidelity (Warham 1990), nests in natural cavities may persist and be used over the years, unlike unstable burrows.

Used macro-habitats were exclusively located very close to the sea and likely selected to facilitate access to and departure from the colony. Indeed, shearwaters have difficulties taking off from level ground due to their high wing loading (Oka 1991, Oka *et al.* 1996). Coastal cliffs are open areas overlooking the sea and subject to marine ascending air currents that shearwaters may use to gain lift for takeoff (Warham 1960, Warham *et al.* 1982, Oka *et al.* 1996). Presence of blocks at macro-scale may also be used by shearwaters for wind-assisted launches (Warham 1960, Warham *et al.* 1982). However, preferences for macro-habitats close to the sea could not just be the result of a selection process. Wedge-tailed shearwaters are regularly preyed upon by cats and are very vulnerable when on the ground (Choeur *et al.* in prep and see **Chapter 3-1**). Macro-habitats facilitating take-off and landing from the colony may reduce predation risk (Schramm 1986). Thus, macro-habitats currently used could be relics of old larger colonies decimated by predators.

Our study tends to confirm the importance of social interactions in shearwater habitat selection process (Dyer and Hill 1990, Stenhouse & Montevecchi 2000). At macro-scale, no nest was isolated and, inside the colonies, nest tended to be aggregated. In addition, abandoned areas initially hosted low nest densities (twice less than non-abandoned areas) and were at the edge of the colonies. Low densities could lead shearwaters to abandon sparsely populated areas even if it is suitable habitats. Ecological explanations of aggregated distribution could be attributed to nest site fidelity (breeding adult recruitment near the natal nest), social attraction, communication, assessment of environmental quality and/or a scarcity of suitable breeding localities due to anthropogenic disturbances (Bayer 1982, Danchin *et al.* 1998, Schreiber & Burger 2001).

2.1.4.2. *Breeding success and habitat characteristics*

Wedge-tailed shearwater breeding performance was related to the structural components of the habitat. Breeding success was higher in cavities with tunnel and located on cliff with a steep slope. Similar relationships have been reported for Procellariidae on island invaded by exotic mammals (Bourgeois & Vidal 2007). Tunnel and the slope may reduce predation risk by decreasing accessibility and nest content detection (Warham 1990). Steep slope in front of the nest could allow seabirds to take-off directly from their nests (Schramm 1986), minimizing displacements on the ground where shearwaters are vulnerable to predators. Our findings tend to confirm the negative impact of mammal predators on colonies studied (Choeur et al. in prep and see **Chapter 3-1**). Steep slope may also reduce the risk of burrows flooding (Stokes & Boersma 1991, Thompsoan & Furness 1991, Rayner *et al.* 2007) and allow better drainage (Schramm 1986, Stokes & Boersma 1991, Brandt *et al.* 1995). On the other hand, we regularly observed eggs outside the nests, probably ejected by prospectors or unintentionally by parents. Tunnel presence with incubation chamber could reduce the likelihood of egg ejection. Finally, other factors may affect breeding performances of Procellariiformes, including body size, experience of breeders, age, nest site and mate fidelity, and threats at sea (Lequette & Weimerskirch 1990, Wooller *et al.* 1990, Bourgeois *et al.* 2014). Further studies are needed to quantify respective effect of all factors that may impact wedge-tailed shearwater breeding to provide optimal conservation guidelines.

Wedge-tailed shearwaters did not show preference for habitats increasing their breeding performances. Cues use for habitat selection would not be correlated reliably with reproductive success, leading to a potential ecological trap. Mismatch between reliable cues and individual decisions has already been observed for Procellariidae (Igual *et al.* 2007). Introduction of alien species could explain this mal-adaptive behavior due to lack effective anti-predator behaviors in seabird (Furness & Monaghan 1987, Igual *et al.* 2007).

2.1.4.3. *Management implications*

Our results allow to provide management recommendations for conservation of shearwater breeding colonies exposed to anthropogenic pressures. We recommend enhancing habitat quality of existing colonies given the role of social attraction in habitat selection of shearwaters. Firstly, management should focus on reducing predation pressure exerted by alien mammal species, all the more so as shearwaters do not select optimal breeding habitats to address this threat. Secondly, we recommend intensive fight against invasive plant species that may make habitat unsuitable for seabird breeding. Thirdly, the importance of shelter availability

in shearwater breeding habitat selection could support the use of artificial burrows (Bourgeois *et al.* 2015). This management measure coupled with social stimulation (e.g.: acoustic attraction) could increase habitat attractiveness and quality. Finally, our findings confirm the importance of multi-scale approaches to understand shearwater habitat selection processes and provide relevant management recommendations (Brandt *et al.* 1995).

Wedge-tailed shearwaters showed a strong plasticity in their breeding habitat choices. Individuals were able to nest in different types of shelters (natural cavities or burrows) and could use a wide range of exotic or native vegetation. Habitat restoration projects in areas hosted both wedge-tailed shearwaters colonies and species with strong constraints regarding vegetation can be considered.

Acknowledgments

We thank M. Uldaric Nauche, S. Jondreville, J. Lopez, J. Dijoux, M. Saunier, S. Orłowski, S. Boucher, S. Poisblaud, and A. Grondin for their help in the field. We thank A. Jaeger and F. Guilhaumon for their advices on data analysis. We are grateful to C. Lavergne, J. Hivert and D. Strasberg for sharing knowledge on littoral flora of Reunion Island and their advices for the protocol of habitat characterization. We thank the association Nature Océan Indien for logistical support. A. Choeur benefited from a Ph.D. grant given by the Région Réunion and the European Social Fund (ESF).

Author Contributions

Funding: AC and MLC; Conceptualization: AC and MLC; Field sampling: AC; Analysis: AC; Interpretation: AC and MLC; Writing, review and editing: AC and MLC.

References

- Battin, J. 2004. When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. *Conservation Biology* **18**: 1482–1491.
- Battin, J. & Lawler, J.J. 2006. Cross-scale Correlations and the Design and Analysis of Avian Habitat Selection Studies. *The Condor* **108**: 59–70.
- Bayer, R.D. 1982. How important are bird colonies as information centers? *The Auk* **99**: 31–40.
- Beruldsen, G. 1980. A field guide to nests & eggs of australian birds. *Rigby*, 448 pp.
- Block, W.M. & Brennan, L.A. 1993. The habitat concept in ornithology. In: *Current ornithology*, pp. 35–91. Springer.

- Booth, G., Schuster, M. & Ervin, G. 1994. Identifying proxy sets in multiple linear regression: an aid to better coefficient interpretation. *US Department of Agriculture, Forest Service Intermountain Research Station*. **470**: 1–12.
- Boulinier, T., Mariette, M., Doligez, B. & Danchin, E. 2008. Choosing where to breed: Breeding habitat choice. In E. Danchin, L.-A. Giraldeau, and F. Cezilly, editors. *Behavioural ecology*: 285–321. Oxford University Press, Oxford, UK
- Bourgeois, K., Dromzée, S. & Vidal, E. 2014. Relationships between nest-cavity and mate selection, reproductive performance and fidelity in the Mediterranean endemic Yelkouan Shearwater *Puffinus yelkouan*. *Acta Ornithologica* **49**: 9–22.
- Bourgeois, K., Dromzée, S. & Vidal, E. 2015. Are artificial burrows efficient conservation tools for seabirds? A case study of two sympatric shearwaters on neighbouring islands and guidelines for improvement. *Biological Conservation* **191**: 282–290.
- Bourgeois, K. & Vidal, E. 2007. Yelkouan shearwater nest-cavity selection and breeding success. *C. R. Biol.* **330**: 205–214.
- Bourgeois, K., Vidal, E., Comor, V., Legrand, J. & Dromzee, S. 2008. Colony-site selection drives management priorities for Yelkouan shearwater populations. *The Journal of Wildlife Management* **72**: 1188–1193.
- Brandt, C.A., Parrish, J.K. & Hodges, C.N. 1995. Predictive approaches to habitat quantification: Dark-rumped petrels on Haleakala, Maui. *The Auk* **112**: 571–579.
- Buckley, F.G. & Buckley, P.A. 1980. Habitat selection and marine birds. In: *Behavior of marine animals*, pp. 69–112. Springer.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A practical information - Theoretic Approach. Second edition, Springer-Verlag.
- Byrd, G.V., Moriarty, D.I. & Brady, B.G. 1983. Breeding Biology of Wedge-tailed shearwaters at Kilauea Point, Hawaii. *The Condor* **85**: 292–296.
- Cabeza, M., Arponen, A., Jäättelä, L., Kujala, H., Teeffelen, A.V. & Hanski, I. 2010. Conservation planning with insects at three different spatial scales. *Ecography* **33**: 54–63.
- Carter, J. 1997. Nest-site Selection and Breeding Success of Wedge-tailed Shearwaters *Puffinus pacificus* at Heron Island. *Australian Geographical Studies* **35**: 153–167.
- Cassini, M.H. 2013. Distribution ecology. From individual habitat use to species biogeographical range. New York: Springer.
- Chalfoun, A.D. & Schmidt, K.A. 2012. Adaptive breeding-habitat selection: is it for the birds? *The Auk* **129**: 589–599.
- Crawley, M.J. 2007. Crawley, M. J. 2007. The R Book, Second Edition, Chichester, UK John Wiley & Sons. pp 949.

- Croxall, J.P., Butchart, S.H., Lascelles, B.E.N., Stattersfield, A.J., Sullivan, B.E.N., Symes, A. & Taylor, P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* **22**: 1–34.
- Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**: 2415–2428.
- Dias, M.P., Martin, R., Pearmain, E.J., Burfield, I.J., Small, C., Phillips, R.A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P.G. & Croxall, J.P. 2019. Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation* **237**: 525–537.
- Donovan, T.M. & Thompson, F.R. 2001. Modeling the ecological trap hypothesis: a habitat and demographic analysis for migrant songbirds. *Ecological applications* **11**: 871–882.
- Dyer, P.K. & Hill, G.J.E. 1990. Nearest Neighbour Analysis and Wedge-tailed shearwater burrow patterns on Heron and Masthead Islands, Great Barrier Reef. *Australian Geographical Studies* **28**: 51–61.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**: 129–151.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**: 38–49.
- Fisher, J. & Lockley, R.M. 1954. Sea-birds: an introduction to the natural history of the Sea-birds of the North Atlantic. London: Collins.
- Floyd, R.B. & Swanson, N.M. 1982. Wedge-tailed Shearwaters on Muttonbird Island: an estimate of the breeding success and the breeding population. *Emu* **82**: 244–250.
- Furness, R.W. & Monaghan, P. 1987. *Seabird Ecology*. Blackie and Son Ltd. London.
- Gates, J.E. & Gysel, L.W. 1978. Avian Nest Dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* **59**: 871–883.
- Gochfeld, M., Gochfeld, D.J., Minton, D., Murray, B.G., Pyle, P., Seto, N., Smith, D. & Burger, J. 1999. Metals in feathers of bonin petrel, Christmas shearwater, wedge-tailed shearwater, and red-tailed tropicbird in the Hawaiian Islands, northern Pacific. *Environmental Monitoring and Assessment* **59**: 343–358.
- Hall, L.S., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. 1997. The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **25**: 173–182.

- Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* **2**: 53–75.
- Hill, G., Dyer, P.K. & Barnes, A. 1995. The wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus* breeding colony on Heron Island, 1985–1990. *Queensland Naturalist* **33**: 66–70.
- Hill, G.J.E. & Barnes, A. 1989. Census and Distribution of Wedge-tailed Shearwater *Puffinus pacificus* Burrows on Heron Island, November 1985. *EMU* **89**: 135–139.
- Hosmer, D.W., Lemeshow, S. & Sturdivant, R.X. 2000. *Applied logistic regression*. 2nd ed. Wiley New York.
- Hutto, R.L. 1985. Habitat selection by non breeding, migratory land. In M. L. Cody, (eds) *Habitat selection in birds* 455–476. Academic Press, Orlando.
- Igual, J.M., Forero, M.G., Gomez, T. & Oro, D. 2007. Can an introduced predator trigger an evolutionary trap in a colonial seabird? *Biological Conservation* **137**: 189–196.
- Johnson, D.H. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* **61**: 65–71.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The auk* **118**: 557–562.
- Keating, K.A. & Cherry, S. 2004. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *The Journal of Wildlife Management* **68**: 774–789.
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* **59**: 253–260.
- Lack, D.L. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Company, London.
- Leclerc, C., Courchamp, F. & Bellard, C. 2018. Insular threat associations within taxa worldwide. *Sci Rep* **8**: 6393.
- Lequette, B. & Weimerskirch, H. 1990. Influence of parental experience on the growth of Wandering Albatross chicks. *The Condor* **92**: 726–731.
- Manly, B.F., McDonald, L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & Erickson, W.P. 2007. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Springer Science & Business Media.
- Mayor, S.J., Schneider, D.C., Schaefer, J.A. & Mahoney, S.P. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Écoscience* **16**: 238–247.
- Morrison, M.L., Marcot, B. & Mannan, W. 2006. *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. Island Press.
- Neil, D. & Dyer, P. 1992. Habitat preference of nesting Wedge-tailed Shearwaters: the effect of soil strength. *Corella* **16**(2), 34–37.
- Ogden, J. 1994. Population Size of the Wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus* population in *Pisonia grandis* forest on Heron Island in 1992. *EMU* **94**: 65–68.

- Oka, N. 1991. Ecological mechanisms to cause mortalities of Short-tailed Shearwaters (*Puffinus tenuirostris*, Temminck) fledglings: transequatorial migration routes, nutritive ecology, chick growth, parental feeding care and intake efficiency. Dr. Thesis of Hokkaido Univ., Sapporo, Hokkaido, Japan. (In Japanese).
- Oka, N., Maruyama, N., Kuroda, N. & Skira, I. 1996. Colony site selection of short-tailed shearwaters in Tasmania. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* **28**: 35–41.
- Orians, G.H. & Wittenberger, J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* **137**: 29–49.
- Poizat, G. & Pont, D. 1996. Multi-scale approach to species–habitat relationships: juvenile fish in a large river section. *Freshwater Biology* **36**: 611–622.
- QGIS Development Team. 2019. *QGIS* Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. URL <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rayner, M.J., Clout, M.N., Stamp, R.K., Imber, M.J., Brunton, D.H. & Hauber, M.E. 2007. Predictive habitat modelling for the population census of a burrowing seabird: a study of the endangered Cook’s petrel. *Biological conservation* **138**: 235–247.
- Robertson, B.A. & Hutto, R.L. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* **87**: 1075–1085.
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J.-C., Müller, M., Siegert, S., Doering, M. & Robin, M.X. 2021. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics*, **12**: 77.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B. & Kinzig, A. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science* **287**: 1770–1774.
- Sanchez, M. 2021. *Phelsuma inexpectata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T17450049A17450059. Downloaded on 05 September 2021.
- Sanchez, M. & Caceres, S. 2019. Plan national d’actions en faveur des Geckos verts de La Réunion *Phelsuma borbonica* et *Phelsuma inexpectata*. NOI/ONCFS pour la DEAL Réunion. 173 pages + annexes.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in ecology & evolution* **17**: 474–480.
- Schramm, M. 1986. Burrow densities and nest site preferences of petrels (Procellariidae) at the Prince Edwards Islands. *Polar Biol* **6**: 63–70.
- Schreiber, E.A. & Burger, J. 2001. *Biology of marine birds*. CRC Press, Hoboken.

- Shipway, A.K. 1969. The numbers of terns and shearwaters nesting on Heron Island in 1965. *Emu* **69**: 109–109.
- Shochat, E., Patten, M.A., Morris, D.W., Reinking, D.L., Wolfe, D.H. & Sherrod, S.K. 2005. Ecological traps in isodars: effects of tallgrass prairie management on bird nest success. *Oikos* **111**: 159–169.
- Spatz, D.R., Newton, K.M., Heinz, R., Tershy, B., Holmes, N.D., Butchart, S.H. & Croll, D.A. 2014. The biogeography of globally threatened seabirds and island conservation opportunities. *Conservation Biology* **28**: 1282–1290.
- Stenhouse, I.J. & Montevecchi, W.A. 2000. Habitat utilization and breeding success in Leach's Storm-Petrel: the importance of sociality. *Canadian Journal of Zoology*, doi: 10.1139/z00-065.
- Stokes, D.L. & Boersma, P.D. 1991. Effects of substrate on the distribution of Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) burrows. *The Auk* **108**: 923–933.
- Taylor, R.H., Kaiser, G.W. & Drever, M.C. 2000. Eradication of Norway rats for recovery of seabird habitat on Langara Island, British Columbia. *Restoration Ecology* **8**: 151–160.
- Thompson, K.R. & Furness, R.W. 1991. The influence of rainfall and nest-site quality on the population dynamics of the Manx shearwater *Puffinus puffinus* on Rhum. *Journal of Zoology* **225**: 427–437.
- Towns, D.R., Vernon Byrd, G., Jones, H.P., Rauzon, M.J., Russell, J.C. & Wilcox, C. 2011. Impacts of introduced predators on seabirds. In C.P.H. Mulder, W.P. Anderson, D.R. Towns, P.J. Bellingham (eds) *Seabird islands: ecology, invasion, and restoration 1299-2006*. Oxford University Press, New York.
- Visconti, P., Bakkenes, M., Baisero, D., Brooks, T., Butchart, S.H., Joppa, L., Alkemade, R., Di Marco, M., Santini, L. & Hoffmann, M. 2016. Projecting global biodiversity indicators under future development scenarios. *Conservation Letters* **9**: 5–13.
- Warham, J. 1960. Some aspects of breeding behaviour in the Short-tailed Shearwater. *Emu-Austral Ornithology* **60**: 75–87.
- Warham, J. 1990. *The petrels: their ecology and breeding systems*, Academic Press. London.
- Warham, J., Wilson, G.J. & Keeley, B.R. 1982. The annual cycle of the sooty shearwater *Puffinus griseus* at the Snares Islands, New Zealand. *Notornis* **29**: 269–292.
- Whittow, G.C. 1997. Wedge-tailed Shearwater (*Puffinus pacificus*). In: Poole, A. & Gill, F. (eds). *The birds of North America*. Philadelphia & Washington, DC: Academy of Natural Sciences & the American Ornithologists' Union.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* **3**: 385–397.
- Wooller, R.D., Bradley, J.S., Skira, I.J. & Serventy, D.L. 1990. Reproductive success of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their

age and breeding experience. *The Journal of Animal Ecology* **59**:161–170.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* **1**: 3–14.

Table 1. Habitat variables recorded for each 10X10–m plot (macro-habitat), 1X1–m plot (micro-habitat) and cavities (micro-habitat) used and unused by wedge-tailed shearwaters (*Ardeanna pacifica*) during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) to explain habitat selection process and breeding performance.

Scale	Analyze	Variable	Description
Macro and micro	Occupancy and breeding success	Block cover (%)	Cover of rocky blocks (> 100 cm in length), visual estimate recorded with 10% precision
		Stone cover (%)	Cover of stones (\leq 100 cm in length), visual estimate recorded with 10% precision
		Rock cover (%)	Cover of rock, visual estimate recorded with 10% precision
		Humus cover (%)	Cover of humus (organic material), visual estimate recorded with 10% precision
		Slope (°)	Slope between the top and the bottom of the plot, recorded with clinometer
		Exotic herbaceous cover (%)	Cover of exotic herbaceous (< 70 cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Native herbaceous cover (%)	Cover of native herbaceous (< 70 cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Exotic low shrub cover (%)	Cover of exotic low shrubs (\geq 70–300 > cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Native low shrub cover (%)	Cover of native low shrubs (\geq 70–300 > cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Exotic high shrub cover (%)	Cover of exotic high shrubs (\geq 300–700 > cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Native high shrub cover (%)	Cover of native high shrubs (\geq 300–700 > cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Exotic tree cover (%)	Cover of exotic trees (\geq 700 cm in height), visual estimate recorded with 10% precision
		Native tree cover (%)	Cover of native trees (\geq 700 cm in height), visual estimate recorded with 10% precision

		Distance to anthropized area (m)	Minimum distance to the path, beach, habitation or agricultural areas, recorded under GIS (QGIS)
		Distance to the sea (m)	Minimum distance to the sea, recorded under GIS (QGIS)
		Cliff position	Low (bottom of the cliff), medium (middle of the cliff) or high (top of the cliff)
Micro	Occupancy and breeding success	Soil compaction	Soil compaction measured with a metal rod; range 4 (rod does not penetrate the soil), range 3 (rod penetrates the soil with high resistance), range 2 (rod penetrates the soil with low resistance), range 1 (rod penetrates the soil without resistance)
		Neighbors presence	Presence of nest occupied by conspecific within a 5-m radius around nest entry or plot center, recorded with graduated measuring tape
Micro	Breeding success	Entrance height (cm)	Maximum height of cavity entrance, recorded with graduated measuring tape
		Entrance width (cm)	Maximum width of cavity entrance, recorded with graduated measuring tape
		Tunnel presence in the nest	Absent (0), present (1)
		Protection presence in front nest	Absent (0), present (1); branches or slabs that concealed the nest entrance
		Depth of the nest (cm)	Maximum length from entrance to back of cavity, recorded with graduated measuring tape
		Entry number	Number of entries with sufficient size for the passage of shearwater
		Nest type	Beneath stack of rocky blocks, excavate beneath rocky blocks, stones or tree roots, excavate in humus, rocky cavities
		Nest site	Grande Anse or Petite-Île

Table 2. Results of the best adequate minimal case-control logistic regression models for the evaluation of breeding habitat selection at macro-scale (10X10-m plot; used locations: n = 61, unused locations: n = 61) and at micro-scale (1X1-m plot; used locations: n = 113; unused locations: n = 113) by wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French). Beta coefficients (β), standard error (SE), wald statistic (Z-value) and odds ratio (OR with CI 95%).

Scale	Variable	β	SE	Z-value	P-value	OR
Macro	Block cover	$7.96e^{-02}$	$1.74e^{-02}$	4.56	< 0.001	1.08 (1.05–1.13)*
	Distance to the sea	$-6.67e^{-02}$	$1.76e^{-02}$	-3.80	< 0.001	0.94 (0.90–0.96)*
Micro	Block cover	0.14	$2.90e^{-02}$	4.95	< 0.001	— ^a
	Block cover ²	$-6.53e^{-04}$	$2.82e^{-04}$	-2.31	< 0.05	— ^a
	Stone cover	0.14	$5.69e^{-02}$	2.45	< 0.05	— ^a
	Stone cover ²	$-2.60e^{-03}$	$1.21e^{-03}$	-2.15	< 0.05	— ^a
	Rock cover	0.15	$4.35e^{-02}$	3.44	< 0.001	— ^a
	Rock cover ²	$-1.05e^{-03}$	$4.97e^{-04}$	-2.12	< 0.05	— ^a
	Exotic low shrub cover	$-2.89e^{-02}$	$1.14e^{-02}$	-2.53	< 0.05	0.97 (0.95–0.99)*
	Soil compaction (range 2)	1.11	1.10	1.01	0.31	3.03 (0.34–25.29)
	Soil compaction (range 3)	0.44	1.15	0.39	0.70	1.56 (0.16–14.37)
	Soil compaction (range 4)	-2.44	1.22	-2.00	< 0.05	$8.69e^{-02}$ ($6.86e^{-03}$ –0.85)*
	Neighbor in 5m (presence)	1.54	0.53	2.91	< 0.05	4.66 (1.71–13.92)*

^a odds ratio for quadratic term is given in Figure 2

* Significant odds ratio (i.e.: 95% CI does not include 1)

Table 3. Results of the best adequate minimal logistic regression model for the evaluation of nest micro-habitat characteristic (1X1-m plot around nest) impact on wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) breeding success (successful nests: n = 77; failed nests: n = 27) during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French). Beta coefficients (β), standard error (SE) and wald statistic (Z-value).

Variable	β	SE	Z-value	P-value
Tunnel presence	5.04e ⁻⁰²	2.05e ⁻⁰²	2.46	< 0.05
Slope	1.17	0.56	2.09	< 0.05

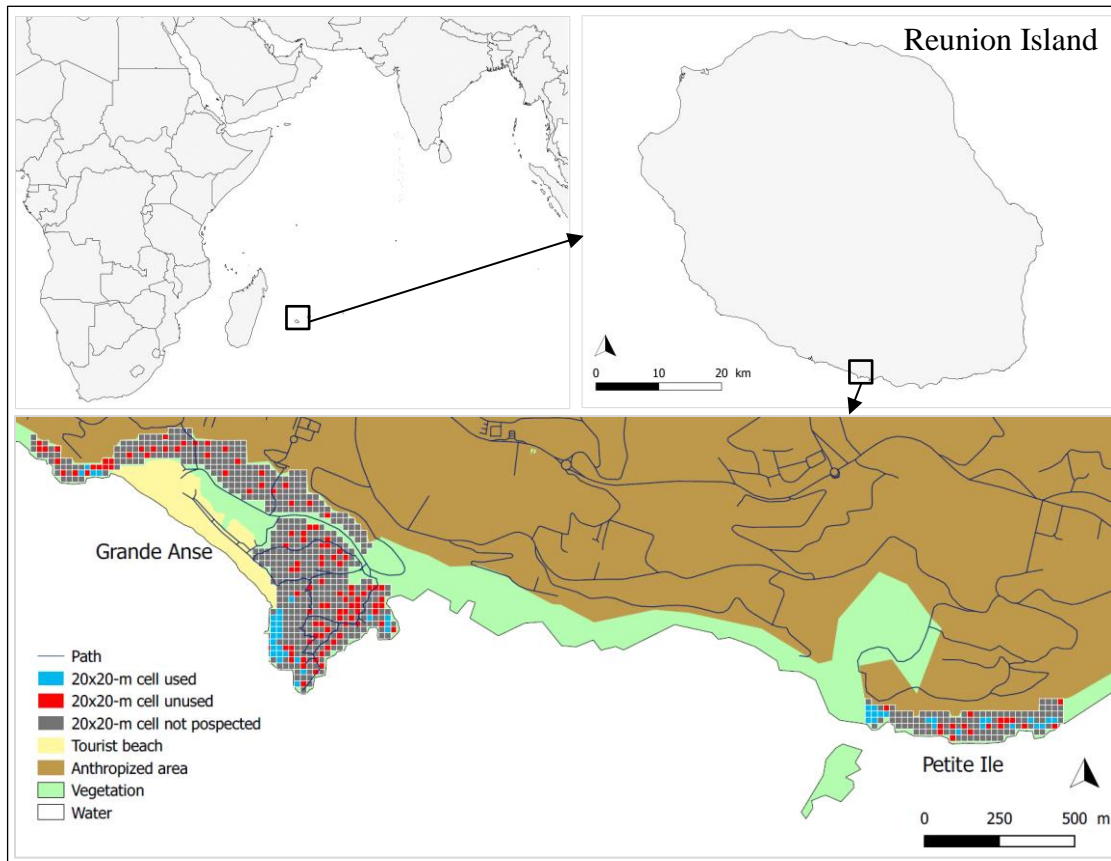


Figure 1. Study area and distribution of wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) on Grande Anse and Petite-Île (south of Reunion Island, French) according to 20X20-m cell grid for 2018/2019 breeding season.

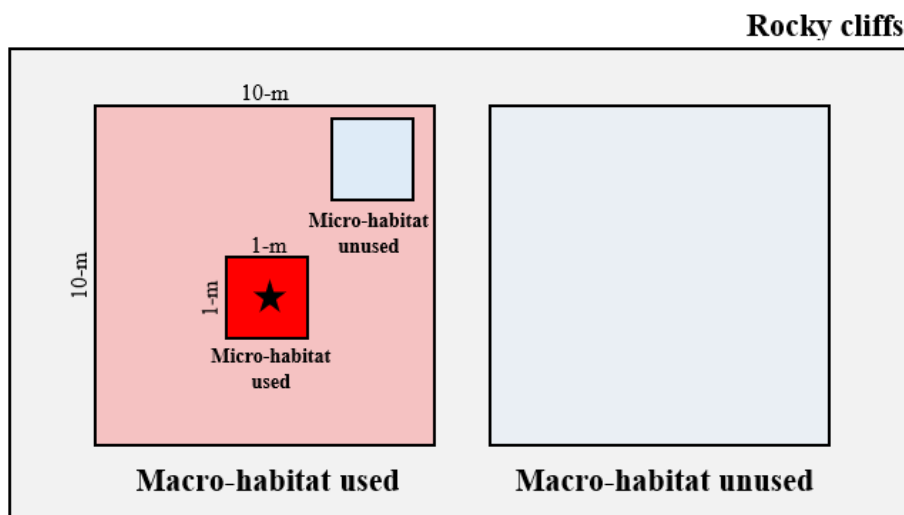


Figure 2. Diagram of the sampling plan illustrating nested multi-scale breeding habitat selection study of shearwaters (*Ardenna pacifica*) on the south of Reunion Island (French). Star represents a shearwater nest.

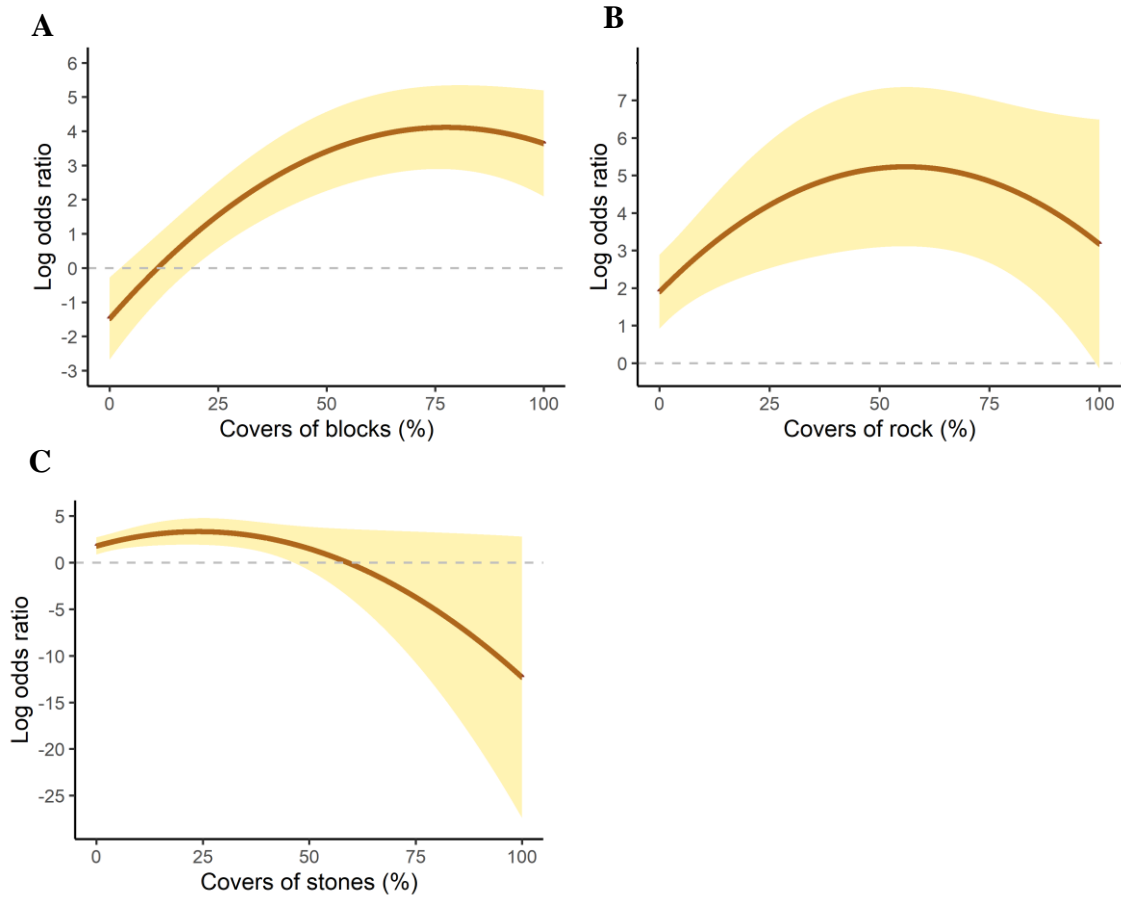


Figure 3. Log odds ratio of habitat selection at micro-scale (1X1-m plot; used locations: $n = 113$; unused locations: $n = 113$) by wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) relative to the three quadratic predictor variable (A: blocks cover, B: stones cover, C: rocks cover) in best adequate minimal model issued from case-control logistic regression. Light yellow areas represent 95% confidence interval. Values > 0 indicate selection and values < 0 indicate avoidance. Effect plots were traced with all other quantitative variables fixed to the mean, range 3 for soil compaction and presence of shearwater less than 5m.

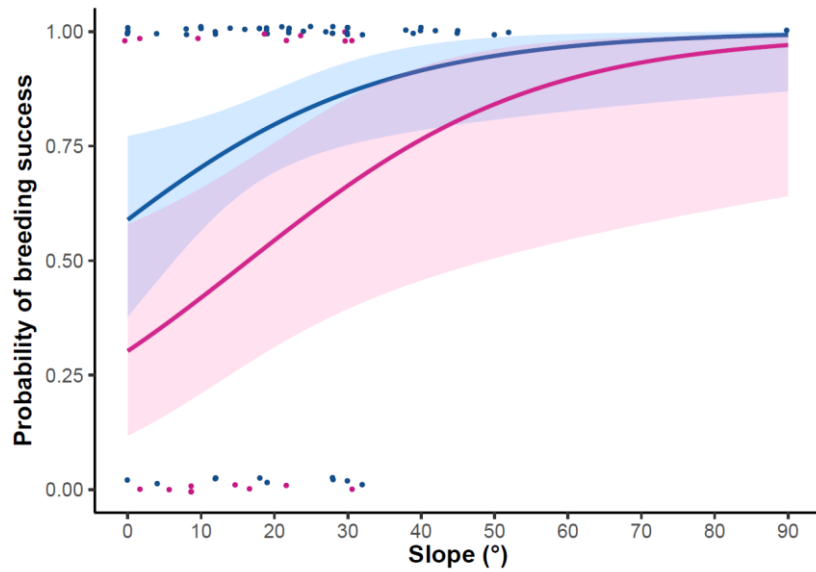


Figure 4. Predicted response of breeding success of wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) relative to the two micro-habitat (1x1m–plot around nest) variable predictors (tunnel presence and slope) in the best adequate minimal model issued from logistic regression during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French). Blue line represents cavities with tunnel, pink line represents cavities without tunnel, light areas represent 95% confidence intervals, blue dots represent field data nest with a tunnel, pink dots represent field data nest without tunnel.

Supplementary material 1. Characteristics of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) breeding habitat and unused habitat (see Table 1 for more details) at macro-scale (10X10-m) and micro-scale (1X1-m plot) during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French). Standard deviation (\pm).

	Macro-habitat		Micro-habitat	
	Use (n=61)	Unused (n=61)	Use (n=113)	Unused (n=113)
Block cover (%)	64.59 \pm 19.63	23.77 \pm 25.31	63.54 \pm 25.18	39.03 \pm 35.53
Stone cover (%)	10.16 \pm 12.04	8.85 \pm 12.66	6.73 \pm 11.22	9.51 \pm 18.14
Rock cover (%)	5.74 \pm 15.96	2.13 \pm 7.33	5.04 \pm 15.18	7.70 \pm 22.59
Humus (%)	27.70 \pm 16.06	69.51 \pm 32.01	27.88 \pm 22.26	45.97 \pm 35.52
Slope ($^{\circ}$)	33.36 \pm 11.28	19.79 \pm 12.94	20.68 \pm 14.71	23.06 \pm 14.53
Cliff position				
Low (%)	52.46	27.87	–	–
Middle (%)	31.15	22.95	–	–
Top (%)	16.39	49.18	–	–
Exotic herbaceous cover (%)	30.16 \pm 28.14	54.43 \pm 34.43	15.22 \pm 22.84	25.26 \pm 33.59
Native herbaceous cover (%)	20.00 \pm 21.13	1.15 \pm 3.70	11.06 \pm 19.38	9.24 \pm 19.18
Exotic low shrub cover (%)	14.26 \pm 14.66	38.03 \pm 33.46	6.81 \pm 15.88	14.86 \pm 28.56
Native low shrub cover (%)	12.46 \pm 22.03	3.43 \pm 8.53	4.60 \pm 15.36	3.84 \pm 15.21
Exotic high shrub cover (%)	25.25 \pm 31.39	32.95 \pm 30.13	22.65 \pm 34.02	21.20 \pm 33.90
Native high shrub cover (%)	4.43 \pm 12.72	1.64 \pm 9.16	3.27 \pm 15.78	1.83 \pm 11.34
Exotic tree cover (%)	22.30 \pm 27.83	55.90 \pm 32.22	17.79 \pm 30.76	16.45 \pm 29.88
Native tree cover (%)	<1.00	1.31 \pm 10.24	0	0
Distance to anthropized area (m)	76.31 \pm 27.52	37.79 \pm 23.42	82.46 \pm 24.80	78.88 \pm 28.72

Distance to the sea (m)	41.95 ± 15.58	132.49 ± 78.06	38.29 ± 17.68	39.43 ± 17.59
Soil compaction				
Range 1 (%)	–	–	4.42	14.16
Range 2 (%)	–	–	24.79	31.86
Range 3 (%)	–	–	56.63	36.28
Range 4 (%)	–	–	14.16	17.70
Neighbors presence less than 5 m				
Presence (%)	–	–	66.37	32.54
Absence (%)	–	–	33.63	62.26
Site				
Grande Anse (%)	65.57	95.08	77.88	74.33
Petite-Île (%)	34.43	4.92	22.12	25.66

Supplementary material 2. Univariate case-control logistic regression models for the evaluation of breeding habitat selection at macro-scale (10X10-m plot; used locations: n = 61, unused locations: n = 61) by wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) during 2018/2019 breeding season. Univariate models with an * show variable and relation retained for multivariate logistic regression (see Materials and Methods for more details). Degrees of freedom (df), log-likelihood (LL), Akaike information criterion (AIC), delta AIC compared to the null model (Δ AIC).

Univariate model	df	LL	AIC	Δ AIC
Null model (only intercept)	1	-84.56	171.13	0.00
Rock	2	-83.18	170.36	-0.77
Log ¹⁰ rock	2	-83.71	171.43	0.30
Rock + Rock ²	3	-82.93	171.86	0.73
Blocks*	2	-52.53	109.06	-62.07
Log ¹⁰ blocks	2	-56.33	116.66	-54.47
Blocks + Blocks ²	3	-52.52	111.03	-60.10
Stones	2	-84.38	172.78	1.65
Log ¹⁰ stones	2	-84.40	172.80	1.67
Stones + Stones ²	3	-83.90	173.80	2.67
Humus	2	-55.52	115.04	-56.09
Log ¹⁰ humus	2	-62.30	128.60	-42.53
Humus + Humus ^{2*}	3	-52.08	110.16	-60.97
Slope	2	-67.43	138.86	-32.27
Log ¹⁰ slope*	2	-65.19	134.39	-36.74
Slope + Slope ²	3	-65.69	137.39	-33.74
Cliff position*	3	-76.62	159.24	-11.89
Exotic herbaceous cover*	2	-76.25	156.50	-14.63
Log ¹⁰ exotic herbaceous cover	2	-80.96	165.92	-5.21
Exotic herbaceous cover + Exotic herbaceous cover ²	3	-75.85	157.70	-13.43
Native herbaceous cover *	2	-53.39	110.77	-60.36
Log ¹⁰ native herbaceous cover	2	-53.96	111.92	-59.21
Native herbaceous cover + Native herbaceous cover ²	3	-53.28	112.56	-58.57
Exotic low shrub cover*	2	-72.38	148.76	-22.37
Log ¹⁰ exotic low shrub cover	2	-79.12	162.24	-8.89
Exotic low shrub cover + Exotic low shrub cover ²	3	-70.59	147.19	-23.94
Native low shrub cover*	2	-79.73	163.47	-7.66

Log ¹⁰ native low shrub cover	2	-81.34	166.67	-4.46
Native low shrub cover + Native low shrub cover ²	3	-79.61	165.22	-5.91
Exotic high shrub cover	2	-83.60	171.20	0.07
Log ¹⁰ exotic high shrub cover*	3	-81.80	167.60	-3.53
Exotic high shrub cover + Exotic high shrub cover ²	3	-81.73	169.45	-1.68
Native high shrub cover	2	-83.53	171.06	-0.07
Log ¹⁰ native high shrub cover	2	-83.18	170.36	-0.77
Native high shrub cover + Native high shrub cover ²	3	-82.13	170.27	-0.86
Exotic tree cover*	2	-68.87	141.73	-29.40
Log ¹⁰ exotic tree cover	2	-72.68	149.36	-21.77
Exotic tree cover + Exotic tree cover ²	3	-68.25	142.50	-28.63
Distance to anthropized area	2	-57.99	119.97	-51.16
Log ¹⁰ distance to anthropized area*	2	-56.78	117.56	-53.57
Distance to the sea	2	-46.12	96.23	-74.90
Log ¹⁰ distance to the sea	2	50.74	105.48	-65.65
Distance to the sea + Distance to the sea ² *	3	-41.49	88.97	-82.16

Supplementary material 3. Generalized Variance Inflation Factor (GVIF) of preselect variables (see Materials and Methods for more details) in the multivariate case control logistical regression to evaluate macro breeding habitat selection (10x10-m plot; used locations: n = 61, unused locations: n = 61) by wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) during 2018/2019 breeding season. Degrees of freedom (df).

Variable	df	GVIF (All variables)	GVIF (Without humus cover variable)
Blocks	1	6.36	1.99
Cliff position	2	2.83	2.67
Humus	1	7.38	–
Slope	1	1.73	1.64
Exotic herbaceous cover	1	1.82	1.71
Native herbaceous cover	1	1.93	1.90
Exotic low shrub cover	1	1.86	1.81
Native low shrub cover	1	1.55	1.55
Exotic high shrub cover	1	1.70	1.70
Exotic tree cover	1	2.62	2.61
Distance to anthropized area	1	2.29	2.28
Distance to the sea	1	2.46	2.41

Supplementary material 4. Univariate case-control logistic regression models for the evaluation of breeding habitat selection at micro-scale (1X1-m plot; used locations: n = 113; unused locations: n = 113) by wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) from data collected during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French). Univariate models with an * show variable and relation retained for multivariate logistic regression (see Materials and Methods for more details). Degrees of freedom (df), log-likelihood (LL), Akaike information criterion (AIC), delta AIC compared to the null model (Δ AIC).

Univariate model	df	LL	AIC	Δ AIC
Null model (only intercept)	1	-156.65	315.30	0.00
Rock	2	-155.14	314.28	-1.02
Log ¹⁰ rock	2	-156.56	317.12	1.82
Rock + rock ^{2*}	3	-151.26	308.52	-6.78
Blocks	2	-94.70	193.41	-121.89
Log ¹⁰ blocks	2	-99.05	202.10	-113.20
Blocks + Blocks ^{2*}	3	-86.57	179.14	-136.16
Stones	2	-154.03	312.05	-3.25
Log ¹⁰ stones	2	-156.44	316.88	1.58
Stones + Stones ^{2*}	3	-149.78	305.56	-9.74
Humus	2	-125.08	254.15	-61.15
Log ¹⁰ humus	2	-151.35	306.70	-8.60
Humus + Humus ^{2*}	3	-107.89	221.78	-93.52
Slope*	2	-153.19	310.37	-4.93
Log ¹⁰ slope	2	-153.26	310.52	-4.78
Slope + Slope ²	3	-152.19	310.37	-4.93
Soil compaction*	4	-150.36	308.72	-6.58
Neighbors presence less than 5m*	2	-143.62	291.24	-24.06
Exotic herbaceous cover	2	-146.04	296.09	-19.21
Log ¹⁰ exotic herbaceous cover	2	-153.21	310.42	-4.88
Exotic herbaceous cover + Exotic herbaceous cover ^{2*}	3	-141.21	288.41	-26.89
Native herbaceous cover	2	-155.68	315.36	0.06
Log ¹⁰ native herbaceous cover	2	-153.97	311.93	-3.37
Native herbaceous cover + Native herbaceous cover ^{2*}	3	-152.37	310.73	-4.57
Exotic low shrub cover	2	-156.65	297.30	-18.00
Log ¹⁰ exotic low shrub cover	2	-146.65	305.96	-9.34

Exotic low shrub cover + Exotic low shrub cover ^{2*}	3	-150.98	294.90	-20.4
Native low shrub cover	2	-156.30	316.60	1.30
Log ¹⁰ native low shrub cover	2	-155.08	314.16	-1.14
Native low shrub cover + Native low shrub cover ^{2*}	3	-152.92	311.83	-3.47
Exotic high shrub cover	2	-156.40	316.80	1.50
Log ¹⁰ exotic high shrub cover	3	-155.93	315.86	0.56
Exotic high shrub cover + Exotic high shrub cover ²	3	-155.24	316.48	1.18
Native high shrub cover	2	-154.24	312.48	-2.82
Log ¹⁰ native high shrub cover	2	-155.46	314.92	-0.38
Native high shrub cover + Native high shrub cover ^{2*}	3	-151.78	309.56	-5.74
Exotic tree cover	2	-156.40	316.79	1.49
Log ¹⁰ exotic tree cover	2	-156.18	316.36	1.06
Exotic tree cover + Exotic tree cover ²	3	-156.31	318.62	3.32
Distance to anthropized area	2	-154.93	313.86	-1.44
Log ¹⁰ distance to anthropized area*	2	-153.72	311.45	-3.85
Distance to the sea	2	-156.04	316.08	0.78
Log ¹⁰ distance to the sea	2	-155.45	314.90	-0.40
Distance to the sea + Distance to the sea ²	3	-155.81	317.62	2.32

Supplementary material 5. Generalized Variance Inflation Factor (GVIF) of preselect variables (see Materials and Methods for more details) in the multivariate case control logistical regression to evaluate micro breeding habitat selection (1X1–m plot; used locations: n = 113; unused locations: n = 113) by wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) during 2018/2019 breeding season. Degrees of freedom (df).

Variable	df	GVIF (All variables)	GVIF (Without humus cover variable)
Rock	1	9.40	1.77
Blocks	1	20.40	1.89
Stones	1	5.71	1.17
Humus	1	21.10	–
Slope	1	1.26	1.41
Exotic herbaceous cover	1	1.42	2.16
Soil compaction	3	2.18	1.19
Neighbors presence less than 5m	1	1.21	1.13
Native herbaceous cover	1	1.13	1.23
Exotic low shrub cover	1	1.24	1.15
Native low shrub cover	1	1.17	1.07
Native high shrub cover	1	1.08	1.27
Distance to anthropized area	1	1.27	1.41

Supplementary material 6. Cross-scale correlation spearman's coefficients (ρ) between continuous pairs of habitat variables in best adequate minimal logistical regression models at micro- and macro-scale evaluating habitat selection of wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) during 2018/2019 breeding season.

Macro-habitat scale		
	Block cover	Distance to the sea
Micro-habitat scale		
Block cover	0.13	$9.60e^{-03}$
Stone cover	-0.14	$5.95e^{-02}$
Rock cover	-0.27	$-6.98e^{-02}$
Exotic low shrub cover	$-8.12e^{-03}$	0.27

Supplementary material 7. Characteristics of micro-habitats (1X1-m plot) around nest site entries and cavities of wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) for successful and failed nests during 2018/2019 breeding season at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French). Standard deviation (\pm).

	Successful (n = 77)	Failure (n = 27)
Block cover (%)	61.17 \pm 26.90	67.04 \pm 19.58
Stone cover (%)	5.58 \pm 9.25	10.74 \pm 15.42
Rock cover (%)	7.14 \pm 17.91	0.74 \pm 3.85
Humus (%)	29.09 \pm 22.43	25.56 \pm 22.25
Slope ($^{\circ}$)	23.57 \pm 15.64	14.48 \pm 10.41
Cliff position		
Low (%)	67.53	55.56
Middle (%)	15.58	22.22
Top (%)	16.88	22.22
Exotic herbaceous cover (%)	15.06 \pm 23.65	15.56 \pm 23.09
Native herbaceous cover (%)	11.82 \pm 18.97	7.78 \pm 18.47
Exotic low shrub cover (%)	7.01 \pm 15.82	5.19 \pm 11.56
Native low shrub cover (%)	4.68 \pm 15.44	3.33 \pm 12.09
Exotic high shrub cover (%)	23.90 \pm 33.01	20.00 \pm 36.69
Native high shrub cover (%)	3.25 \pm 15.34	0.74 \pm 3.85
Exotic tree cover (%)	15.71 \pm 27.93	28.15 \pm 39.91
Native tree cover (%)	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
Distance to anthropized area (m)	79.34 \pm 25.22	89.63 \pm 25.64
Distance to the sea (m)	38.02 \pm 17.07	39.34 \pm 17.97
Soil compaction		
Range 1 (%)	3.90	3.70
Range 2 (%)	20.78	33.33
Range 3 (%)	58.44	55.56
Range 4 (%)	16.88	7.41
Neighbors presence less than 5 m		
Presence (%)	68.83	55.56
Absence (%)	31.17	44.44
Entrance width (m)	0.32 \pm 0.26	0.31 \pm 0.20
Entrance height (m)	0.21 \pm 0.13	0.20 \pm 0.13
Tunnel presence		
Presence (%)	88.31	66.67

Absence (%)	11.69	33.33
Protection presence		
Presence (%)	29.87	11.11
Absence (%)	70.13	88.89
Depth (m)	1.00 ± 0.39	0.86 ± 0.34
Entry number	1.21 ± 0.51	1.22 ± 0.51
Nest type		
Excavated in humus (%)	2.60	3.70
Excavated beneath blocks, stones or tree roots (%)	53.25	44.44
Beneath stack of blocks (%)	36.36	51.85
Cavities in rock (%)	7.79	0.00
Site		
Grande Anse (%)	71.61	28.39
Petite-Île (%)	82.61	17.39

Supplementary material 8. Univariate logistic regression models for the evaluation of micro-habitat characteristic impact (1X1-m plot around the nest) on wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) breeding success (successful nest: n = 77, failed nests: n = 27) at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) during 2018/2019 breeding season. Univariate models with an * show variable and relation retained for multivariate logistic regression (see Materials and Methods for more details). Degrees of freedom (df), log-likelihood (LL), Akaike information criterion (AIC), delta AIC compared to the null model (Δ AIC).

Univariate model	df	LL	AIC	Δ AIC
Null model (only intercept)	1	-59.56	121.11	0.00
Rock*	2	-56.64	117.29	-3.82
Log ¹⁰ rock	2	-56.32	116.65	-4.46
Blocks	2	-58.98	121.96	0.85
Log ¹⁰ blocks	2	-58.84	121.67	0.56
Stones	2	-57.63	119.27	-1.84
Log ¹⁰ stones	2	-58.61	121.22	0.11
Humus	2	-59.29	122.59	1.48
Log ¹⁰ humus	2	-59.16	122.32	1.21
Nest type	3	-57.08	120.16	-0.95
Entrance width	2	-59.55	123.11	2.00
Log ¹⁰ entrance width	2	-59.51	123.04	1.93
Entrance height	2	-58.99	121.98	0.87
Log ¹⁰ entrance height	2	-59.00	121.99	0.88
Nest deep	2	-58.03	120.07	-1.04
Log ¹⁰ nest deep	2	-57.82	119.63	-1.48
Entry number	2	-59.56	123.11	2.00
Tunnel presence*	2	-56.60	117.19	-3.92
Slope*	2	-55.17	114.34	-6.77
Log ¹⁰ slope	2	-57.08	118.15	-2.96
Slope + Slope ²	3	-54.68	115.36	-5.75
Soil compaction	4	-58.22	123.43	2.32
Neighbor presence less than 5m	2	-58.80	121.59	0.48
Protection presence*	2	-57.44	118.88	-2.23
Exotic herbaceous cover	2	-59.55	123.10	1.99
Log ¹⁰ exotic herbaceous cover	2	-59.55	123.11	2.00
Native herbaceous cover	2	-59.05	122.10	0.99

Log ¹⁰ native herbaceous cover	2	-58.43	120.86	-0.25
Exotic low shrub cover	2	-59.39	122.79	1.68
Log ¹⁰ exotic low shrub cover	2	-59.53	123.06	1.95
Native low shrub cover	2	-59.47	122.92	1.81
Log ¹⁰ native low shrub cover	2	-59.47	122.95	1.84
Exotic high shrub cover	2	-59.42	122.84	1.73
Log ¹⁰ exotic high shrub cover	3	-58.73	121.46	0.35
Native high shrub cover	2	-59.08	122.15	1.04
Log ¹⁰ native high shrub cover	2	-59.41	122.81	1.70
Exotic tree cover	2	-58.10	120.20	-0.91
Log ¹⁰ exotic tree cover	2	-59.06	122.12	1.01
Distance to anthropized area	2	-57.86	119.71	-1.40
Log ¹⁰ distance to anthropized area	2	-58.34	120.68	-0.43
Distance to the sea	2	-59.60	122.00	0.89
Log ¹⁰ distance to the sea	2	-59.50	123.01	1.90
Distance to the sea + Distance to the sea ²	3	-59.49	124.98	3.87
Site	2	-58.96	121.91	0.80
Cliff position	3	-58.94	123.87	2.76

Supplementary material 9. Generalized Variance Inflation Factor (GVIF) of preselect variables (see Materials and Methods for more details) in the multivariate case control logistical regression to evaluate micro-habitat characteristic impact (1X1-m plot around the nest) on wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) breeding success (successful nest: n = 77, failed nest: n = 27) at Petite-Île and Grande Anse area (Reunion Island, French) during 2018/2019 breeding season. Degrees of freedom (df).

Variable	df	GVIF
Rock	1	1.13
Slope	1	1.21
Tunnel presence	2	1.15
Protection presence	1	1.22

2-2. CHARACTERIZATION OF INTRA-ANNUAL VARIATIONS IN MICRO-HABITAT USE AND LAYING SITES FOR THE CONSERVATION OF THE MANAPANY DAY GECKO (*PHELSUMA INEXPECTATA*), A CRITICALLY ENDANGERED REPTILE ENDEMIC TO REUNION ISLAND

Arthur Choeur^{1,2}, Johanna Clémencet³, Matthieu Le Corre¹, and Mickaël Sanchez^{2,3}

¹UMR ENTROPIE, Saint-Denis, La Réunion, France

²Nature Océan Indien, Petite-Île, La Réunion, France

³UMR PVBMT, Saint-Denis, La Réunion, France

En préparation pour soumission pour « Amphibia-Reptilia »

Abstract

Habitat loss is the leading cause of reptile decline and habitat studies are crucial to address this threat and implement adapted conservation plans. We investigated the habitat use of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*), a critically endangered species endemic to Reunion Island (Western Indian Ocean). Anthropogenic disturbances (urbanization, agriculture, alien plant species) led to the fragmentation of the population into several small isolated patches. Habitats requirements of this species are poorly known, which prevent adapted conservation. The purposes of this study were to (i) investigate intra-annual variations of the micro-habitats used and activity, and (ii) characterize laying sites. We collected micro-habitat data annually in two populations during five years (2015-2019) and monthly in one of them during 18 consecutive months. A total of 2,621 adult gecko detections were recorded and 25 laying sites were characterized. Manapany day gecko used mainly native palm species, especially screw pine thickets. We observed seasonal variations in micro-habitat preferences and activity. Geckos used upper supports and usually stayed in the canopy motionless in the sun during winter, while during summer, geckos inhabited lower supports, spend less time in thermoregulation and exhibited saxicolous behaviors, especially females. Laying sites were mainly found in rock cavities surrounded by native plants. Our findings confirm the importance of native coastal vegetation for the conservation of the Manapany day gecko. Shifts of micro-habitats through the year indicate that Manapany day geckos (i) need habitats with thermal heterogeneity to meet their physiological requirements and to adapt to seasonal changes in their

thermal environment, and (ii) adapt their micro-habitats according to their reproductive phenology, especially to lay their eggs in rock cavities.

Keywords: Conservation, Gekkonidae, intra-annual variation, laying site, micro-habitat use, *Phelsuma inexpectata*, Reunion Island, tropical insular reptile

Résumé

La perte d'habitat est la principale cause de déclin pour les reptiles. Les études sur l'habitat sont cruciales pour faire face à cette menace et mettre en œuvre des plans de conservation adaptés. Nous avons étudié l'utilisation de l'habitat du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*), une espèce en danger critique d'extinction endémique de l'île de la Réunion (île tropicale de l'océan Indien). Les perturbations anthropiques (urbanisation, agriculture, flore invasive) ont conduit à la fragmentation de la population en plusieurs petites patches isolées. Il existe actuellement peu d'études sur les besoins écologiques en termes d'habitat pour ce gecko afin de soutenir les initiatives de conservation. Les objectifs de cette étude étaient (i) d'étudier les variations intra-annuelles du micro-habitat et de l'activité et, (ii) caractériser les sites de ponte. Nous avons caractérisé annuellement les micro-habitats dans deux populations pendant cinq ans (2015-2019) et mensuellement dans l'une d'entre elles pendant 18 mois consécutifs. Au total, 2 621 détections de geckos adultes ont été enregistrées et 25 sites de ponte ont été caractérisés. Le gecko vert de Manapany utilisait principalement les fourrées indigènes de *Pandanus utilis*. Nous avons observé des variations intra-annuelles dans l'utilisation des micro-habitats et de l'activité. Les geckos utilisaient des supports supérieurs et restaient généralement dans la canopée sans bouger au soleil pendant l'hiver, tandis que pendant l'été, les geckos utilisaient des supports proches du sol, passaient moins de temps en thermorégulation et présentaient des comportements saxicoles, surtout les femelles. Les sites de ponte étaient principalement dans des cavités rocheuses entourées de plantes indigènes. Nos résultats confirment l'importance de la végétation native côtière pour la conservation du gecko vert de Manapany. Les changements de micro-habitats au cours de l'année indiquent que les geckos verts de Manapany (i) ont besoin d'habitats présentant une hétérogénéité thermique pour répondre à leurs besoins physiologiques et s'adapter aux changements saisonniers des conditions abiotiques et (ii) adaptent leurs micro-habitats en fonction de leur phénologie de reproduction, notamment pour pondre leurs œufs dans des cavités rocheuses.

Mots-clés : Conservation, Gekkonidae, La Réunion, micro-habitat, *Phelsuma inexpectata*, reptile insulaire tropical, site de pontes, variation intra-annuelle

2.2.1. Introduction

Habitat loss and degradation are considered to be the leading causes of reptile decline (Gardner, Barlow, and Peres, 2007; Böhm et al., 2013). Reptiles are particularly threatened by habitat disturbances due to their low dispersal ability, specialization in narrow ecological niches and thermoregulatory constraints (Kearney, Shine, and Porter, 2009; Böhm et al., 2013; Baguette, Stevens, and Clobert, 2014). To address this threat, habitat studies are crucial to identify key habitat characteristics used by species to satisfy their life requirements. Habitat studies help to identify threats, understand the factors determining species occurrence, and guide future conservation efforts (Manly et al., 2007).

Species-habitat association is not necessarily static through time and can follow temporal dynamic related to seasonal or non-seasonal changes in biotic and abiotic environment characteristics, activities performed (e.g.: matting, laying, foraging) and age of individuals (Nemes et al., 2006; Lunghi, Manenti, and Ficetola, 2015; Rakotozafy, 2019). Small ectotherms, like geckos, are particularly likely to adjust their micro-habitats through time because they are very dependent on thermal conditions for the maintenance of their body temperatures (Bartholomew, 1982; Vitt and Caldwell, 2013). For instance, geckos track optimal thermal environments through the day (Hagey et al., 2016) and stay near retreat sites during the cool season (Bauer, 2013). Thus, it is essential to introduce temporal variation in habitat studies of gecko species to have an overall vision of their ecological needs. However, temporal variations in micro-habitats used are not often considered and can lead to the implementation of inappropriate management measures (Hagey et al., 2016).

The genus *Phelsuma* includes about fifty species, mainly arboreal and distributed on tropical islands in the Western Indian Ocean (Rocha, Carretero, and Harris, 2010). Some species are able to exploit a wide range of habitats (Glaw and Vences, 2007; Roberts and Daly, 2014; Humphrey and Ward, 2018), while others are associated to native palm species (Glaw and Vences, 2007; Noble et al., 2011; Bungard et al., 2014). The few studies investigating the temporal variation in habitat use of *Phelsuma* day geckos suggests daily cycle (Hagey et al., 2016; Rakotozafy, 2019), but nothing is known regarding to the annual temporal dynamic.

In this paper, we studied the micro-habitats used by Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*; MDG), a critically endangered species endemic to Reunion Island (Sanchez, 2021). Due to habitat disturbances (urbanization, agriculture and invasive plants), the population is declining rapidly (Choeur et al. in prep. and see **Chapter 1-1**) and fragmented into fifty small sub-populations (Sanchez and Caceres, 2019). Previous studies on distribution

have shown that sub-populations are mainly associated with remnants of indigenous coastal vegetation (Bour, Probst, and Ribes, 1995; Sanchez and Probst, 2011). However, there are no studies examining the micro-habitats used and the seasonal changes in habitat use. In order to provide management guidelines for the conservation of the MDG, especially for the restoration of their habitats, the aims of our study were to (i) investigate the variations of micro-habitats used through the year, and (ii) characterize laying sites.

2.2.2. Materials and methods

2.2.2.1. Study area and species

This study was carried out on the southern coastal cliffs of Reunion Island (21°06' S, 55°36' E; Western Indian Ocean) (Figure 1). The climate is tropical with a hot and humid season from November to April (austral summer; mean monthly temperature: 26 °C, mean monthly precipitation: 146 mm), and a dry and cooler season from May to October (austral winter; 22°C, 96 mm) (Météo France, 2021). We studied habitats of MDG in two populations named “population A” (0.84 Ha) and “population B” (0.24 Ha). Populations were distributed on a thin strip of coastal vegetation (<100 m) between sugar-cane plantations and rocky cliff (Figure 1). This vegetation included small patches of native plants (screw pine thickets *Pandanus utilis*, and mixed thickets of *Scaevola taccada* and *Psiadia retusa*) surrounded by invasive plants (*Schinus terebinthifolius* and *Furcraea foetida* only on population A). The substrate was mainly cover by rocky blocks and litter of screw pines. Due to the steep slope and orientation to the south, both populations received more sun in summer (on average about 8 h/day) than in winter (on average about 5 h/day) (Choeur A. unpublished data). The study area is invaded by alien mammal predators (*Rattus rattus*, *Mus musculus*, *Felis catus*, *Suncus murinus*) and by land birds which can also predate geckos (*Acridotheres tristis*, *Pycnonotus jocosus*) (N. Cole pers. comm. 2019).

MDG is arboreal and territorial with a total length of 13 cm (Supplementary material 1). It is insectivorous, nectarivore and frugivorous. Females glue their eggs on the substrate, and calcareous layer of the shell stay on the support and is detectable for many years (Supplementary material 2). Age stage (immature ≤ 2 years or adult > 2 years) and sex of adults can be determined visually according to a suite of morpho-anatomical features including body shape, body length, color and hemipenal bulges (Supplementary material 1) (Sanchez, Probst, and Deso, 2009). MDG have stable individual natural marking on the dorsal side (red spots pattern on green ground from head to tail), which is highly polymorphic and can be used to

identify each individual (Supplementary material 1, and see Choeur et al. in prep. and **Chapter 1-1**).

2.2.2.2. *Micro-habitats used and intra-annual variations*

Data collection

We defined the micro-habitat as the support where the gecko was located including support type, support height and sun exposition (Noble et al., 2011; Buckland et al., 2014; Delaney and Warner, 2016; Hagey et al., 2016; Augros et al., 2018). Data on micro-habitats were collected during a Capture-Mark-Recapture monitoring (Choeur et al. in prep. and see **Chapter 1-1**), following robust design sampling (Pollock, 1982; Lebreton et al., 1992). In brief, we divided the range of the populations A and B into 20X20-m cells (21 cells for population A and 6 for population B) (Figure 1). Over a 5-year period (2015–2019), we surveyed populations A and B annually three times between September and October. On each sampling occasion, an observer visually searched for adult geckos in each cell during 20 minutes. To maximize detection probability, geckos were searched when weather conditions were favorable for their activity (absence of rain and strong wind) and during peak activity times (from 8:00 am to 04:00 pm). For each detection, we took several close-up photos of unique color pattern using a digital camera (Lumix DMC-FZ72, telephoto lens x60) to identify the gecko and we recorded sex and support used (species of plant or substrate type). With the same protocol, we surveyed population B three times per month from May 2018 to October 2019 (18 months). For this population, we also visually recorded the support height used by geckos with an estimated accuracy of ± 0.5 m, if the gecko was in motion (yes/no) and if it had at least a part of the body in the sun (yes/no).

Data analysis

In order to characterize the micro-habitats used, we calculated the percentage of detections per support type during annual and monthly surveys for both populations. We investigated the variation in micro-habitat use and activity (in motion or not) through the year and between the sex during the monthly survey of population B. We used three distinct Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) with a logit-binomial link distribution to test the effect of sex, period (month) and the interaction between sex and period on (i) the probability of geckos being on the move or not (activity), (ii) the probability of geckos being under the sun or not (only sampling occasions carried out during sunny weather were considered for this

analyze), and (iii) the probability of geckos being on the rock or not. We also performed a Linear Mixed Model (LMM) to test the effect of sex, period (month), and the interaction between sex and period on support height used by geckos. To account for variation among individuals in our analyses, we identified each gecko photographed based on their unique color patterns (see Choer et al. in prep. and **Chapter 1-1**). We included individual ID number of geckos as a random effect in our models (acting on the intercept of regressions). We used the same approach for all models to test the respective effect of each explanatory variable in our study area. First, for each variable, we calculated the difference of deviance between the full model and a model not including the target variable. Then, we built a complete model with all variables ordered from the variable that increased the deviance the most to the variable that increased the deviance the least when removed from the complete model. We used a stepwise backward elimination procedure of the least significant terms ($P > 0.05$) to determine the best adequate minimal model containing only significant terms (Burnham and Anderson, 2002; Crawley, 2007). We evaluated the ability of each best adequate minimal GLMM to predict modeled occurrence by estimating the area under the receiver operating characteristic (ROC) curve (area under the curve; AUC) (Fielding and Bell, 1997) using the R-package pROC (Robin et al., 2021). All statistical analyses were performed using R software (R Version 3.6.0, www.r-project.org, accessed 04 January 2021; R Core Team 2019) and with α value = 0.05 as significance threshold. Modeling was performed using the R-package lme4 (Bates et al., 2015).

2.2.2.3. *Laying sites*

From February 2018 to August 2020, we searched for laying sites inside tree and rock crevices, three hours per month in population B with a flashlight (see Choer et al. in prep. and **Chapter 1-2**). We defined a laying site as a support with eggs and/or traces of glued shells. We categorized laying sites as active (with incubating eggs) or formerly active (with eggs hatched, traces of glued shells or old eggs presumably dead covered with mold and with brown spots). For active and formerly active laying sites, we recorded height and support type (rocky or vegetal support; in a cavity or not; species and part of the plant). If eggs were in a cavity, we recorded entrance width and height, depth, and aspect (orientation of laying site entrance from 0 to 359°). For active laying sites, we also recorded egg orientation inside the cavity (sideward/overhanging/down), and cover of exotic and native plants in 1X1-m plot surrounding laying site (defined as the vertical projection of all foliage into the horizontal surface). For laying sites on plant supports, we recorded species, plant height with a laser rangefinder (model Stanley TLM165, to the nearest 10 cm) and plant diameter at breast height (DBH). Percentage

covers were visually estimated with 10% precision. Metric measurements (except plant height) were recorded with a measuring tape (to the nearest 1 mm) and entrance aspect with a digital compass (to the nearest 1°). We used Rao's Spacing Test (R package circular, Agostinelli and Lund, 2017) to analyze uniformity of laying site aspect distribution.

2.2.3. Results

2.2.3.1. Micro-habitats used and intra-annual variations

We recorded 811 detections on population A (243 females, 548 males and 20 undetermined) and 1,810 on population B (562 females, 1,204 males and 44 undetermined) among which 95.82% resulted in a photo-identification. In total, 289 adults were photo-identified (population A: 59 females, 94 males and 5 undetermined; population B: 63 females, 65 males and 3 undetermined). During annual and monthly surveys, geckos were mainly observed on screw pine (*P. utilis*) on both populations (56.84% of detections for population A and 93.65% for population B) (Figure 2). On population A, 36.25% of detections were observed on *F. foetida* and occasionally on other supports. On population B, 4.75 % of geckos were observed on the rock and occasionally on the other supports.

During monthly survey on population B, geckos used screw pine as support all year round while they used rocky supports only between August and February (Figure 3B). Females used significantly more the rocky supports than males and rock supports were significantly more used in September, October and December (Figure 3B and Table 1). Average (\pm SD) support height used was 268.45 ± 171.54 cm (min.-max. = 0-1,100 cm). Support heights were significantly lower from August to April (Figure 3D and Table 2). We detected 57.21% of geckos with at least a part of the body in the sun and 28.04% in motion. Geckos were significantly more in the sun in July and significantly less from December to March (Figure 3A and Table 3). Geckos were significantly more in activity in August and from October to February and significantly less in April (Figure 3C and Table 4). The area under the ROC curve for the three GLMM models were > 0.75 , which indicated strong predictive capacity of the model.

2.2.3.2. Laying sites

We recorded 10 formerly active laying sites and 15 active laying sites containing 67 eggs. Laying sites were mainly found in rock cavities (92%) and to a lesser extent on screw pine leaves (4%) and trunk cavities (4%) (see Supplementary material 3 for illustrations).

Females glued their eggs on the sideward (58.57%) and on overhanging (41.43%) of cavities. Aspects of rocky laying sites entrances were not uniformly distributed (Rao's spacing test: $U = 210$, P -value < 0.01), mainly oriented to the south (87.5% of laying sites were oriented between 130° and 240°) (Figure 4). Height and width mean entrance (\pm SD) of laying sites were respectively 3.06 ± 2.77 cm (min.-max. = 0.50-11.20 cm) and 4.12 ± 3.94 cm (min.-max. = 0.50-13.50 cm), with an average depth of 6.35 ± 3.33 cm (min.-max. = 3.10-18.10 cm). Height mean (\pm SD) from the ground were 141.08 ± 122.34 cm (min.-max. = 4.10-584.00 cm). For laying sites on screw pine (N=2), mean DBH (\pm SD) and height of plants support were respectively 64.00 ± 7.07 cm (min.-max. = 59.00-69.00 cm) and 490.00 ± 268.78 cm (min.-max. = 300.00-680.00 cm). Plants surrounding laying sites were mainly native species (mean cover = $43.18 \pm$ SD 43.14%) and occasionally exotic species ($1.82 \pm 6.03\%$).

2.2.4. Discussion

2.2.4.1. Micro-habitats used

Our study is the first to investigate the micro-habitats used by the MDG. We show a close association with native screw pine thickets, which was already reported at populations scale (Bour, Probst, and Ribes, 1995; Sanchez and Probst, 2011), but also a large use of invasive *F. foetida* shrubs and to a lesser extent the use of rocky supports. The disproportionate use of screw pine was also observed in other *Phelsuma* species of South-Western Indian Ocean (Raxworthy and Nussbaum, 1993; Wanger et al., 2009; Noble et al., 2011; Bungard et al., 2014; Augros et al., 2018) and in many tropical reptiles in Indian and Pacific Oceans (Lehtinen 2002, Flecks et al. 2012). The invasive Agavaceae *F. foetida* is known to be used by several *Phelsuma* species and other tropical geckos (Sanchez et al., 2019). The use of rocks was also reported in previous studies (Deso and Probst, 2007) and for other *Phelsuma* species (Osadnik, 1984; Nussbaum et al., 2000).

The use of these micro-habitats by the MDG can be explained by its thermal ecology, reproductive and food requirements. Indeed, micro-habitat selection of diurnal arboreal lizards depends on several factors including availability of shelters, basking sites, food, water, laying sites, and optimal thermal conditions (Reagan, 1986; Ramírez-Bautista and Benabib, 2001; Cole, 2005; Furrer et al., 2006; Hansen et al., 2007; Buckland et al., 2014; Bungard et al., 2014). Palm species like the screw pine and *Agavaceae* species are particularly attractive as they provide several resources: basking sites with high thermal heterogeneity (especially the complex branch and palm leaf network of *P. utilis*) (Lehtinen, 2002), food resources (fruits,

flowers, and insects attracted by fruits, flowers and rainwater retain in leaf axils), and laying site at the base of leaves (Gardner, 1984; Lehtinen, 2002; Furrer et al., 2006). Rocks accumulate the sun's heat and geckos gain heat in contact with this substrate (thigmothermy). Several cavities are available on rocky support, and on the trunk and the leaf axils of screw pine. Used as laying sites, thermal shelters, and shelters from predators and severe weather (Crawford and Thorpe, 1979; Cole, 2005; Furrer et al., 2006), cavities availability is known to be an important habitat component for *Phelsuma* species (Buckland et al., 2014; Bungard et al., 2014) and for tropical arboreal geckos (Salvidio and Oneto, 2008; Ineich, 2010).

2.2.4.2. Laying sites

The MDG laying sites were mainly located in rocky cavities and to a lesser extent on screw pines. Laying sites were surrounded by native species and facing south. Inside rocky cavities, females laid eggs only on sideward and overhanging of the rock wall. Knowing the abundance of adult females in population B ($N_{2018}=19$; $N_{2019}=10$), their reproductive effort (around 3 eggs per years) and the number of eggs recently laid detected ($N=67$; 77% of theoretical eggs laid), we can consider that our sampling integrates a large majority of available laying sites during the studied periods.

The choice of laying site is an important component of fitness, especially in animals without post-laying parental care as geckos (Howard, 1978; Resetarits Jr and Wilbur, 1989; Resetarits Jr, 1996). Our results support previous studies indicating that *Phelsuma* species use rocks and screw pine as laying sites (Vinson and Vinson, 1969; Sanchez and Probst, 2017; Roesch, Hansen, and Cole, 2021). Rock cavities provide stable environmental conditions and optimal temperatures due to high thermal capacity of rock for egg incubation (Pough et al., 2003; Pike, Webb, and Shine, 2010; Vitt and Caldwell, 2013). Unlike the screw pine, rock cavities protect eggs from intense weather events like cyclones (Cole, 2005; Roesch, Hansen, and Cole, 2021). Also, laying sites were inside cavities with very small entries that could avoid eggs detection and predation by mammals and birds. Besides, a camera-traps monitoring showed that black rats do not detect eggs inside small rocky cavities (A. Choeur, unpublished data).

Our results showed that laying sites were mainly oriented to the south. Previous studies on *Phelsuma guentheri* and *Phelsuma borbonica* have shown preferences for an orientation of cavities toward optimal sun exposition (Sanchez and Vingadachetty, 2016; Roesch, Hansen, and Cole, 2021), that may increase hatching success (Cole et al., 2013; Roesch, Hansen, and Cole, 2021). Due to study area orientation and steep slope, cavities facing south received more

direct sunlight. On the other hand, the choice to glue eggs on the sideward and the overhanging of the cavities probably allowed to avoid flooding and overheating of eggs, which could occur if glued on the floor (Roesch, Hansen, and Cole, 2021).

In brief, because eggs incubation is dependent on environmental conditions such as temperature and humidity, nest site environment and cavities aspect influences eggs incubation times, survival of the embryos, and consequently hatching success (Packard, 1991; Elphick and Shine, 1999; Qualls and Andrews, 1999; Pough et al., 2003; Vitt and Caldwell, 2013). Based on our results, we assume that selection of laying site by the MDG could be a sum of adaptive strategies to increase hatching success and avoid predation. In another hand, predation pressure as selection force could have led to the persistence of cavities inaccessible to the rats.

2.2.4.3. *Intra-annual temporal variations of micro-habitats used and activity*

The MDG changed their micro-habitats and activity levels through the year. At the end of summer, individuals moved progressively to upper supports and were more often observed motionless on a sunny support in the canopy during winter. At the end of winter, individuals moved progressively to lower support and were more active, less exposed to the sun and used rocky supports, especially the females, during summer.

Hagey et al. (2016) and Rakotozafy (2019) showed daily variation in micro-habitat use of *Phelsuma* species. They suggest that thermal ecology could explain temporal habitat use patterns. The MDG have a small body size that leads to high rate of heat loss or gains (Pough et al., 2003). For small ectotherms, the control of thermal interactions is very important to maintain the body temperature within the range required for vital physiological and behavioral processes (Vitt and Caldwell, 2013). Seasonal variations of thermal conditions (temperatures and solar radiations) lead the MDG to adapt their micro-habitats to thermoregulate efficiently. Also, thermal conditions influence activity rates of geckos because ectotherms must adapt their behaviors according to their body temperatures (Vitt and Caldwell, 2013). Cooler temperatures and shorter periods of sunlight during winter constrain MDG to thermoregulate for longer periods. During winter, geckos used high supports in the canopy because these micro-habitats are the first to be sunny in the morning and they received more sunlight throughout the day. Also, geckos which are in thermoregulation in the canopy have numerous shelters available (spaces in the leaf axils) to escape predators or to shelter during poor thermal conditions (Vitt and Caldwell, 2013). During hot months, geckos have less needs of thermoregulation and can be more active, in micro-habitats below the canopy. Geckos may also use rocky supports during

hot months to regulate their body temperature by thigmothermy while being in the shade to avoid overheating and desiccation.

The use of low height supports in summer is probably due to the need to access laying sites, most of them being on the ground in rocky cavities. Geckos, especially females, used rocky supports only during breeding season (from August to February) and mostly in September, October and December, which is the main laying period (Choeur et al. in prep. and see **Chapter 1-2**). Females use rocky habitats for breeding purposes: search of laying sites, laid, clutch defense, eating shells of older eggs to replace their calcium stock, and cleaning the site for the next oviposition) (Gardner, 1984; Osadnik, 1984; Caceres, Jasmin, and Sanchez, 2010; Bauer, 2013). Males also used rocky habitats during the same season, probably to mate with females or to defend laying sites. Indeed, during the breeding period, we regularly observed males and females together near laying sites. We also observed males harassing females for mating.

In addition to thermoregulation and breeding, food resources and predators may influence micro-habitats used and activity of geckos (Bauer, 2013; Hagey et al., 2016). The seasonal changes in food availability (fruits, flowers, insects) is probably an important factor and needs futures research.

2.2.4.4. *Conservation implications*

Our findings confirm the importance of the native coastal vegetation (especially screw pines thickets) for the MDG (Sanchez and Probst, 2011). Apart from *F. foetida*, MDG almost never used invasive plants, although some of them were very abundant in the habitat (*S. terebinthifolius* thickets). These invasive plants take the place of native vegetation and are inappropriate for geckos because they do not provide basking sites (Fitzgerald, Shine, and Lemckert, 2003; Pringle, Webb, and Shine, 2003), cavities (Bungard et al., 2014), and food resources (Valentine, Roberts, and Schwarzkopf, 2007; Baider and Florens, 2011). With only a few tens of hectares fragmented in several isolated remnants, the native coastal vegetation is one of the most endangered habitats of Reunion Island (Strasberg et al., 2005; Fenouillas et al., 2021). The protection and restoration of this vegetation should be regarded as a priority for the MDG.

Our results show that temporal micro-habitat and activity variations are important aspects of MDG ecological niche. We suggest that future studies on habitat of arboreal tropical geckos need to take account this temporal pattern to describe habitat. Otherwise, habitat used will be only partially characterized and management recommendations will be only partially

relevant. In particular, seasonal shifts of micro-habitats used by MDG suggest that thermal conditions are an important component of ecological niche in *Phelsuma*. On Reunion Island, habitat restoration of *P. inexpectata* should be focus on habitat structural components providing high thermal heterogeneity for two reasons. Firstly, because populations may be in non-optimal thermal ecological niche. Current populations are cornered on the coastal cliffs, while the old occupancy areas were probably located at higher elevation (Sanchez, Probst, and Deso, 2009). Secondly, because climate changes (Météo France, 2015) could lead to a decline of climate suitability in the current distribution area of MDG and strongly impact the populations whose habitat presents a weak of thermal heterogeneity.

Due to temporal variations of activity and micro-habitats used, predation pressures could be different throughout the year. In summer, geckos may be more vulnerable to introduced mammals (like musk shrew, rats and cats) because they are closer to the ground and far from their shelters. In winter, geckos may be more vulnerable to introduced predatory land birds such as red-whiskered bulbuls or common mynas, because they spend a lot of time motionless in the canopy for thermoregulation. During the winter monitoring, we observed injuries probably due to attacks by land birds on the body of geckos (A. Choeur pers. obs. and see Supplementary material 4.). During this season, geckos may have to adjust their behavior, resulting in a tradeoff between thermoregulation at sunny places where they are vulnerable to bird predation and hiding at shelters where they cannot thermoregulate (Huey and Slatkin, 1976). Predators control should be adjusted seasonally to cope with these changes in predatory risks.

Our study is the first to provide a fine description of the laying-sites of the MDG in the wild (aspect, substrate, height, depth and width). These data will be very useful to enrich the habitats with artificial laying sites. The deployment of artificial laying sites may help geckos to re-colonization restored habitats (Sanchez, 2012) and increase the carrying capacity of an area (Ineich, 2010; Augros et al., 2017). According to our results, we recommend the deployment of artificial rocky laying sites providing narrow crevices in non-disturbed native vegetation and facing South.

Acknowledgments

We thank A. Gérard, V. Créchet, L. Faulquier, T. Roussel, M. Conord and A. Grondin for their help in the field and I. Ineich for his advice on the study of geckos laying sites. We thank M. Roesch for their advice on data analysis. We are grateful to the members of the ONG

"Nature Océan Indien" for their involvement in this study. A. Choeur benefited from a Ph.D. grant given by the Région Réunion and the European Social Fund (ESF) (convention DIREN/20171385). This research was funded by DEAL-Réunion and Région Réunion, and le Conservatoire du Littoral, Antenne Océan Indien.

Author Contributions

Funding: AC, MS, MLC; Conceptualization: AC, MS, MLC; Field sampling: AC and MS; Analysis: AC; Interpretation: AC, MS, MLC, JC; Writing, review and editing: AC, MS, MLC, JC.

References

- Agostinelli, C., Lund, U. (2017): R package ‘circular’: Circular Statistics (version 0.4-93). URL <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>.
- Augros, S., Faipoux, L., Bodin, M., Goff, A.L., Sanchez, M., Clémencet, J. (2017): Evidence of anthropogenic habitats colonization by the Réunion day gecko *Phelsuma borbonica* (Mertens, 1966) (Réunion Island, France): conservation implications. *Herpetology Notes* **10**: 563–571.
- Augros, S., Scherz, M.D., Wang-Claypool, C.Y., Montfort, L., Glaw, F., Hawlitschek, O. (2018): Comparative perch heights and habitat plant usage of day geckos (*Phelsuma*) in the Comoros Archipelago (Squamata: Gekkonidae). *Salamandra* **54**: 71–74.
- Baguette, M., Stevens, V.M., Clobert, J. (2014): The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal. *Movement Ecology* **2**: 1–13.
- Baider, C., Florens, F.V. (2011): Control of invasive alien weeds averts imminent plant extinction. *Biological Invasions* **13**: 2641–2646.
- Bartholomew, G.A. (1982): Physiological control of body temperature. *Biology of the Reptilia* **12**: 167–211.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**: 1-48.
- Bauer, A.M. (2013): *Geckos: The Animal Answer Guide*. JHU Press, Baltimore.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S.R., Ram, M., Rhodin, A.G.J., Stuart, S.N., Dijk, P.P. van, Young, B.E., Afuang, L.E., Aghasyan, A., García, A., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L.R.V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., et al. (2013): The conservation status of the world’s reptiles. *Biological Conservation* **157**: 372–385.

- Bour, R., Probst, J.-M., Ribes, S. (1995): *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966, le lézard vert de Manampany-les-Bains (La Réunion): données chorologiques et écologiques (Reptilia, Gekkonidae). *Dumerilia* **2**: 99–124.
- Buckland, S., Cole, N.C., Godsall, B., Rodríguez-Pérez, J., Gallagher, L.E., Henshaw, S.M., Harris, S. (2014): Habitat selection of the Mauritian lowland forest day gecko at multiple spatial scales: A baseline for translocation. *Global Ecology and Conservation* **1**: 71–79.
- Bungard, M.J., Jones, C., Tatayah, V., Bell, D.J. (2014): The habitat use of two species of day geckos (*Phelsuma ornata* and *Phelsuma guimbeaui*) and implications for conservation management in island ecosystems. *Herpetological Conservation and Biology* **9**: 551–562.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002): *Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach* 2nd edn, New-York, Springer.
- Caceres, S., Jasmin, J.-N., Sanchez, M. (2010): Observations comportementales chez le gecko vert des hauts, *Phelsuma borbonica* Mertens, 1942 (Squamata: Gekkonidae). *Bull. Phaethon* **30**: 10–19.
- Cole, N., Goder, M., Vencatasamy, D., Mootoocurpen, R., Havery, S., Gamble, F., Nundlaur, V. (2013): Restoration of Island Ecosystems in Mauritius: The Mauritius Reptile Recovery Programme Annual Report 2013. 54 pp. Unpublished report. Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey.
- Cole, N.C. (2005): The ecological impact of the invasive house gecko *Hemidactylus frenatus* upon endemic Mauritian geckos. Ph.D Dissertation, University of Bristol, 221 pp.
- Crawford, C.M., Thorpe, R. (1979): Body temperatures of two geckos (*Phelsuma*) and a skink (*Mabuya*) in Praslin, Seychelles. *Brit. J. Herpetol.* **6**: 25–31.
- Crawley, M.J. (2007). *The R Book*, Second Edition. John Wiley & Sons, Chichester, Sussex, UK.
- Delaney, D.M., Warner, D.A. (2016): Age- and sex-specific variations in microhabitat and macrohabitat use in a territorial lizard. *Behav Ecol Sociobiol* **70**: 981–991.
- Deso, G., Probst, J.-M. (2007): Observation d'un nouvel environnement chez le gecko vert de Manapany *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966 (Sauria : Gekkonidae). *Bulletin Phaethon* **25**: 37–42.
- Elphick, M.J., Shine, R. (1999): Sex differences in optimal incubation temperatures in a scincid lizard species. *Oecologia* **118**: 431–437.
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., Rouget, M. (2021): Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology* 1–13.

- Fielding, A.H., Bell, J.F. (1997): A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**: 38–49.
- Fitzgerald, M., Shine, R., Lemckert, F. (2003): A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal Biology* **28**: 515–524.
- Flecks, M., Weinsheimer, F., Böhme, W., Chenga, J., Lötters, S., Rödder, D. (2012): Watching extinction happen: the dramatic population decline of the critically endangered Tanzanian Turquoise Dwarf Gecko, *Lygodactylus williamsi*. *Salamandra* **48**: 12–20.
- Furrer, S.C., Jaag, K., Stockar, S. von, Rübel, A. (2006): First experiences with free-ranging giant day geckos (*Phelsuma madagascariensis grandis*, Gray 1870) in the masoala rainforest exhibit in Zurich Zoo, Switzerland. *Zoo Biology: Published in Affiliation with the American Zoo and Aquarium Association* **25**: 409–415.
- Gardner, A.S. (1984): The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. Ph.D. manuscript, University of Aberdeen, UK, 289 pp.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A. (2007): Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* **138**: 166–179.
- Glaw, F., Vences, M. (2007): A field Guide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. Vences and Glaw Verlag, Cologne, Germany, Cologne.
- Hagey, T.J., Cole, N., Davidson, D., Henricks, A., Harmon, L.L., Harmon, L.J. (2016): Temporal variation in structural microhabitat use of *Phelsuma* geckos in Mauritius. *Journal of Herpetology* **50**: 102–107.
- Hansen, D.M., Kiesbüy, H.C., Jones, C.G., Müller, C.B. (2007): Positive indirect interactions between neighboring plant species via a lizard pollinator. *The American Naturalist* **169**: 534–542.
- Howard, R.D. (1978): The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* **59**: 789–798.
- Huey, R.B., Slatkin, M. (1976): Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* **51**: 363–384.
- Humphrey, J.E., Ward, C.F.M. (2018): Madagascan Day Geckos (*Phelsuma spp.*) Exhibit Differing Responses Along a Gradient of Land-Use Change. *Tropical Conservation Science* **11**: 1940082918760282.
- Ineich, I. (2010): How habitat disturbance benefits geckos: Conservation implications. *Comptes Rendus Biologies* **333**: 76–82.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P. (2009): The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *PNAS* **106**: 3835–3840.

- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R. (1992): Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* **62**: 67–118.
- Lehtinen, R. (2002): The use of screw pines (*Pandanus spp.*) by amphibians and reptiles in Madagascar. *Herpetological Bulletin* **82**: 20–25.
- Lunghi, E., Manenti, R., Ficetola, G.F. (2015): Seasonal variation in microhabitat of salamanders: environmental variation or shift of habitat selection? *PeerJ* **3**: e1122.
- Manly, B.F., McDonald, L., Thomas, D.L., McDonald, T.L., Erickson, W.P. (2007): *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer Science & Business Media.
- Météo France (2015): Le changement climatique à La Réunion. URL <http://www.meteofrance.re/climat/changement-climatique>
- Météo France (2021): Temperatures and precipitations on Reunion Island. Données Publiques de Météo-France. URL <https://donneespubliques.meteofrance.fr/>
- Nemes, S., Vogrin, M., Hartel, T., Öllerer, K. (2006): Habitat selection at the sand lizard (*Lacerta agilis*): ontogenetic shifts. *North-Western Journal of Zoology* **2**: 17–26.
- Noble, T., Bunbury, N., Kaiser-Bunbury, C.N., Bell, D.J. (2011): Ecology and co-existence of two endemic day gecko (*Phelsuma*) species in Seychelles native palm forest: *Phelsuma* niche partitioning in native habitat. *Journal of Zoology* **283**: 73–80.
- Nussbaum, R.A., Raxworthy, C.J., Raselimanana, A.P., Ramanamanjato, J.B. (2000): New Species of Day Gecko, *Phelsuma* Gray (Reptilia: Squamata: Gekkonidae), from the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Southern Madagascar. *Cope* **2000**: 763–770.
- Osadnik, G. (1984): An investigation of egg laying in *Phelsuma* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* **5**: 125–134.
- Packard, G.C. (1991): Physiological and ecological importance of water to embryos of oviparous reptiles. In: Deeming DC, Ferguson MWJ (eds) *Egg incubation, its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 213–228.
- Pike, D.A., Webb, J.K., Shine, R. (2010): Nesting in a thermally challenging environment: nest-site selection in a rock-dwelling gecko, *Oedura lesueurii* (Reptilia: Gekkonidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **99**: 250–259.
- Pollock, K.H. (1982): A Capture-Recapture Design Robust to Unequal Probability of Capture. *The Journal of Wildlife Management* **46**: 752–757.
- Pough, F., Andrews, R., Cadle, J., Crump, M., Savitzky, A., Wells, K. (2003): *Herpetology, Third Edition*. Prentice Hall, New Jersey.

- Pringle, R.M., Webb, J.K., Shine, R. (2003): Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* **84**: 2668–2679.
- Qualls, C.P., Andrews, R.M. (1999): Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **67**: 353–376.
- R Core Team (2019): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rakotozafy, L.M. (2019): Population structure, activity pattern, and microhabitat use of *Phelsuma klemmeri* at Mandrozo, Madagascar. *Malagasy Nature* **13**: 88–96.
- Ramírez-Bautista, A., Benabib, M. (2001): Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: effect of the reproductive season. *Copeia* **2001**: 187–193.
- Raxworthy, C.J., Nussbaum, R.A. (1993): A New Madagascan *Phelsuma*, with a Review of *Phelsuma trilineata* and Comments on *Phelsuma cepediana* in Madagascar (Squamata: Gekkonidae). *Herpetologica* **49**: 342–349.
- Reagan, D.P. (1986): Foraging behavior of *Anolis stratulus* in a Puerto Rican rain forest. *Biotropica* **18**: 157–160.
- Resetarits Jr, W.J. (1996): Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist* **36**: 205–215.
- Resetarits Jr, W.J., Wilbur, H.M. (1989): Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis*: role of predators and competitors. *Ecology* **70**: 220–228.
- Roberts, S.H., Daly, C. (2014): A rapid herpetofaunal assessment of Nosy Komba Island, northwestern Madagascar, with new locality records for seventeen species. *Salamandra* **50**: 18–26.
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J.-C., Müller, M., Siegert, S., Doering, M., Robin, M.X. (2021): pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics* **12**: 1–8.
- Rocha, S., Carretero, M.A., Harris, D.J. (2010): Genetic diversity and phylogenetic relationships of *Mabuya spp.* (Squamata: Scincidae) from western Indian ocean islands. *Amphibia-Reptilia* **31**: 375–385.
- Roesch, M.A., Hansen, D.M., Cole, N.C. (2021): Understanding demographic limiting factors to species recovery: Nest-site suitability and breeding ecology of *Phelsuma guentheri* on Round Island, Mauritius. *Global Ecology and Conservation* **30**: e01761.
- Salvidio, S., Oneto, F. (2008): Density regulation in the Mediterranean leaf-toed gecko *Euleptes europaea*. *Ecological Research* **23**: 1051–1055.

- Sanchez, M. (2012): Mitigating habitat loss by artificial egg laying sites for reunion day gecko *Phelsuma borbonica*, Sainte Rose, Reunion Island. Conservation Evidence **9**: 17–21.
- Sanchez, M. (2021): *Phelsuma inexpectata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T17450049A17450059. Downloaded on 05 September 2021.
- Sanchez, M., Caceres, S. (2019): Plan national d'actions en faveur des Geckos verts de La Réunion *Phelsuma borbonica* et *Phelsuma inexpectata*. NOI/ONCFS pour la DEAL Réunion, 173 pp.
- Sanchez, M., Choeur, A., Bignon, F., Laubin, A. (2019): Reptiles of the Iles Eparses, Indian Ocean: inventory, distribution, and conservation status. Herpetological Conservation and Biology **14**: 481–502.
- Sanchez, M., Probst, J.-M. (2011): Distribution and conservation status of the Manapany day gecko, *Phelsuma inexpectata* MERTENS, 1966, an endemic threatened reptile from Réunion Island (Squamata: Gekkonidae). Cahiers Scientifiques de l'océan Indien Occidental **2**:13–28.
- Sanchez, M., Probst, J.-M. (2017): *Phelsuma borbonica* Mertens, 1966 (Sauria: Gekkonidae) sur l'île de La Réunion. Répartition et habitats naturels. Bulletin de La Société Herpétologique de France **162**: 17–30.
- Sanchez, M., Probst, J.-M., Deso, G. (2009): *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966 (Squamata : Gekkonidae) sur l'île de La Réunion : écologie, répartition et menaces. Bulletin de la Société Herpétologique de France **132**: 43–69.
- Sanchez, M., Vingadachetty, J. (2016): Etude pour améliorer la conservation des populations de *Phelsuma borbonica* occupant les aménagements artificiels en milieu naturel du Parc national de La Réunion - Action 2 : Taux d'éclosion des oeufs - Rapport Final n°2. Rapport Nature Océan Indien pour le Parc national de La Réunion, 30 pp.
- Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D.M., Baret, S., Dupont, J., Cowling, R.M. (2005): An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-scale Conservation Priorities. Biodivers Conserv **14**: 3015–3032.
- Valentine, L.E., Roberts, B., Schwarzkopf, L. (2007): Mechanisms driving avoidance of non-native plants by lizards. Journal of Applied Ecology **44**: 228–237.
- Vinson, J., Vinson, J.-M. (1969): The saurian fauna of the Mascarene Islands. A revision of the fauna. Mauritius Institute Bulletin **6**: 203–320.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2013): Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press, New-York.
- Wanger, T.C., Motzke, I., Furrer, S.C., Brook, B.W., Gruber, B. (2009): How to monitor elusive lizards: comparison of capture–recapture methods on giant day geckos (Gekkonidae, *Phelsuma madagascariensis grandis*) in the

Masoala rainforest exhibit, Zurich Zoo.
Ecological Research **24**: 345–353.

Table 1. Results of the best adequate minimal model explaining variation in rock supports use by MDG (*Phelsuma inexpectata*) adults in population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) between May 2018 and October 2019. Beta coefficients (β), standard error (SE) and wald statistic (Z-value) issued from mixed-effects logistic regression.

Co-variate	β	SE	Z-value	P-value
Intercept	-3.59	0.60	-6.00	< 0.001
Month (Jan.)	0.32	0.80	0.40	0.688
Month (Feb.)	-0.58	1.15	-0.50	0.614
Month (Sep.)	1.53	0.60	2.56	0.011
Month (Oct.)	2.08	0.58	3.60	< 0.001
Month (Nov.)	1.02	0.68	1.51	0.132
Month (Dec.)	2.19	0.74	2.95	0.003
Sex (Male)	-0.95	0.42	-2.26	0.024

Table 2. Results of the best adequate minimal model explaining variation in support heights use by MDG (*Phelsuma inexpectata*) adults in population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) between May 2018 and October 2019. Beta coefficients (β), standard error (SE) and *t*-statistic (*t*-value) issued from linear mixed-effects models.

Co-variate	β	SE	<i>t</i> -value	P-value
Intercept	378.77	18.86	20.09	< 0.001
Month (Jan.)	-122.10	24.98	-4.89	< 0.001
Month (Feb.)	-156.75	25.43	-6.16	< 0.001
Month (Mar.)	-128.14	26.59	-4.82	< 0.001
Month (Apr.)	-71.64	26.25	-2.73	0.007
Month (May.)	-24.47	24.47	-1.00	0.318
Month (Jul.)	-5.24	22.93	-0.23	0.820
Month (Aug.)	-114.06	21.58	-5.29	< 0.001
Month (Sep.)	-170.95	22.67	-7.54	< 0.001
Month (Oct.)	-199.51	22.38	-8.92	< 0.001
Month (Nov.)	-175.07	24.31	-7.20	< 0.001
Month (Dec.)	-163.91	31.65	-5.18	< 0.001

Table 3. Results of the best adequate minimal model explaining variation in sun exposition of MDG (*Phelsuma inexpectata*) adults in population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) between May 2018 and October 2019. Beta coefficients (β), standard error (SE) and wald statistic (Z-value) issued from mixed-effects logistic regression.

Co-variate	β	SE	Z-value	P-value
Intercept	0.84	0.43	1.98	0.048
Month (Jan.)	-2.48	0.63	-3.91	< 0.001
Month (Feb.)	-1.32	0.52	-2.53	0.011
Month (Mar.)	-2.27	0.61	-3.73	< 0.001
Month (Apr.)	-0.73	0.53	-1.37	0.171
Month (May.)	-0.52	0.53	-0.98	0.325
Month (Jul.)	2.83	1.10	2.57	0.010
Month (Aug.)	0.44	0.51	0.87	0.384
Month (Sep.)	0.20	0.52	0.38	0.703
Month (Oct.)	-0.62	0.47	-1.34	0.180
Month (Nov.)	-0.60	0.50	-1.20	0.231
Month (Dec.)	-1.31	0.64	-2.07	0.039

Table 4. Results of the best adequate minimal model explaining variation in activity (in motion or not) of MDG (*Phelsuma inexpectata*) adults in population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) between May 2018 and October 2019. Beta coefficients (β), standard error (SE) and wald statistic (Z-value) issued from mixed-effects logistic regression.

Co-variate	β	SE	Z-value	P-value
Intercept	-1.74	0.31	-5.67	< 0.001
Month (Jan.)	1.64	0.37	4.38	< 0.001
Month (Feb.)	1.82	0.38	4.73	< 0.001
Month (Mar.)	0.39	0.42	0.93	0.350
Month (Apr.)	-1.44	0.66	-2.17	0.030
Month (May.)	-0.50	0.45	-1.11	0.265
Month (Jul.)	-0.16	0.39	-0.41	0.685
Month (Aug.)	0.72	0.34	2.10	0.036
Month (Sep.)	0.62	0.36	1.72	0.085
Month (Oct.)	0.96	0.35	2.74	0.006
Month (Nov.)	1.29	0.37	3.51	< 0.001
Month (Dec.)	2.56	0.48	5.32	< 0.001

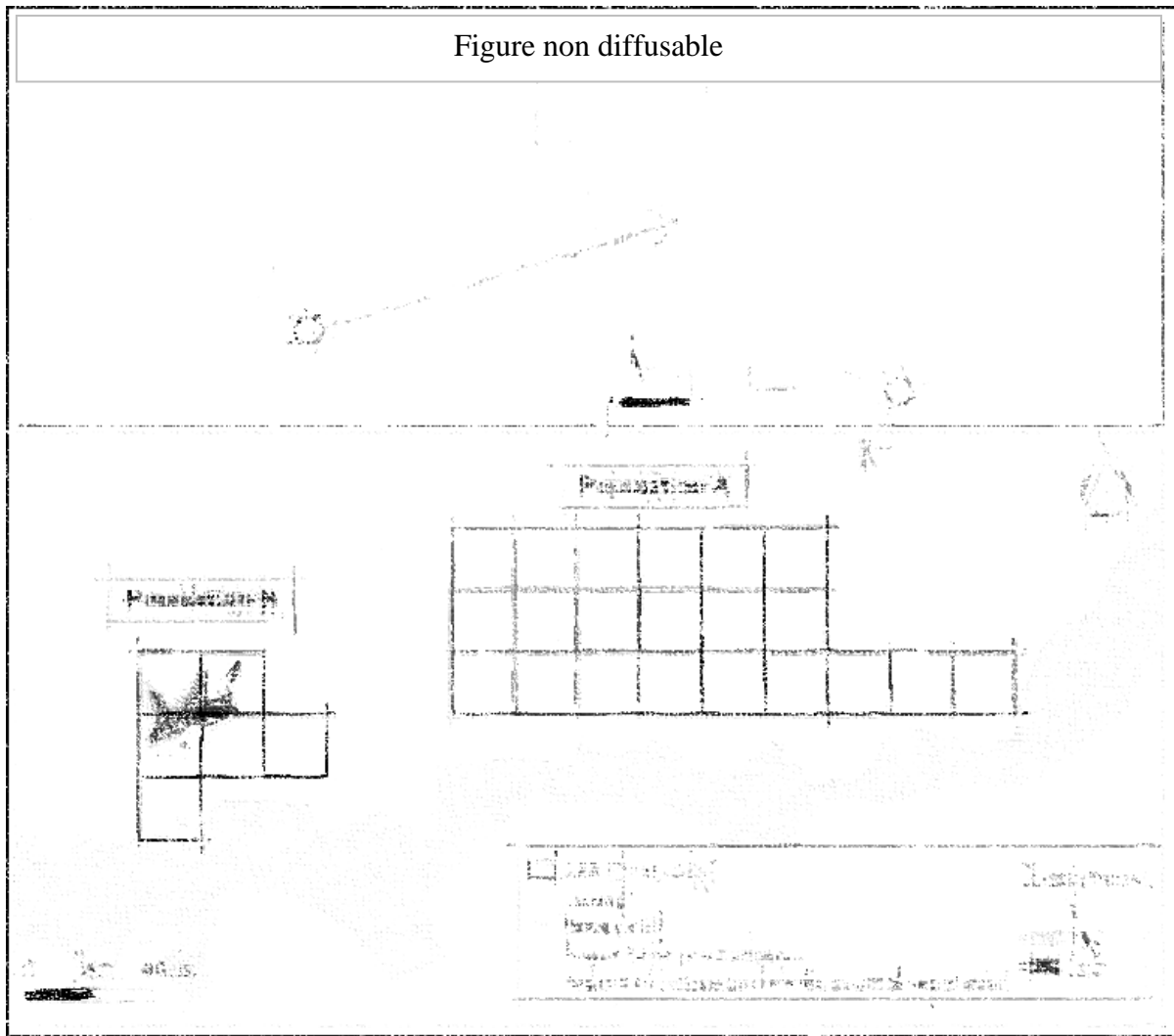


Figure 1. Study area, populations and detections of MDG (*Phelsuma inexpectata*) adults monitored between 2015 and 2019 on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean).

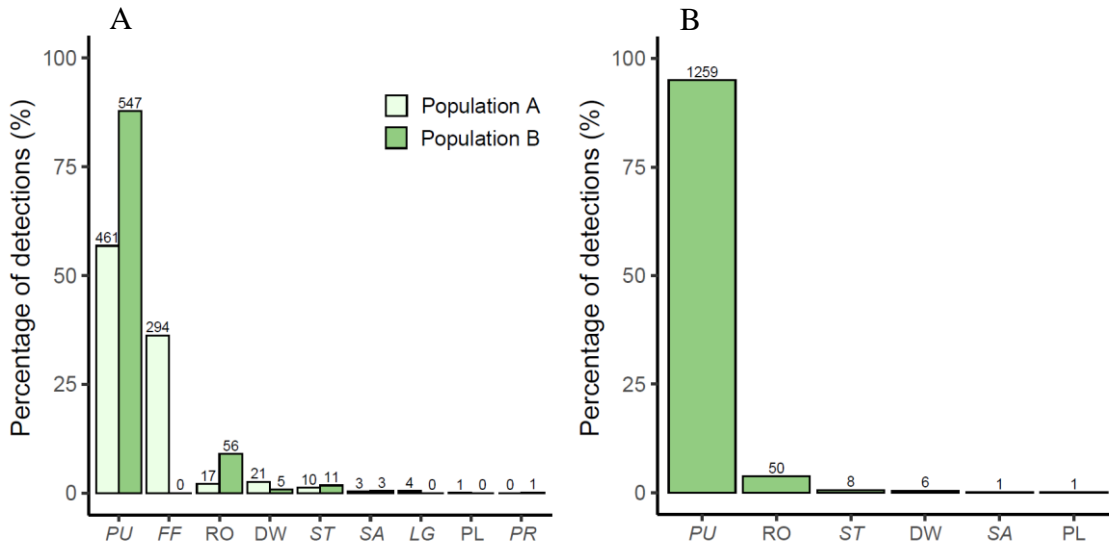


Figure 2. Supports used by adult MDG (*Phelsuma inexpectata*) on population A and B during annual (A) and monthly (B) survey on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) between 2015 and 2019. The text in italic indicates plant supports. *PU*: *Pandanus utilis*, *FF*: *Furcraea foetida*, RO: Rock, DW: Dead wood, *ST*: *Schinus terebinthifolius*, *SA*: *Scaevola taccada*, *LG*: *Litsea glutinosa*, PL: Ground, and *PR*: *Psiadia retusa*. The numbers represent the number of detections.

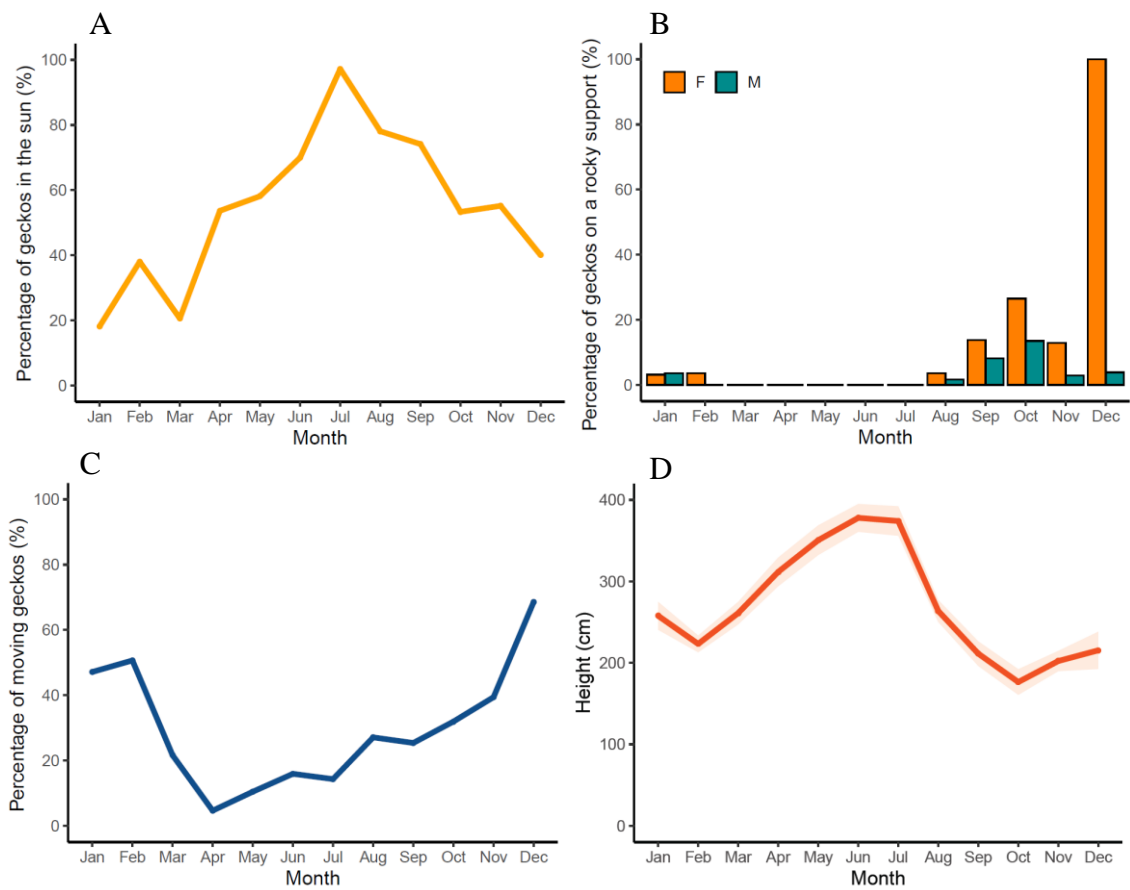


Figure 3. Percentage of MDG adults (*Phelsuma inexpectata*) detected in the sun (A) on a rocky support (B), in motion (C) and height of the support (light red area represents standard errors) (D) across the year in population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) monitored between May 2018 and October 2019. F = female and M = male.

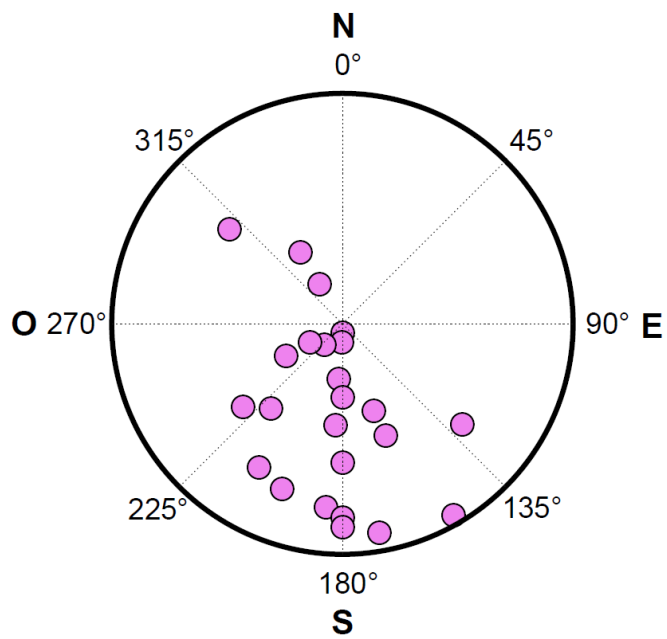


Figure 4. Aspect distribution of MDG (*Phelsuma inexpectata*) laying sites entrances on population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) recorded between 2018 and 2020. Purple dots represent individual laying sites.

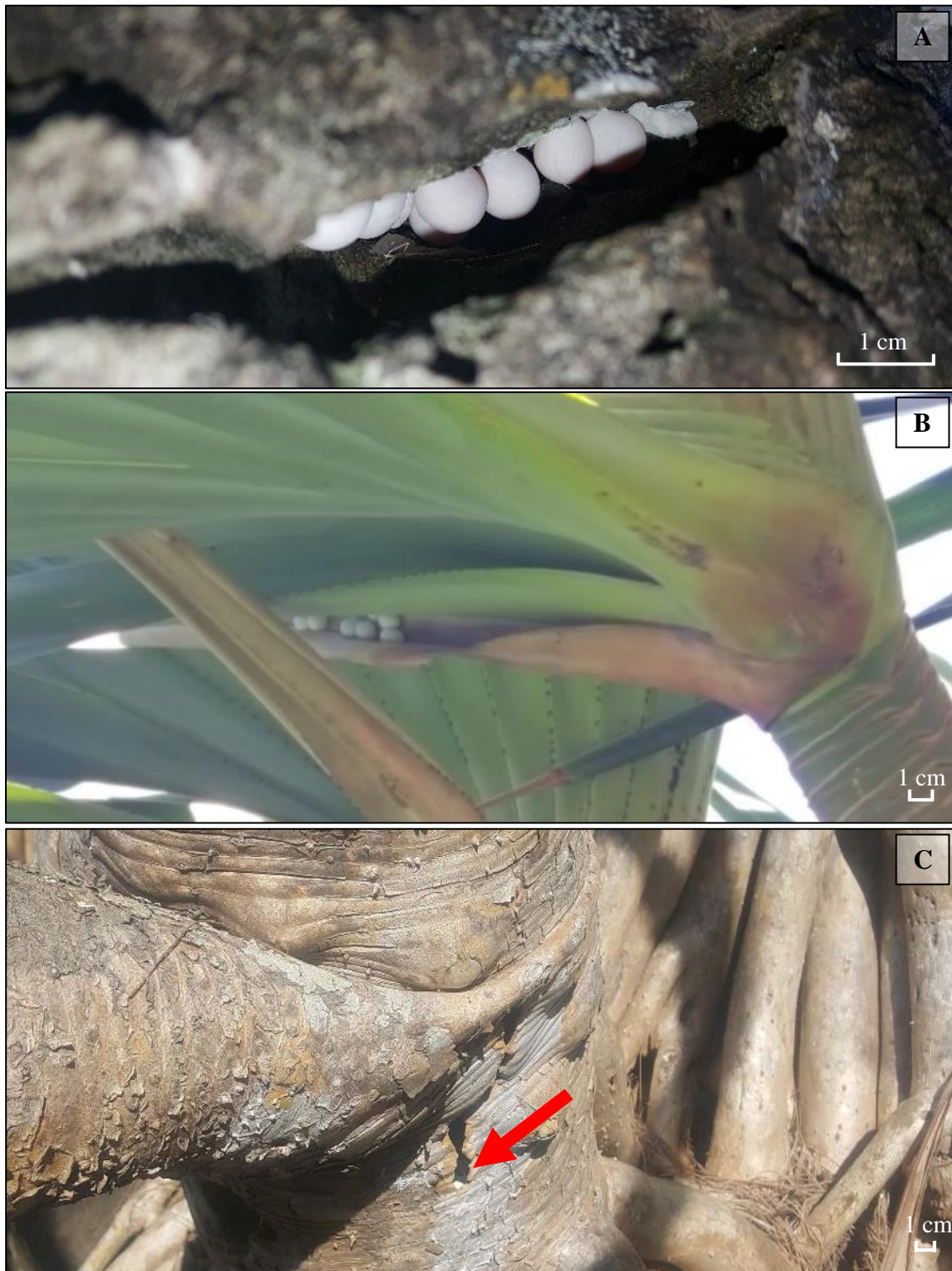
Supplementary material 1. Sexual dimorphism and unique stable color pattern (red spots pattern on green ground from head to tail) on adult (>2 years) male (A) and female (B) of MDG (*Phelsuma inexpectata*).



Supplementary material 2. Calcareous egg shells of MDG (*Phelsuma inexpectata*) glued on the support on population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean) in December 2018.



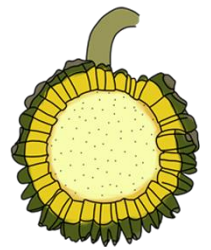
Supplementary material 3. Laying sites of MDG (*Phelsuma inexpectata*) on rocky block (A), leaves (B), and trunk (C) of *Pandanus utilis* recorded on population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean).



Supplementary material 4. Traces of landbird predation on adult MDG (*Phelsuma inexpectata*) observed in winter 2019 on Population B on the southern coastal cliffs of Reunion Island (Western Indian Ocean).



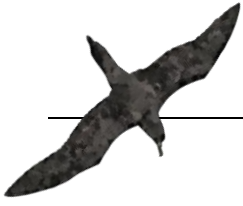
PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE 2



- i.* Les puffins du Pacifique procèdent à une sélection hiérarchique de leurs habitats de reproduction à plusieurs échelles.
- ii.* Les puffins sélectionnent des macro-habitats proches de l'océan avec une couverture en blocs rocheux élevée.
- iii.* Les puffins sélectionnent des micro-habitats avec des seuils spécifiques de blocs rocheux, de pierres et de rochers à proximité de congénères, tout en évitant les sols très compacts envahis par les arbustes exotiques bas.
- iv.* Les puffins sélectionnent leurs habitats de reproduction pour nicher dans des cavités proches les unes des autres sur des sites facilitant les vols et les atterrissages.
- v.* La flore exotique basse empêche la nidification des puffins.
- vi.* Le succès reproducteur des puffins est plus élevé dans les cavités avec un tunnel et situées sur une pente abrupte, probablement parce que ces caractéristiques réduisent l'accessibilité des prédateurs.
- vii.* Les puffins ne montrent pas de préférence pour les habitats favorisant la réussite de leur reproduction.
- viii.* Le gecko vert de Manapany utilise principalement les fourrées indigènes de *Pandanus utilis* comme micro-habitat.
- ix.* Les micro-habitats et l'activité des geckos suivent un *pattern* annuel saisonnier afin de répondre aux besoins thermiques et de reproduction des individus (sites de pontes notamment). En été austral, les geckos utilisent des supports proches du sol, passent moins de temps en thermorégulation et présentent des comportements saxicoles, surtout les femelles. En hiver austral, les geckos utilisent des supports supérieurs et restent généralement dans la canopée immobiles au soleil.
- x.* Les sites de pontes sont principalement situés dans des petites cavités rocheuses entourées de plantes indigènes et orientées au sud.
- xi.* La restauration de l'habitat des falaises de Petite-Île devrait inclure : la lutte contre la flore exotique et la replantation d'espèces indigènes favorables aux geckos avec une forte hétérogénéité thermique, la mise en place de dispositifs artificiels de pontes pour les deux espèces et la lutte contre les prédateurs.

CHAPITRE 3 : IMPACTS ET GESTION DES CHATS (*FELIS CATUS*) AUX

ABORDS D'UNE COLONIE D'OISEAUX MARINS



Les falaises du sud de l'île de La Réunion sont des lieux de reproduction pour le puffin du Pacifique, le paille-en-queue à brins blancs et le noddî brun. Depuis le début des années 2000, les colonies de reproduction (en particulier celles de puffins du Pacifique) sont étudiées (localisation des nids, baguage, estimation du succès reproducteur) par l'UMR ENTROPIE. Jusqu'en 2009, les suivis étaient anecdotiques avec pour principaux objectifs la communication autour des oiseaux marins et la formation des étudiants (ex. : baguage) (Matthieu Le Corre, communication personnelle). La création de la route des Tamarins en 2009, permettant de relier l'Université (située au nord de l'île) et les colonies (situées au sud) en moins de 2h en voiture, a permis de multiplier les missions de terrain et les thématiques de recherches (travaux sur les prédateurs dans les colonies, tracking GPS des oiseaux, suivi démographique) (Ringler 2013; Legrand 2016; Faulquier et al. 2017), menant à un suivi de plusieurs colonies chaque année (ou presque). Durant ces missions de terrain, de nombreux cadavres de puffins sont retrouvés (jusqu'à 40 durant une saison de reproduction), en particulier autour du site touristique et urbanisé de Grande Anse qui abrite une population de chats domestiques et errants. Face à ce constat, une étude a été menée en 2015 et 2016 pour qualifier l'impact respectif des chats domestiques et errants sur l'avifaune marine de Grande Anse, et identifier les sources sous-jacentes des menaces, pour fournir des prescriptions de conservation. J'ai participé à cette étude lors de mon stage de Master 1 et les résultats seront l'objet du premier volet de ce chapitre. Une des prescriptions de cette première étude était la mise en place d'un contrôle de chats errants. En 2018, nous avons ainsi développé une collaboration avec l'AVE2M (une association locale spécialisée dans le contrôle des mammifères exotiques pour la préservation des oiseaux marins de l'île de La Réunion), pour suivre une opération pilote de contrôle de chats. Cette étude est l'objet du second volet de ce chapitre et avait pour objectif d'entrer dans une démarche de gestion adaptative, afin d'optimiser le contrôle de chats dans une zone touristique et péri-urbaine aux abords d'une colonie d'oiseaux marins.



Poussin en duvet de puffin du Pacifique, crédit photo : Choeur Arthur

3-1. IMPACTS AND MANAGEMENT OF UNOWNED AND DOMESTIC CATS AT A SEABIRD COLONY ON REUNION ISLAND (WESTERN INDIAN OCEAN)

Arthur Choeur¹, Lucie Faulquier¹, Sabine Orłowski¹, Julien Dijoux¹, Gaël Potin^{1,2},
Sophie Bureau¹, François Guilhaumon^{3,4}, and Matthieu Le Corre¹

¹UMR ENTROPIE, *Saint-Denis, La Réunion, France*

²*Afiliation actuelle* : Muséum d'Histoire Naturelle de La Réunion, *Saint-Denis, La Réunion, France*

³MARBEC, IRD, CNRS, *Université de Montpellier, Ifremer, Montpellier, France*

⁴IRD, *Saint-Denis, La Réunion, France*

En révision mineure dans « Biological Invasions »

Abstract

Feral cats (*Felis catus*) introduced on islands have strong impacts on biodiversity, and the main conservation actions to protect native fauna is cat eradication or control. The situation is more complicated on inhabited islands because feral cats coexist with domestic cats. The social acceptance of cat control implies separating the impacts of unowned and domestic cats. We investigated the spatial ecology and impacts of domestic and unowned cats at a seabird colony in a periurban area on Reunion Island (Indian Ocean). We used multiple methodologies to investigate this question: GPS-tracking of cats, camera-traps at seabird nests, cat scat analysis and cat control. Domestic cats had small home ranges and did not forage at seabird colony. Unowned cats had larger home ranges and foraged at seabird colony. We identified two kinds of unowned cats, stray cats and semi-feral cats. Stray cats relied on food waste and rarely foraged at seabird colony. Semi-feral cats foraged mostly in natural habitats, including the seabird colony and rarely used food waste. Semi-feral cats were very active at the seabird colony and several preyed upon seabirds. Restaurants are an abundant source of food for cats and help sustain populations of unowned cats. Control of unowned cats during this study resulted in reduced cat activity at the seabird colony. To minimize negative impacts of cats on

seabirds, our results suggest that the most effective strategy includes the permanent control of unowned cats, efficient management of food waste and sterilization of domestic cats.

Keywords: Biological invasion, domestic cat, management plan, spatial ecology, seabird, unowned cat

Résumé

Les chats (*Felis catus*) introduits sur les îles ont des impacts délétères importants sur la biodiversité, et les principales actions de conservation pour protéger la faune indigène sont l'éradication ou le contrôle des chats. La situation est plus compliquée sur les îles habitées, car les chats sauvages cohabitent avec les chats domestiques. La mauvaise acceptation sociale du contrôle des chats implique de séparer les impacts des chats sans propriétaire et des chats domestiques. Nous avons étudié l'écologie spatiale et les impacts respectifs des chats domestiques et sans propriétaire sur une colonie d'oiseaux marins dans une zone périurbaine de l'île de La Réunion (océan Indien). Nous avons utilisé plusieurs méthodologies pour étudier cette question : le suivi GPS des chats, des pièges photographiques devant les nids d'oiseaux marins, l'analyse des fèces de chats et le contrôle des chats. Les chats domestiques avaient de petits domaines vitaux et ne se nourrissaient pas dans la colonie d'oiseaux marins. Les chats sans propriétaire avaient des domaines vitaux plus grands et se nourrissaient dans la colonie d'oiseaux marins. Nous avons identifié deux types de chats sans propriétaire, les « *stray cats* » et les « *semi-feral cats* ». Les *stray cats* dépendaient des déchets alimentaires et se nourrissaient rarement dans les colonies d'oiseaux marins. Les *semi-feral cats* se nourrissaient principalement dans les habitats naturels, y compris la colonie d'oiseaux marins et plus rarement de déchets alimentaires. Les *semi-feral cats* étaient très actifs dans la colonie d'oiseaux marins et plusieurs chassaient les oiseaux marins. Les restaurants sont une source de nourriture abondante pour les chats et aident à maintenir les populations de chats sans propriétaire. Le contrôle des chats sans propriétaire au cours de cette étude a entraîné une réduction de l'activité des chats dans la colonie d'oiseaux marins. Pour minimiser les impacts négatifs des chats sur les oiseaux marins, nos résultats suggèrent que la stratégie la plus efficace comprend le contrôle permanent des chats sans propriétaire, la gestion efficace des déchets alimentaires et la stérilisation des chats domestiques.

Mots-clés : Chat domestique, chat sans propriétaire, écologie spatiale, invasion biologique, oiseau marin, plan de gestion

3.1.1. Introduction

Domestic cats (*Felis catus*) have been introduced to most of the world's inhabited islands and have established feral cat populations on most of them (Fitzgerald 1988; Atkinson 1989; Courchamp et al. 2003). Most native island animals have reduced behavioral, morphological, and life-history defenses against mammalian predators, thus cats have caused massive impacts, including extinctions of island endemic birds, reptiles, mammals and local extinctions of many seabirds (Medina and Nogales 2009; Hilton and Cuthbert 2010; Bonnaud et al. 2011, 2012; Doherty et al. 2016). Seabird population growth rate is very sensitive to additive adult mortality (Le Corre 2008), so these species are highly affected by introduced cats (Courchamp et al. 2003; Blackburn 2004; Donlan and Wilcox 2008). Eradication or control of cat populations is among the most important wildlife conservation priorities on many islands (Medina et al. 2011) and typically results in spectacular recoveries of threatened species (Cooper et al. 1995; Keitt and Tershy 2003; Ratcliffe et al. 2010; Jones et al. 2016).

On inhabited islands, free-roaming unowned and domestic cats live in sympatry and both may impact local biodiversity (Duffy and Capece 2012; Nogales et al. 2013). This situation makes cat control difficult because domestic cats can be culled accidentally and caused public consternation (Ratcliffe et al. 2010). Cat management in inhabited areas is a matter of contentious debate and require strong arguments of the respective impacts of unowned and domestic cats on native wildlife (Lilith et al. 2006; Kikillus et al. 2016; Mameno et al. 2017; Deak et al. 2019; Glen et al. 2020). Many studies have reported the negative effects of free-roaming unowned and domestic cats on native species (Medina et al. 2011; Bonnaud et al. 2011; Ferreira and Genaro 2017; Palmas et al. 2017). However, very few have studied these two categories of cats co-existing together in the same habitat, and potentially preying upon common native prey. Understanding the behavior and separating impacts of these different categories of cats is crucial to implement the best management plan in terms of cost effectiveness and social acceptance to protect threatened species (Dias et al. 2017). When domestic cats cause impacts, management efforts include non-lethal actions through owner awareness actions and/or legislation to reduce predation risk, such as prohibition, regulation, confinement, and sterilization. When predation is caused by unowned cats, management efforts include reducing the numbers of cats through the use of mechanical, chemical or biological methods, and sterilization of domestic cats because they may continuously maintain the unowned cat population (Commonwealth of Australia 2015).

On Reunion Island, a tropical island in the Western Indian Ocean, several urban areas with free-roaming domestic and unowned cats are located near sensitive wildlife areas. Most domestic cats roam freely outside and this must be taken into account in cat management projects. The impact of feral-cats on native species has already been studied in remote areas of the island (Faulquier et al. 2009), but no study has been carried out in urban or periurban areas. In the south of the island, the coastal site of Grande Anse is a touristic area surrounded by a periurban area. The area hosts protected native species and several invasive mammals including domestic cats and unowned cats. The cliffs of Grande Anse host a seabird colony and represent one of the last habitats for the endemic and critically endangered Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) (Sanchez and Probst 2011). Dead wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*), very probably killed by cats, are found each year at the breeding colony, especially during the beginning of the breeding season when adults are displaying on the ground. To implement an effective conservation strategy for native wildlife, especially for seabirds, we simultaneously investigated spatial ecology of unowned and domestic cats. We used multiple complementary methodologies including the GPS-tracking of cats, camera-traps at seabird nests, cat scat analysis and cat control to answer the following questions: (i) do unowned and domestic cats have an impact on seabirds? (ii) what is the influence of human activities on cat foraging behavior? (iii) what are the effects of cat removal on the activity of the remaining cats at seabird colony? and, (iv) do any other invasive mammals threaten seabirds?

3.1.2. Materials and methods

3.1.2.1. Study area

Grande Anse (-21°37' S, 55°55' E) is located in the south of Reunion Island. The area includes a sandy coral beach surrounded by volcanic cliffs and by a semi-urban area (Fig. 1). The area around the sandy beach is covered by low coastal vegetation, patches of Australian pine tree (*Casuarina equisetifolia*), extensive rocky cliffs and some houses. The area is widely used by tourists and inhabitants as a recreational area. Three restaurants and a hotel (The Palm Hotel) are located near the beach and these infrastructures produce a large amount of food waste, which is partly accessible to cats.

Wedge-tailed shearwaters (around 200 pairs), white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*, around 20 pairs) and brown noddies (*Anous stolidus*, a few pairs) breed colonially on the cliffs of the area. Noddies breed on vertical cliffs and are out of reach of cats, whereas shearwaters and tropicbirds nest on sub-vertical cliffs, which are all accessible to cats. These

two species breed in burrows or rock cavities. The three species are locally protected. On Reunion Island wedge-tailed shearwaters arrive from migration in August, they lay in November and incubate until late December. Chick-rearing occurs from late December to late April. White-tailed tropicbirds breed all year round. Cliffs near Grande Anse host one of the last populations of the Manapany day gecko. This endemic gecko lives in coastal vegetation. Several exotic mammals are present in the area: unowned and domestic cats, rats (*Rattus rattus* and *Rattus norvegicus*), shrews (*Suncus murinus*), unowned and domestic dogs (*Canis lupus familiaris*), house mice (*Mus musculus*) and tenrecs (*Tenrec ecaudatus*). All these exotic species take advantage of food waste left by people. We define “unowned cats” as cats that live freely in the area and do not have owners. Among unowned cats, some feed mainly on human food waste (we refer to them as “stray cats”) whereas others avoid human settlements and forage mostly on prey that they catch (referred to as “feral cats” when they have no contact with humans or “semi-feral cats” when they have casual contact with humans) (Kays and DeWan 2004; Commonwealth of Australia 2015). Several species of exotic geckos are also present: gold dust day gecko (*Phelsuma laticauda*), stump-toed gecko (*Gehyra mutilata*), common house gecko (*Hemidactylus frenatus*) and Indo-Pacific slender gecko (*Hemiphyllodactylus typus*).

3.1.2.2. Cat tracking and cat control

From July 2015 to February 2016, we tracked unowned and domestic cats. We captured unowned cats with live-cage traps (Tomahawk 106 Live-Trap; Tomahawk, WI, USA) baited with fresh fish or meat, or commercial dry or wet cat food. We deployed between 3 and 15 traps simultaneously. We placed traps near the restaurants, the hotel and near the seabird colony. We baited traps in the evening and checked them every morning. When we captured a cat, a veterinarian sedated it with an intramuscular injection of ketamine (11 mg/kg) and determined its sex, age (≤ 6 months = juvenile, > 6 months = adult), weight and neutered status. The veterinarian checked if the cat was identified by a collar, a chip, or a tattoo. We then fitted the cats with a GPS transmitter (CatLog-S; Perthold Engineering LLC, Texas, USA) attached to a collar. The position accuracy of the GPS was between 5m and 10m. The weight of the GPS and collar (68 g) was 2.40% of the average body weight of the unowned cats ($\bar{x} = 2.83 \pm 0.90$ [SD] kg, $n = 22$). We programmed the GPS to record one fix every 1, 5 or 10 minutes, starting at least 3 hours after release. We released unowned cats at the same location where they had been captured. We recaptured the equipped cats 2 to 255 days after release. A veterinarian sedated

the recaptured cats to recover the GPS and collar. We did not release the recaptured unowned cats into the wild, instead, we removed them from the area as part of a cat control operation to protect wildlife. The veterinarian checked if the cat was identified or not, assessed its health and decided its fate. Healthy and non-aggressive cats were given to local authorities in charge of stray animals to have them adopted. Unhealthy and aggressive cats were euthanized after the legal guard period of 4 days. Euthanasia was made by intravenous injection of pentobarbital. We also removed 13 unowned cats (not included in the GPS tracking protocol) from the area as part of the cat control operation.

For domestic cats, we carried out a door-to-door survey within a radius of 800 m of the beach of Grande Anse and seabird nests, to identify cat owners willing to volunteer for tracking. We equipped the cats with the same GPS and collar as for unowned cats and with the same settings, and we determined the sex, age, and neutered status. All tracked domestic cats roamed freely outside. The weight of the GPS and collar (68 g) was 1.86% of the average body weight of the domestic cats ($\bar{x} = 3.66 \pm 0.62$ [SD] kg, $n = 12$). We recovered GPS, with the help of owners, after 2 to 14 days of tracking. There was no need to anaesthetize domestic cats. Field protocols were approved by the CYROI institutional ethical committee, which is certified by the French Ministry of Higher Education and Research (NoAPAFIS#6916-20151 00213267087 v6).

GPS tracking data included the date, time, longitude, and latitude. We filtered the data by removing locations that implied a travel speed of more than 50 km/h (maximum speed for cats, Spies 1998) and by removing all locations at sea. We estimated home range (95% kernel) and core home range size (50% kernel) with the Kernel Density Estimate method (Worton 1989). Home range is defined as the area used by the cat during its normal activities of foraging, mating, and caring for young. Core home range is defined as the area used more frequently than any other areas and which probably contains the home site, shelter, and most dependable food sources (Burt 1943). The kernel density estimation is an efficient approach to quantify animals' home ranges. It is considered less biased than other methods, and can account for multiple centers of activity (Powell 2000; Börger et al. 2006; Lichti and Swihart 2011). To estimate kernel density, a smoothing parameter (h) must be defined to control the "width" of the kernel functions placed over each point (Worton 1989). We used the reference bandwidth method (h_{ref}) to choose the smoothing parameter (Worton 1989). As cats were not tracked for the same duration and because we tested different GPS settings, all GPS tracks were not of the same duration, and they did not have the same number of fixes per unit of time. This may impact the estimate of home range size (Stickel 1954). To limit this bias we plotted, for each track, the

home range size against the duration of the track and the number of fixes. Then, we visually checked the shape of the curve. In particular, we checked if the home range size reached an asymptotic value (i.e., above this value the home range did not increase with the duration of the track or the number of fixes). If there was an asymptote, we considered that the track accurately estimated home range and we kept this track in the dataset. Conversely, we removed all tracks for which the curve did not reach an asymptote. We used the package “adehabitat” (Calenge 2006) in R software (R Core Team 2019) to calculate and plot home ranges. We mapped 50% kernel and 95% kernel contours of domestic and unowned cats using QGIS software (QGIS Development Team 2019).

We compared the home range sizes between domestic and unowned cats. Because several factors may influence cat movements (including sex, age, neutered status, food availability, and cat density) (Genovesi et al. 1995; Horn et al. 2011; Hervías et al. 2014; McGregor et al. 2015b; Palmas et al. 2017), we conducted multivariate analyzes to test the respective effect of each variable in our study area. We used linear mixed-effects models (LMM) to test the effects of cat category (domestic or unowned), sex, tracking period (seabird breeding season or not), cat control (number of cats removed at the time of tracking), neutered status, age, and the interactions between cat category and sex, cat category and tracking period, cat category and cat control, on core home range size (50% kernel), and home range size (95% kernel) separately. We included individual cats as a random effect (acting on the intercept of regressions) because some domestic cats were tracked several times. First, for each variable, we calculated the difference of deviance between the full model and a model not including the target variable. Then, we built a complete model with all variables ordered from the variable that increased the deviance the most to the variable that increased the deviance the least when removed from the complete model. We used a stepwise backward elimination procedure of the least significant terms ($P > 0.05$) to determine the best adequate minimal model containing only significant terms. We used the package “lme4” (Bates et al. 2015) in R software for these analyses. We used an α value = 0.05 as the significance threshold for all statistical analyses.

3.1.2.3. Cat inventory and photo-ID database

During the door-to-door survey, we asked residents if they had cats and how many, to determine the number of domestic cats using the area. For each domestic cat, we asked owners if the cat was neutered and/or marked with a PIT tag or a tattoo. To determine which cat category (domestic or unowned) frequented the seabird colony, we photo-identified each cat encountered during our study. We photographed domestic cats on both sides from head to tail

and we included all photographs in a photo-ID database. We also photographed unowned cats captured for GPS tracking or cat control on both sides from head to tail at the veterinary clinic. In addition, we photographed opportunistically the cats observed in the field. We carefully observed each cat photograph. If it did not match any cat in the database, we considered it as a new cat and we assigned a unique ID number. If it matched a known cat, we considered the photograph as a recapture of a known cat and added the new photograph to the database.

3.1.2.4. Camera-trap survey

From August 2015 to April 2016, we deployed 6 camera-traps (Stealth Cam G 42; Stealth Cam, Texas, USA) at the seabird colony. We deployed each camera in front of a seabird nest to monitor predator activities at the entrance of the nest. We deployed each camera for 5 to 99 consecutive days in front of a given nest. In total, we monitored 30 different nests. Camera-traps were active 24 hours per day. Camera-traps automatically took a burst of five eight-megapixel pictures when a motion was detected with a delay of 5 seconds between successive bursts. Photographs were taken during the day (normal light) and at night (infrared sensors) with standard sensitivity for Stealth Cams.

We analyzed only detections of mammals because other animals (reptiles, birds, arthropods) in this area are not predators of seabirds. We defined a detection as an animal crossing the field view of a camera-trap, from the arrival to the departure of the animal. For each species detected, we calculated the number of detections, the percentage of detections (number of detections for that species / total number of detections) and the detection rate (number of detections per 100 trap nights, detections /100 TN). We grouped the behaviors of mammals into 3 categories: *(i)* unambiguous hunting behaviors (animal hunting a seabird), *(ii)* possible hunting behaviors (animal entering the nest or looking into it), and *(iii)* no interaction with nests, eggs, or seabirds. If a cat was detected, we compared it with the photo-ID database of domestic and unowned cats to identify it. We calculated the cat detection rate (detections /100 TN) each month to quantify the effect of cat control on cat activity and abundance at the seabird colony.

3.1.2.5. Cat diet

From August 2015 to January 2016, we characterized cat diet by examining cat scats collected in the field, and by identifying prey remains in those samples (Nogales et al. 1988; Bonnaud et al. 2007; Palmas et al. 2017). We washed cat scats using a sieve (0.5-millimeter

mesh) under a stream of water and we dissected them. We observed individual prey items under a binocular microscope and compared them to reference material from our own collection. We identified bird remains from feathers, beaks, bones and/or claws; mammal and lizard remains from bones, fur, skin and/or scales; and invertebrate remains by their shape and texture. We estimated the minimum number of prey individuals by jaws and teeth. We defined diet composition in terms of number of prey, the proportion of total prey (number of prey individuals for that species / total number of prey), and frequency of occurrence (number of scats containing items of prey individuals for that species / total number of scats).

3.1.3. Results

3.1.3.1. Cat tracking and cat control

We captured 44 different unowned cats during 633 trap nights (catch rate: 6.95 captures /100 TN). We removed 35 unowned cats from the area among which 32 were euthanized and 3 were adopted. Nine captured cats were not removed because we did not recapture 6 of them after GPS deployment and 3 cats escaped during handling. We deployed 23 GPS on 22 different unowned cats (1 unowned cat was tracked twice) and we recaptured 17 unowned cats with GPS collars, giving a recovery rate of 74%. After visual analysis of the curve of the home range size against duration of tracking, we discarded 2 tracks because home range size did not reach an asymptote. We kept 15 tracks of unowned cats (7 females and 8 males; 2 juveniles, 13 adults; 13 during the shearwater breeding season and 2 just before the breeding season) (Table 1). None of the tracked unowned cats were neutered. Each track lasted 3.7 to 15.7 days and included between 143 and 912 fixes.

We equipped 12 domestic cats with GPS collars, some of them being tracked several times. Two GPS encountered unknown problems and produced unusable data. We discarded 6 domestic-cat tracks because home range did not reach an asymptote. We kept 13 tracks of domestic cats (8 females and 5 males, all adults; 10 during the shearwater breeding season and 3 before) (Table 1). Five tracked domestic cats were neutered and 8 were not. Each track lasted 3.5 to 14 days and included between 96 and 653 fixes.

Core home range (50% kernel) were influenced by cat category (Table 2) and home range (95% kernel) were influenced by cat category and sex (Table 3). Tracking period, age, cat control and neutered status did not influence home range and core home range size. There were no significant interactions between the different factors tested. Core home range and home range of unowned cats (respectively $\bar{x} = 2.42 \pm 0.55$ [SE] ha and $\bar{x} = 11.99 \pm 2.65$ ha) were

5.1 times and 3.7 times larger than those of domestic cats (respectively $\bar{x} = 0.48 \pm 0.14$ ha and $\bar{x} = 3.27 \pm 0.80$ ha) ($P = 0.007$ and $P = 0.016$). Home range of males ($\bar{x} = 11.66 \pm 2.69$ ha) were 2.5 times larger than those of females ($\bar{x} = 4.72 \pm 1.60$ ha) ($P = 0.039$). There was large variability of home range size among unowned cats (min. 1.09 ha; max. 31.46 ha). Ten unowned cats were present only near the restaurants or the hotel and they had a smaller home range (Fig. 1). Four unowned cats (U06, U09, U10, U13) visited the restaurants, the hotel and the seabird colony and consequently had a larger home range. One female (U06) had its core home range at the seabird colony. Domestic cats stayed near the house of their owners and never visited the seabird colony, restaurant, or beach. The home ranges of domestic and unowned cats only overlapped near the hotel.

3.1.3.2. *Cat inventory*

We visited 112 houses during the door-to-door survey, which represents 93% of the houses identified within a radius of 800 m of the beach of Grande Anse. Thirty percent of these houses had at least one cat. We identified 69 different domestic cats among which 15 were neutered (22%) and 11 were marked with a PIT tag (16%). We also identified 55 different unowned cats in the study area (44 during captures and 11 opportunistically in the field by photo ID). We regularly observed groups of unowned cats (max. 9 cats in a group) near the restaurants.

3.1.3.3. *Camera-trap survey*

We obtained 1,106 days of camera-trapping, totaling 80,286 photographs. Monitoring effort per month was approximately the same from September to January with an average of 172 monthly trap nights (min. 156; max. 187) (Fig. 2). Monitoring effort was lower in August and between February and April with an average of 62 trap nights (min. 30; max. 107). We obtained 339 mammal detections (Table 4). The most frequently detected mammal species was the shrew (55% of the detections). Cats were the second most detected mammal species with 62 detections (18%). Among these 62 detections, we identified 8 unowned cats from our photo-ID database. These 8 unowned cats represented 34 detections (55% of all cat detections). None of the domestic cats included in our photo-ID database were camera-trapped at the seabird colony. We detected two unowned cats fitted with GPS collars at the seabird colony with camera-traps (U06 and U13). Other mammals detected were black rats (8% of the detections), tenrecs (6%), dogs (5%), humans (4%) and house mice (1%). For cats, we observed 1 unambiguous hunting behavior targeting a shearwater, which represents 2% of cat detections,

and 15 possible hunting behaviors, which represent 24% of cat detections. Also, 25 detections of shrews (13% of total detections) showed possible hunting behaviors (an animal entering the burrow), 11 detections (58%) for tenrecs, 9 detections (32%) for black rats, and 3 detections (18%) for dogs.

The cat detection rate was high before the cat control operation, with 16.67 detections / 100 TN in August, despite a relatively low monitoring effort (Fig. 2). These detections decreased with the removal of 9 cats between August and October (4.81 detections / 100 TN in October). In November, there was no cat removal and detections increased to 7.39 detections / 100 TN in December. Between December and late February, we removed 26 cats, and detections decreased to 3.74 detections / 100 TN in February and 0 / 100 TN in March and April, suggesting that the control operation significantly reduced the abundance of unowned cats at the seabird colony.

3.1.3.4. Cat diet

We analyzed 94 cat scats, which contained 63 prey items. We found food waste in 67% of the scats (Table 5). Mammals were the most frequent prey, followed by land birds, insects, seabirds, and reptiles. Among mammals, the black rat was the most important prey. Four scats (4% of occurrence) contained remains of wedge-tailed shearwaters and 3 scats (3% of occurrence) contained remains of unidentified reptiles. We failed to confirm the predation by cats on Manapany day geckos because we could not distinguish the remains of this species from that of other geckos.

3.1.4. Discussion

3.1.4.1. Spatial ecology of domestic and unowned cats and influence of human activities

Domestic and unowned cats had different spatial ecology leading to different impact on native wildlife. Domestic cats had smaller home ranges and they never reached the seabird breeding sites. Both GPS tracking and the camera-trap survey showed that only unowned cats foraged at the seabird colony. None of the domestic cats tracked with GPS descended the cliffs and reached the beach of Grande Anse. All of them remained near the houses of their owners and in surrounding urban and agricultural areas. As shown in other studies, home range size decreased with ownership (Schmidt et al. 2007; Horn et al. 2011). As domestic cats are fed, they do not need to search for food away from their home (Tennent and Downs 2008). Unowned cats had larger home ranges than domestic cats, as reported in previous studies (Biró et al. 2004;

Schmidt et al. 2007; Horn et al. 2011). These cats are not fed and they are sexually active. Thus, they have to search for food and mates, and their movements and distribution depend on both food availability and sexual behavior (Barratt 1997; Schmidt et al. 2007).

All tracked unowned cats foraged at the restaurants, the hotel or the beach, taking advantage of food waste. Some were also directly fed by customers and owners of the restaurants (A. Choeur, personal observation). Food waste availability was the primary determinant of unowned cat distribution (and probably abundance) at Grande Anse. We observed a high abundance of cats at the restaurants and the hotel (up to 9 cats observed together at one restaurant). The core home range of most unowned cats overlapped largely at these restaurants and the hotel. Food waste represents a predictable source of easily available food for cats and this probably increases their foraging efficiency, body condition and thus breeding parameters and survival. Food waste is known to artificially increase the carrying capacity of cat populations in urbanized and semi-urbanized areas (Liberg and Sandell 1988; Mirmovitch 1995; Genovesi et al. 1995; Schmidt et al. 2007). Thus, poor management of food waste and supplemental feeding at restaurants contributed to maintaining a large unowned cat population near the seabird colony.

For both domestic and unowned cats, males had larger home ranges than females. The scale of movements is influenced by differences in reproductive behavior between the sexes. Males are more solitary and disperse more widely than females to defend their territory against other males and to look for breeding partners (Liberg 1980). We expected that neutered cats would have a smaller home range than non-neutered cats (Hervías et al. 2014; Ferreira et al. 2020) but differences were not significant. This may be due to the small sample size ($n = 5$ neutered cats tracked) and/or to intrinsic behavior variation of some cats that have the "personality" to roam widely, regardless of their neutered status (Mendl and Harcourt 2000; Litchfield et al. 2017).

The home range, distribution and behavior of unowned cats were extremely variable among individuals. We identified two kinds of unowned cats, semi-feral cats and stray cats. Semi-feral cats were cats that foraged mostly in natural habitats (rocky cliffs, forest, coastal vegetation, and the seabird colony) and rarely had contact with humans. These cats rarely foraged at the beach, the restaurants, or the hotel. Semi-feral cats represented the minority of the tracked unowned cats (4 cats out of 14). This result is also confirmed by the fact that we identified only 8 cats out of the 55 unowned cats by photo ID at the seabird colony. Their home ranges and core home ranges were mostly in natural habitats. They had larger home ranges and

were aggressive during capture. We did not classify these cats as true “feral cats” because they fed on food waste occasionally, so they were not completely independent of humans.

Stray cats were unowned cats that relied on food waste originating from humans, especially at the restaurants and the hotel. These cats represented the majority of tracked unowned cats (10 cats out of 14). They foraged at the rocky cliffs only occasionally and did not feed at the seabird colony. They had smaller home ranges and stayed near the restaurants or the hotel. Some of these cats were not aggressive during capture, begged for food in groups from restaurant clients and were easily approached. These movement patterns and behaviors are explained by the presence of predictable and abundant food resources but also by the strong interaction between cats and humans (Liberg and Sandell 1988; Mirmovitch 1995; Genovesi et al. 1995; Schmidt et al. 2007).

Such behavioral differences between cat categories have already been reported (Schmidt et al. 2007; Moseby et al. 2015; Dickman and Newsome 2015; Cove et al. 2018). Schmidt et al. (2007) reported that some unowned cats exploited food resources in anthropogenically modified areas while others did not. We hypothesize that semi-feral cats are cats that have rarely been in contact with humans during their lives, and tend to avoid contact. On the other hand, stray cats are cats that may have been born near restaurants or were abandoned as kittens and have frequently interacted with humans since birth, and they probably search for such contacts.

3.1.4.2. Impacts of cats

Cats in our study area had three very different behavioral profiles, and these were related to their status (domestic cats, stray cats, and semi-feral cats). These greatly influenced their impact on seabirds. This result has strong implications for adaptive cat management and seabird conservation. Indeed, profiling specialized predators can lead to a more efficient targeted rather than generic control strategy. By reducing the number of cats that have to be removed, such targeted control generally has a higher social acceptability than non-targeted control (Burrows et al. 2003; Priddel and Wheeler 2004; Moseby et al. 2015).

Semi-feral cats have a direct impact on seabirds. The four semi-feral cats that were tracked, foraged at the seabird colony. We detected 6 other cats with camera-traps at the seabird colony, which brought to at least 10 the number of semi-feral cats that visited the seabird colony during our study. The camera-trap survey showed that semi-feral cats were very active at the seabird colony and some of them had hunting behaviors targeting seabirds. Although the remains of shearwaters in cat scats could be explained by scavenging, cat behaviors at the seabird colony suggest that they do prey upon shearwaters. It is impossible to distinguish scats

belonging to domestic cats, semi-feral cats and stray cats. However, both our tracking data and camera-trap data suggest that semi-feral cats were the only cats to visit the seabird colony. Each year, between 5 to as many as 40 shearwaters are found dead at the breeding colony, most of them with distinctive signs of predation. Our results strongly suggest that semi-feral cats killed them. It is possible that among semi-feral cats, not all prey upon seabirds and only some may be specialized in this way. Indeed, we observed only one hunting behavior targeting shearwaters and three-quarters of the detections were without any interaction with nests or seabirds. In addition, we only found four percent of scats with the remains of seabirds. Some studies have shown that in a population of cats, some cats specialize in a particular type of prey, causing higher impacts (Mendl and Harcourt 2000; Dickman 2009; Moseby et al. 2015; Bradshaw 2016). However, even if only some semi-feral cats prey on seabirds, this does not mean that their impact may be regarded as insignificant. The population growth rate of seabirds, particularly petrels and shearwaters, is very sensitive to any change in adult survival (Le Corre 2008) and even low predation rates each year can lead to significant additive mortality that could threaten the colony. Furthermore, the death of one adult of a breeding pair invariably leads to the failure of the current breeding attempt because both parents share parental duties equally. Predation pressure also affects behavior and may cause separation of mates and nest abandonment (O'Donnell and Sedgeley 2010; Greenwell et al. 2019). This could explain the poor breeding success (40%) observed at this colony (A. Choeur, unpublished data). Also, wedge-tailed shearwaters, like other shearwater species, are known to display and call for long periods on the ground in front of burrow entrances, especially at the beginning of the breeding season. This behavior makes pre-breeding prospectors particularly vulnerable to cat predation (Bonnaud et al. 2009). Thus, long-term cat predation at Grand Anse and probably at other shearwater colonies may also threaten populations by reducing the number of future breeders.

Semi-feral cat predation on native species is probably underestimated in our study. Indeed, cats are known to kill prey without eating them, a behavior referred to as “surplus killing” (Biben 1979; Peck et al. 2008; Loyd et al. 2013; McGregor et al. 2015a). Surplus killing is not detectable through scat analysis because cats do not eat these preys. Scat analyses alone may lead to an underestimation of the predation rate. Surplus killing may be important in our context as we regularly observed dead shearwaters, presumably killed but not consumed by cats. The four semi-feral cats identified in our study were removed from the area at the beginning of the study (September and October). This may explain why we did not observe any direct evidence of predation with camera-traps after October. We did not detect predation by cats on white-tailed tropicbirds but this cannot be ruled out because they live in the same

habitats and are as vulnerable as shearwaters. Finally, even if we failed to identify species of geckos in scats, semi-feral cats are a putative predator of the Manapany day gecko that lives on the coastal vegetation on the cliffs.

Stray cats did not forage at the seabird colony during our study so they do not seem to represent a direct risk for seabirds. However, these cats may represent an indirect risk because they may become semi-feral and change their diet if food waste becomes unavailable (which is a management requirement, see below and also Shionosaki et al. 2016). Indeed, cat categories (stray and semi-feral) are not permanent (Newsome 1991; Moodie 1995) and cats may change from stray to semi-feral depending on the amount of food available at human settlements. Other studies reported that cats fed by people or feeding on food waste can also have an important impact on local fauna (Grant and Longnecker 1999; Hawkins et al. 2004; Loss et al. 2013; Maeda et al. 2019). In our case study, direct or indirect food provisioning by humans may cause “hyper-predation” on seabirds. Permanent food availability induces population growth of unowned cats, some of which (semi-feral cats) may then hunt native species, thereby enhancing the predation pressure (Maeda et al. 2019).

Domestic cats had reduced home ranges and did not forage at the seabird colony. Domestic cats did not represent a direct risk to seabirds but they may threaten seabirds indirectly by maintaining the unowned cat population (through breeding or abandonment by their owners). Indeed, domestic cats were numerous in the area (minimum 69 domestic cats identified less than 800 m from the seabird colony), very few were neutered and we found an overlap of the home ranges of unowned and domestic cats. Uncontrolled and unwanted breeding of domestic cats often leads to the abandonment of cats or kittens in the area and this greatly reduces the benefit of unowned cat removal. We often observed young cats near the beach, probably abandoned recently by their owners (A. Choeur, personal observation). These abandonments are extremely damaging both to the local fauna but also to the cats themselves whose sanitary condition and body condition decline rapidly once in the wild. Moreover, cats that survive these abandonments join the unowned cat population.

3.1.4.3. Effects of cat control

The removal of 35 cats in the area greatly reduced cat activity and abundance at the seabird colony, as shown by camera-trap monitoring. The problem for cat control on large islands is that the area may be reinvaded rapidly (Moseby and Hill 2011; Palmas et al. 2020). Cat density may increase after cat removal because new individuals may move into the area after dominant cats are removed (Lazenby et al. 2015). We did not observe rapid recolonization

during the two months after the control. As cats were concentrated near food areas, intense control at these places in our study probably reduced the density of cats over a large area, thereby preventing rapid re-invasion. In addition, the distribution of cats was mainly determined by the distribution of food rather than territoriality, which can also explain why cats did not re-invade the seabird colony after cat control. It is also for this reason that cat control did not influence the home range size of tracked cats. However, recolonization in the longer term seems inevitable and future studies will be required to determine the cat-control-frequency necessary to maintain low abundance throughout the year.

Our diet analysis showed that cats prey upon black rats and house mice, so rat and mouse densities may increase after cat removal, the so-called mesopredator-release effect (Courchamp et al. 1999). As rats (and to a lesser extent mice) are seabird predators, this may result in more rat predation of seabirds. On islands with multiple invasions, with both introduced predators and local prey, it is commonly suggested that the best solution is to simultaneously eradicate apex predators and mesopredators (Zavaleta et al. 2001; Courchamp et al. 2003). When multiple eradications are not feasible, actions on cats should be done first because the impact of mesopredators (rats and mice) on seabirds is known to be lower than that of cats (Hughes et al. 2008; Le Corre 2008; Russell and Le Corre 2009; Russell et al. 2009; Dumont et al. 2010). Furthermore, the removal of apex predators does not always lead to the release of their prey (Cooper et al. 1995; Girardet et al. 2001; Ratcliffe et al. 2010), especially on tropical islands where populations of mesopredators like rats are regulated by bottom-up processes and not by top-down processes (Russell et al. 2009; Ringler et al. 2015; Russell and Kaiser-Bunbury 2019).

3.1.4.4. Impacts of other mammal species

We observed several species of introduced mammals at the seabird colony: black rats, house mice, shrews, dogs and tenrecs. No predation has been directly observed but this does not mean that it does not take place.

The impact of rats and mice on the eggs and chicks of seabirds is well known (Townsend et al. 2006; Rayner et al. 2007; Jones et al. 2008; Angel et al. 2009; Ringler et al. 2015). This may explain the high breeding failure during the incubation period (A. Choeur, unpublished data), although this could also be the result of cat predation on incubating adults. The presence of dogs at the seabird colony is problematic because they are known to predate both chicks and adults (Lunney et al. 1990; Hodges and Nagata 2001; Del Viejo et al. 2004). Shrews are small and probably cannot attack an egg or a chick, although they are very abundant in the area and were frequently observed entering the burrows.

The tenrec is large and omnivorous and may attack seabird chicks or eggs, although predation of seabirds by tenrecs is not documented. More than 50% of the tenrec detections consisted of tenrecs that were looking into the nests or were entering them. Further studies should be conducted locally to better quantify the impacts of this species on seabirds.

3.1.4.5 Management implications

At places where predator eradication is impossible, predator-proof fences may be a good solution to protect native wildlife from invasive predators (Long and Robley 2004; Burns et al. 2012; Young et al. 2013). However, in our context, building a fence to prevent cat reinvasion after a removal operation seems unrealistic because the area is used by thousands of people and the acceptability of such a project would probably be extremely low. Furthermore, building and maintaining a cat and rodent-proof fence is extremely expensive (Clapperton and Day 2001; Burns et al. 2012).

According to our results, we have three management recommendations for any place where domestic and unowned cats coexist and may impact the native fauna, and where complete eradication and fencing are unfeasible. *(i)* Removal of unowned cats. The unowned cats have large home ranges and feed on native species. At Grande Anse, we recommend an intense cat removal operation each year before the shearwater breeding season begins in August. Our data suggest that cat control at the seabird colony and on the beach is unlikely to cause harm to domestic cats. Camera monitoring should then be implemented throughout the breeding season to rapidly detect any cats that forage at the seabird colony and carry out targeted controls. *(ii)* Investigate the impact of domestic cats to implement management strategies adapted to the local context. Domestic cats do not necessarily have an impact on native wildlife. Hard decisions about domestic cats (ownership prohibition, confinement), often contested, are not always necessary. In our study area, although domestic cats do not threaten seabirds, they may indirectly impact them by supplementing the unowned cat population through reproduction or abandonment. We recommend a large-scale public awareness campaign to encourage people to neuter their pets, tag them and continue to feed them regularly (with no access to food for unowned cats). *(iii)* Food waste management. Food waste and public bins are important and predictable food sources for cats. We recommend using only cat-proof public bins and to prohibit cat feeding in the area. This should be accompanied by a public awareness campaign and public communication to inform users of the area of the impact of cats on wildlife and on the need to avoid feeding them. A sudden decrease in resource availability may cause a

temporary increase in predation pressure on the native prey (Yirga et al. 2012; Shionosaki et al. 2016). It is thus important that cat removal and food waste reduction are done simultaneously.

Ultimately, management of domestic and unowned cats in urban and tourist areas requires a concerted effort of all users (tourists, residents, cat owners, restaurant, and hotel managers). These users can be encouraged by awareness campaigns based on scientific studies, such as our own, which are essential for better acceptability and sustainable management in the long term (Dias et al. 2017; Russell et al. 2018).

Acknowledgments

Arthur Choeur benefited from a PhD grant given by the Région Réunion and the European Social Fund (ESF) (convention DIREC/20171385). This research was funded by DEAL-Réunion and Région Réunion (convention 2016/0692), and le Conservatoire du Littoral, Antenne océan Indien (convention 2015CV01). We thank la Mairie de Petite-Île, la CIVIS, l'ONF, the veterinary clinics of Petite-Île and Saint Louis for supports. We thank the restaurant managers for their contribution and Le Palm Hotel for access to their property. We thank the association Nature Océan Indien, in particular M. Sanchez, for logistical support. We thank cat owners for their participation in this study. We also thank A. Jaeger for their advice on data analysis. We thank N. Lassauge for her help in the field. We thank S. Houghton and J. Russell for comments on a draft manuscript.

Author contributions

Data collection and analysis were performed by Arthur Choeur, Lucie Faulquier, Sabine Orłowski, Julien Dijoux, Gaël Potin, Sophie Bureau, François Guilhaumon and Matthieu Le Corre. The first draft of the manuscript was written by Arthur Choeur and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

References

- Angel A, Wanless RM, Cooper J (2009) Review of impacts of the introduced house mouse on islands in the Southern Ocean: are mice equivalent to rats? *Biol Invasions* 11:1743–1754. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9401-4>
- Atkinson IAE (1989) Introduced animals and extinctions. In: Western D, Pearl MC (eds) *Conservation for the Twenty-first*

- Century. Oxford University Press, Oxford, UK, pp 54–75
- Barratt DG (1997) Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. *Ecography* 20(3):271–280. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1997.tb00371.x>
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1):1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Biben M (1979) Predation and predatory play behaviour of domestic cats. *Animal Behaviour* 27:81–94. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90129-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90129-5)
- Biró Z, Szemethy L, Heltai M (2004) Home range sizes of wildcats (*Felis silvestris*) and feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) in a hilly region of Hungary. *Mammalian Biology* 69(5):302–310. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00149>
- Blackburn TM (2004) Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* 305(5692):1955–1958. <https://doi.org/10.1126/science.1101617>
- Bonnaud E, Berger G, Bourgeois K et al (2012) Predation by cats could lead to the extinction of the Mediterranean endemic Yelkouan Shearwater *Puffinus yelkouan* at a major breeding site. *Ibis* 154(3):566–577. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2012.01228.x>
- Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E et al (2007) Feeding ecology of a feral cat population on a small mediterranean island. *Journal of Mammalogy* 88(4):1074–1081. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-031R2.1>
- Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E et al (2009) How can the Yelkouan shearwater survive feral cat predation? A meta-population structure as a solution? *Popul Ecol* 51(2):261–270. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0134-0>
- Bonnaud E, Medina FM, Vidal E et al (2011) The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biol Invasions* 13:581–603. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9851-3>
- Börger L, Franconi N, Michele GD et al (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* 75:1393–1405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01164.x>
- Bradshaw JWS (2016) Sociality in cats: a comparative review. *Journal of Veterinary Behavior* 11:113–124. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2015.09.004>
- Burns B, Innes J, Day T (2012) The use and potential of pest-proof fencing for ecosystem restoration and fauna conservation in New Zealand. In: Somers M, Hayward M (eds) *Fencing for Conservation*. Springer, New York, USA, pp 65–90

- Burrows ND, Algar D, Robinson AD et al (2003) Controlling introduced predators in the Gibson Desert of Western Australia. *Journal of Arid Environments* 55(4):691–713.
[https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00317-8](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00317-8)
- Burt WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24(3):346–352.
<https://doi.org/10.2307/1374834>
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197(3–4):516–519.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Clapperton BK, Day T (2001) Cost-effectiveness of exclusion fencing for stoat and other pest control compared with conventional control. DOC Science Internal Series 14. Department of Conservation, Wellington
- Commonwealth of Australia (2015) Threat abatement plan for predation by feral cats. Australian Government. Department of the Environment. pp 1–50
- Cooper J, Marais A v N, Bloomer JP, Bester MN (1995) A success story: breeding of burrowing petrels (procellariidae) before and after the extinction of feral cats (*felis catus*) at subantarctic marion island. *Marine Ornithology* 23:33–37
- Courchamp F, Chapuis JL, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78(3):347–383.
<https://doi.org/10.1017/S1464793102006061>
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G (1999) Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68(2):282–292.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00285.x>
- Cove MV, Gardner B, Simons TR et al (2018) Free-ranging domestic cats (*Felis catus*) on public lands: estimating density, activity, and diet in the Florida Keys. *Biol Invasions* 20(2):333–344.
<https://doi.org/10.1007/s10530-017-1534-x>
- Deak BP, Ostendorf B, Taggart DA et al (2019) The significance of social perceptions in implementing successful feral cat management strategies: a global review. *Animals* 9(9):617.
<https://doi.org/10.3390/ani9090617>
- Del Viejo AM, Vega X, González MA, Sánchez JM (2004) Disturbance sources, human predation and reproductive success of seabirds in tropical coastal ecosystems of Sinaloa State, Mexico. *Bird Conservation International* 14(3):191–202.
<https://doi.org/10.1017/S0959270904000243>
- Dias RA, Abrahão CR, Micheletti T et al (2017) Prospects for domestic and feral cat management on an inhabited tropical island. *Biol Invasions* 19(8):2339–2353.
<https://doi.org/10.1007/s10530-017-1446-9>
- Dickman C (2009) House cats as predators in the Australian environment: impacts and management. *Human–Wildlife Conflicts*

- 3(1):41–48.
<https://doi.org/10.26077/55nn-p702>
- Dickman CR, Newsome TM (2015) Individual hunting behaviour and prey specialisation in the house cat *Felis catus*: implications for conservation and management. *Applied Animal Behaviour Science* 173:76–87.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.09.021>
- Doherty TS, Glen AS, Nimmo DG et al (2016) Invasive predators and global biodiversity loss. *PNAS* 113(40):11261–11265.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113>
- Donlan CJ, Wilcox C (2008) Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 45(4):1114–1123.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01482.x>
- Duffy DC, Capece P (2012) Biology and impacts of Pacific island invasive species. 7. The domestic cat (*Felis catus*). *Pacific Science* 66(2):173–212.
<https://doi.org/10.2984/66.2.7>
- Dumont Y, Russell JC, Lecomte V, Le Corre M (2010) Conservation of endangered endemic seabirds within a multi-predator context: the Barau’s petrel in Réunion Island. *Natural Resource Modeling* 23(3):381–436.
<https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2010.00068.x>
- Faulquier L, Fontaine R, Vidal E et al (2009) Feral cats *felis catus* threaten the endangered endemic Barau’s petrel *Pterodroma barau* at Reunion Island (Western Indian Ocean). *Waterbirds* 32(2):330–336.
<https://doi.org/10.1675/063.032.0213>
- Faulquier L, Le Corre M, Couzi F-X, Saliman M (2017) Plan de conservation en faveur des puffins de l’île de La Réunion, Puffin du Pacifique *Ardenna pacifica* et Puffin tropical *Puffinus bailloni*, 2018-2027. UMR ENTROPIE, Université de La Réunion / Société d’Études Ornithologiques de La Réunion.
- Ferreira GA, Genaro G (2017) Predation of birds by domestic cats on a Neotropical Island. *Int J Avian & Wildlife Biol* 2(2):60–63.
<https://doi.org/10.15406/ijawb.2017.02.00017>
- Ferreira GA, Machado JC, Nakano-Oliveira E et al (2020) The effect of castration on home range size and activity patterns of domestic cats living in a natural area in a protected area on a Brazilian island. *Applied Animal Behaviour Science* 230:105049.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.105049>
- Fitzgerald BM (1988) Diet of domestic cats and their impact on prey populations. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 123–147
- Genovesi P, Besa M, Toso S (1995) Ecology of a feral cat *Felis catus* population in an agricultural area of northern Italy. *Wildlife Biology* 1(1):233–237.
<https://doi.org/10.2981/wlb.1995.0028>

- Girardet SAB, Veitch CR, Craig JL (2001) Bird and rat numbers on Little Barrier Island, New Zealand, over the period of cat eradication 1976–80. *New Zealand Journal of Zoology* 28(1):13–29. <https://doi.org/10.1080/03014223.2001.9518253>
- Glen AS, Hoshino K, Glen AS, Hoshino K (2020) Social and logistical challenges in managing invasive predators: insights from islands in Japan and New Zealand. *Pac Conserv Biol* 26(4):344–352. <https://doi.org/10.1071/PC19030>
- Grant WE, Longnecker MT (1999) Effect of subsidized house cats on California birds and rodents. *Transactions of the Western Section of the Wildlife Society* 35:29–33
- Greenwell CN, Calver MC, Loneragan NR (2019) Cat gets its tern: a case study of predation on a threatened coastal seabird. *Animals* 9(7):445. <https://doi.org/10.3390/ani9070445>
- Hawkins CC, Grant WE, Longnecker MT (2004) Effect of house cats, being fed in parks, on California birds and rodents. In *proceedings of the 4th International Urban Wildlife Symposium*. School of Natural Resources, College of Agriculture and Life Science, University of Arizona, Tucson
- Hervías S, Opper S, Medina FM et al (2014) Assessing the impact of introduced cats on island biodiversity by combining dietary and movement analysis. *Journal of Zoology* 292(1):39–47. <https://doi.org/10.1111/jzo.12082>
- Hilton GM, Cuthbert RJ (2010) Review article: the catastrophic impact of invasive mammalian predators on birds of the UK overseas territories: a review and synthesis. *Ibis* 152(3):443–458. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01031.x>
- Hodges CSN, Nagata RJ Sr (2001) Effects of predator control on the survival and breeding success of the endangered Hawaiian Dark-Rumped petrel. *Studies in Avian Biology* 22:308–318
- Horn JA, Mateus-Pinilla N, Warner RE, Heske EJ (2011) Home range, habitat use, and activity patterns of free-roaming domestic cats. *South African Journal of Wildlife Research* 75(5):1177–1185. <https://doi.org/10.1002/jwmg.145>
- Hughes BJ, Martin GR, Reynolds SJ (2008) Cats and seabirds: effects of feral domestic cat *Felis silvestris catus* eradication on the population of Sooty Terns *Onychoprion fuscata* on Ascension Island, South Atlantic. *Ibis* 150(1):122–131. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00838.x>
- Jones HP, Holmes ND, Butchart SHM et al (2016) Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. *PNAS* 113:4033–4038. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521179113>
- Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES et al (2008) Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. *Conservation Biology* 22(1):16–26. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00859.x>

- Kays RW, DeWan AA (2004) Ecological impact of inside/outside house cats around a suburban nature preserve. *Animal Conservation* 7(3):273–283. <https://doi.org/10.1017/S1367943004001489>
- Keitt BS, Tershy BR (2003) Cat eradication significantly decreases shearwater mortality. *Animal Conservation* 6(4):307–308. <https://doi.org/10.1017/S1367943003003378>
- Kikillus KH, Chambers GK, Farnworth MJ et al (2016) Research challenges and conservation implications for urban cat management in New Zealand. *Pac Conserv Biol* 23(1):15–24. <https://doi.org/10.1071/PC16022>
- Lazenby BT, Mooney NJ, Dickman CR (2015) Effects of low-level culling of feral cats in open populations: a case study from the forests of southern Tasmania. *Wildlife Research* 41(5):407–420. <https://doi.org/10.1071/WR14030>
- Le Corre M (2008) Conservation biology: cats, rats and seabirds. *Nature* 451:134–135. <https://doi.org/10.1038/451134a>
- Legrand B (2016) Impact des changements climatiques sur la biodiversité marine tropicale : le cas des oiseaux marins de l’océan Indien occidental. Thèse de doctorat de l’Université de La Réunion. pp 224
- Liberg O (1980) Spacing patterns in a population of rural free roaming domestic cats. *Oikos* 35:336–349. <https://doi.org/10.2307/3544649>
- Liberg O, Sandell M (1988) Spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: Dennis C, Turner PB (eds) *Domestic cat: the biology of its behavior*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lichti NI, Swihart RK (2011) Estimating utilization distributions with kernel versus local convex hull methods. *The Journal of Wildlife Management* 75(2):413–422. <https://doi.org/10.1002/jwmg.48>
- Lilith M, Calver M, Styles I, Garkaklis M (2006) Protecting wildlife from predation by owned domestic cats: application of a precautionary approach to the acceptability of proposed cat regulations. *Austral Ecology* 31(2):176–189. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01582.x>
- Litchfield CA, Quinton G, Tindle H et al (2017) The ‘Feline Five’: an exploration of personality in pet cats (*Felis catus*). *PLoS ONE* 12(8):e0183455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183455>
- Long K, Robley AJ (2004) Cost effective feral animal exclusion fencing for areas of high conservation value in Australia. Arthur Rylah Institute for environmental research, Department of sustainability and environment, Victoria, Heidelberg, Melbourne
- Loss SR, Will T, Marra PP (2013) The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nature Communications* 4(1):1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms2380>

- Lloyd KAT, Hernandez SM, Carroll JP et al (2013) Quantifying free-roaming domestic cat predation using animal-borne video cameras. *Biological Conservation* 160:183–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.008>
- Lunney D, Triggs B, Eby P, Ashby E (1990) Analysis of scats of dogs *Canis-familiaris* and foxes *Vulpes-Vulpes* (Canidae, Carnivora) in coastal forests near Bega, New-South-Wales. *Australian Wildlife Research* 17(1):61–68. <https://doi.org/10.1071/wr9900061>
- Maeda T, Nakashita R, Shionosaki K et al (2019) Predation on endangered species by human-subsidized domestic cats on Tokunoshima Island. *Scientific Reports* 9(1):1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52472-3>
- Mameno K, Kubo T, Suzuki M (2017) Social challenges of spatial planning for outdoor cat management in Amami Oshima Island, Japan. *Global Ecology and Conservation* 10:184–193. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.007>
- McGregor H, Legge S, Jones ME, Johnson CN (2015) Feral cats are better killers in open habitats, revealed by animal-borne video. *PLoS One* 10(8): e0133915. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133915>
- McGregor HW, Legge S, Potts J et al (2015b) Density and home range of feral cats in north-western Australia. *Wildlife Research* 42(2):223–231. <https://doi.org/10.1071/WR14180>
- Medina FM, Bonnaud E, Vidal E et al (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biology* 17(11):3503–3510. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02464.x>
- Medina FM, Nogales M (2009) A review on the impacts of feral cats (*Felis silvestris*) in the Canary Islands: implications for the conservation of its endangered fauna. *Biodivers Conserv* 18(4):829–846. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9503-4>
- Mendl M, Harcourt R (2000) Individuality in the domestic cat: origins, development and stability. In Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, pp 47–66
- Mirmovitch V (1995) Spatial organisation of urban feral cats (*Felis Catus*) in Jerusalem. *Wildl Res* 22(3):299–310. <https://doi.org/10.1071/WR9950299>
- Moodie E (1995) The potential for biological control of feral cats in Australia. Australian Nature Conservation Agency, Canberra. pp 159
- Moseby KE, Hill BM (2011) The use of poison baits to control feral cats and red foxes in arid South Australia I. Aerial baiting trials. *Wildl Res* 38(4):338–349. <https://doi.org/10.1071/WR10235>
- Moseby KE, Peacock DE, Read JL (2015) Catastrophic cat predation: a call for predator profiling in wildlife protection programs. *Biological Conservation* 191:331–340.

- <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.07.026>
- Newsome AE (1991) Feral cats: an overview. In: Potter C (ed) Impact of cats on native wildlife: proceedings of a workshop, 8-9 May 1991. Australian National Parks and Wildlife Service, Endangered Species Unit. Canberra, pp 7–13
- Nogales M, Martín A, Delgado G, Emmerson K (1988) Food spectrum of the feral cat (*Felis catus* L., 1758) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Islands). *Bonner Zoologische Beiträge* 39(1):1–6
- Nogales M, Vidal E, Medina FM et al (2013) Feral cats and biodiversity conservation: the urgent prioritization of island management. *BioScience* 63(10):804–810.
<https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.10.7>
- O'Donnell CFJ, Sedgeley JA (2010) Variation in house cat (*Felis catus*) predation sign at a black-fronted tern (*Sterna albobriata*) colony. *Notornis* 57:43–47
- Palmas P, Gouyet R, Oedin M et al (2020) Rapid recolonisation of feral cats following intensive culling in a semi-isolated context. *NB* 63:177–200.
<https://doi.org/10.3897/neobiota.63.58005>
- Palmas P, Jourdan H, Rigault F et al (2017) Feral cats threaten the outstanding endemic fauna of the New Caledonia biodiversity hotspot. *Biological Conservation* 214:250–259.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.003>
- Peck DR, Faulquier L, Pinet P et al (2008) Feral cat diet and impact on sooty terns at Juan de Nova Island, Mozambique Channel. *Animal Conservation* 11(1):65–74.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00153.x>
- Powell RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In L. Boitani & T.K. Fuller (eds) *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York, pp 65-110
- Priddel D, Wheeler R (2004) An experimental translocation of brush-tailed bettongs (*Bettongia penicillata*) to western New South Wales. *Wildl Res* 31(4):421–432.
<https://doi.org/10.1071/wr03050>
- QGIS Development Team (2019) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>
- Ratcliffe N, Bell M, Pelembe T et al (2010) The eradication of feral cats from Ascension Island and its subsequent recolonization by seabirds. *Oryx* 44(1):20–29.
<https://doi.org/10.1017/S003060530999069X>
- Rayner MJ, Hauber ME, Imber MJ et al (2007) Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *PNAS* 104(42):20862–

20865.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0707414105>
- Ringler D (2013) Écologie du rat noir (*rattus rattus*) dans les îles tropicales et impacts sur les oiseaux marins implications pour la restauration écologique à la réunion et dans les îles éparses. Thèse de doctorat de l'Université de La Réunion. pp 239
- Ringler D, Russell JC, Le Corre M (2015) Trophic roles of black rats and seabird impacts on tropical islands: mesopredator release or hyperpredation? *Biological Conservation* 185:75–84. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.014>
- Russell JC, Abrahão CR, Silva JCR, Dias RA (2018) Management of cats and rodents on inhabited islands: an overview and case study of Fernando de Noronha, Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16(4):193–200. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.005>
- Russell JC, Kaiser-Bunbury CN (2019) Consequences of multispecies introductions on island ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 50:169–190. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024942>
- Russell JC, Le Corre M (2009) Introduced mammal impacts on seabirds in the Îles Éparses, Western Indian Ocean. *Marine Ornithology* 37:121–128
- Russell JC, Lecomte V, Dumont Y, Le Corre M (2009) Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. *Ecological Modelling* 220(8):1098–1104. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.01.017>
- Sanchez M, Probst JM (2011) Distribution and conservation status of the Manapany day gecko, *Phelsuma inexpectata* MERTENS, 1966, an endemic threatened reptile from Réunion Island (Squamata: Gekkonidae). *Cahiers scientifiques de l'océan Indien occidental* 2:13–28
- Schmidt PM, Lopez RR, Collier BA (2007) Survival, fecundity, and movements of free-roaming cats. *The Journal of Wildlife Management* 71(3):915–919. <https://doi.org/10.2193/2006-066>
- Shionosaki K, Sasaki S, Yamada F, Shibata S (2016) Changes in free-roaming cat activity following a regulation prohibiting feeding: a case study at a mountain forest near residential area in Amami City on Amami-Oshima Island, Japan. *Wildlife and Human Society* 3(2):1–13. https://doi.org/10.20798/awhswhs.3.2_1
- Spies JR (1998) Big cats and other animals: their beauty, dignity and survival. Frederick Fell Publishers Inc, Hollywood, California
- Stickel LF (1954) A Comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy* 35(1):1–15. <https://doi.org/10.2307/1376067>
- Tennent J, Downs CT (2008) Abundance and home ranges of feral cats in an urban conservancy where there is supplemental feeding: a case study from South Africa. *African Zoology* 43(2):218–229.

<https://doi.org/10.1080/15627020.2008.11657238>

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol Invasions* 8(4):863–891. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0421-z>

Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70(1):164–168. <https://doi.org/10.2307/1938423>

Yirga G, Iongh HHD, Leirs H et al (2012) Adaptability of large carnivores to changing anthropogenic food sources: diet change of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) during Christian fasting period in northern Ethiopia. *Journal of Animal Ecology* 81(5):1052–1055. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01977.x>

Young LC, VanderWerf EA, Lohr MT, et al (2013) Multi-species predator eradication within a predator-proof fence at Ka‘ena Point, Hawai‘i. *Biol Invasions* 15(12):2627–2638. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0479-y>

Zavaleta ES, Hobbs RJ, Mooney HA (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16(8):454–459. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02194-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02194-2)

Table 1 Core home range (ha; 50% kernel density estimator [50% kernel]) and home range (ha; 95% kernel density estimator [95% kernel]) for domestic and unowned cats tracked using GPS collars at Grande Anse, Reunion Island, between July 2015 and February 2016. GPS fix intervals (minutes; [Fix rate]), Number of days tracked (Day track), number of fix localizations (No. of fixes), number of cats removed (Cat control), breeding season (Period), first cat tracking (T1), second cat tracking (T2), third cat tracking (T3), female (F), male (M), adult (Ad), and juvenile (Ju)

Track ID	Cat category	Neutered	Sex	Age	Fix rate	Day track	No. of fixes	Month	Cat control	Period	50% kernel	95% kernel
D01	Domestic	Yes	F	Ad	5	4.31	436	Jul	0	No breeding	0.08	0.52
D02	Domestic	No	F	Ad	5	3.49	99	Aug	1	Breeding	0.18	1.17
D03	Domestic	No	M	Ad	5	4.00	237	Jul	0	No breeding	0.49	3.77
D04	Domestic	No	M	Ad	5	3.69	321	Aug	1	Breeding	0.50	4.97
D05	Domestic	No	F	Ad	10	5.71	207	Oct	9	Breeding	0.16	0.97
D06-T1	Domestic	Yes	F	Ad	10	6.73	431	Sep	5	Breeding	1.14	7.19
D06-T2	Domestic	Yes	F	Ad	10	6.07	236	Feb	35	Breeding	0.65	4.24
D07	Domestic	No	F	Ad	5	4.69	530	Aug	1	Breeding	0.067	0.53
D08-T1	Domestic	No	M	Ad	5	4.88	653	Jul	0	No breeding	0.30	2.58
D08-T2	Domestic	No	M	Ad	10	9.34	550	Oct	9	Breeding	0.57	6.90
D08-T3	Domestic	No	M	Ad	10	13.99	589	Feb	35	Breeding	1.87	8.48
D09-T1	Domestic	Yes	F	Ad	5	3.89	96	Aug	1	Breeding	0.12	0.56
D09-T2	Domestic	Yes	F	Ad	10	6.98	108	Sep	5	Breeding	0.079	0.65
U01	Unowned	No	F	Ad	10	15.66	754	Jan	17	Breeding	0.44	2.64
U02	Unowned	No	M	Ad	5	4.28	328	Jul	0	No breeding	3.06	12.69
U03	Unowned	No	M	Ad	5	4.87	542	Jul	0	No breeding	2.47	14.09

U04-T1	Unowned	No	M	Ju	5	3.73	217	Aug	1	Breeding	0.46	2.72
U04-T2	Unowned	No	M	Ju	5	5.07	809	Sep	5	Breeding	0.87	5.40
U05	Unowned	No	F	Ad	5	5.74	912	Aug	1	Breeding	3.11	15.10
U06	Unowned	No	F	Ad	10	6.96	354	Sep	5	Breeding	4.50	17.07
U07	Unowned	No	M	Ad	10	6.06	212	Sep	5	Breeding	0.78	4.33
U08	Unowned	No	F	Ad	10	6.68	237	Sep	5	Breeding	0.44	1.88
U09	Unowned	No	M	Ad	10	5.25	240	Sep	5	Breeding	5.17	23.24
U10	Unowned	No	F	Ad	10	8.15	344	Sep	5	Breeding	1.95	13.63
U11	Unowned	No	F	Ad	10	6.06	155	Oct	9	Breeding	0.16	1.09
U12	Unowned	No	M	Ad	10	6.05	247	Oct	9	Breeding	6.72	31.46
U13	Unowned	No	M	Ad	10	8.07	422	Oct	9	Breeding	5.27	30.95
U14	Unowned	No	F	Ad	10	5.02	143	Dec	15	Breeding	0.86	3.55

Table 2 Results of the best adequate minimal model explaining core home range size (50% kernel density estimator) of cats tracked with GPS collars for a minimum of 3 days at Grande Anse, Reunion Island, between July 2015 and February 2016. Standard error of parameter (SE), degrees of freedom (df), and *t* statistic (*t*-value) issued from linear mixed-effects models

Parameter	Estimate	SE	df	<i>t</i> -value	<i>P</i> value
Intercept	3834.08	5580.71	21	0.69	0.500
Cat category (unowned cat)	21511.75	7180.95	21	3.00	0.007

Table 3 Results of the best adequate minimal model explaining home range size (95% kernel density estimator) of cats tracked with GPS collars for a minimum of 3 days at Grande Anse, Reunion Island, between July 2015 and February 2016. Standard error of parameter (SE), degrees of freedom (df), and *t* statistic (*t*-value) issued from linear mixed-effects models

Parameter	Estimate	SE	df	<i>t</i> -value	<i>P</i> value
Intercept	3459.22	27154.04	20	0.13	0.900
Cat category (unowned cat)	86092.63	32518.88	20	2.65	0.016
Sex (male)	71043.59	32061.87	20	2.22	0.039

Table 4 Detections and behavior for each mammal species during the camera-trap survey at the Grande Anse seabird colony, Reunion Island, between August 2015 and April 2016 (1,106 trap nights). Number of detections (No. of det.), number of individuals identified (Ind.), percentage of detections (% Detections), detection rate / 100 trap nights (Detection rate), percentage of unambiguous hunting behaviors (% Unambiguous hunting), and percentage of possible hunting behaviors (% Possible hunting)

	No. of det.	Ind.	% Detections	Detection rate	% Unambiguous hunting	% Possible hunting
<i>S. murinus</i>	187	–	55.16	16.91	0.00	13.37
<i>F. catus</i>	62	8	18.29	5.61	1.61	24.20
<i>R. rattus</i>	28	–	8.26	2.53	0.00	32.14
<i>T. ecaudatus</i>	19	–	5.60	1.72	0.00	57.89
<i>C. lupus familiaris</i>	17	3	5.01	1.54	0.00	17.65
<i>H. sapiens</i>	12	1	3.54	1.08	0.00	8.33
Undetermined rodent	12	–	3.54	1.08	0.00	0.00
<i>M. musculus</i>	2	–	0.59	0.18	0.00	0.00

Table 5 Cat scat composition at Grande Anse, Reunion Island, between August 2015 to January 2016. Number of prey items found (N), proportion of total prey (% Total prey), and percentage of occurrence (% Occurrence). Number of cat scats analyzed = 94

	N	% Total prey	% Occurrence
Mammals	34	53.97	29.79
<i>R. rattus</i>	18	28.57	12.77
<i>M. musculus</i>	3	4.76	3.19
<i>S. murinus</i>	1	1.59	1.06
Undetermined	12	19.05	12.77
Seabirds	4	6.35	4.26
<i>A. pacifica</i>	4	6.35	4.26
Land birds	16	25.40	17.02
Reptiles	3	4.76	3.19
Insects	6	9.52	3.19
Food garbage	–	–	67.08

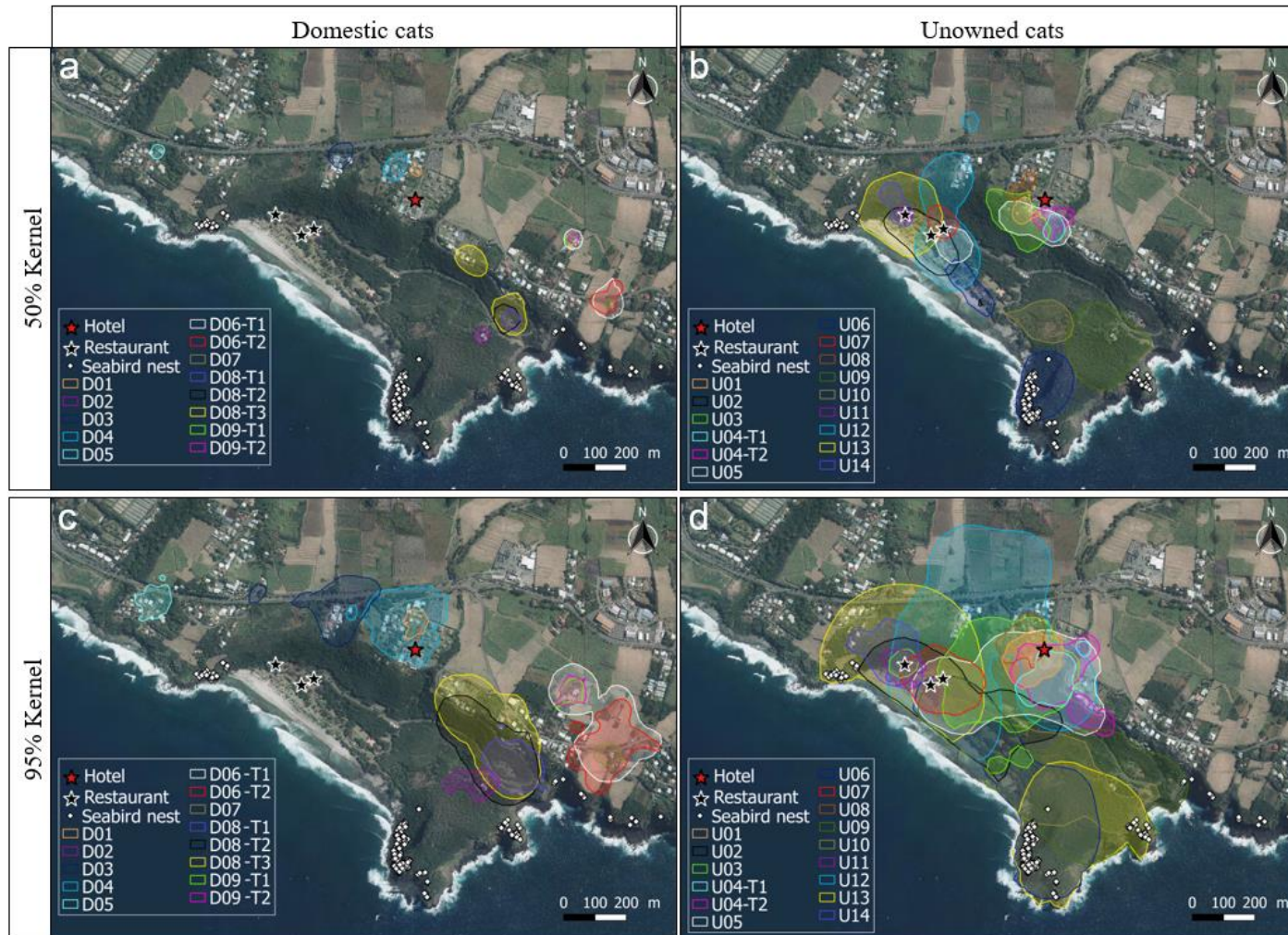


Fig. 1 Study area and results of GPS tracking of domestic and unowned cats at Grande Anse, Reunion Island, between July 2015 and February 2016. (a) Core home ranges of domestic cats (50% kernel density estimator), (b) core home ranges of unowned cats, (c) home ranges of domestic cats (95% kernel density estimator), and (d) home ranges of unowned cats. Domestic cat ID number (e.g., D01), unowned cat ID number (e.g., U01), first cat tracking (T1), second cat tracking (T2), and third cat tracking (T3)

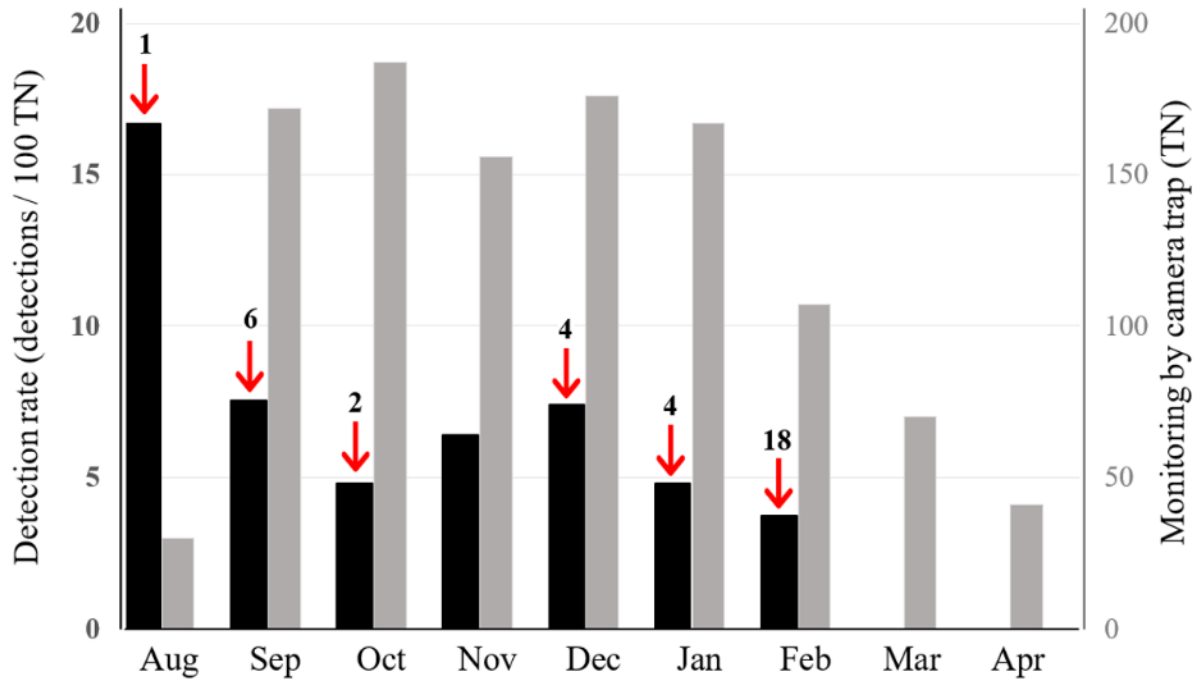


Fig. 2 Effect of cat control on cat activity (detections / 100 trap nights) at the Grande Anse seabird colony, Reunion Island, between August 2015 and April 2016. Black bars represent detection rate (detections / 100 trap nights) per month at the seabird colony, gray bars represent the camera-trap monitoring effort per month (number of trap nights, TN), and red arrows represent the number of cats removed each month

3-2. EFFETS D'UN CONTRÔLE DE CHATS (*FELIS CATUS*) AUX ABORDS D'UNE COLONIE D'OISEAUX MARINS DE L'ÎLE DE LA RÉUNION : IMPLICATIONS POUR LA GESTION DES CHATS DANS UNE ZONE PERI-URBAINE ET TOURISTIQUE

Arthur Choeur¹, Mathieu Quiriet², Richard Beaulieu², et Matthieu Le Corre¹

¹UMR ENTROPIE, Saint-Denis, La Réunion, France

²AVE2M, Plaine des Cafres, La Réunion, France

En préparation pour soumission pour « Revue d'écologie (La Terre et la Vie) »

Résumé

L'introduction des chats sur les îles représente l'une des principales causes de pertes de biodiversité mondiale. La réduction de leurs impacts est une priorité de gestion dans la plupart des îles du monde. Sur les grandes îles habitées où des chats domestiques sont présents, une des options de gestion est la mise en place d'un contrôle de chats à la cage consistant à diminuer localement les abondances par des prélèvements. Cependant, peu d'études ont quantifié la réussite de ce type d'action, pourtant indispensable afin d'optimiser les protocoles. L'efficacité d'un contrôle de chats à la cage et un suivi par *camera-traps* comme méthode de surveillance ont été testés sur une petite baie (45 ha) touristique et péri-urbaine de l'île de La Réunion (océan Indien), aux abords d'une colonie d'oiseaux marins, où vivent de nombreux chats. Durant une année, nous avons étudié la dynamique spatiale et démographique de cette population de chats via un réseau de 14 *camera-traps* en réponse à un contrôle de sept mois. Nous avons estimé trois indices d'abondance (le taux de capture par unité d'effort, un indice d'activité et le nombre minimum d'individus identifiés) et les densités via des modèles SMR (Spatial Mark-Resight). Le succès reproducteur des puffins du Pacifique (*Ardenna pacifica*) nichant dans la zone a été estimé sur cinq ans comprenant des années avec et sans contrôle. Les trois indices d'abondance et les estimations des densités ont montré les mêmes tendances. La densité initiale de chats (27 chats/km²) a diminué de 63 % suite au prélèvement de 33 chats mais est restée élevée (10 chats/km²). Seulement une faible proportion de la population de chats initiale a été capturée (32 %) et une forte immigration a eu lieu. Nous avons observé une forte augmentation des densités (+ 60 %) trois mois après l'arrêt du contrôle. Le succès reproducteur des puffins du Pacifique

sur les cinq années de suivi était faible (57 %) et n'était pas corrélé avec le nombre de chats prélevés. Notre étude montre que l'utilisation de *camera-traps* est un moyen efficace pour quantifier les résultats d'une opération de contrôle de chats et permet d'acquérir des informations essentielles pour optimiser cette action de gestion (abondance, répartition et période d'activité des chats). La gestion des chats dans un milieu ouvert et péri-urbain nécessite un contrôle continu à long terme pour réduire efficacement les densités. Ce contrôle doit être optimisé afin d'être soutenable dans le temps : modulation de l'effort de contrôle, cibler les zones avec des chats et les périodes d'activité. Parallèlement aux prélèvements, les facteurs provoquant l'immigration des chats doivent être neutralisés, ce qui implique la stérilisation des chats domestiques, l'arrêt des abandons de chats et la suppression des déchets alimentaires. Les variations du succès reproducteur observées suggèrent que d'autres facteurs que l'impact des chats influencent la reproduction des puffins du Pacifique et nécessitent d'être étudiés pour conserver l'avifaune marine de Grande Anse.

Mots-clés : *Ardenna pacifica*, *camera-trap*, contrôle de chat, densité, gestion, *Felis catus*, île de La Réunion, *Spatial Mark-Resight* (SMR)

3.2.1. Introduction

Les chats ont été introduits dans la majorité des îles du globe et ont mené à l'effondrement et l'extinction de nombreuses espèces indigènes (Medina et al. 2011; Nogales et al. 2013). Les chats sont des prédateurs particulièrement destructeurs dans les écosystèmes insulaires car ces milieux peuvent supporter de fortes densités de chats (Legge et al. 2017) et abritent une faune indigène naïve dépourvue de comportement anti-prédateur efficace (Blumstein 2002). Dans les îles habitées, l'errance des chats génère d'autres problèmes incluant la transmission de maladies à l'homme, aux animaux de compagnie et d'élevage ; la diminution de l'attractivité des sites touristiques ; les accidents de la circulation et ; des préoccupations éthiques relatives au bien-être animal (Mateus-Pinilla et al. 2002; Nutter et al. 2004; Dubey 2008; Gunther et al. 2015; Lepczyk et al. 2015). De ce fait, diminuer les abondances de chats et réduire leurs impacts sont une priorité de gestion dans la plupart des îles du monde (Courchamp et al. 2003; Nogales et al. 2013).

La gestion des chats sur les grandes îles habitées (>200 km²) représente un défi de conservation car l'éradication y est généralement impossible (Nogales et al. 2004; Campbell et al. 2011; DIISE database 2021). La solution est alors de définir des zones de gestion avec des enjeux de conservation où l'impact des chats pourra être atténué (Doherty et al. 2017). Quand

la mise en place d'enclos anti-prédateurs n'est pas envisageable, une alternative est de réaliser des opérations de contrôle consistant à diminuer localement les abondances par des prélèvements ou autres moyens létaux (Doherty et al. 2017). Le contrôle de chats est cependant contraignant et coûteux, car il doit être maintenu dans le temps et peut ne pas être efficace à cause d'une recolonisation rapide (Lazenby et al. 2015; Palmas et al. 2020). Par conséquent, suivre la dynamique démographique et spatiale des chats en réponse au contrôle est essentiel pour (i) évaluer l'efficacité de l'opération et justifier ou non de son prolongement et (ii) fournir aux gestionnaires des recommandations sur la stratégie de lutte optimale à mettre en place (méthode, effort, emprise, fréquence, durée) (Lazenby et al. 2015; Comer et al. 2018; Palmas et al. 2020). Cette démarche nécessite alors des collaborations entre gestionnaires réalisant les opérations de contrôle et chercheurs développant des protocoles de surveillance (Palmas et al. 2020).

La surveillance par caméras autonomes à détection de mouvement (nommé après « camera-traps ») s'est révélée être un moyen efficace pour suivre les abondances, la répartition et les déplacements d'espèces cryptiques difficilement détectables comme les félins (O'Connell et al. 2010). Lorsque la population d'intérêt comprend des individus identifiables, les histoires de captures individuelles obtenues via un réseau de camera-traps peuvent être analysées par des méthodes d'analyse de données de Captures Marquages Recaptures Spatialement Explicites (« Spatially Explicit Capture-Recapture », SECR) permettant d'estimer des densités (Efford et al. 2009). En ajustant un modèle d'observation et un modèle de distribution aux histoires individuelles de détections spatiales, les modèles SECR permettent d'estimer la densité des centres des domaines vitaux (Efford et al. 2009; Efford and Fewster 2013). Les récentes avancées analytiques des modèles SECR offrent maintenant la possibilité d'intégrer les individus non identifiables dans l'estimation des densités via des modèles SMR (Spatial Mark-Resight, Chandler and Royle 2013). Les modèles SMR sont particulièrement utiles pour l'estimation des populations de chats quand il y a des individus sans marquage distinct (chat noir par exemple) et/ou qu'il y a de nombreuses photos de mauvaise qualité pouvant entraîner une sous-estimation des densités (Efford and Hunter 2018). Les camera-traps et les approches SECR ont montré leur pertinence pour évaluer l'efficacité de programmes de contrôle de chats dans des milieux peu fréquentés (Lazenby et al. 2015; Comer et al. 2018; Palmas et al. 2020), mais nous avons trouvé peu d'applications dans des milieux à très forte affluence comme les lieux touristiques et/ou urbains (voir cependant Cove et al. 2018). La fréquentation pourrait poser problème pour la mise en place de camera-traps (déplacement, vols, mauvaise acceptation sociale) et pour obtenir des photos de bonne qualité (dissimulation

des camera-traps du regard du public dans des configurations peu optimales) menant à un faible taux de détection.

Dans cette étude nous avons réalisé le suivi par camera-traps des effets d'une action de contrôle de chats sur la densité des chats et la recolonisation de la zone traitée. L'étude a porté sur le site de Grande Anse, un site touristique et péri-urbain du sud de l'île de La Réunion (océan Indien). Le site de Grande Anse est le lieu d'enjeux de conservation importants car il abrite une grande diversité d'espèces terrestres indigènes et endémiques patrimoniales du littoral de La Réunion, mais aussi une forte abondance de chats sans propriétaire (dénommés après chats errants) et domestiques (Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**). Une précédente étude a montré que parmi la population de chats de Grande Anse, seuls les chats errants avaient un impact direct (prédation) sur les oiseaux marins (Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**) et a recommandé un contrôle des chats à la cage. Cette méthode de contrôle est sélective et permet de ne pas éliminer d'individus non ciblés (chats domestiques dans notre cas). Cependant, peu d'études publiées ont quantifié les résultats de cette méthode sur la dynamique de population de chats (voir cependant Bengsen et al. 2011, Lazenby et al. 2015, Palmas et al. 2020) et nous n'avons trouvé aucune application publiée en milieu péri-urbain abritant de fortes abondances de chats. Une collaboration entre gestionnaires et chercheurs a ainsi été développée avec plusieurs objectifs : (i) évaluer l'efficacité d'un contrôle à la cage dans une zone péri-urbaine, (ii) évaluer la pertinence d'un suivi par camera-traps pour suivre la dynamique de population de chats, (iii) quantifier l'effet du contrôle de chats sur la reproduction des oiseaux marins, et (iv) apporter des recommandations de gestion pour lutter contre les chats dans un milieu touristique et péri-urbain.

3.2.2. Matériels et méthodes

3.2.2.1. Site d'étude

Grande Anse (-21°37' S, 55°55' E ; 45 ha) est une baie du sud de l'île de La Réunion comprenant une plage de sable corallien entourée de falaises rocheuses et d'une zone urbaine (Figure 1). L'habitat des falaises est dominé par des plantes exotiques (principalement *Schinus terebinthifolia*, *Litsea glutinosa*, *Flacourtia indica*, et *Casuarina equisetifolia*) avec des reliques de végétation indigène (principalement *Pandanus utilis*, *Scaevola taccada* et *Psiadia retusa*). Grande Anse est aménagé pour l'accueil du public et comprend un hôtel, trois restaurants, des aires de pique-nique ainsi que des sentiers parcourant les falaises. Cette baie est très prisée par les touristes et la population locale. La fréquentation peut atteindre plusieurs

milliers de visiteurs par jour le week-end et les vacances scolaires. À proximité de la plage, les falaises rocheuses de Grande Anse abritent la plus grande colonie de puffins du pacifique (*Ardenna pacifica*) connue de l'île (environ 200 couples) et sont des lieux de reproduction pour les noddis bruns (*Anous stolidus*, environ 10 couples) et les pailles-en-queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*, environ 20 couples). À La Réunion, les puffins du Pacifique sont présents sur les colonies d'août à mai (Tableau 1), tandis que les noddis bruns et les pailles-en-queue à brins blancs sont présents toute l'année. La végétation indigène littorale de Grande Anse est également un habitat pour le gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) (Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 2-2**), un reptile endémique en danger critique d'extinction (Sanchez 2021). Les falaises de Grande Anse abritent un cortège de mammifères exotiques comprenant des chiens errants (*Canis lupus*), musaraignes musquée (*Suncus murinus*), souris (*Mus musculus*), rats (*Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*) et des chats (*Felis catus*). L'abondance des déchets alimentaires produits par la fréquentation humaine maintient une importante population de chats errants. Une population de chats domestiques est également présente dans la zone urbaine périphérique (Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**).

3.2.2.2. Opérations de contrôle de chats

Entre 2015 et 2020, trois opérations de contrôle à la cage de chats ont été menées sur le site de Grande Anse durant trois saisons de reproduction du puffin du Pacifique 2015/2016, 2018/2019 et 2019/2020. Notre étude s'est concentrée sur le contrôle de 2018/2019 réalisé par une association locale (AVE2M) et le Palm Hôtel. Du 17 septembre au 20 décembre 2018 (phase 1 du contrôle) et du 4 février au 26 avril 2019 (phase 2) 16 cages à chat (Tomahawk 106 Live-Trap ; Tomahawk, WI, USA) ont été déployées sur l'ensemble du site (36 cages/km², Figure 1 et Tableau 1). La phase 1 était un contrôle de faible intensité (154 piège-jours sur 94 jours) contrairement à la phase 2 plus soutenue (557 piège-jours sur 81 jours). Les cages ont été dissimulées dans la végétation et positionnées dans les colonies d'oiseaux marins, à proximité des sentiers ainsi que près des restaurants et de l'hôtel. Les cages ont été appâtées avec de la sardine à l'huile et contrôlées une à deux fois par jour. Pour chaque capture, les chats ont été emmenés chez un vétérinaire pour un examen visant à déterminer l'âge (immature \leq 6 mois ou adulte $>$ 6 mois), vérifier la présence d'une identification (collier, tatouage ou puce électronique) et réaliser des photos des deux flancs de l'animal pour photo-identification (voir §Analyses ci-après). Après le délai légal de quatre jours, les chats capturés ont été euthanasiés par le vétérinaire par une injection intraveineuse de pentobarbital. Le taux de

capture par unité d'effort (TCUE) a été estimé en divisant le nombre de chats capturés par le nombre de piège-jours et ce taux a été rapporté à 100 piège-jours.

3.2.2.3. Surveillance par camera-traps

Plan d'échantillonnage

Afin de suivre l'activité, la densité et la répartition des chats durant le contrôle, 14 camera-traps dotées de capteur de mouvement infrarouge (Trophy Cam HD Aggressor Bushnell, KS, USA) ont été déployées au cours de cinq sessions de détection (Figure 1 et Tableau 1) : juste avant (session août 2018), entre (janvier 2019) et juste après (mai 2019) les deux phases du contrôle, pendant la phase 2 (mars 2019) et trois mois après la phase 2 (août 2019). Les durées des déploiements étaient comprises entre 27 et 49 jours consécutifs. La position des camera-traps est restée fixe tout au long de l'étude. Le réseau de camera-traps a été positionné afin que tous les chats du site puissent être détectés par au moins deux camera-traps. Pour ce faire, le site d'étude a été découpé en mailles de 0,17 km² représentant la taille moyenne d'un domaine vital de chat errant fréquentant les falaises de Grande Anse (Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**) et au moins deux camera-traps ont été positionnées par maille. Afin de maximiser les détections, les camera-traps ont été placées entre 20 et 100 cm du sol (permettant de photographier l'ensemble du corps des chats) (McGregor et al. 2015; Palmas et al. 2020) et face aux chemins utilisés par les chats (sur la base de données de suivis par collier GPS, Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**). Les camera-traps ont été dissimulées du regard du public dans la végétation et configurées pour prendre trois photos de 14 MP par détection de mouvement, de jour comme de nuit, avec 10 secondes d'intervalle entre chaque détection. Pour chaque détection, l'heure et la date étaient enregistrées. Avant l'activation des camera-traps, plusieurs photos tests ont été réalisées en faisant un « walktest » (O'Connell et al. 2010; McGregor et al. 2015) consistant à mimer le passage d'un chat devant la camera-trap afin de vérifier la détection des mouvements, l'emprise et la qualité des photos. Chaque camera-traps a été contrôlée tous les 15 jours maximum afin de vérifier leur présence, le niveau de charge des piles et pour télécharger les photos.

Analyses

À partir du suivi par camera-traps, quatre indices d'abondance et de densité de chats ont été établis pour chaque session de détection : (i) le taux de détection par unité d'effort (TDUE), (ii) un indice général d'activité (General Index, GI), (iii) le nombre minimum d'individus

identifiés (MKTBA, *Minimum number of feral cats Known To Be Alive* ; Lazenby et al. 2015) et, (iv) la densité via des modèles SMR.

Le TDUE a été calculé en divisant le nombre de détections de chats par le nombre total de piège-jours et ce taux a été rapporté à 100 piège-jours. Nous avons défini une détection comme l'évènement d'apparition d'un individu dans le champ de vision de la camera-trap, de son arrivée jusqu'à son départ du champ de vision.

Le GI a été estimé selon l'équation de Engeman (2005): $GI = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^d \frac{1}{s_j} x_{ij}$ ou d = le jour, s = la camera-trap, et x_{ij} le nombre de captures de la camera-trap i du jour j, correspondant à la moyenne journalière des détections par camera-trap. La variation du GI en fonction des sessions a été analysée avec un test non paramétrique de Kruskal-Wallis suivi par des comparaisons post-hoc par paires de Wilcoxon avec un ajustement de Bonferroni. La variation du GI en fonction de la fréquentation du site (haute = week-end, jours fériés et vacances scolaires ; basse = les autres jours de l'année) a été analysée avec un test non paramétrique de Wilcoxon.

Les chats détectés sur les camera-traps ont été identifiés sur la base de plusieurs marquages naturels : paterne de coloration (taches, rayures), longueur du pelage, corpulence et blessures (Karanth and Nichols 1998; Bengsen et al. 2011; Lavery et al. 2020; Palmas et al. 2020). Un identifiant unique a été attribué à chaque chat identifié. Plusieurs détections de chats n'ont pas pu mener à une identification. Ces détections non identifiées ont été classées soit en (i) « individu non marqué (Tu) » correspondant à des chats sans marquage unique (ex : chat noir), (ii) « individu marqué, mais non identifiable (Tm) » correspondant à des chats avec un marquage unique, mais dont l'identification n'était pas possible à cause d'une mauvaise qualité photo ou d'un manque d'information pour l'identification (mauvais angle, flou, sur- / sous-exposé) ou (iii) « individu avec un statut d'identification inconnu (Tn) » correspondant à des détections de mauvaise qualité ou l'on ne pouvait pas différencier des chats sans marquage ou avec un marquage (voir Annexe 1 pour plus de détails). Des photos opportunistes de tous les chats rencontrés sur le site ont également été réalisées entre août 2018 et septembre 2019 avec un appareil-photo numérique (Lumix DMC-FZ72, zoom x60). Les photos opportunistes et celles des chats capturés à la cage ont permis de faire correspondre les flancs droits et gauches des individus capturés par les camera-traps, augmentant ainsi le taux d'identification.

L'identification individuelle des chats a permis d'estimer le MKTBA pour chaque session de déploiement des camera-traps. La reconnaissance individuelle des chats a également

permis d'estimer la proportion de chats identifiés par les camera-traps et retirés de la zone d'étude lors des opérations de contrôle.

Les histoires de capture-recapture spatialisées des chats identifiés ont été construites pour chaque session de détection avec une occasion correspondant à 24h (00:00–23:59). À partir de ces histoires de captures et des détections des chats non identifiés (T_u , T_m , T_n), les densités ont été estimées avec des modèles SMR en utilisant le package R « secr » (Efford 2020) selon (Efford and Hunter 2018). Des modèles « *sighting-only* » ont été utilisés en spécifiant que le nombre d'individus marqués dans la population étudiée était inconnu et qu'aucune occasion de marquage préalable n'a été réalisée. Un cadre de modélisation « *multi-sessions* » a été utilisé permettant d'estimer la densité de chats durant chaque session de détection et le taux de croissance de la population entre deux sessions, tout en conservant les mêmes paramètres de détection et de distribution d'une session à l'autre. Un détecteur de type « *count* » a été spécifié permettant plusieurs détections du même individu au cours de la même occasion. Un « masque d'habitat » a été créé en utilisant une zone tampon (*buffer*) de 229 m (rayon moyen d'un domaine vital de chat errant, Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**) et en excluant les zones marines inaccessibles aux chats. Les modèles SMR nécessitent de spécifier (*i*) une fonction de détection (décrivant la diminution de la détection en fonction de la distance au centre du domaine vital) caractérisée par les paramètres g_0 (probabilité de détection d'un individu lorsque la camera-trap est le centre de domaine vital), σ (échelle spatiale de la fonction de détection) et z (forme de la courbe de détection) et (*ii*) une distribution des domaines vitaux des individus. Dans un premier temps, sous un modèle nul, nous avons testé six fonctions de détection (hazard rate, hazard hazard rate, hazard exponential, exponential, half-normal, hazard half-normal) et deux distributions des domaines vitaux (Poisson et Binomiale). La fonction de détection et la distribution des domaines vitaux du modèle avec le plus petit AICc (Critère d'Information d'Akaike ajusté pour des échantillons de petite taille, Buckland et al. 1997) ont été utilisées pour la suite des analyses. Dans un second temps, quatre modèles SMR ont été construits afin de tester si la densité (D) et la proportion d'individus marqués et identifiés (pID) variaient (\sim session) ou non (~ 1) au cours des sessions. Les paramètres de détection g_0 , σ et z ont été laissés constants au cours des sessions. Les modèles ont été comparés sur la base de l'AICc. Nous avons considéré une différence d'AICc supérieure à deux comme étant significative pour sélectionner le meilleur modèle et interpréter la variation des coefficients

(Burnham and Anderson 2002). Les estimations finales des paramètres⁵ ont été obtenues sur les estimations moyennes des modèles (*model averaging*). La surdispersion dans les observations non marquées a été ajustée selon Efford and Hunter 2018 pour l'ensemble des modèles.

Des estimations non biaisées des densités nécessitent que les sessions de détection soient démographiquement fermées (pas de naissances, pas d'émigration ou d'immigration, Otis et al. 1978). Pour respecter cette hypothèse, la session de mai 2019 pendant la phase 2 du contrôle a été exclue de l'analyse SMR. Afin de vérifier cette hypothèse pour les autres sessions, l'évolution temporelle du nombre de nouveaux chats identifiés durant chaque session a été inspectée. Nous avons considéré que l'apparition d'un plateau (c.à.d. : le nombre de chats identifiés n'augmentait plus avec le nombre d'occasions de détection) indiquait l'absence d'immigration.

Nous avons utilisé une régression linéaire simple pour étudier la relation entre la densité de chats calculée avec les modèles SMR et les indices d'abondance (TDUE, GI, MKTBA) obtenus avec les camera-traps à chaque session de détection. Nous avons utilisé le R-carré (R^2) pour quantifier le pourcentage de variation de la densité expliqué par les autres indices d'abondance. Nous avons testé la corrélation entre le nombre de chats retirés de Grande Anse et le taux de croissance de la population de chats (obtenu via les modèles SMR « multi-sessions ») entre chaque session de détection avec un test de corrélation de rang de Spearman.

3.2.2.4. Succès reproducteur des puffins du Pacifique

Entre 2015 et 2020, le succès reproducteur des puffins du Pacifique de Grande Anse a été estimé pour chaque saison de reproduction. Les nids de puffins contenant des adultes en incubation ont été marqués et géoréférencés au début de la saison de reproduction (novembre-décembre). Le contenu des nids marqués a été vérifié en avril juste avant l'envol pour calculer le succès reproducteur (nombre de poussins en fin de saison de reproduction / nombre d'œufs pondus).

La corrélation entre le nombre de chats retirés de la zone d'étude chaque année et le succès reproducteur annuel a été étudiée avec un test de rang de Spearman.

L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R (R Core Team 2021, Version 3.6.0) avec un seuil de significativité de 0,05.

⁵ Étant donné que nos sessions n'étaient pas totalement indépendantes (individus détectés à plusieurs sessions), la précision de l'estimation des densités est sans doute surestimée (petit intervalle de confiance). Des analyses sont en cours pour estimer les intervalles des densités via une approche de Bootstrap paramétrique (Efford 2019).

3.2.3. Résultats

3.2.3.1. Opérations de contrôle de chats

Entre 2015 et 2020, 81 chats ont été retirés de Grande Anse (Figure 2). Au cours du contrôle de 2018/2019, 33 chats ont été capturés et euthanasiés (10 immatures et 23 adultes) durant 711 piège-jours pour un TCUE de 4,64 chats/100 piège-jours (phase 1 : 3,90 chats/100 piège-jours ; phase 2 : 4,85 chats/100 piège-jours) (Figure 3). La proportion d'immatures capturés était plus élevée durant la phase 2 du contrôle (33 %) par rapport à la phase 1 (17 %). Les opérations de contrôles ont permis de capturer 32 % des chats ($N = 7$) précédemment identifiés par les camera-traps. Le nombre de captures de chats n'a pas atteint de plateau et a augmenté tout au long du contrôle (Annexe 2). Les captures ont principalement eu lieu près des restaurants et de l'hôtel (Figure 3). Aucun chat identifié (collier, tatouage ou puce électronique) n'a été capturé et aucun propriétaire de chat ne s'est manifesté pour signaler la disparition de son animal, suggérant aucune capture de chat domestique durant cette étude.

3.2.3.2. Surveillance par camera-traps et effets du contrôle de chats

Au cours des cinq sessions de déploiement des camera-traps, 470 détections de chats ont été enregistrées durant 2 170 piège-jours pour un TDUE de 21,66 détections/100 piège-jours. Uniquement 11 camera-traps étaient actives durant la session de mai 2019 car deux camera-traps et plusieurs cartes mémoires ont été volées. Les chats ont été détectés principalement la nuit (69,79 % des détections) avec un pic à l'aube et au crépuscule (Figure 4).

Le TDUE a diminué de 74,17 % suite aux deux phases du contrôle puis a augmenté de 79,41 % après trois mois sans retrait de chat tout en restant inférieur au taux initial d'août 2018 (Figure 5).

Le GI (\pm SE) était de $0,37 \pm 0,03$ avant le début du contrôle en août 2018 et a diminué significativement de 64,87 % (Wilcoxon, $P_{adj} < 0,001$) après les deux phases de contrôle pour atteindre $0,13 \pm 0,02$ en mai 2019 (Figure 5). Le GI a ensuite augmenté de 38,46 % trois mois après l'arrêt des prélèvements ($GI_{août2019} = 0,18 \pm 0,02$), mais de manière non significative (Wilcoxon, $P_{adj} = 1$) et en restant significativement inférieur à l'activité initiale d'août 2018 (Wilcoxon, $P_{adj} < 0,001$). Le GI était significativement différent suivant la fréquentation du site par les usagers (Wilcoxon, $W = 2688$, $P = 0,032$) et 1,38 fois supérieur les jours de forte affluence ($GI_{forte\ fréquentation} = 0,25 \pm 0,02$; $GI_{basse\ fréquentation} = 0,18 \pm 0,015$). Le pourcentage de camera-traps avec au moins une détection de chat est resté élevé (minimum 71 %) tout au long

de l'étude (Figure 3). Ce pourcentage était légèrement inférieur pour les sessions de mars, mai et août 2019 (entre 71 et 86 %) comparé aux sessions d'août 2018 et janvier 2019 (93 %). Des chats ont été détectés sur les colonies de puffins du Pacifique durant les cinq sessions de suivi (Figure 3). Le nombre de détections par jour était plus élevé sur les camera-traps proches des zones urbaines pour toutes les sessions, hormis en mai 2019 où il y a eu peu de détections sur l'ensemble des camera-traps (Figure 3).

Parmi les 470 détections de chats, 71 % ont pu être identifiées. Les détections non identifiables étaient attribuées à des chats sans marquage individuel (12 % des détections) ou à des photos de mauvaise qualité (17 %). Sur l'ensemble de l'étude, 28 chats différents ont été identifiés (MKTBA). Le MKTBA a diminué après les deux phases du contrôle passant de 16 chats identifiés en août 2018 à 5 chats en mai 2019 (Figure 5). Le MKTBA a augmenté suite à l'arrêt des opérations de contrôle atteignant 10 chats identifiés en août 2019. Six chats identifiés (27%) avant et/ou pendant le contrôle ont été redétectés après le contrôle. Le MKTBA a atteint un plateau avec le nombre d'occasions de captures durant l'ensemble des sessions, sauf en août 2019 où deux nouveaux chats ont été détectés au 22^{ème} jour de suivi (Annexe 3). Le pourcentage de nouveaux chats identifiés à chaque session était en moyenne de 13 % (Annexe 4). Pour l'ensemble des sessions, au moins 80 % des chats ont été identifiés au bout de 12 jours de suivi (Annexe 3). En moyenne, $80 \% \pm 6,65$ des chats identifiés ont été détectés au moins deux fois devant la même camera-trap au cours d'une session. Ces chats sont repassés en moyenne 3 fois devant la même camera-trap par session (min.-max. : 1-10).

Parmi les modèles SMR testés, les modèles M1 ($pID \sim session ; D \sim session$) et M3 ($pID \sim 1 ; D \sim session$) étaient compris dans un $\Delta AICc < 2$ et supportaient fortement les données ($AICc\text{-}weight_{M1} = 0,70 ; AICc\text{-}weight_{M3} = 0,30$) comparés aux autres modèles (Tableau 2). Ces deux modèles admettaient une variation des densités au cours des sessions avec des estimations de paramètres similaires. La probabilité ($\pm SE$) qu'une camera-trap détecte un chat si celle-ci est le centre du domaine vital (g_0) était élevée ($0,96 \pm 0,08$) et 62 % des chats ont été enregistrés sur plus d'une camera-trap (en moyenne sur $2,09 \pm 0,12$ camera-traps) au cours de chaque session de détection. La densité de chats ($\pm SE$) a diminué significativement de 63 % entre le début et la fin du contrôle, passant de 27 ± 2 chats/km² en août 2018 à 10 ± 2 chats/km² en mai 2019 (Figure 5). Trois mois après la fin du contrôle, la densité a augmenté significativement de 60 % pour atteindre 16 ± 1 chat/km² en août 2019. Le taux de croissance mensuel de la population de chats était de 0,87 durant la phase 1 du contrôle ; 0,82 durant la phase 2 et 1,21 durant les trois mois suivants l'arrêt du contrôle et n'était pas corrélé avec le nombre de chats retirés durant chaque phase du contrôle (Corrélation de rang de Spearman ; $\rho = -1 ; P = 0,33$).

La variation de la densité était bien expliquée par la variation du GI ($R^2 = 0,91$), du TDUE ($R^2 = 0,98$) et du MKTBA ($R^2 = 0,95$), ce qui montre une bonne congruence entre les indices d'abondance obtenus par camera traps et la densité obtenue par CMR spatialisées.

Entre 2015 et 2020, le succès reproducteur des puffins du Pacifique (\pm SE) était en moyenne de $56,85\% \pm 5,25$ avec des variations interannuelles importantes (min.-max. = 44,90-71,54 %) (Figure 2). Les variations annuelles du succès reproducteur n'étaient pas corrélées avec le nombre de chats retirés de la zone d'étude (Corrélation de rang de Spearman ; $\rho = 0,31$; $P = 0,61$).

3.2.4. Discussion

3.2.4.1. Pertinence d'un suivi par camera-traps

Notre étude confirme l'efficacité d'un suivi par camera-traps pour suivre la dynamique d'une population de chats et quantifier les effets des opérations de contrôle (Bengsen et al. 2011; Comer et al. 2018; Palmas et al. 2020). Le placement des camera-traps basé sur des données télémétriques associées aux petits domaines vitaux des chats de Grande Anse ont permis d'obtenir un taux de détections élevé avec des chats observés sur plusieurs camera-traps. À titre de comparaison, le taux de détections des chats de Grande Anse était bien supérieur à d'autres études menées en milieu naturel (Lazenby et al. 2015; Palmas et al. 2020) et urbain (Elizondo and Loss 2016; Cove et al. 2018). Ce taux de détections élevé couplé à un réseau fixe de camera-traps a permis d'obtenir des indices d'abondance et de densités précis et comparables dans le temps. Nous avons tout de même rencontré des difficultés liées à la fréquentation du site. Bien que d'une manière générale le public détectant les camera-traps était uniquement intrigué, plusieurs cartes mémoires et camera-traps ont été volées ou déplacées. Cette variation de l'effort d'observation a pu légèrement sous-estimer les indices d'abondance en mai 2019 car un chemin très fréquenté par les chats reliant la plage et la zone péri-urbaine n'a pas pu être surveillé. La fréquentation du site nous a aussi contraints à dissimuler les camera-traps à des emplacements moins optimaux que directement sur les arbres face aux chemins. Dans les zones fréquentées, il est aussi difficile de placer deux camera-traps face à face pour capturer les deux flancs de l'animal, ce qui aurait augmenté le taux d'identification des chats (Karanth and Nichols 1998). Il en résulte que 14 % des photos de chats marqués n'ont pas pu être identifiées dans notre étude, ce qui est supérieur à d'autres études dans des zones moins fréquentées (McGregor et al. 2015; Lazenby et al. 2015; Palmas et al. 2020). La principale raison de non-identification dans notre étude était l'obstruction de la camera-trap par la végétation qui

surexposait les photos, des angles mal adaptés, des individus trop lointains et le déplacement des camera-traps par le public. Le taux de détection élevé des chats de Grande Anse nous a tout de même permis d'estimer des densités de manière précise avec des modèles SMR, mais cela peut être différent dans des zones fréquentées avec des taux de détections plus faibles. Dans cette situation, une solution possible serait de déployer plus de camera-traps et contrôler régulièrement les dispositifs.

Nos résultats montrent une congruence entre les indices d'abondance (TDUE, GI, MKTBA) et les densités comme déjà souligné dans plusieurs études utilisant des camera-traps (Bengsen et al. 2011; Lazenby et al. 2015; Palmas et al. 2020). Un échantillonnage plus important est cependant nécessaire pour avoir un modèle prédictif des densités à partir des indices d'abondance. Bien que les indices d'abondance puissent être biaisés par une hétérogénéité individuelle dans l'activité des chats ou une détection imparfaite (Sollmann et al. 2013), nos résultats soutiennent que la variation de l'activité des chats reflète la variation des densités. Ainsi, l'utilisation de camera-traps offre aux gestionnaires une plasticité d'application permettant de répondre à différents objectifs. L'identification individuelle permet d'estimer précisément les densités et d'étudier la dynamique d'une population de chats via l'approche SECR, mais reste extrêmement chronophage. Si l'objectif est uniquement d'étudier les tendances de la population pour quantifier une action de lutte ou étudier la recolonisation, les indices d'abondance (TDUE et GI) sont une alternative plus simple et moins coûteuse, mais tout aussi pertinente.

3.2.4.2. Effets du contrôle de chats

Le contrôle à la cage entrepris dans notre étude durant la période de reproduction des puffins 2018/2019 a permis de diminuer significativement les densités de chats dans une zone péri-urbaine soutenant de fortes abondances. Cependant, la densité post-contrôle est restée élevée avec toujours dix individus au kilomètre carré. Seulement une faible proportion (32 %) de la population initiale a été prélevée et plusieurs individus ont été identifiés avant et après contrôle. Ce taux de contrôle était inférieur à d'autres études similaires (> 43 % dans Bengsen et al. 2011, Lazenby et al. 2015, Palmas et al. 2020). Ceci s'explique probablement par un effort de capture insuffisant au regard des densités élevées sur notre site d'étude plutôt qu'à des « chats timides » difficilement capturables (Parkes et al. 2014). En effet le taux de capture par unité d'effort était important, supérieur à d'autres études (McGregor et al. 2015; Lazenby et al. 2015; Palmas et al. 2020), avec des captures en augmentation jusqu'à la fin du contrôle. D'autre part, plusieurs indices suggèrent des événements d'immigration d'individus ce qui a fortement

diminué les effets du contrôle et mené à une recolonisation rapide du site dès l'arrêt des prélèvements. La proportion de nouveaux individus identifiés chaque session sur les camera-traps était importante (en moyenne 14 %) alors que la probabilité de détection était élevée. Ces individus nouvellement identifiés étaient très certainement des chats venant de l'extérieur du site plutôt que des chats présents initialement et non détectés. Aussi, le taux de croissance de la population et l'activité des chats n'ont pas diminué proportionnellement avec le nombre d'individus prélevés au cours du contrôle. Il y a eu une diminution similaire durant les deux phases du contrôle alors que seulement 6 chats ont été retirés durant la phase 1 contre 27 pour la phase 2, suggérant des événements d'immigration ponctuels importants. Les origines de ces arrivées de chats sont multiples et liées à la configuration du site. La zone péri-urbaine soutient une forte densité de chats domestiques (93 % des habitants possédant des chats dont seulement 22 % sont stérilisés, Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**). Cette zone péri-urbaine représente un réservoir perméable où les chats issus de portées non désirées migrent vers la zone de Grande Anse, très attractive de par son abondance de ressources alimentaires. La forte activité des chats devant les camera-traps positionnées sur les chemins reliant la plage et Grande Anse, l'augmentation des captures de jeunes durant la phase 2 du contrôle et les nombreuses captures de chats près des snacks corroborent cette hypothèse. Le site de Grande Anse est de plus connu pour être un lieu d'abandon d'animaux de compagnie et nous avons déjà observé de tels comportements (A. Choeur, observation personnelle). Enfin, les fortes densités de chats résidants associées à l'abondance des ressources alimentaires engendrent un taux de natalité sans doute élevé (Scott et al. 2002; Nutter et al. 2004) qui est une source supplémentaire de nouveaux individus. Cet afflux de chats a inévitablement mené à une forte augmentation des densités trois mois après l'arrêt du contrôle. La densité est certes restée inférieure au taux initial d'avant contrôle, mais ré-atteindra cette densité en moins de 6 mois d'après le fort taux de croissance estimé.

Les effets des opérations de contrôles de chats menées au cours des cinq dernières années sur la reproduction du puffin du Pacifique ne sont pas clairs. Le succès reproducteur a connu des variations importantes, mais qui n'étaient pas liées au nombre de chats retirés de la zone d'étude. Des études complémentaires sont nécessaires pour quantifier les impacts du contrôle de chats sur la reproduction pour plusieurs raisons. Premièrement le nombre de chats contrôlés n'est pas nécessairement proportionnel aux densités de chats, comme en témoigne notre étude. Couplé au suivi de la reproduction des oiseaux, un suivi rigoureux des densités des chats est nécessaire. Deuxièmement, même si les contrôles de chats avaient effectivement diminué les densités, plusieurs études (Mendl and Harcourt 2000; Vázquez-Domínguez et al.

2004; Dickman 2009; Moseby et al. 2015; Bradshaw 2016) tendent à soutenir que l'impact des chats n'est pas nécessairement relié à leur densité. Quelques chats spécialistes pourraient avoir un impact bien plus important que de nombreux chats sans comportement de prédation. Ainsi, le retrait de ces chats spécialistes certaines années, pourrait considérablement diminuer l'impact sur la faune indigène. Troisièmement, bien que les chats aient des impacts reconnus sur les oiseaux de ce site, divers facteurs peuvent expliquer les variations du succès reproduction comme la variation de densités des autres prédateurs (rats notamment) et les menaces en mer (Dias et al. 2019), ce qui complexifiera la mise en évidence seule de l'effet du contrôle des chats. Des suivis des populations d'oiseaux de type BACI (Before-After-Control-Impact) à long terme alliant suivi temporel avant/après contrôle et site témoin seront sans doute nécessaires (Stewart-Oaten et al. 1986).

3.2.4.3. Implications pour la gestion des chats

Le site de Grande Anse abrite plusieurs espèces indigènes et endémiques insulaires avec des densités de chats élevées comparables à des zones urbaines (Legge et al. 2017). Au regard des impacts désastreux des chats sur la biodiversité native insulaire (Medina et al. 2011), Grande Anse représente un enjeu de conservation important où la gestion des chats errants doit être une des priorités. L'opération pilote de contrôle de chats menée dans notre étude permet de formuler plusieurs recommandations de gestion pour diminuer une population de chats sur des sites touristiques et péri-urbains.

Nos résultats soutiennent la nécessité d'un contrôle continu et intense dans les sites ouverts sous peine d'une recolonisation rapide (Palmas et al. 2020). Cette condition est d'autant plus importante dans les zones propices à de fortes immigrations comme les zones péri-urbaines et touristiques. Ce contrôle continu est extrêmement contraignant, car il faut vérifier les dispositifs de piégeage quotidiennement. Moduler l'effort de capture en fonction des abondances de chats permettrait de rendre ce type de contrôle plus soutenable sur le long terme. Cette démarche nécessite la mise en place d'un réseau de camera-traps afin de suivre temporellement les abondances de chats. Nous recommandons l'utilisation de camera-traps GSM afin d'avoir des données transmises en direct et réduire le temps alloué à télécharger les données sur le terrain (Wong and Kachel 2016). Les abondances peuvent très simplement être suivies par le calcul du GI ou du TDUE reflétant bien les densités de chats. Nos résultats montrent que le nombre de chats capturés ne doit pas être utilisé pour qualifier la réussite du contrôle ni pour quantifier les abondances. Le déploiement d'un réseau de camera-traps GSM sera de plus utile pour spécifier l'emplacement des cages et pour augmenter le taux de capture

en procédant à des captures ciblées, car notre étude montre que les chats ont des habitudes, passant aux mêmes endroits d'une journée à l'autre. Ces contrôles ciblés seront particulièrement pertinents à mettre en œuvre lorsque les densités de chats seront faibles avec la présence d'individus « timides » difficilement capturables (Parkes et al. 2014). D'autre part, notre étude montre la nécessité d'avoir des cages actives avec des appâts disponibles et appétants à l'aube et au crépuscule, périodes correspondantes au pic d'activité des chats (voir aussi Cove et al. 2018, Lavery et al. 2020 pour les mêmes résultats). En effet, la disponibilité de l'appât durant l'activité de l'espèce cible est importante, d'autant plus sur les sites où les appâts peuvent être consommés par d'autres espèces (Fancourt et al. 2020), comme cela a été le cas à Grande Anse avec les fourmis (90 % de présence de fourmis sur les appâts).

Malgré cette optimisation, procéder uniquement à un contrôle de chats ne peut être soutenable et efficace à long terme dans une zone soumise à des taux d'immigration importants. Il est nécessaire d'agir à la source de la menace (Williams et al. 2020). Ainsi, couplées aux opérations de contrôle, des mesures doivent être mises en place afin de neutraliser les facteurs responsables de cette immigration. Réduire la ressource alimentaire accessible aux chats doit être une priorité dans les zones à conserver sujette à l'impact des chats (Shionosaki et al. 2016, Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**). Dans notre étude, nous avons observé une augmentation de l'activité des chats durant les périodes de forte affluence propices à l'augmentation des déchets alimentaires, confirmant que la ressource alimentaire est l'un des principaux facteurs expliquant les variations de densité et des déplacements des chats (Liberg and Sandell 1988, Schmidt et al. 2007, Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**). Sur Grande Anse, ces variations de densité durant les périodes de forte fréquentation sont encore plus problématiques au regard du cycle de vie du puffin. Une des périodes de forte affluence (vacances scolaires de juillet/août) correspond à la période d'arrivée des puffins sur le site. À cette période, les oiseaux sont extrêmement vulnérables car ils passent de longues heures à terre pour parader et chercher un nid (Bonnaud et al. 2009). Ainsi, une attention particulière devrait être portée pour que la densité de chats reste faible durant cette période. Parallèlement à la gestion des déchets alimentaires, une stérilisation systématique de l'ensemble des chats domestiques proche de la zone de Grande Anse est primordiale afin de réduire les portées non désirées et les abandons.

Le contrôle de chats errants, la meilleure gestion des déchets alimentaires et la stérilisation des chats domestiques doivent être réalisés conjointement pour pérenniser la biodiversité native de Grande Anse. Ces actions de gestion passent inévitablement par l'intégration de la population locale et du public fréquentant le site (Dias et al. 2017, Russell et

al. 2018, Choeur et al. en préparation et voir **Chapitre 3-1**). Actuellement peu de sensibilisation est réalisée. Dynamiser la communication dans les sites touristiques autour de la biodiversité et les menaces présentes pourrait être bénéfique à la fois pour la conservation de la faune indigène, mais aussi pour apporter une plus-value écotouristique.

Remerciements

Nous remercions les membres de l'association AVE2M (Association pour la Valorisation de l'Entre-Deux Monde) et du Palm Hôtel pour leur collaboration à cette étude. Nous tenons aussi à remercier A. Harihar pour son aide sur les analyses SMR présentes dans cette étude et A. Grondin pour son aide sur le terrain. Nous remercions l'association NOI (Nature Océan Indien) pour l'aide logistique lors des opérations de terrain. A. Choeur a bénéficié d'une allocation régionale de recherche de doctorat financée par la Région Réunion et un Fonds Social Européen (FSE) (convention DIREN/20171385).

Contributions des auteurs

Financements : AC et MLC ; Conceptualisation : AC, RB, MC, MLC ; Terrain : AC, RB, MC ; Analyses : AC ; Rédaction AC, MLC, RB, MC.

Références

- Bengsen A, Butler J, Masters P (2011) Estimating and indexing feral cat population abundances using camera traps. *Wildlife Research* 38:732. <https://doi.org/10.1071/WR11134>
- Blumstein DT (2002) Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *Journal of Biogeography* 29:685–692. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00717.x>
- Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E, et al (2009) How can the Yelkouan shearwater survive feral cat predation? A meta-population structure as a solution? *Popul Ecol* 51:261–270. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0134-0>
- Bradshaw JWS (2016) Sociality in cats: A comparative review. *Journal of Veterinary Behavior* 11:113–124. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2015.09.004>
- Buckland ST, Burnham KP, Augustin NH (1997) Model Selection: An Integral Part of Inference. *Biometrics* 53:603–618. <https://doi.org/10.2307/2533961>
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach 2nd edn, New-York, Springer. <https://doi.org/10.1007/b97636>

- Campbell KJ, Harper G, Algar D, et al (2011) Review of feral cat eradications on islands. C.R. Veitch, M.N. Clout, D.R. Towns (Eds.), *Island Invasives: Eradication and Management*, IUCN, Gland, Switzerland (2011), pp 37-46
- Chandler RB, Royle JA (2013) Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *The Annals of Applied Statistics* 7:936–954
- Comer S, Speldewinde P, Tiller C, et al (2018) Evaluating the efficacy of a landscape scale feral cat control program using camera traps and occupancy models. *Scientific Reports* 8:5335. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23495-z>
- Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78:347–383. <https://doi.org/10.1017/S1464793102006061>
- Cove MV, Gardner B, Simons TR, et al (2018) Free-ranging domestic cats (*Felis catus*) on public lands: estimating density, activity, and diet in the Florida Keys. *Biol Invasions* 20:333–344. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1534-x>
- Dias MP, Martin R, Pearmain EJ, et al (2019) Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation* 237:525–537. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.033>
- Dias RA, Abrahão CR, Micheletti T, et al (2017) Prospects for domestic and feral cat management on an inhabited tropical island. *Biol Invasions* 19:2339–2353. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1446-9>
- Dickman CR (2009) House cats as predators in the Australian environment: impacts and management. *Human-Wildlife Conflicts* 3:41–48
- DIISE database (2021) Database of Island Invasive Species Eradications. <http://diise.islandconservation.org/>. Accessed 9 Jul 2021
- Doherty TS, Dickman CR, Johnson CN, et al (2017) Impacts and management of feral cats *Felis catus* in Australia. *Mammal Review* 47:83–97. <https://doi.org/10.1111/mam.12080>
- Dubey JP (2008) The History of *Toxoplasma gondii* —The First 100 Years. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 55:467–475. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00345.x>
- Efford M (2020) SECR: Spatially Explicit Capture-Recapture. Version 4.3.3 URL <https://CRAN.R-project.org/package=secr>
- Efford M (2019) Multi-session models in secr 4.1. Available at <https://www.otago.ac.nz/density/>
- Efford MG, Borchers DL, Byrom AE (2009) Density Estimation by Spatially Explicit Capture–Recapture: Likelihood-Based Methods. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ (eds) *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA, pp 255–269

- Efford MG, Fewster RM (2013) Estimating population size by spatially explicit capture–recapture. *Oikos* 122:918–928. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20440.x>
- Efford MG, Hunter CM (2018) Spatial capture–mark–resight estimation of animal population density. *Biometrics* 74:411–420. <https://doi.org/10.1111/biom.12766>
- Elizondo EC, Loss SR (2016) Using trail cameras to estimate free-ranging domestic cat abundance in urban areas. *Wildlife Biology* 22:246–252. <https://doi.org/10.2981/wlb.00237>
- Engeman RM (2005) Indexing principles and a widely applicable paradigm for indexing animal populations. *Wildl Res* 32:203. <https://doi.org/10.1071/WR03120>
- Fancourt BA, Augusteyn J, Cremasco P, et al (2020) Measuring, evaluating and improving the effectiveness of invasive predator control programs: *Feral cat* baiting as a case study. *Journal of Environmental Management* 280:111691. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111691>
- Gunther I, Raz T, Berke O, Klement E (2015) Nuisances and welfare of free-roaming cats in urban settings and their association with cat reproduction. *Preventive Veterinary Medicine* 119:203–210. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2015.02.012>
- Karanth KU, Nichols JD (1998) Estimation of Tiger Densities in India Using Photographic Captures and Recaptures. *Ecology* 79:2852–2862. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2852:EOTDII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2852:EOTDII]2.0.CO;2)
- Lavery T, Alabai M, Holland P, et al (2020) Feral cat abundance, density and activity in tropical island rainforests. *Wildlife Research* 47:. <https://doi.org/10.1071/WR19205>
- Lazenby BT, Mooney NJ, Dickman CR (2015) Effects of low-level culling of feral cats in open populations: a case study from the forests of southern Tasmania. *Wildl Res* 41:407–420. <https://doi.org/10.1071/WR14030>
- Legge S, Murphy BP, McGregor H, et al (2017) Enumerating a continental-scale threat: How many feral cats are in Australia? *Biological Conservation* 206:293–303. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.032>
- Lepczyk CA, Lohr CA, Duffy DC (2015) A review of cat behavior in relation to disease risk and management options. *Applied Animal Behaviour Science* 173:29–39. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.07.002>
- Liberg O, Sandell M (1988) Spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. D. Turner, P. Bateson (Eds.), *The Domestic Cat - The Biology of Its Behaviour*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 83-89
- Mateus-Pinilla NE, Hannon B, Weigel RM (2002) A computer simulation of the prevention of the transmission of

- Toxoplasma gondii* on swine farms using a feline *T. gondii* vaccine. Preventive Veterinary Medicine 55:17–36. [https://doi.org/10.1016/S0167-5877\(02\)00057-0](https://doi.org/10.1016/S0167-5877(02)00057-0)
- McGregor HW, Legge S, Potts J, et al (2015) Density and home range of feral cats in north-western Australia. Wildlife Research 42:223. <https://doi.org/10.1071/WR14180>
- Medina FM, Bonnaud E, Vidal E, et al (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. Global Change Biology 17:3503–3510. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02464.x>
- Mendl M, Harcourt R (2000) Individuality in the Domestic Cat: Origins, Development and Stability, In: Turner DC, Bateson P, editors. The Domestic Cat, the biology of its behaviour. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press, pp 193–206
- Moseby KE, Peacock DE, Read JL (2015) Catastrophic cat predation: A call for predator profiling in wildlife protection programs. Biological Conservation 191:331–340. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.07.026>
- Nogales M, Martín A, Tershy BR, et al (2004) A Review of Feral Cat Eradication on Islands. Conservation Biology 18:310–319. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00442.x>
- Nogales M, Vidal E, Medina FM, et al (2013) Feral Cats and Biodiversity Conservation: The Urgent Prioritization of Island Management. BioScience 63:804–810. <https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.10.7>
- Nutter FB, Levine JF, Stoskopf MK (2004) Reproductive capacity of free-roaming domestic cats and kitten survival rate. Journal of the American Veterinary Medical Association 225:1399–1402. <https://doi.org/10.2460/javma.2004.225.1399>
- O’Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2010) Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer Science & Business Media
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR (1978) Statistical Inference from Capture Data on Closed Animal Populations. Wildlife Monographs 3–135
- Palmas P, Gouyet R, Oedin M, et al (2020) Rapid recolonisation of feral cats following intensive culling in a semi-isolated context. NB 63:177–200. <https://doi.org/10.3897/neobiota.63.58005>
- Parkes J, Fisher P, Robinson S, Aguirre-Muñoz A (2014) Eradication of feral cats from large islands: an assessment of the effort required for success. New Zealand Journal of Ecology 38:8
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Russell JC, Abrahão CR, Silva JCR, Dias RA (2018) Management of cats and rodents on inhabited islands: An overview and case study of Fernando de Noronha, Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16:193–200. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.005>
- Sanchez M (2021) *Phelsuma inexpectata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T17450049A17450059. Downloaded on 05 September 2021.
- Schmidt PM, Lopez RR, Collier BA (2007) Survival, Fecundity, and Movements of Free-Roaming Cats. *The Journal of Wildlife Management* 71:915–919. <https://doi.org/10.2193/2006-066>
- Scott KC, Levy JK, Crawford PC (2002) Characteristics of free-roaming cats evaluated in a trap-neuter-return program. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 221:1136–1138. <https://doi.org/10.2460/javma.2002.221.1136>
- Shionosaki K, Sasaki S, Yamada F, Shibata S (2016) Changes in free-roaming cat activity following a regulation prohibiting feeding: A case study at a mountain forest near residential area in Amami City on Amami-Oshima Island, Japan. 13
- Sollmann R, Mohamed A, Samejima H, Wilting A (2013) Risky business or simple solution – Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation* 159:405–412. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.025>
- Stewart-Oaten A, Murdoch WW, Parker KR (1986) Environmental Impact Assessment: “Pseudoreplication” in Time? *Ecology* 67:929–940. <https://doi.org/10.2307/1939815>
- Vázquez-Domínguez E, Ceballos G, Cruzado J (2004) Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque Island, Mexico. *ORX* 38:. <https://doi.org/10.1017/S0030605304000602>
- Williams DR, Balmford A, Wilcove DS (2020) The past and future role of conservation science in saving biodiversity. *Conservation Letters* 13:e12720. <https://doi.org/10.1111/conl.12720>
- Wong W-M, Kachel S (2016) Camera Trapping: Advancing the Technology. In T. McCarthy, D. Mallon & P. J. Nyus (Eds.), *Snow leopards. Biodiversity of the world: Conservation from genes to landscapes*. London, UK: Academic Press, pp 383– 394

Tableau 1. Calendrier des actions de contrôle de chats et du suivi par camera-traps selon la phénologie du puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*) sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien) d'août 2018 à septembre 2019.

	2018					2019							
	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.
Breeding period of Wedge-tailed shearwater	Prospecting		Laying	Incubation	Hatching	Chick-rearing		Fledging			Prospecting		
Feral cat control by live-traps (trap-days)			(Phase 1) 154				(Phase 2) 557						
Camera trapping (trap-days)	479				617		409	297			377		

Tableau 2. Comparaison des modèles SMR (Spatial Mark-Resight) « *multi-sessions* » par ordre d'AICc (critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons) ajustés avec une fonction de détection « Hazard rate » et une distribution de « Poisson » pour l'estimation des densités de chats au cours des sessions d'août 2018 à août 2019 sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien). D : densité ; g_0 , σ , z : paramètres de détection ; pID : proportion d'individus marqués et identifiés ; npar : nombre de paramètres ; logLik : log likelihood du modèle ; AICcwt : poids du modèle.

ID	Model	npar	logLik	AICc	Δ AICc	AICcwt
M1	D~session $g_0 \sim 1$ $\sigma \sim 1$ $z \sim 1$ pID~session	11	-1549.91	3131.24	0	0.70
M3	D~session $g_0 \sim 1$ $\sigma \sim 1$ $z \sim 1$ pID~1	8	-1556.15	3132.95	1.71	0.30
M2	D~1 $g_0 \sim 1$ $\sigma \sim 1$ $z \sim 1$ pID~session	8	-1561.47	3143.58	12.34	0
M4	D~1 $g_0 \sim 1$ $\sigma \sim 1$ $z \sim 1$ pID~1	5	-1567.63	3147.02	15.78	0

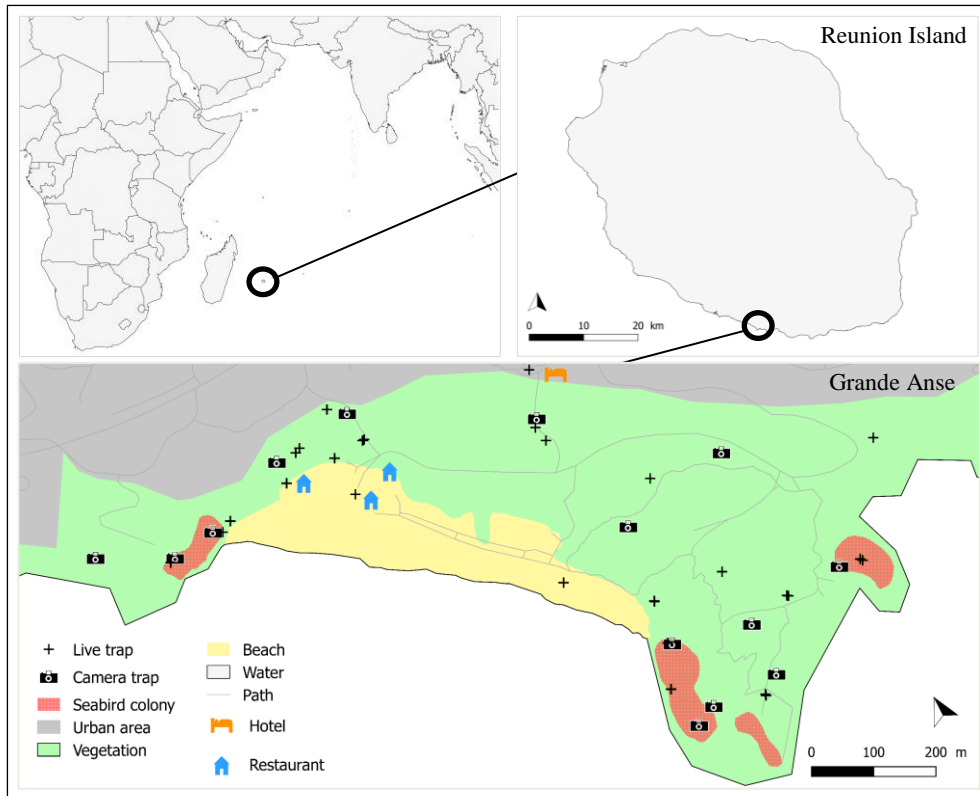


Figure 1. Localisation de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien), des camera-traps (N = 14) et des cages à chats (N = 29).

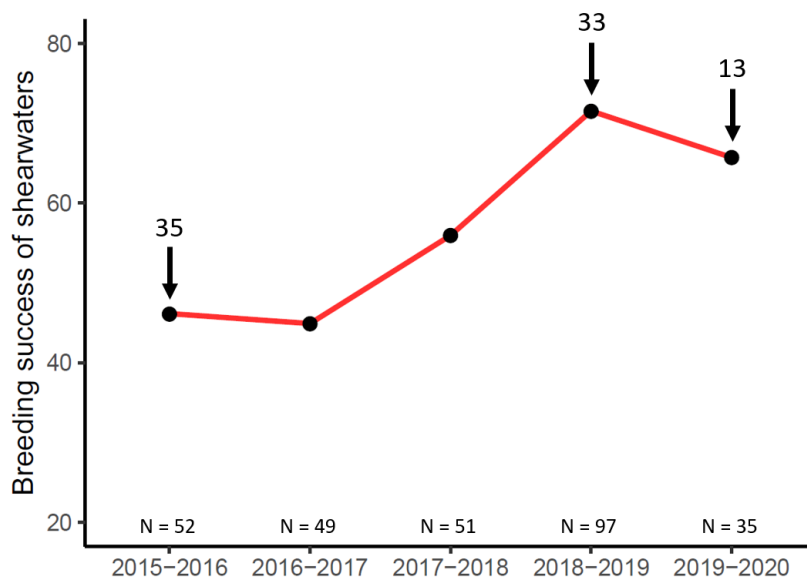


Figure 2. Succès reproducteur des puffins du Pacifique (*Ardena pacifica*) et nombre de chats retirés (flèche et nombre associé) de 2015 à 2020 sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien). N= Nombre de nids suivis.

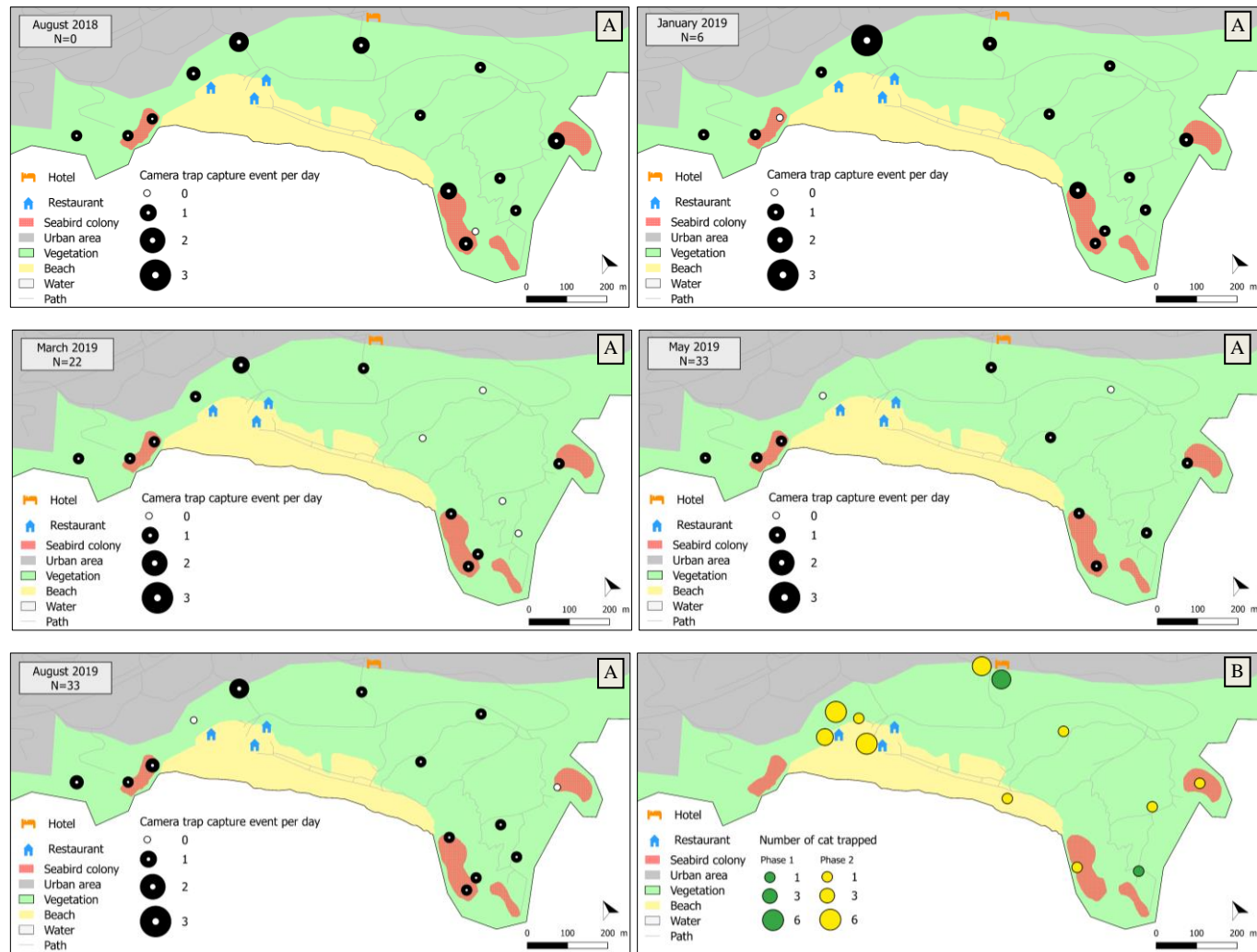


Figure 3. Variation de l'activité des chats par session de détection représentée par le nombre d'événements de captures par camera-traps et par jour (A) et ; localisation des captures de chats durant la phase 1 et 2 du contrôle de chats (B) d'août 2018 à août 2019 sur Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien). N = nombre de chats retiré de la zone d'étude depuis août 2018.

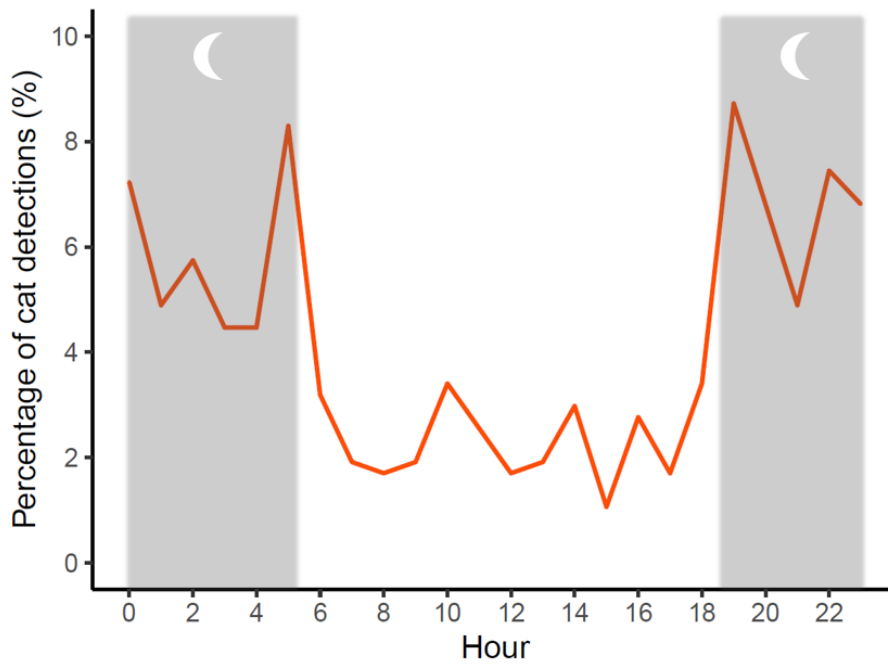


Figure 4. Répartition temporelle des détections de chats ($N_{\text{detections}} = 470$; $N_{\text{chats ID}} = 28$) par camera-traps au cours d'une journée lors des cinq sessions de détection (2 170 piège-jours 2019) sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien). Les zones grises représentent la nuit.

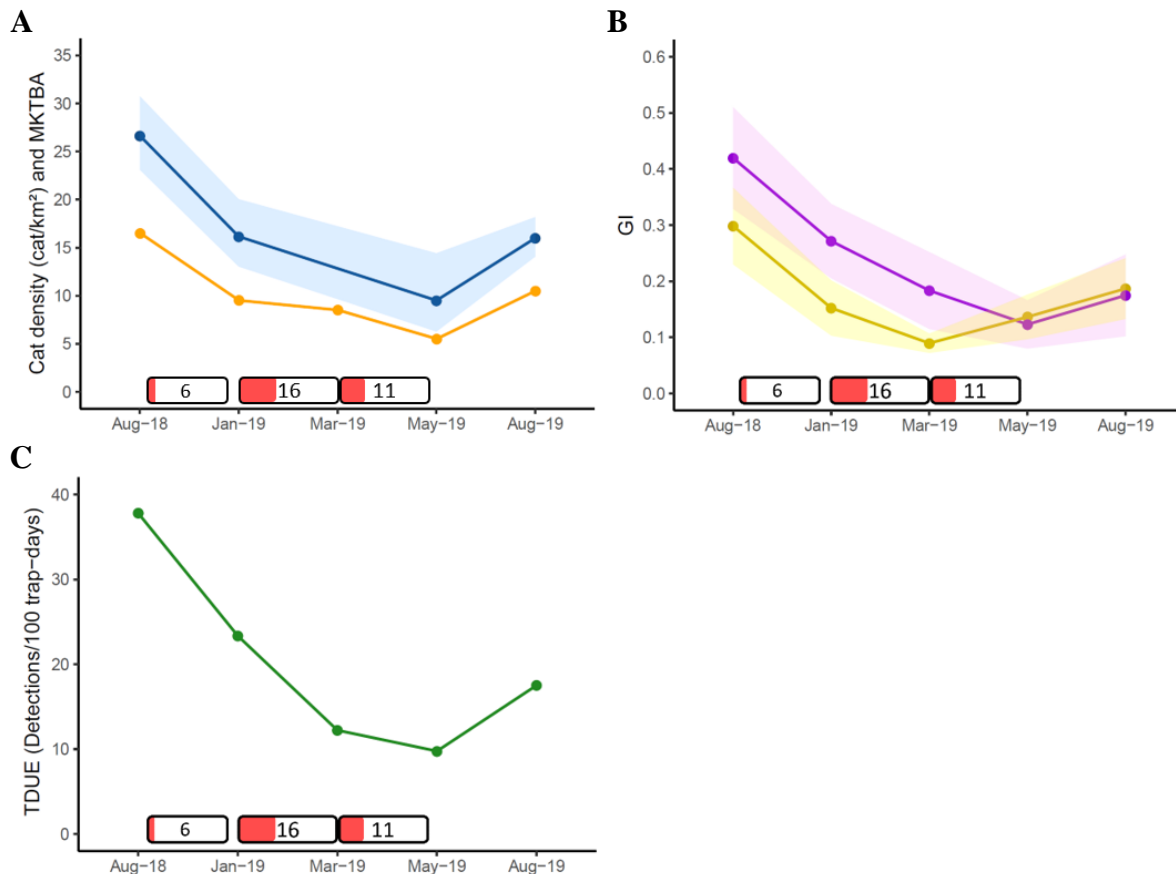
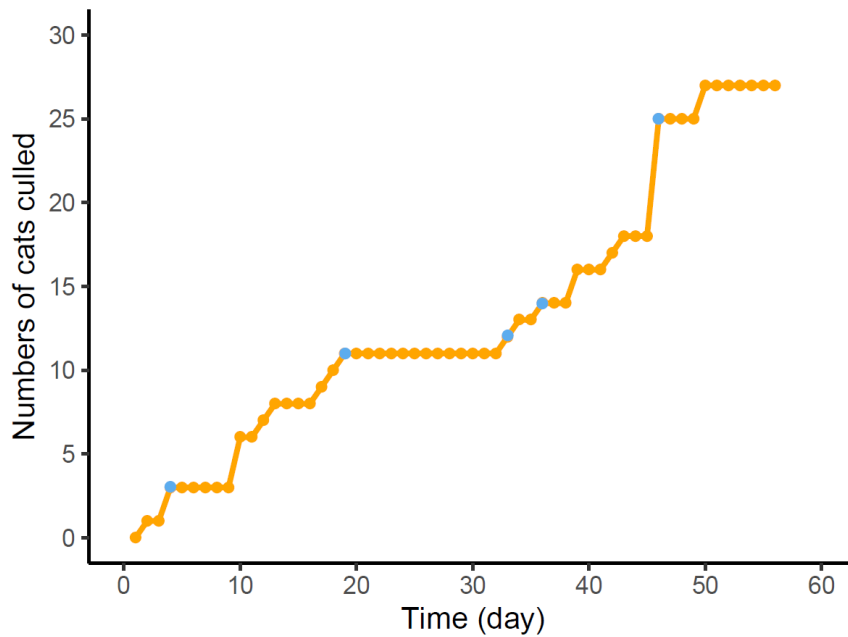


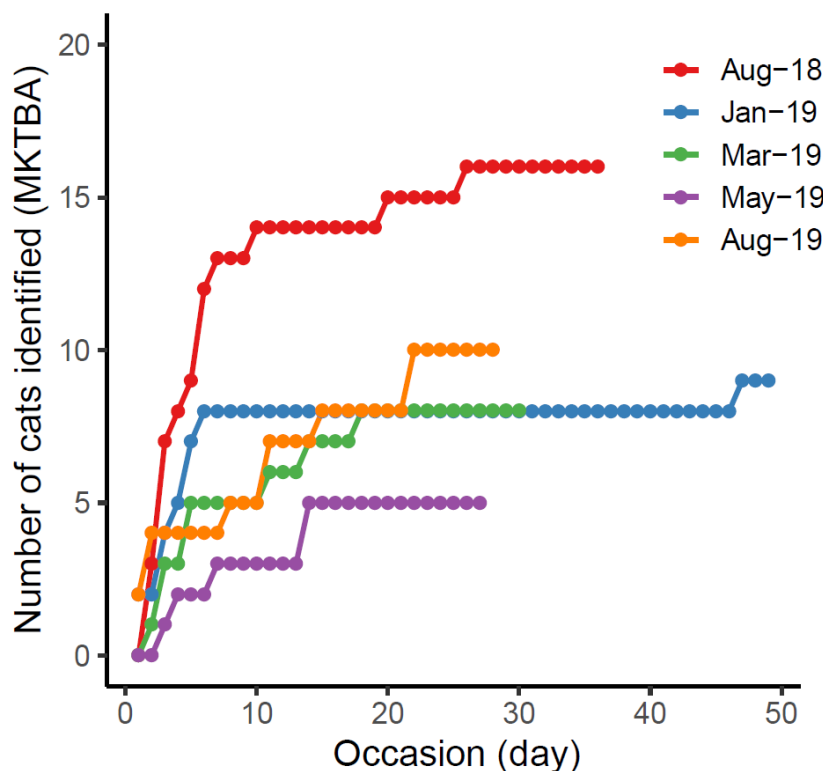
Figure 5. Indices d'abondance et densités par session entre août 2018 et août 2019 selon le nombre de chats retirés de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien). (A) Densités estimées avec l'approche SMR (Spatial Mark-Resight) (ligne bleue) avec les intervalles de confiances à 95% associés (zone bleu clair) et nombre minimum de chats présents dans la zone d'étude (MKTBA) (ligne orange). (B) Nombre moyen de détections de chats par jour et par camera-trap (General Index, GI) lors des périodes de haute fréquentation (ligne violette) et basse fréquentation (ligne jaune) avec les intervalles de confiances à 95% associés (zone claire). (C) Taux de détection de chats par unité d'effort (TDUE) par camera-trap pour 100 piège-jours. Les boîtes avec les nombres représentent le nombre de chats retirés de la zone d'étude et la partie rouge représente la proportion de chats immatures (≤ 6 mois) capturés.



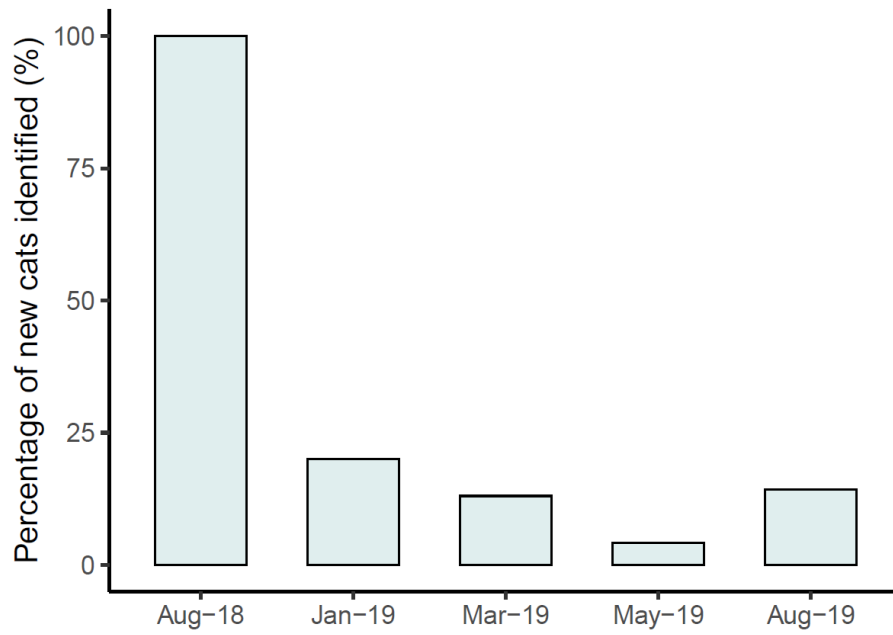
Annexe 1. Exemples de photos de chats détectés par camera-traps entre août 2018 et août 2019 sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien) classées suivant différentes catégories pour l'analyse SMR (Spatial Mark-Resight). A : individu marqué et identifiable ; B : individu non marqué non identifiable (Tu) ; C : individu marqué mais non identifiable (Tm) ; D : individu avec un statut d'identification inconnu (Tn).



Annexe 2. Évolution temporelle des captures de chats lors de la phase 2 du contrôle entre février et avril 2019 sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien). Les points bleus représentent des chats capturés préalablement identifiés sur les camera-traps.

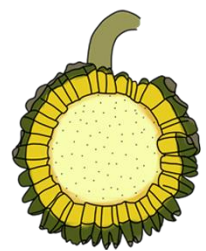


Annexe 3. Nombre de nouveaux chats identifiés par les camera-traps (MKTBA) pour chaque session de détection en fonction du nombre de jours de suivi sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien).



Annexe 4. Pourcentage de nouveaux chats identifiés par les camera-traps sur l'ensemble des sessions de détections d'août 2018 à août 2019 sur le site de Grande Anse (île de La Réunion, océan Indien).

PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE 3



- i.* Les chats sans propriétaire ont des domaines vitaux environ quatre fois plus étendus comparés aux chats domestiques, ils sont omniprésents sur les colonies d'oiseaux marins et certains (« *semi-feral cats* ») prédatent les puffins du Pacifique.
- ii.* Certains chats sans propriétaire (« *stray cats* ») restent uniquement près des zones avec une forte abondance de ressources alimentaires anthropiques.
- iii.* Les chats domestiques restent cantonnés à la maison de leur propriétaire et ne se nourrissent pas d'oiseaux marins, mais peuvent alimenter la population de chats sans propriétaire par la reproduction ou des abandons de la part de leur maître.
- iv.* Les déchets alimentaires anthropiques attirent, concentrent, et maintiennent une population de chats aux abords des colonies d'oiseaux marins.
- v.* Un contrôle de chats à la cage permet de diminuer les densités de chats, mais doit être continu et intense pour faire face aux fortes concentrations de chats (jusqu'à 27 chats.km²) et au taux d'immigration important.
- vi.* Les *camera-traps* et les indices d'abondance (TDUE : taux de détection par unité d'effort et GI : indice d'activité) sont un moyen efficace et simple pour quantifier la réussite et optimiser une opération de contrôle de chats.
- vii.* Le succès reproducteur des puffins du Pacifique entre 2015 à 2020 était faible (57%) et non relié aux nombres de chats prélevés, suggérant que d'autres menaces que les chats impactent l'avifaune marine du site de Grande Anse.
- viii.* La gestion des chats sur les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion doit inclure (*i*) un contrôle continu des chats sans propriétaire dont l'intensité doit être modulée en fonction des densités de chats sur le site, (*ii*) le déploiement de *camera-traps* pour optimiser les opérations de contrôle de chats, (*iii*) une meilleure gestion des déchets alimentaires anthropiques, (*iv*) la stérilisation systématique des chats domestiques et l'arrêt des abandons de chats. Ces actions de gestion passent par l'intégration de l'ensemble des utilisateurs des falaises (touristes, population locale, collectivité, restaurateurs) et pourraient reposer sur des actions de sensibilisation.



Vue sur la Petite-Île depuis les falaises littorales du sud de La Réunion, crédit photo Choeur Arthur

CHAPITRE 4 : DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

Les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion représentent un écosystème remarquable à forts enjeux de conservation. Au cours de cette thèse, nous avons travaillé de manière progressive pour combler les lacunes de connaissances sur le fonctionnement de ce système avec comme ligne directrice l'objectif de conserver deux espèces patrimoniales : le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique. Nous avons créé une synergie entre chercheurs et gestionnaires à travers des travaux de recherche appliqués à la gestion multispécifique de cet écosystème littoral. Plusieurs lacunes de connaissance de base sur la biologie, l'écologie, et la démographie des espèces ont pu être comblées. Nous apportons aussi un état des lieux de la biodiversité reposant sur la mise en place d'indicateurs de suivi (indicateurs démographiques et de répartitions). Un important travail sur les pressions anthropiques a été entrepris, en particulier sur les pestes végétales et les prédateurs introduits. Fort de cet apport de connaissances, plusieurs actions de conservation ont pu être prescrites, et certaines ont été mises en œuvre et suivies durant cette thèse, pour quantifier leurs effets et améliorer leur efficacité. Dans cette discussion, j'aborderai ces éléments à travers le prisme de la conservation locale en omettant certains aspects plus fondamentaux détaillés dans les chapitres de cette thèse. Cette discussion a pour finalité de synthétiser les principaux résultats pour guider les futures orientations de gestions des falaises littorales de Petite-Île (*Figure 4.1*).

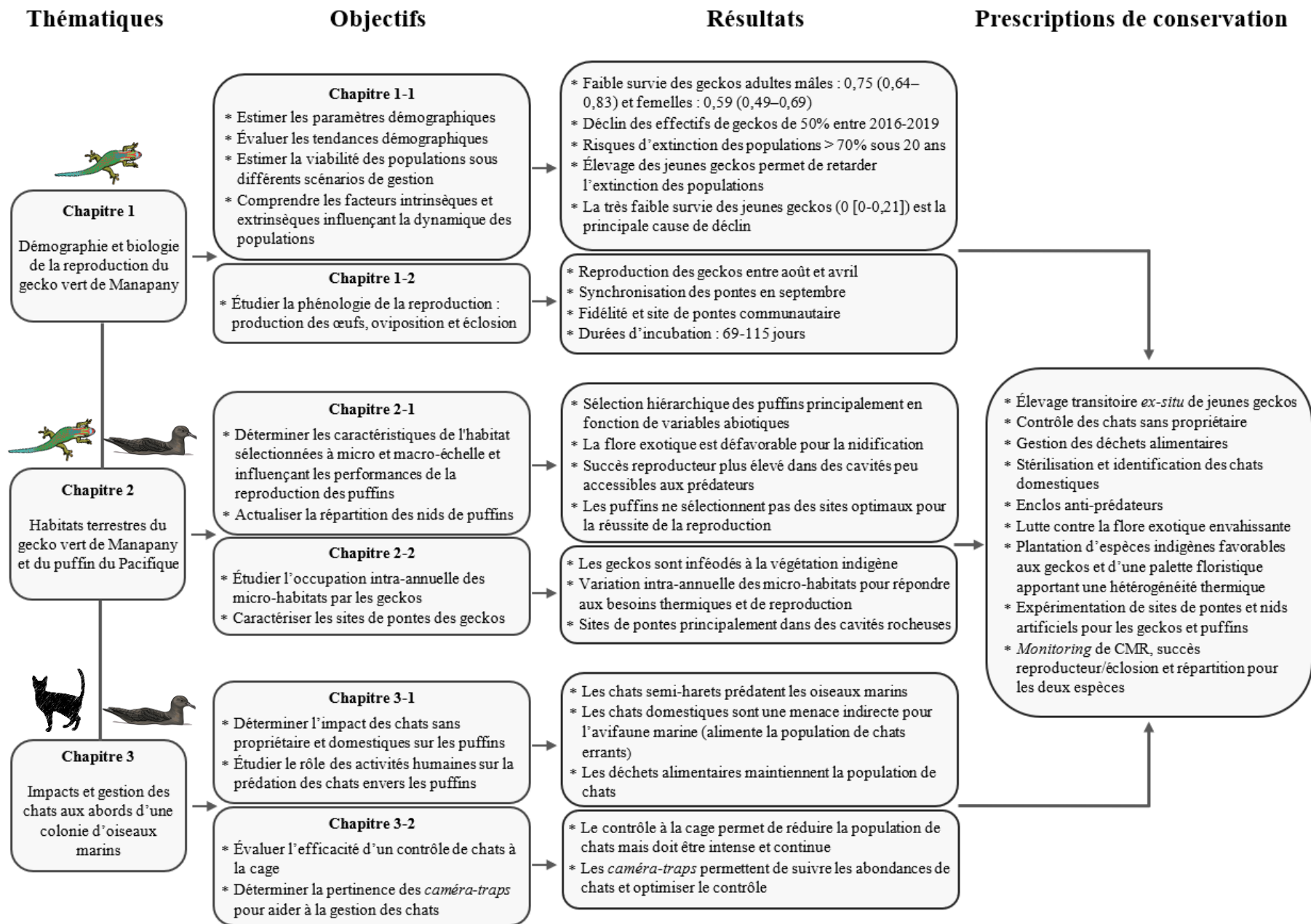


Figure 4.1 : Structure de la thèse, principaux objectifs, résultats et prescriptions de conservation.

4.1. ÉTAT DE CONSERVATION DES POPULATIONS DE GECKOS VERTS DE MANAPANY ET DE PUFFINS DU PACIFIQUE

L'une des premières questions que se pose un gestionnaire chargé de conserver une espèce est de statuer sur l'état de santé de la population (dynamique, viabilité, effectifs, répartition). Ce diagnostic permet de se saisir de l'urgence de la situation, hiérarchiser, et orienter les mesures de conservation. Il permet aussi de servir d'argumentaire pour débloquent des financements (Carter et al. 2000; IUCN 2001).

4.1.1. Le gecko vert de Manapany

La situation des deux plus grandes populations de geckos verts de Manapany hors milieu urbain est extrêmement préoccupante (**Chapitre 1-1**). Entre 2016 et 2019, les deux populations ont décliné d'environ 50 %, les survies annuelles des adultes étaient faibles (femelles : 0,59 et mâles : 0,75), et le sex-ratio adulte était fortement biaisé en faveur des mâles (environ 1:3 en 2019). De plus, il n'y avait que très peu de nouveaux individus recrutés à l'âge adulte chaque année, en raison d'une survie des immatures quasi-nulle et une absence d'immigration. Les effectifs en 2019 étaient faibles pour les deux populations (57 et 36 adultes), en particulier pour les femelles (14 et 10 femelles adultes). Ces caractéristiques démographiques amènent à des populations ayant des risques d'extinction de plus de 70 % sur une période de vingt ans, même avec des scénarios optimistes. Ces tendances semblent se confirmer avec les dernières estimations des abondances en 2021, montrant des populations encore en déclin (entre -25 % et -40 % entre 2019 et 2021 en fonction des populations) (NOI 2021, données non publiées). En parallèle des suivis de ces deux populations, j'ai initié depuis 2018 un *monitoring* trimestriel de CMR d'une population témoin (0,46 ha) soumise à des conditions biotiques et abiotiques similaires (population isolée dans des reliques de végétation indigène accolée entre champ de canne et océan), mais sans intervention de conservation. Ces analyses n'ont pas pu être intégrées dans cette thèse, mais les premiers résultats montrent aussi un fort déclin (-65 % entre 2018 et 2021) (NOI et A. Choeur 2021, données non publiées). Ces résultats soulèvent de fortes inquiétudes quant à l'état de conservation des autres petites populations isolées en milieu non urbanisé et soulignent l'urgence de conservation pour cette espèce.

Notre étude s'est focalisée sur deux populations, mais l'évaluation de l'état de conservation doit être élargie à l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce pour hiérarchiser les actions de gestion. Ce travail est initié depuis le début de l'année 2021 dans le cadre d'un nouveau projet FEDER dénommé CREME⁶ (Conservation et Restauration des Espèces et Milieux Endémiques) réalisé par l'UMR PVBMT. Les premiers résultats de cette étude confirment nos inquiétudes. Plusieurs populations isolées en milieu naturel dans les falaises de Petite-Île encore présentes en 2010 se sont éteintes, et d'autres ont vu leurs effectifs et/ou surfaces d'occupation fortement régresser (M. Sanchez et J. Clémencet 2021, communication personnelle). Le protocole de CMR standardisé entrepris durant cette thèse s'est révélé être efficace et sera réutilisé dans le cadre des prochains suivis démographiques. Les nouvelles connaissances acquises concernant la biologie du gecko vert de Manapany, mais aussi relatives à des aspects méthodologiques, permettront d'améliorer les protocoles de *monitoring*. À titre d'exemple, les estimations des taux de détection ont permis de réaliser des « tests de puissance » (Besnard and Salles 2000) pour évaluer le nombre de sessions de capture à effectuer durant les protocoles de CMR du projet CREME, afin d'avoir des estimations précises des paramètres démographiques. Les informations sur la variation intra-annuelle de l'utilisation de l'habitat et de l'activité des geckos peuvent permettre d'augmenter les taux de détection dans les protocoles de répartitions (ex. : « *site occupancy* ») (MacKenzie et al. 2002) ou de CMR. Les taux de détection seront probablement plus importants en été austral où les geckos sont plus actifs et proches du sol, à la portée du regard des observateurs. Enfin, la description de la phénologie de cette espèce, ainsi que l'identification et la caractérisation de plusieurs sites de pontes, offrent maintenant la possibilité d'initier des études plus poussées sur la reproduction et la phase juvénile en milieu naturel (survie des jeunes, succès d'éclosion, suivi des femelles gravides, ...). Ces thématiques d'étude étaient jusqu'à présent difficiles à mettre en place, car nécessitaient un effort spatial de prospection intense et une surveillance continue sur l'ensemble de l'année. En particulier, les informations sur la phase juvénile, aujourd'hui très peu connues chez les reptiles (« *the missing years* » ; Carr 1952), peuvent être importantes pour juger de l'état de santé de populations isolées de geckos (exemple de la survie juvénile dans les populations de *P. inexpectata* étudiées qui a soudainement chuté menant aux déclinés observés).

⁶ <https://blog.univ-reunion.fr/creme/>

4.1.2. Le puffin du Pacifique

Plusieurs indices tendent à suggérer un déclin général du nombre de couples reproducteurs de puffins du Pacifique dans les falaises littorales de Petite-Île (**Chapitre 2-1**). Le travail de répartition entrepris lors de l'étude sur la sélection d'habitat suggère une diminution de l'aire d'occurrence depuis les années 2000, avec 28 % des mailles d'étude (20x20m) préalablement occupées non utilisées durant la saison de reproduction 2018/2019. Les colonies sont regroupées en petits patches isolés et fragmentés avec des densités de nids (0,0078 nids/m²) et un succès reproducteur (57 % de 2015 à 2020) faibles aux regards d'autres îles insulaires tropicales (Shipway 1969; Byrd et al. 1983; Hill and Barnes 1989; Ogden 1994; Hill et al. 1995). Par ailleurs, tout au long de cette thèse, j'ai été en charge du suivi CMR par baguage des puffins du Pacifique initié depuis les années 2000 dans les falaises de Petite-Île. Ces données n'ont pas été exploitées durant cette thèse, mais j'ai participé à leurs analyses préliminaires afin d'estimer les paramètres démographiques, et modéliser la viabilité des colonies (PVA). Ce travail a été mené dans le cadre d'un stage de Master 2 que j'ai co-encadré (« *Population dynamics of the wedge-tailed shearwaters, *Ardenna Pacifica*, of Reunion Island – implications for conservation* ») entrepris par Steeve Mathieu et intégré dans une thèse en cours réalisée par Merlène Saunier (« *Dynamique des populations des oiseaux marins de l'ouest de l'océan Indien appliquée à la conservation* »). Les résultats préliminaires montrent des survies adultes annuelles faibles pour une espèce de Procellariidé (0,82-0,83), et l'extinction de plusieurs colonies dans les trente années à venir si aucune mesure de gestion n'est mise en place (Mathieu et al. 2021) (**Figure 4.2**). Ces éléments sont inquiétants, d'autant plus que les colonies étudiées sont les plus grandes connues à ce jour sur l'île de La Réunion (Faulquier et al. 2017).

Les travaux sur la démographie et la répartition du puffin du Pacifique devraient continuer dans le cadre du projet FEDER SMAC (« *Seabird Multidisciplinary Applied research for Conservation* ») initié en 2020 par l'UMR ENTROPIE, et dont l'un des objectifs est de comprendre et prévoir les effets des actions de conservation sur la dynamique des populations de cette espèce. Durant cette thèse, un protocole standardisé de recherche par maille a été mis en place dans les falaises de Petite-Île (**Chapitre 2-1**), et pourra servir pour les futures études de l'évolution des aires d'occurrence de l'espèce. Notre étude fournit, entre autres, un état de référence de la répartition qui, couplé à un suivi régulier, pourrait permettre (i) d'identifier les colonies sujettes à de fortes régressions spatiales, (ii) mieux comprendre les menaces présentes, et (iii) hiérarchiser spatialement les actions de gestion (ex. : restauration de l'habitat) ainsi qu'évaluer leurs effets.

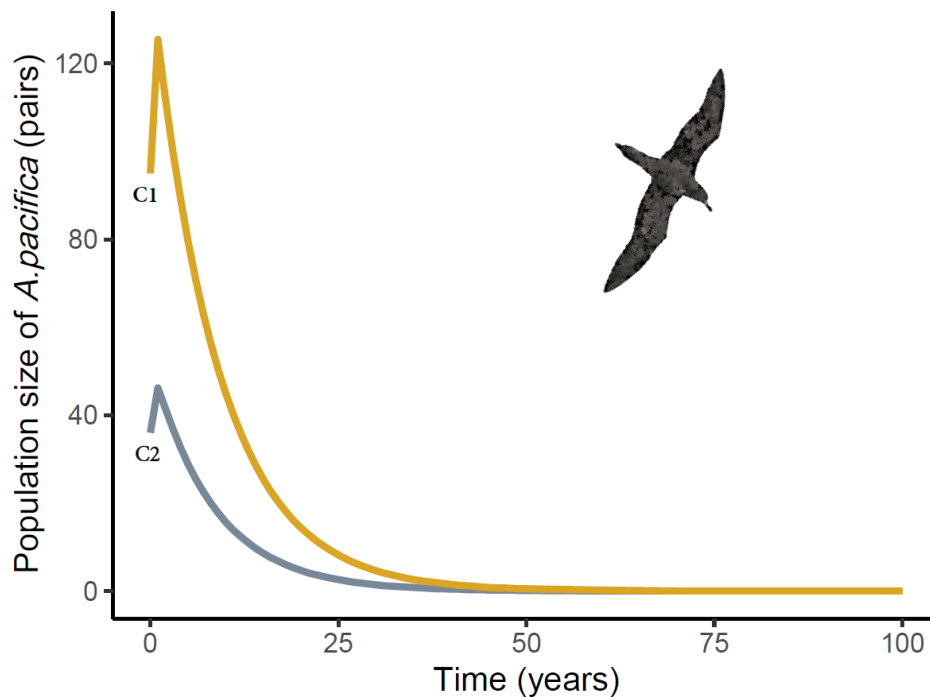


Figure 4.2 : *Analyses de viabilité de populations (PVA) montrant l'évolution du nombre de couples reproducteurs de puffins du Pacifique (Ardenna pacifica) sur 100 ans de deux colonies (C1 et C2) des falaises littorales de Petite-Île au sud de l'île de La Réunion. D'après Mathieu et al. (2021) modifié.*

Pris ensemble, les indicateurs de biodiversité obtenus brossent un sombre tableau de l'état de santé de l'écosystème littoral terrestre de Petite-Île. Ces résultats sont un signal d'alarme pour appeler à mettre en place des actions de gestion de grandes ampleurs pour sauver ce patrimoine naturel unique.

SYNTHÈSE

- ▲ Les deux plus grandes populations de geckos verts de Manapany hors milieu urbain sont en déclin et ont des probabilités d'extinction élevées dans les vingt prochaines années.
- ▲ Les plus grandes colonies de puffins du Pacifique connues sur l'île de La Réunion sont caractérisées par de faibles densités, de faibles succès reproducteurs, et une diminution des effectifs et des aires d'occurrences.
- ▲ Les suivis standardisés concernant la démographie et l'aire d'occurrence des espèces initiés doivent être maintenus et élargis à d'autres populations.

4.2. LES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES : UNE MENACE POUR LA BIODIVERSITÉ DES FALAISES DE PETITE-ÎLE

L'identification des menaces affectant la biodiversité est indispensable pour mettre en place des mesures de gestion adaptées et efficaces. Parallèlement à l'évaluation de l'état de conservation des espèces, nous avons travaillé sur l'impact des espèces invasives sur les populations de geckos verts de Manapany et de puffins du Pacifique. Bien que l'impact délétère de ces menaces soit mondialement connu sur les groupes taxonomiques étudiés (Jones 1993; Angel et al. 2009; Norbury et al. 2014; Harper and Bunbury 2015; Ringler et al. 2015; Palmas et al. 2017), nous avons amélioré la compréhension locale de ces perturbations afin de hiérarchiser, optimiser et guider les actions de gestion, mais aussi afin d'avoir des arguments pour convaincre les décideurs et débloquer des sources de financements. De plus, ces travaux sont originaux car ils portent sur la conservation d'une biodiversité à proximité d'une zone urbanisée et touristique. Ce contexte peut être courant en milieu insulaire mais reste peu étudié.

4.2.1. Impacts des prédateurs introduits

4.2.1.1. *Le chat*

Les chats sans propriétaire (dénommés après chats errants) représentent une menace directe pour la biodiversité native des falaises de Petite-Île (**Chapitre 3-1** et **3-2**). Ils sont omniprésents sur les colonies d'oiseaux marins avec des densités comparables à celles trouvées en milieux urbains (27 chats/km²) (Legge et al. 2017) où ils chassent et se nourrissent de puffins du Pacifique, et probablement de paille-en-queue à brins blancs. Les restes de reptiles non identifiés dans les fèces de chats errants suggèrent aussi un impact direct sur le gecko vert de Manapany.

Les mises en évidence de relations entre les caractéristiques de l'habitat et (i) les performances de la reproduction, et (ii) l'occurrence des puffins du Pacifique tendent à confirmer l'impact délétère des chats sur l'avifaune marine (**Chapitre 2-1**). Le succès de la reproduction était plus élevé dans des cavités présentant un tunnel et situées dans des pentes escarpées, caractéristiques réduisant l'accessibilité et la détection des nids par les chats. D'autre part, les colonies de puffins du Pacifique étaient principalement en bord de falaise. Cette répartition pourrait résulter d'un avantage sélectif de ces sites de reproduction, permettant une fuite plus facile lors des attaques de chats par des vols directs vers la mer (Warham 1960;

Schramm 1986). Sous l'influence d'une forte pression de prédation, les colonies encore présentes pourraient être des reliques d'anciennes colonies plus étendues.

En plus d'être une espèce naïve dépourvue de comportement anti-prédateur efficace (Warham 1996), le puffin du Pacifique présente des caractéristiques biologiques le rendant particulièrement vulnérable face aux chats. Ces procellariidés sont principalement actifs à l'aube et au crépuscule sur les colonies de reproduction, ce qui coïncide parfaitement avec les pics d'activités des chats (**Chapitre 3-2**). D'autre part, les puffins du Pacifique ne semblent pas sélectionner des sites de reproduction augmentant leur fitness individuel, comme par exemple des pentes abruptes pour échapper aux prédateurs. Enfin, ces oiseaux nichent proches les uns des autres, et la présence de conspécifiques semble être une caractéristique importante de leur habitat de reproduction, en lien avec des processus d'attraction sociale (**Chapitre 2-1**). Cette agrégation pourrait mener à des événements de prédation de masse, causés par seulement quelques chats. Ce scénario semble soutenu par la découverte chaque année de nombreux cadavres de puffins localisés sur de petites zones (exemple *Figure 4.3*). Par ailleurs, des réductions de densité liées à des événements de prédation (ou toutes autres menaces) pourraient amener les puffins à juger un site favorable comme défavorable, en raison d'un manque de conspécifiques, et ainsi mener à l'abandon de la zone. Ce raisonnement tend à être appuyé par le fait que les zones de reproduction abandonnées durant la saison de reproduction 2018/2019 présentaient de faibles densités les années précédentes (densités deux fois moins élevées que celles des zones non abandonnées) (**Chapitre 2-1**).

Notre étude ne s'est pas contentée de qualifier l'impact des chats errants, mais a aussi permis de comprendre les sources sous-jacentes (Williams et al. 2020; **Chapitre 3-1** et **3-2**). Premièrement, l'urbanisation de la zone a mené à la présence de nombreux chats domestiques à proximité de la biodiversité native. Ces chats présentent des domaines vitaux réduits, principalement cantonnés à la maison de leur propriétaire, et ne fréquentent qu'occasionnellement les falaises littorales sans visiter les colonies d'oiseaux marins. Cependant, ils représentent une menace indirecte car ils peuvent alimenter et maintenir la population de chats errants par la reproduction et/ou par l'abandon par leur propriétaire, faisant des zones urbanisées un réservoir de chats errants perméable. Ceci pourrait expliquer les nombreux jeunes chats observés et capturés durant les opérations de contrôles sur le site de Grande Anse. En effet, les chats domestiques sont nombreux (93 % des habitants de la zone de Grande Anse ont au moins un chat), très peu sont stérilisés (22 %), et leurs domaines vitaux se superposent avec les chats errants. Deuxièmement, le fait que les falaises de Petite-Île soient des lieux très fréquentés et aménagés pour recevoir du public avec plusieurs restaurants (en

particulier le site de Grande Anse) offre une ressource alimentaire abondante qui attire, maintient et dynamise la population de chats (Liberg and Sandell 1988; Mirmovitch 1995; Genovesi et al. 1995; Schmidt et al. 2007). Les résultats du *tracking* montrent que tous les chats errants suivis ont fréquenté les restaurants, et certains étaient même inféodés à ces zones d'alimentation. Les chemins entre la plage de Grande Anse et les habitations étaient de plus très utilisés par les chats, sans doute attirés par cette abondance de nourriture. Enfin, l'activité des chats sur le site de Grande Anse et dans les colonies d'oiseaux marins était corrélée à la fréquentation humaine. Tout ceci montre que la disponibilité de la ressource alimentaire (via le nourrissage direct des chats par les visiteurs ou la présence de déchets alimentaires) provoque indirectement un impact délétère sur la biodiversité native.



Figure 4.3 : Cadavres de puffins du Pacifique (*Ardenna pacifica*) ($n=9$) retrouvés en décembre 2020 sur une colonie de reproduction (colonie C1) à Grande Anse (littoral sud de l'île de La Réunion) sur une surface inférieure à 400 m². Crédit photo : Steve Mathieu.

4.2.1.2. Les micromammifères

Plusieurs de nos travaux montrent un impact avéré et supposé des micromammifères sur les espèces natives (**Chapitre 1-1, 2-1, 2-2, et 3-1**). La mise en place de *camera-traps* devant les sites de reproduction des oiseaux marins et des geckos verts de Manapany montre que les rats, souris et musaraignes, prédateurs avérés ou présumés sur ces groupes taxonomiques (Jones 1993; Angel et al. 2009; Norbury et al. 2014; Harper and Bunbury 2015; Ringler et al. 2015), sont omniprésents et certains visitent les nids de puffins du Pacifique. Durant cette thèse, nous

avons aussi mis en place des *camera-traps* devant des faux œufs en cire de gecko, et nous avons observé un fort taux de prédation par les rats (**Figure 4.4**). Ceci suggère que les rats se nourrissent probablement d'œufs de gecko vert de Manapany, comme cela a été prouvé dans les populations de *Phelsuma borbonica* sur l'île de La Réunion (Sanchez and Gérard 2017). Cette prédation pourrait expliquer pourquoi les sites de pontes de gecko vert de Manapany identifiés étaient principalement des petites cavités rocheuses, offrant une protection contre les micromammifères (inaccessibilité et diminution de la détection). Les micromammifères pourraient ainsi diminuer la disponibilité des sites de pontes favorables à la reproduction du gecko vert de Manapany, un facteur pouvant limiter la dynamique de population des geckos tropicaux (Ineich 2010). D'autre part, les geckos verts de Manapany réalisent des pontes communautaires (une cavité a accueilli au même moment 27 % de l'ensemble des œufs pondus durant une saison de reproduction), pouvant amener à une prédation de masse et un faible recrutement annuel particulièrement dommageable pour ces petites populations isolées (ex. : diminution des populations depuis 2016 suite à la diminution du recrutement). Les femelles utilisent aussi les mêmes cavités chaque année pour pondre sans se baser sur le taux de réussite des années précédentes, pouvant amener à une utilisation continue d'un site sujet à la prédation.



Figure 4.4 : Exemples de prédation du rat (*Rattus rattus*) et du Martin triste (*Acridotheres tristis*) sur des faux œufs de gecko en cire (A et D), du rat sur une graine de *Vacoa* (*Pandanus utilis*) (B), et de la souris (*Mus musculus*) sur un fruit de *Vacoa* mûre (C) dans les populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) sur le littoral sud de l'île de La Réunion entre 2018 et 2020. Crédits photos : Choeur Arthur.

D'autre part, l'amélioration des connaissances sur la phénologie et la variation saisonnière de l'utilisation de l'habitat des geckos verts de Manapany permet de supputer des impacts délétères des micromammifères (**Chapitre 1-2 et 2-2**). Les périodes de production des œufs, d'oviposition, et d'éclosion ont lieu en partie durant l'été austral, lorsque les densités de prédateurs (rats, souris et musaraignes) sont probablement les plus élevées (Ringler 2013). Les jeunes geckos encore inexpérimentés et les femelles gravides, encombrées physiquement et énergétiquement par leurs œufs, pourraient alors subir une forte mortalité (Shine 1980; Daniels et al. 1986). De plus, durant l'été austral, les geckos adultes exploitent des supports proches du sol et les nouveau-nées naissent principalement dans des cavités rocheuses. Les geckos sont ainsi vulnérables aux micromammifères car ils sont plus accessibles et loin de leurs abris. Cette utilisation de l'habitat pourrait mener à une forte mortalité des geckos, dont des femelles gravides qui sont particulièrement importantes pour la croissance de la population (**Chapitre 1-1**). La forte vulnérabilité des individus durant l'été austral face aux micromammifères est une hypothèse pour expliquer les estimations de survie adulte (modèles de CMR mensuel) légèrement plus basses durant cette période, comparées à l'hiver austral (**Chapitre 1-1**).

Enfin, un suivi par *camera-traps* mis en place durant cette thèse a montré une forte prédation des graines et des fruits de *Vacoa* par les rats et les souris (**Figure 4.4**). Sur 30 graines de *Vacoa* posées au sol durant 15 jours, 37 % ont été prédatées par des rats et j'ai observé de nombreux fruits de *Vacoa* (non quantifié) avec des traces de dents de rats et/ou de souris (A. Choeur 2020, données non publiées). Ceci confirme l'impact délétère de ces espèces invasives sur la régénération des habitats natifs indispensables pour la survie du gecko vert de Manapany, mais aussi une compétition pour la ressource alimentaire (Gérard and Sanchez 2018). En effet, les fruits de *Vacoa* sont particulièrement appréciés des geckos lorsqu'ils dévoilent leur pulpe jaune sucrée et attirent de nombreux arthropodes.

4.2.1.3. *Les passereaux exotiques*

Les Martin tristes (*Acridotheres tristis*) et les Bulbul orphées (*Pycnonotus jocosus*) sont nombreux dans les falaises littorales de Petite-Île, et ont un impact présumé sur le gecko vert de Manapany. Durant le suivi par CMR, plusieurs geckos présentaient des traces de coups de bec d'oiseau caractéristiques (**Figure 4.5**), en particulier durant les mois d'hiver austral où les individus sont dans la canopée, immobile et en thermorégulation (**Chapitre 2-2**). Pendant les périodes fraîches, les geckos pourraient alors être plus vulnérables face à ces prédateurs aviens car plus exposés. Les Martin tristes et Bulbul orphées sont connus pour causer des impacts soudains importants dans des populations de geckos sur l'île Maurice (N. Cole 2019,

communication personnelle), car ils peuvent apprendre à chasser ce type de proies alors qu'ils ne s'y intéressaient pas auparavant. Enfin, lors du suivi de faux œufs de gecko en cire par des *camera-traps*, j'ai observé *A. tristis* prédater plusieurs œufs (**Figure 4.4**), montrant l'impact potentiel de ces passereaux exotiques sur la survie des œufs des geckos.



Figure 4.5 : Traces de tentative de prédation aviaires sur le gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) observées durant l'hiver austral sur une population du littoral sud de l'île de La Réunion. Crédits photos : Choeur Arthur et NOI.

4.2.2. Impacts des pestes végétales

L'étude sur la sélection d'habitat du puffin du Pacifique confirme que les plantes exotiques sont omniprésentes dans les falaises littorales de Petite-Île (recouvrement moyen en arbustes hauts et arbres exotiques supérieur à 20 % sur l'ensemble des zones caractérisées), et tendent à remplacer la flore indigène qui se fait rare (recouvrement moyen en arbustes hauts et arbres indigènes inférieur à 5 %) (Grondin et al. 2004; Frances 2015; **Chapitre 2-1**). Ces invasions biologiques détériorent l'habitat du gecko vert de Manapany et du puffin du Pacifique. Les puffins du Pacifique évitent les sols recouverts d'arbustes exotiques bas ($\geq 70-300 >$ cm de hauteur) qui rendent l'habitat défavorable en bloquant l'accès aux nids. Les plantes exotiques peuvent ainsi diminuer la capacité de charge du milieu, ce qui peut être problématique au vu de l'importance de la présence de conspécifiques dans le processus de sélection d'habitat du puffin du Pacifique (**Chapitre 2-1**). Le gecko vert de Manapany est quant à lui strictement associé à la végétation indigène et quelques « *exotic palm species* » comme les chocas verts (*Furcraea foetida*) dans les falaises littorales étudiées, et ne peut pas vivre dans les fourrés envahissants d'arbustes exotiques (hormis les chocas) (**Chapitre 2-2**). Les pestes végétales agissent comme une véritable barrière pour le gecko vert de Manapany. Sur une période de cinq

ans, aucun individu n'a traversé les 70m de végétation exotique séparant les deux populations suivies par CMR (**Chapitre 1-1**). Ces plantes exotiques envahissantes (principalement *Schinus terebenthifolius*, *Litsea glutinosa*, *Flacourtia indica*, et *Casuarina equisetifolia*) ne répondent pas aux besoins écologiques vitaux des geckos verts de Manapany. Cette végétation est pauvre en nourriture, présente une faible hétérogénéité thermique sans placette d'ensoleillement, et offre peu de cavités naturelles diminuant la disponibilité des abris et des sites de pontes (Pringle et al. 2003; Fitzgerald et al. 2003; Valentine et al. 2007; Baidier and Florens 2011; Bungard et al. 2014). La végétation exotique fragmente ainsi la population de geckos verts de Manapany en petites sous-populations, qui sont alors particulièrement vulnérables à la stochasticité environnementale, génétique, et démographique (Caughley 1994).

Pour résumer brièvement, nos résultats confirment que les pestes végétales sont une menace importante pour la conservation du gecko vert de Manapany (Sanchez et al. 2009; Sanchez and Probst 2011; Sanchez and Caceres 2019), et soulignent pour la première fois leur impact délétère sur les populations de puffins du Pacifique.

SYNTHÈSE

- ▲ Les chats errants représentent une menace directe pour l'avifaune marine.
- ▲ Les chats domestiques représentent une menace indirecte pour l'avifaune marine.
- ▲ La présence de chats domestiques et de déchets alimentaires sont les sources sous-jacentes expliquant les fortes densités de chats errants.
- ▲ Les micromammifères (rats, souris et musaraignes) ont un impact supposé sur les geckos et les puffins (compétition pour la ressource alimentaire, prédation directe des individus et des œufs) et avéré sur la flore native (prédation des graines).
- ▲ Les passereaux exotiques (Martins tristes et Bulbuls orphées) ont un impact supposé sur le gecko vert de Manapany (prédation directe des individus et des œufs).
- ▲ Les pestes végétales sont dominantes par rapport à la flore indigène et dégradent l'habitat des puffins (obstruction des nids) et des geckos (diminution des ressources alimentaires, des sites de pontes, des abris, des placettes d'ensoleillements, et fragmentation des populations).

4.3. PRESCRIPTIONS DE GESTION POUR LA CONSERVATION DU GECKO VERT DE MANAPANY ET DU PUFFIN DU PACIFIQUE SUR LES FALAISES LITTORALES DE PETITE-ÎLE

4.3.1. Stratégie de gestion

Cette thèse a permis de qualifier et supposer certaines menaces sur la biodiversité native des falaises de Petite-Île. Cependant, nous n'avons pas encore réussi à identifier les raisons concrètes du déclin des espèces, tant les perturbations sont multiples et entremêlées. Il est ainsi primordial de continuer d'étudier les causes de déclin. Cependant, face à l'état critique des populations (en particulier pour le gecko vert de Manapany), il est aussi crucial de mettre en place des mesures de gestion immédiate, même en ayant une compréhension incomplète du système. Dans ce contexte, les causes de déclin devraient, quand cela est possible, être inférées d'actions de gestion actives (ex. : contrôle d'un prédateur) impactant les menaces d'intérêt (ex. : prédation) couplé à un *monitoring* ciblé pour évaluer la réponse du système (ex. : abondance des espèces natives), plutôt que sur des travaux basés uniquement sur l'observation sans modification du système (ex. : analyse du régime alimentaire) (Yoccoz et al. 2001; Nichols and Williams 2006). La stratégie optimale à adopter est alors de réaliser des suivis diachroniques sur plusieurs sites « témoins » non gérés et plusieurs sites en gestion où une seule menace est neutralisée pour évaluer l'effet de l'action de conservation et quantifier l'impact de la menace ciblée. Ce type de *design* est connu sous le nom de BACI « *Before-After-Control-Impact* » (Stewart-Oaten et al. 1986). Cette stratégie de BACI pourrait être adoptée pour la gestion des colonies de puffins du Pacifique, car plusieurs colonies sont encore présentes dans les falaises du sud de l'île de La Réunion (A. Choeur, observation personnelle). Cependant, pour le gecko vert de Manapany, le design de BACI semble difficilement envisageable, car il ne reste que très peu de populations dans les falaises littorales du sud de l'île (< 7 populations) dont certaines peu accessibles (bord de falaises), et la grande majorité est proche de l'extinction avec des effectifs extrêmement bas (< 30 individus pour la plupart des populations) (M. Sanchez 2021, communication personnelle). La conservation de cette espèce dans les falaises littorales doit passer par une gestion intensive en agissant sur le maximum de menaces identifiées et présumées, ainsi que sur l'ensemble des populations encore présentes. Les mesures de gestion

doivent être couplées à un suivi diachronique rigoureux des populations pour quantifier et ajuster les actions mises en place.

Dans la suite de ce chapitre, j’aborderai les prescriptions de gestion émanant de mon travail de thèse pour conserver les populations de geckos verts de Manapany et de puffins du Pacifique (prescriptions résumées dans le **Tableau 4.1**). Le budget et les moyens humains attribués à la conservation de la biodiversité étant limités (IUCN 2010c; Arponen 2012), j’ai hiérarchisé ces prescriptions par ordre de priorité en fonction du niveau d’urgence (délais dans la mise en place de l’action) et des impacts positifs attendus (**Tableau 4.1**). J’ai aussi indiqué des périodes de l’année à cibler pour mener les prescriptions dans le cas où une action continue ne serait pas possible. L’ensemble des prescriptions qui sera évoquée fait l’objet de fiches actions dans le PNA (Sanchez and Caceres 2019) et/ou le PDC (Faulquier et al. 2017) en faveur des espèces cibles (voir **Tableau 4.1**). Ce travail de thèse a permis de mettre en place de nombreux indicateurs de suivis de la biodiversité sur la base de protocoles standardisés (**Figure 4.6**) qui devront être maintenus et étendus, parallèlement aux actions de conservation. Les indicateurs pressentis seront présentés à la fin de chaque prescription.

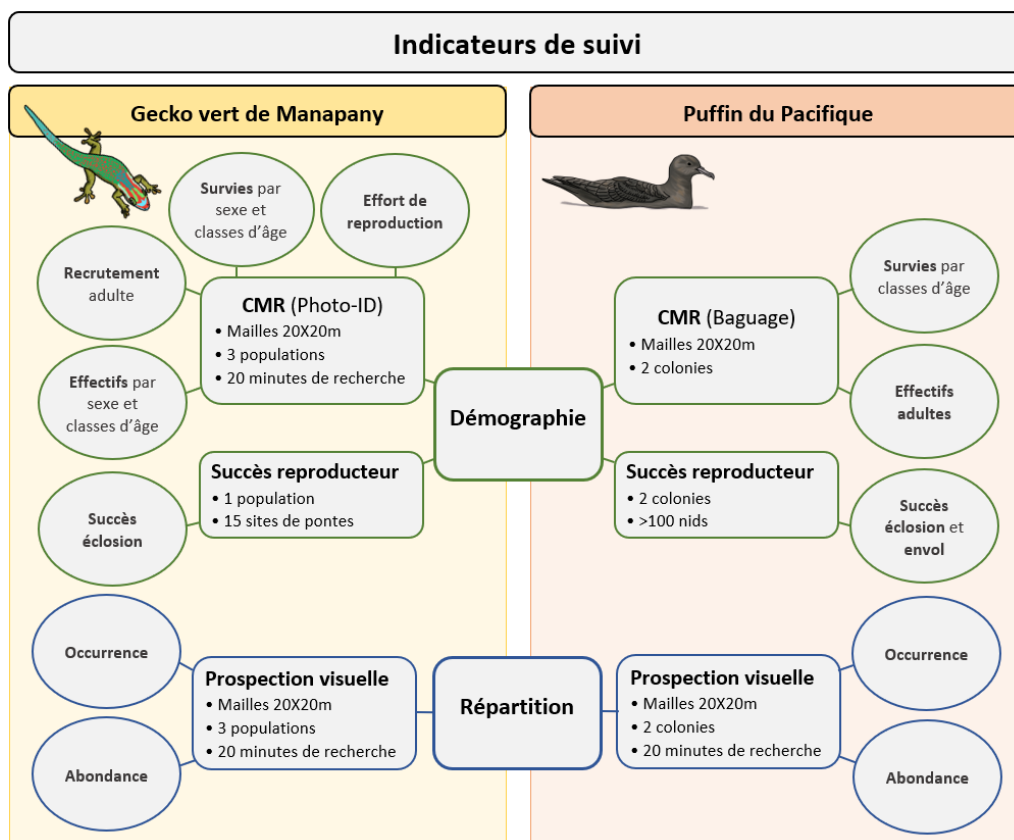













Figure 4.6 : Indicateurs de suivi (cercles) des populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et de puffins du Pacifique (*Ardenna pacifica*) entrepris durant cette thèse dans les falaises littorales de Petite-Île et méthodes utilisées (rectangles).

Tableau 4.1 : Synthèse des principales prescriptions de gestion, émanant des travaux de recherche de cette thèse, pour la conservation de la faune patrimoniale des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion. Période de l'année : période à cibler en priorité.

Cible	Action	Méthode	Zone	Période de l'année	Fréquence	Action PNA/PDC*	Priorité
	Élevage transitoire	Exo-terrariums <i>ex-situ</i>	Populations de geckos	Continue	Continue	PNA 4.4	1
	Contrôle de chats errants	Cages mécaniques, <i>camera-traps</i>	Grande Anse et élargir à l'ensemble des falaises	Juin-août (intense) puis continue (ciblé)	Continue	PNA 4.3 PDC 5.1	1
	Contrôle des micromammifères	Cages mécaniques, A24, rodenticides	Populations de geckos	Août-avril	Annuelle	PNA 4.3	1
			Colonies de puffins	Novembre-avril	Annuelle	PDC 5.2	1
	Gestion des déchets alimentaires	Poubelles fermées, sensibilisation (porte à porte, flyers, réseaux sociaux, événements)	Grande Anse et élargir à l'ensemble des falaises	Continue	Continue	PDC 5.5	1
	Contrôle des oiseaux terrestres	Pièges appelants, tir à la carabine	Populations de geckos	Avril-juillet	Annuelle	PNA 4.3	1
	Stérilisation et identification des chats domestiques	Sensibilisation (porte à porte, flyers, réseaux sociaux, événements)	Grande Anse et élargir à l'ensemble des falaises	Continue	Continue	PDC 5.3	1
	Monitoring des populations	Suivi démographique (CMR, succès reproducteur, ...), répartition (site-occupancy)	Populations de geckos et colonies de puffins	Continue	Continue	PNA 5.1 et 5.4 PDC 3.1 et 7.	1
	Enclos anti-prédateurs	Enclos	Falaises face à la Petite-île	–	Continue	PNA 4.1 PDC 5.8	1
	Lutte contre les pestes végétales et replantation de la flore native	Lutte mécanique	Populations de geckos et colonies de puffins	Continue avec lutte intense en fin de saison humide	Continue	PNA 4.2 PDC 5.6	2
	Sensibilisation des usagers aux problématiques de conservation	Panneaux, flyers, événements, réseaux sociaux	Grande Anse et élargir à l'ensemble des falaises	Continue	Continue	PNA 3.3 PDC 6.	2
	Expérimentations de sites de pontes/nids artificiels	Structures rocheuses artificielles, vocalisations d'oiseaux marins	Populations de geckos et colonies de puffins	Août (mise en place)	–	PNA 4.4	3

* PNA : Plan National d'Actions 2020-2029 en faveur des geckos verts de l'île de La Réunion (Sanchez and Caceres 2019) ; PDC : Plan Directeur de Conservation en faveur des puffins de l'île de La Réunion 2018-2027 (Faulquier et al. 2017).

4.3.2. Gestion des prédateurs introduits

4.3.2.1. Les chats

Une régulation du nombre de chats est nécessaire dans les falaises littorales de Petite-Île, en particulier sur le site de Grande Anse qui abrite une densité importante de ce prédateur à proximité de la plus grande colonie de puffins du Pacifique connue de l'île et de populations de geckos verts de Manapany. La mise en évidence d'une différence d'impact entre les chats errants (prédation directe) et domestiques (impact indirect par l'alimentation de la population de chats errants) sur l'avifaune marine (**Chapitre 3-1**) permet de mettre en place des prescriptions de gestion optimales sur le site de Grande Anse en termes d'efficacité et d'acceptation sociale (Dias et al. 2017). Il n'est pas nécessaire de procéder à une régulation des chats domestiques, mesures qui auraient probablement été très difficilement acceptées par la population locale. Par contre, la régulation des chats errants doit être une priorité. Sur les grandes îles habitées comme La Réunion (2 512 km²), l'éradication totale des chats est impossible. Une solution est de réaliser des contrôles de chats sur une petite zone afin de diminuer localement la densité en dessous d'un seuil limite de façon à ce que l'impact de la population résiduelle soit négligeable (Doherty et al. 2017).

Des opérations de contrôle ont ainsi été initiées en 2015 par l'UMR ENTROPIE et reprises à partir de 2018 par l'association AVE2M. Le contrôle de chats mené en 2018 et 2019 a mené à une collaboration entre gestionnaires et chercheurs pour suivre et optimiser cette action de gestion (**Chapitre 3-2**). Plusieurs échanges ont permis de concevoir les protocoles de captures (notamment grâce aux données acquises par le suivi GPS des chats, **Chapitre 3-1**) et mettre en place un suivi rigoureux par *camera-traps*. Le *monitoring* de cette opération pilote couplé à l'étude de l'écologie spatiale des chats offre des informations précieuses pour guider localement les actions de contrôle sur Grande Anse et réduire efficacement les densités de chats errants (Moseby et al. 2009; Bengsen et al. 2011, 2012; Palmas et al. 2020).

Prescriptions pour le contrôle de chats errants sur Grande Anse

(i) **Méthode** Le contrôle doit être réalisé avec des cages mécaniques (exemple : Tomahawk 106 Live-Trap ; Tomahawk, WI, USA) au vu de la proximité des habitations et de la fréquentation du site. Les cages doivent être vérifiées quotidiennement et appâtées à l'aube et au crépuscule durant les pics d'activité des chats.

(ii) **Emprise spatiale** Les cages doivent être positionnées près des sources de déchets alimentaires (restaurants, hôtel) et à proximité des chemins (notamment ceux menant à la

zone urbaine) qui sont des zones de forte activité. Les dispositifs de piégeages doivent de plus être placés sur les colonies d'oiseaux marins afin de cibler les potentiels chats spécialistes fréquentant moins les zones fortement anthropisées (nommés « *semi-feral cats* » dans le **Chapitre 3-1**). Les cages ne devraient pas être espacées de plus de 458m, représentant le diamètre moyen d'un domaine vital de chats errants. Le nombre de cages doit être ajusté en fonction des moyens humains et financiers, mais devrait être supérieur à 36 cages/km². En effet cette densité de cages a permis de réduire significativement les densités de chats lors de l'opération pilote, mais était cependant insuffisante car de nombreux chats étaient encore présents après sept mois de contrôle. Le nombre de cages pourra être ajusté en fonction de l'abondance des chats encore présents, information pouvant être obtenue par un suivi par *camera-traps* (voir ci-après).

(iii) Emprise temporelle Une régulation intense doit être réalisée de juin à août afin de réduire les densités de chats avant l'arrivée des puffins du Pacifique sur les colonies (**Tableau 4.2**). En début de saison de reproduction (août à octobre), les oiseaux sont extrêmement vulnérables car ils prospectent et paradent (avec vocalisations) à terre en dehors des nids et sont donc des proies faciles (Bonnaud et al. 2009). Cette période correspond aussi aux vacances scolaires, propices à l'augmentation des déchets alimentaires attirant les chats pendant cette phase critique pour les puffins du Pacifique. Une faible densité de chats durant cette période est très importante pour réduire la prédation sur les adultes qui présentent une forte valeur reproductive et sont les clefs de voute de la dynamique démographique pour ces espèces longévives à faible taux de reproduction (Weimerskirch 2002). L'effort de capture peut ensuite diminuer tout au long de la saison de reproduction en fonction des abondances de chats, mais doit impérativement être continu. En effet, la zone de Grande Anse est sujette à de forts taux d'immigration de chats, et nous avons observé des augmentations importantes en seulement trois mois après l'arrêt des opérations de contrôle (+60 %).

(iv) Suivi des abondances Un contrôle continu est extrêmement contraignant logistiquement et financièrement (Venning et al. 2021). Pour rendre le contrôle plus soutenable sur le long terme, une solution serait de moduler l'effort de capture en fonction des densités de chats. Pour ce faire, nous avons montré que l'utilisation de *camera-traps* et d'indices d'abondance comme le GI ou le TCUE sont des méthodes efficaces et simples pour suivre les densités de chats. Ces indices devraient par ailleurs être utilisés pour quantifier la réussite des opérations de contrôle, à défaut du nombre de chats capturés qui est souvent utilisé comme indicateur,

mais qui n'est pas corrélé aux densités de chats. Nous recommandons l'utilisation de *camera-traps* GSM afin d'avoir des données transmises en direct et réduire le temps alloué à télécharger les données sur le terrain (Wong and Kachel 2016). Les données de *camera-traps* sont aussi précieuses afin de spécifier l'emplacement des cages et augmenter les taux de capture, car nos résultats montrent que les chats ont des habitudes et ont tendance à repasser aux mêmes endroits.

Tableau 4.2 : Proposition de calendrier annuel et méthodes de lutte contre les prédateurs exotiques sur les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion selon la phénologie de la reproduction du puffin du Pacifique (*Ardena pacifica*) et du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*). Ecl. : éclosion ; Pon. : ponte ; Prod. œufs : production des œufs.

Phénologie et actions	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Méthode	Zone
Reproduction du puffin du Pacifique	Ecl.	Élevage	Envol					Prospection			Pon.	Inc.	–	–
								Prod. œufs						
Reproduction du gecko vert de Manapany											Ponte		–	–
	Éclosion										Éclosion			
Contrôle des chats			Ciblé				Intense				Ciblé		Cages et <i>camera-traps</i>	Puffin et gecko
Contrôle des micromammifères													Rodenticides, A24, pièges mécaniques	Puffin et gecko
Contrôle des passereaux exotiques													Pièges appelants Tir à la carabine	Gecko

Afin que les opérations de contrôle de chats soient efficaces et soutenables sur le long terme, il est aussi primordial d'agir sur les sources sous-jacentes de la menace (Williams et al. 2020). Premièrement, réduire la ressource alimentaire accessible aux chats est une priorité. Des poubelles fermées et l'interdiction de nourrir les chats devraient être des mesures à instaurer. Étant donné qu'une diminution soudaine de la disponibilité des ressources peut entraîner une augmentation temporaire de la pression de prédation sur les proies indigènes (Yirga et al. 2012; Shionosaki et al. 2016), il est important que la réduction des déchets alimentaires et les actions de contrôle de chats soient réalisées simultanément. Deuxièmement, une stérilisation de l'ensemble des chats domestiques à proximité du site est nécessaire pour éviter les portées non désirées et les abandons. L'identification des chats domestiques (puce, tatouage) est aussi recommandée afin d'éviter toute régulation d'animaux domestiques, même si au vu de leurs déplacements, il y a peu de chance qu'ils soient capturés (aucun chat pucé ou tatoué n'a été

capturé sur l'ensemble de l'étude). La réduction de l'impact des chats sur la faune native des falaises littorales de Petite-Île passe ainsi inévitablement par l'intégration de l'ensemble des utilisateurs de la nature (gestionnaires, touristes, résidents, gérants des restaurants et de l'hôtel). Cette synergie pourrait être impulsée par des campagnes de sensibilisation basées sur les résultats des études scientifiques menées. Cette communication pourrait alors avoir des répercussions positives sur la biodiversité, mais aussi dynamiser l'attrait touristique du sud sauvage qui est aujourd'hui trop peu mis en valeur.

La réduction de l'impact des chats ne devrait pas exclusivement se focaliser sur le site de Grande Anse mais être étendue à l'ensemble des falaises de Petite-Île. Dans les falaises éloignées de Grande Anse, les densités de chats sont très probablement moins élevées, mais les individus présents pourraient avoir un plus fort impact étant donné la moindre disponibilité en ressources alimentaires anthropiques. Quelques contrôles ciblés diminueraient probablement rapidement la présence de ces chats.

Afin de quantifier les effets des prescriptions de gestion visant à diminuer l'impact des chats, les indicateurs à suivre devraient inclure (i) pour les puffins du Pacifique : les densités et zones d'occurrence des nids, le succès d'éclosion des œufs, le succès à l'envol des poussins et les survies par classe d'âge, et (ii) pour le gecko vert de Manapany : les survies par classe d'âge, le recrutement adultes et les abondances (*Figure 4.6*).

4.3.2.2. *Les micromammifères*

Les actions de contrôle des prédateurs devraient aussi cibler les rats, musaraignes et souris au vu de leurs impacts avérés et potentiels sur la faune et la flore indigène. Un contrôle multispécifique des rats et des souris pourrait être entrepris avec des rodenticides anticoagulants n'ayant pas d'impact sur la biodiversité native présente sur notre site d'étude (Hoare and Hare 2006; Howald et al. 2007). Les musaraignes, principalement insectivores, devraient faire l'objet de capture à l'aide de pièges mécaniques (exemple piège INRA-BTT). De nouveaux types de pièges automatiques (Goodnature A24) sont maintenant disponibles et pourraient aussi être une solution pour un contrôle de ce cortège de micromammifères, mais leur efficacité est encore sujette à débat (Peters et al. 2014; Shiels et al. 2019; Bogardus and Shiels 2020). Au vu des petits domaines vitaux de ces prédateurs (Pickard 1984; Russell et al. 2011; Nakamoto and Nakanishi 2013), les contrôles devraient être ciblés sur les colonies d'oiseaux marins et sur les populations de geckos verts de Manapany. Nos travaux montrent des périodes de fortes vulnérabilités de la faune native vis-à-vis de ces micromammifères pouvant être ciblées. Le

contrôle devrait être intensifié d'août à avril sur les populations de geckos verts de Manapany, lorsque les individus sont proches du sol et en phase de reproduction (**Tableau 4.2**).

Sur les colonies de puffins du Pacifique, le contrôle doit être mené durant la phase d'incubation et d'élevage (entre novembre et avril) (**Tableau 4.2**), au vu de l'impact connu de certains de ces prédateurs sur les œufs, les poussins, et les adultes couvant les œufs (Angel et al. 2009; Harper and Bunbury 2015; Ringler et al. 2015). Des actions de contrôle ont commencé à être entreprises dans les falaises de Petite-Île avec différentes méthodes (A24, rodenticides, pièges mécaniques) (Gérard and Sanchez 2018; NOI 2021 données non publiées), et devraient être couplées avec le suivi des densités des prédateurs (*via* des approches de CMR spatialisé notamment) (Efford et al. 2009) pour quantifier l'efficacité respective des méthodes.

Afin de quantifier les effets des prescriptions de gestion visant à diminuer l'impact des micromammifères, les indicateurs à suivre devraient inclure (*i*) pour le puffin du Pacifique : les densités et zones d'occurrence des nids, le succès d'éclosion des œufs, le succès à l'envol des poussins et les survies par classe d'âge et (*ii*) pour le gecko vert de Manapany : la survie et les effectifs par classe d'âge, le taux de recrutement et le succès d'éclosion des œufs (**Figure 4.6**).

4.3.2.3. Clôtures à l'épreuve des prédateurs

L'ensemble des actions de gestion envers les mammifères exotiques évoquées reposent sur un contrôle continu qui doit être soutenu sur le long terme. Une autre alternative consiste à mettre en place des barrières à l'épreuve des mammifères exotiques (**Figure 4.7**) autour des sites à forts intérêts biologiques où les prédateurs seront par la suite éradiqués (Burns et al. 2012). Ces exclos sont particulièrement utilisés à Hawaii, en Nouvelle-Zélande et en Australie (Hayward and Somers 2012), où ils ont montré leur efficacité pour protéger la biodiversité (Burns et al. 2012; Tanentzap and Lloyd 2017). L'installation et l'entretien de barrières anti-prédateurs sont extrêmement coûteux, mais peuvent s'avérer plus rentables et efficaces à long terme que des contrôles répétés pour conserver la biodiversité (Dickman 2012; Young et al. 2013). Ces dispositifs peuvent cependant être perçus comme « une mise sous cloche » de la nature apportant des problèmes d'acceptation sociale (Burns et al. 2012). Dans les falaises de Petite-Île, des barrières anti-prédateurs ne pourraient pas être installées sur le site de Grande Anse au vu de la fréquentation du site. Mais, ces exclos sont envisageables à des endroits plus reculés sur le littoral qui sont peu fréquentés par l'homme, et disposant d'un contexte géographique adapté (falaises bordées par la mer). Une zone pressentie est la portion de falaises faisant face à la Petite-Île, qui abrite les deux populations de geckos verts de Manapany étudiées dans cette thèse, des zones de restauration de l'habitat entrepris depuis 2012 avec un couvert en

flore indigène assez élevée (dont plusieurs espèces végétales menacées : *Obetia ficifolia*, *Euphorbia viridula*, ...), de nombreux nids de puffins du Pacifique et quelques nids de paille-en-queue à brins blancs. La suppression des prédateurs exotiques pourrait favoriser la régénération de l'habitat natif suite aux travaux de restauration, mais aussi mener à des conditions optimales pour la translocation de geckos verts de Manapany et la mise en place de colonies artificielles pour le puffin du Pacifique (voir §4.3.3. *Restauration multispécifique de l'habitat* et §4.3.4. *Élevage transitoire de geckos*). On pourrait aussi espérer la nidification sur les falaises de nouvelles espèces d'oiseaux marins fréquentant la zone d'étude (ex. : le paille-en-queue à brins rouges, *Phaethon rubricauda*). D'autre part, ces exclos ne sont pas antagonistes avec l'accueil du public et pourraient permettre de sensibiliser le public sur les enjeux de conservation (Sanchez and Caceres 2019), avec par exemple la création d'un sentier littoral. Cet accueil du public doit cependant reposer sur des études d'impacts préalables et être encadré afin de ne pas avoir d'effet délétère sur la biodiversité native (ex. : piétinement de la flore, dérangement des colonies d'oiseaux marins, destruction des sites de pontes, ...).



Figure 4.7 : Barrières multi-prédateurs installées sur la pointe de Ka'ena de l'île d'Oahu (Hawaii, USA) permettant de protéger des colonies d'oiseaux marins (*P. immutabilis*, *A. pacifica*) et la flore native (ex.: *S. tomentosa*, *C. celastroides*). Photos issues de Young et al. (2012).

4.3.2.4. Les passereaux exotiques

La réduction des abondances de Martins tristes et Bulbuls orphées devrait être entreprise dans les sites où subsistent des populations de geckos verts de Manapany. Ces opérations devraient être conduites principalement durant l'hiver austral quand les geckos sont particulièrement exposés à la prédation aviaire (**Tableau 4.2**). Des pièges avec un appelant (type pièges FDGDON à 8 trappes) (**Figure 4.8**) et le tir direct à la carabine ont commencé à être

utilisés depuis 2019. Les pièges appelants semblent faire leur preuve sur le Bulbul orphée (110 individus capturés depuis 2019) mais sont inefficaces sur les Martins tristes qui sont uniquement abattus à la carabine (Sanchez and Choeur 2020a, NOI 2021 données non publiées). Couplés à ces opérations, les arbres fruitiers exotiques comme les papayers (*Carica papaya*), source de nourriture et attirant ces passereaux exotiques, devraient être systématiquement coupés.

Les suivis des survies des geckos par classe d'âge, des effectifs, des taux de recrutement et du succès d'éclosion des œufs aideront à quantifier l'impact de ces opérations de contrôle d'oiseaux exotiques sur la dynamique des populations de *P. inexpectata* (**Figure 4.6**).



Figure 4.8 : Pièges avec appelants de type FDGDON à 8 trappes pour la capture des Bulbuls orphées (*Pycnonotus jocosus*) installées dans un habitat à geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) sur le littoral sud de l'île de La Réunion. Un oiseau appelant est placé au milieu de la cage afin d'attirer ses congénères qui iront se nourrir des appâts placés dans les cages périphériques. Un système de trappe à ressort vient alors capturer les individus. Crédit photo : Choeur Arthur.

4.3.3. Restauration multispécifique de l'habitat

4.3.3.1. Restauration de la végétation

Les travaux sur les habitats du puffin du Pacifique et du gecko vert de Manapany permettent de mieux comprendre les besoins écologiques de ces espèces pour mettre en œuvre une restauration de l'habitat multispécifique dans les falaises de Petite-Île. Dans les falaises étudiées, le gecko vert de Manapany est inféodé à la végétation indigène et quelques « *exotic palm species* » (notamment le choca vert) pour se nourrir, répondre à ses besoins thermiques et trouver des abris. Les femelles utilisent aussi des blocs rocheux exposés au soleil comme site de pontes et pour remplir leur stock de calcium nécessaire à la formation de la coquille des œufs (Gardner 1984; Osadnik 1984). Le puffin du Pacifique est quant à lui moins exigeant vis-à-vis de la végétation. Ces oiseaux sélectionnent des sites de reproduction principalement en fonction de facteurs abiotiques (notamment les blocs rocheux) pour nicher dans des cavités en colonie tout en évitant les arbustes exotiques bas ($\geq 70-300 >$ cm de hauteur) qui bloquent l'accès aux nids et les sols très compacts ne permettant pas de creuser les terriers.

La restauration de la végétation devrait être orientée vers la lutte contre les espèces exotiques et la replantation d'espèces favorables au gecko vert de Manapany. Au vu de la capacité de dispersion réduite des geckos, la restauration devrait se focaliser dans et à proximité des populations de geckos, et s'efforcer de créer des corridors de végétation indigène entre les différentes populations. Les projets de restauration devraient aussi être conduits prioritairement dans et autour des colonies de puffins du Pacifique au regard de l'importance de l'attractivité sociale dans le processus de sélection d'habitat de cette espèce. Les fourrées à chocas qui sont utilisées par les geckos pourront être conservées, mais leur expansion doit être contrôlée car c'est une plante extrêmement invasive (Fenouillas et al. 2021) qui peut obstruer l'accès des nids des oiseaux marins, et qui rentre en compétition avec la végétation indigène pour le substrat et l'ensoleillement. L'effort de lutte doit cibler tout particulièrement la végétation exotique à proximité des nids d'oiseaux marins (terriers creusés, cavités naturelles sous les blocs rocheux et dans la roche) et la flore exotique couvrant les blocs rocheux ensoleillés pouvant être des sites de pontes favorables aux geckos.

Une intention particulière doit aussi être portée sur la composante structurelle de l'habitat et la diversité spécifique de plantes utilisée lors des actions de restauration. Premièrement, les geckos verts de Manapany ont besoin d'un milieu présentant plusieurs strates végétales avec une structure complexe (ex. : réseau de branches de vacoa) offrant une hétérogénéité thermique élevée pour répondre à la variation saisonnière des conditions

abiotiques (chaleur, ensoleillement notamment) (**Chapitre 2-2**). Cette hétérogénéité thermique du milieu peut être importante, car les populations reliques de geckos se trouvent probablement dans une niche écologique thermique non optimale. Les populations actuelles sont acculées sur le bord de la falaise où les conditions d'ensoleillement (faible durée d'ensoleillement journalier due au relief escarpé des falaises), la température, l'humidité, la salinité peuvent être non optimales. Historiquement, les anciennes zones d'occupation étaient probablement situées à des altitudes plus élevées (Sanchez et al. 2009) et les populations actuelles persistent dans le peu d'habitat indigène littoral encore présent. De plus, le changement climatique pourrait conduire à une dégradation des conditions abiotiques (augmentation des températures, sécheresse) sur l'aire de répartition actuelle du gecko vert de Manapany (Météo France 2015) et impacter plus fortement les populations dont l'habitat présente une faible hétérogénéité thermique. Deuxièmement, les geckos ont aussi besoin de plantes ligneuses (ex. : vacoa, latanier) assez développées fournissant des cavités et des ressources florales, mais aussi d'arbustes présentant des fleurs pour se nourrir et diversifier leurs ressources alimentaires (ex. : saliette, manioc bord de mer, ...). Un habitat constitué uniquement d'une strate arbustive basse indigène monospécifique ne sera pas favorable pour le gecko vert de Manapany. À titre d'exemple, les milieux récemment restaurés, et dépourvus de strate végétale ne dépassant pas cinq mètres, sont très peu utilisés par les geckos (A. Choeur, observation personnelle). En bref, pour être favorable aux geckos verts de Manapany, le milieu restauré devrait être constitué d'une diversité spécifique d'espèces indigènes élevée et de strates végétales variées avec une structure 3D complexe (**Figure 4.9**). Ceci passe par la plantation d'une palette d'espèces végétales variées (*Pandanus utilis*, *Psiadia retusa*, *Scaevola taccada*, *Latania lontaroides*, ...) de manière successive pour avoir différentes strates végétales, et en commençant par les espèces pouvant former les strates hautes (*Pandanus utilis*, *Latania lontaroides*, ...).

La lutte contre les pestes végétales aura probablement des effets bénéfiques immédiats pour les puffins du Pacifique. Cependant, pour les geckos, la restauration de l'habitat aura des effets favorables retardés de plusieurs années. En effet, les plantes indigènes ont une croissance lente, et plusieurs années sont nécessaires pour obtenir un habitat convenable comprenant une amplitude thermique élevée, des sites d'ensoleillement, de la nourriture et des cavités (ex. : plus de sept ans pour *P. utilis* ; M. Sanchez 2021, communication personnelle). L'effet bénéfique différé de la restauration de l'habitat doit être pris en compte dans les stratégies de conservation pour le gecko vert de Manapany. Compte tenu du déclin rapide des populations, des mesures de conservation efficaces à court terme sont nécessaires, simultanément à la restauration de l'habitat qui sera bénéfique à long terme.



Figure 4.9 : *Exemple de formations végétales favorables pour le gecko vert de Manapany (Patche B dans le Chapitre 1-1 et 2-2) constituées d'une structure 3D complexe (notamment avec le réseau de branches de Vacoa, Pandanus utilis, et les différentes strates végétales) et plusieurs espèces indigènes (P. utilis et Scaevola taccada ainsi que Psiadia retusa qui n'est pas visible sur les photos). Cet habitat offre une hétérogénéité thermique élevée avec plusieurs sites d'ensoleillement, des cavités sur les troncs de Vacoa, des ressources floristiques (S. taccada, P. utilis, P. retusa), en fruits (P. utilis) et en arthropodes (sur les fruits de Vacoa et proches des puits d'eau dans les corolles des feuilles de Vacoa). Des blocs rocheux sont également présents offrant des sites de thigmothermie et plusieurs cavités de pontes. Crédit photo : Choeur Arthur.*

Une inquiétude que nous avons dissipée par nos travaux était le potentiel rôle bénéfique des plantes exotiques comme abris et isolant thermique pour les nids de puffins (Stokes and Boersma 1998; Hamer et al. 2002). Nos résultats montrent que les puffins du Pacifique peuvent nicher aussi bien dans des zones avec un fort couvert végétal (sauf les arbustes bas exotiques) que des zones complètement ouvertes, sans que cela n'impacte les performances de la reproduction. La réduction du couvert végétal par la coupe des pestes végétales n'aura donc probablement pas d'impact négatif pour ces oiseaux.

Un élément important à prendre en compte lors de la lutte contre les pestes végétales dans les falaises de Petite-Île est le taux de régénération et la croissance rapide de ces plantes. Par exemple, un milieu initialement couvert par une strate arbustive haute exotique mise à nue

dans le cadre d'un chantier de restauration écologique sera dans les quelques mois suivants recouvert d'une strate arbustive basse extrêmement dense. Ceci pourrait rendre le milieu défavorable pour la reproduction des oiseaux marins alors qu'il l'était initialement (voir **Figure 4.10** montrant un exemple de recolonisation rapide des pestes végétales sur des zones d'occurrence de puffins du Pacifique). Ainsi, il est primordial de prévoir une fréquence élevée de lutte contre les pestes végétales dans les projets de restauration de l'habitat. Ceci peut être extrêmement long avant que la végétation native puisse offrir une couverture suffisante avec la présence d'une litière indigène hermétique empêchant la ré-invasion des pestes végétales (exemple **Figure 4.11**). La restauration de l'habitat doit ainsi être menée sur des projets à long terme pour être bénéfique.



Figure 4.10 : Photographies du milieu quelques mois (A) et trois ans (B) après la lutte contre les espèces végétales exotiques envahissantes montrant la forte capacité de régénération de ces dernières dans les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion. Crédit photo : Choeur Arthur.



Figure 4.11 : Relique de végétation native (patche B dans le **Chapitre 1-1** et **2-2**) avec la présence d'une litière indigène hermétique (feuille de *Pandanus utilis*) empêchant la ré-invasion des pestes végétales. Crédit photo : Choeur Arthur.

Les effets de la restauration de la végétation pourraient être quantifiées (i) pour le puffin du Pacifique par le *monitoring* des densités des nids et des zones d'occurrence, et (ii) pour le gecko vert de Manapany par le *monitoring* des effectifs et survie par classe d'âge, du recrutement, du succès d'éclosion des œufs, du nombre de sites de pontes dans les populations et des zones d'occurrences (**Figure 4.6**).

4.3.3.2. Dispositifs artificiels de ponte

La caractérisation des nids de puffins du Pacifique et des sites d'oviposition de geckos verts de Manapany offre maintenant la possibilité d'initier la mise en place de dispositifs artificiels de ponte pour ces deux espèces (**Chapitre 2**). Les terriers artificiels sont un moyen de plus en plus répandu pour augmenter la qualité des habitats de reproduction ou reconstituer une colonie d'oiseaux marins. Ces dispositifs ont fait leurs preuves dans plusieurs programmes de gestion pour augmenter les densités de nids, les zones d'occurrences, et le succès reproducteur d'espèces de Procellariiformes (Bolton et al. 2004; Carlile et al. 2012; Libois et

al. 2012; Madeiros et al. 2012; Gummer et al. 2015; Bourgeois et al. 2015). La présence de cavités naturelles et de congénères (attraction sociale) sont des éléments déterminants pour l'établissement des colonies de puffins du Pacifique sur les falaises littorales de Petite-Île (**Chapitre 2-1**). La mise en place de terriers artificiels couplée à des vocalisations artificielles via des haut-parleurs pourrait ainsi permettre d'augmenter les densités de nids, étendre les colonies, et créer de nouvelles colonies (Podolsky and Kress 1989; Bourgeois et al. 2015). Les descriptions des nids et des variables de l'habitat ayant une influence sur les performances de la reproduction seront des informations capitales pour définir l'emprise spatiale des emplacements et concevoir les terriers artificiels. Les terriers artificiels devraient être conçus de manière à rendre inaccessible le contenu du nid aux prédateurs (avec la présence de tunnel par exemple) et placés sur des pentes abruptes afin d'augmenter les performances de la reproduction en diminuant la pression de prédation (**Chapitre 2-1**). De plus, ces terriers artificiels seront stables et pourraient réduire la mortalité causée par les effondrements des terriers creusés liés à la fréquentation humaine des colonies et aux éboulements assez fréquents dans ces falaises.

Pour les geckos insulaires arboricoles, les sites de pontes artificiels sont recommandés pour dynamiser les populations (Ineich 2010; Augros et al. 2017), mais restent encore peu utilisés dans les programmes de conservation (voir cependant Sanchez 2012; Sanchez and Gérard 2017). Ces dispositifs pourraient permettre d'augmenter la reproduction, diminuer la prédation des œufs, et augmenter l'attractivité des habitats restaurés (Ineich 2010; Sanchez 2012; Augros et al. 2017; Sanchez and Gérard 2017). Dans les populations de *P. borbonica* sur l'île de La Réunion, plusieurs dispositifs artificiels sous forme de tubes en bois, plastiques, ou plexiglas transparents, ont été installés, et les femelles les ont rapidement utilisés comme site de pontes et/ou comme abris (Sanchez 2012; Sanchez and Gérard 2017). Cependant, ces nichoirs artificiels rencontrent moins de succès dans les populations de geckos verts de Manapany. Entre 2018 et 2020, j'ai installé dix-sept de ces dispositifs à proximité de sites de pontes naturels et sur différents supports (*P. utilis*, roche et *F. foetida*), mais aucun n'a été utilisé (**Figure 4.12**). D'après la caractérisation des sites de pontes de *P. inexpectata* dans les falaises littorales de Petite-Île (**Chapitre 2-2**), nous recommandons plutôt la mise en place de dispositifs artificiels de pontes rocheux (voir par exemple Webb and Shine 2000, pour le déploiement de roches artificielles comme abris thermiques dans les populations de *Oedura lesueurii* en Australie). La description des sites de pontes réalisée dans notre étude sera très utile pour orienter leur construction (ex. : taille de l'entrée, profondeur de la cavité, ... ; **Chapitre 2-2**). L'ouverture des cavités de pontes artificielles devrait être réduite afin de minimiser les

détections par les prédateurs et orientée face au soleil. On peut aussi envisager de mouler (à l'aide une mousse expansive) les sites de pontes utilisés par les femelles pour correspondre parfaitement aux dimensions des infructuosités naturelles. Les températures d'incubation des sites artificiels pourraient par ailleurs être contrôlées (voir par exemple Webb and Shine, 2000) afin de favoriser la production de femelles (température $<32^{\circ}\text{C}$; Gamble 2010; Berghof 2014) et rétablir l'équilibre du sex-ratio (actuellement fortement biaisé en faveur des mâles) (Chu et al. 2008; Mitchell and Janzen 2010). Ceci pourrait être bénéfique pour la dynamique de population, car les femelles ont une valeur reproductive importante (**Chapitre 1-1**).



Figure 4.12 : Exemple de dispositif artificiel de pontes (tube en plastique opaque) placé dans une population de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) du sud de l'île de La Réunion (Patche B dans le **Chapitre 1 et 2**) juste au-dessus de la plus grande cavité de pontes identifiée (site 1A dans le **Chapitre 1-2**). Crédit photo : Choeur Arthur.

En bref, on pourrait alors imaginer la création de dispositifs rocheux artificiels bénéfiques aux deux espèces. Cette configuration a déjà été observée en milieu naturel dans les falaises de Petite-Île (**Figure 4.13**). L'infructuosité du plus grand site de pontes de geckos verts de Manapany identifiée (site de pontes 1A dans le **Chapitre 1-2**) était située sur un bloc rocheux qui a abrité à sa base, la reproduction d'un couple reproducteur de puffins du Pacifique durant trois saisons de reproduction (2018-2021).

Les effets des dispositifs artificiels de pontes pourraient être quantifiés (i) pour le puffin du Pacifique par la comparaison du succès d'éclosion des œufs et du succès à l'envol des poussins entre les nids naturels et artificiels et par le *monitoring* des zones d'occurrences, des densités de nids et l'occupation des nids artificiels mis en place, et (ii) pour le gecko vert de Manapany par le *monitoring* du taux d'occupation des dispositifs artificiels, la comparaison du succès d'éclosion entre les sites naturels et artificiels, l'estimation du sex-ratio du recrutement adultes, des effectifs, du recrutement, et de l'effort de reproduction (**Figure 4.6**).

Enfin, un dernier point important sur lequel j'aimerais terminer est que si les moyens de conservation sont limités, la restauration de l'habitat ne devrait pas être une orientation prioritaire à court terme pour les falaises de Petite-Île. En effet, les populations de geckos verts de Manapany et de puffins du Pacifique sont en déclin, sont loin d'avoir atteint leur capacité de charge, et plusieurs zones favorables sont aujourd'hui inoccupées (A. Choeur, observation personnelle). Des actions d'urgences à forts bénéfices immédiats (ex. : lutte contre les prédateurs, élevage) doivent être conduites en priorité.



Figure 4.13 : Bloc rocheux avec des cavités de pontes de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) (flèche rouge : site 1 dans le **Chapitre 1-2**) abritant à sa base un nid de puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*) (flèche blanche) sur le littoral sud de l'île de La Réunion. Crédit photo : Choeur Arthur.

4.3.4. Un élevage transitoire comme solution d'urgence pour sauver les populations de geckos verts de Manapany

4.3.4.1. Genèse et objectifs du projet d'élevage

Comme nous l'avons vu, les deux plus grandes populations de geckos verts de Manapany en milieu non urbanisé connaissent un déclin rapide depuis 2016, avec de fortes probabilités d'extinction dans les vingt prochaines années si aucune mesure de conservation efficace n'est mise en place. Notre travail a permis d'expliquer les mécanismes démographiques responsables de ce déclin (absence de recrutement liée à une survie des jeunes geckos extrêmement réduite, faible survie des adultes en particulier des femelles et sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles), mais les perturbations biotiques et abiotiques sous-jacentes (ex. : prédation, conditions climatiques, ...) restent encore hypothétiques (**Figure 4.14**). Face à ce constat et à l'inefficacité des mesures de conservation actuellement entreprises (lutte contre les prédateurs, restauration de l'habitat) (Sanchez and Choeur 2020a), nous avons proposé une opération d'élevage transitoire comme solution d'urgence (**Chapitre 1-1**). Ce projet d'élevage consiste à prélever les jeunes geckos à l'éclosion dans les populations étudiées, à les élever en milieu contrôlé *ex situ* pour réduire leur mortalité, puis à les relâcher au stade adulte mature pour qu'ils renforcent numériquement leur population d'origine (processus détaillés dans le paragraphe 4.3.4.2. *Process de l'élevage*). Cet élevage a pour objectifs de (i) retarder l'extinction des populations pour gagner du temps afin (ii) d'identifier les perturbations responsables du déclin et (iii) mettre en place des mesures de gestion adaptées. Plusieurs éléments ont motivé la proposition de cette action de gestion (Sanchez 2020; Sanchez and Choeur 2020b, c). Premièrement, la survie des jeunes geckos entre 0 et 2 ans est quasi-nulle dans les populations étudiées. L'élevage transitoire aura nécessairement des effets bénéfiques sur la dynamique actuelle des populations car les survies des jeunes geckos en captivité sont en général supérieures à 90 % avec des *process* aujourd'hui bien maîtrisés (M. Roesch 2021, communication personnelle). Deuxièmement, le suivi par CMR montre que lorsque le taux de recrutement adulte est élevé, les populations peuvent avoir une dynamique stable ou positive, même avec les valeurs de survie adultes actuelles. Troisièmement, les Analyses de Viabilité de Populations (PVA) que nous avons menées montrent que l'élevage transitoire permet de retarder l'extinction des populations (**Chapitre 1-1**). Dès lors que cet élevage commence à partir de 2020 et est maintenu, les chances d'extinction des populations sont considérées comme extrêmement faibles. Ainsi, pour ces populations, ce projet d'élevage doit continuer jusqu'à ce que les menaces responsables du déclin soient comprises et maîtrisées. Cet élevage transitoire

de jeunes individus, aussi appelé « *headstart programs* », est utilisé dans plusieurs programmes de conservation de reptiles, et certains ont permis d'améliorer l'état de conservation des populations cibles (ex.: Wilson et al. 2004; Bradley and Gerber 2005; Pérez-Buitrago et al. 2008; Jensen et al. 2015; Carstairs et al. 2019).

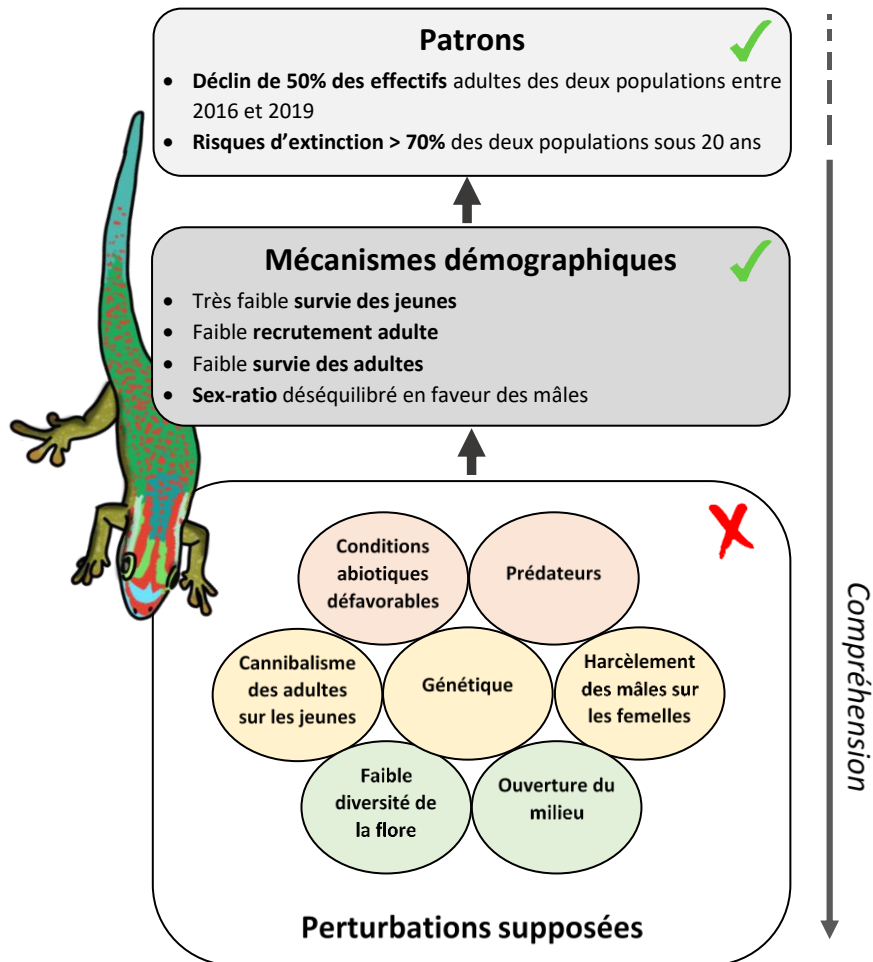


Figure 4.14 : Démarche progressive dans la compréhension du déclin des populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) entreprise dans cette thèse. Nous avons décrit les mécanismes démographiques responsables des patrons observés et émis des hypothèses sur les perturbations biotiques et abiotiques responsables du déclin (rouge : impact supposé fort, jaune : impact supposé intermédiaire, vert ; impact supposé mineur).

Nous avons présenté ce projet d'élevage transitoire de geckos verts de Manapany au Conservatoire Du Littoral en novembre 2019 qui a soutenu l'initiative. Ce projet dénommé « ELEVAGE » a par la suite pu être financé dans le cadre d'un FEDER (à 70 %) et par l'État (30 %), en lien avec l'action 4.8 du PNA Geckos verts 2020-2029 (Sanchez and Caceres 2019). Portant sur une espèce protégée et menacée, cette action de gestion a nécessité une étude de

faisabilité préalable afin de mettre en perspective les risques/bénéfices pour la conservation du gecko vert de Manapany. Cette étude de faisabilité, dont j'ai été co-auteur pour deux des trois volets (Sanchez 2020; Sanchez and Choeur 2020b, c), a bénéficié d'un avis favorable de l'instance consultative d'expertise scientifique et technique du CNPN (Conseil National de la Protection de la Nature) en novembre 2020. Un financement de 130 000 € et la création de deux postes (CDI) ont ainsi pu être débloqués sur une période minimale de 2 ans. Cet élevage est mené par l'association Nature Océan Indien (prestataire) depuis décembre 2020.

4.3.4.2. Process de l'élevage de geckos

L'ensemble des *process* de l'élevage ont été conçus dans les études de faisabilité (Sanchez 2020; Sanchez and Choeur 2020b, c). Une brève synthèse de ces documents est proposée ici afin de présenter la mise en pratique de ce projet d'élevage. Un grand nombre de détails techniques, notamment relatifs à la zootechnie, ne sont pas rappelés mais sont disponibles dans les dossiers techniques.

L'élevage transitoire se découpe en quatre grandes étapes : (i) les prélèvements des jeunes geckos dans les populations en gestion, (ii) la captivité *ex-situ* des jeunes geckos jusqu'à l'âge adulte, (iii) la relâche des geckos adultes issus de captivité dans les populations d'origine, et, (iv) le suivi des individus relâchés.

(i) **Prélèvements** Les prélèvements des jeunes geckos sont réalisés grâce à des filets positionnés de novembre à avril autour des sites de pontes abritant des œufs en incubation (**Figure 4.15**). Les filets sont positionnés un peu avant les périodes d'éclosion et suivis quotidiennement de manière à prélever les geckos dès l'éclosion. Les jeunes geckos peuvent aussi être capturés à la main. Ce protocole de prélèvements a été défini grâce à la description de la phénologie de la reproduction, l'estimation des durées d'incubation, et la localisation des sites de pontes obtenues lors de ce travail de thèse (**Chapitre 1-2** et **2-2**). La description des sites de pontes et de la phénologie permet de concentrer spatialement et temporellement les efforts de recherche pour trouver de nouveaux sites de pontes. Les jeunes geckos capturés sont ensuite transportés jusqu'à l'enclos d'élevage conçu à cet effet, situé à trois kilomètres des populations d'origine, et dans l'aire de répartition actuelle de l'espèce.

(ii) **Captivité** Chaque gecko capturé est mis en captivité dans des exo-terrariums individuels qui sont regroupés dans un enclos d'élevage (**Figure 4.16**). Les exo-terrariums sont garnis de végétation indigène (*Pandanus utilis* entre autres) et de bambous entrecroisés. Un numéro

unique est attribué à chaque individu. Les jeunes geckos sont nourris avec des aliments variés et de bonnes qualités (arthropodes vivants, pulpe de fruit de *Pandanus utilis*, nectar de fleurs de *Scaevola taccada*, apports ponctuels de produit laitier, ...) pour garantir une croissance optimale. Leur état de santé est contrôlé régulièrement (croissance, comportement, parasites, ...). Les individus seront gardés environ 18 mois, âge auquel ils sont considérés comme adulte mature. Tout au long de leur croissance, le pattern de coloration des jeunes est photographié pour étudier son évolution et photo-identifier les individus. Dès lors que le dimorphisme sexuel est clairement visible (critères morpho-anatomiques), les jeunes geckos sont sexés.

(iii) Réintroduction Une fois l'âge adulte atteint, les geckos seront relâchés dans les populations d'origine. Des réflexions sont encore en cours quant à savoir s'ils seront relâchés dans leur population d'origine respective ou si des échanges entre populations sources seront réalisés pour équilibrer le sex-ratio et augmenter la variabilité génétique. Lors des opérations de translocation de reptiles, des dispersions post-relâche liées à des comportements de « *homing* » (tentative de retour sur son lieu d'origine) et des mouvements d'individus fondateurs peuvent subvenir et compromettre la réussite du projet (Germano and Bishop 2009). Afin d'éviter ces dispersions, la relâche des individus sera réalisée en deux temps avec une première phase où les geckos seront maintenus dans des enclos *in situ* pendant un mois pour « ancrer » et « habituer » les geckos à leurs nouveaux environnements et éviter la dispersion (Knox and Monks 2014; Richardson et al. 2015). Ils seront ensuite libérés lors de la deuxième phase pour vivre librement dans leur environnement naturel.

(iv) Suivi post-relâche Afin d'évaluer la réussite de l'opération d'élevage et ajuster ces *process*, il est indispensable d'effectuer un suivi rigoureux sur une période de plusieurs années. Plusieurs indicateurs de suivi seront évalués : survie, état sanitaire, reproduction, dispersion des geckos réintroduits, et taille de la population. Ces informations seront obtenues avec les protocoles de CMR et de suivi de la reproduction déjà initiés, ainsi que par la mise en place de prospections visuelles et de tunnels à empreinte (**Figure 4.17**) en périphérie des populations.

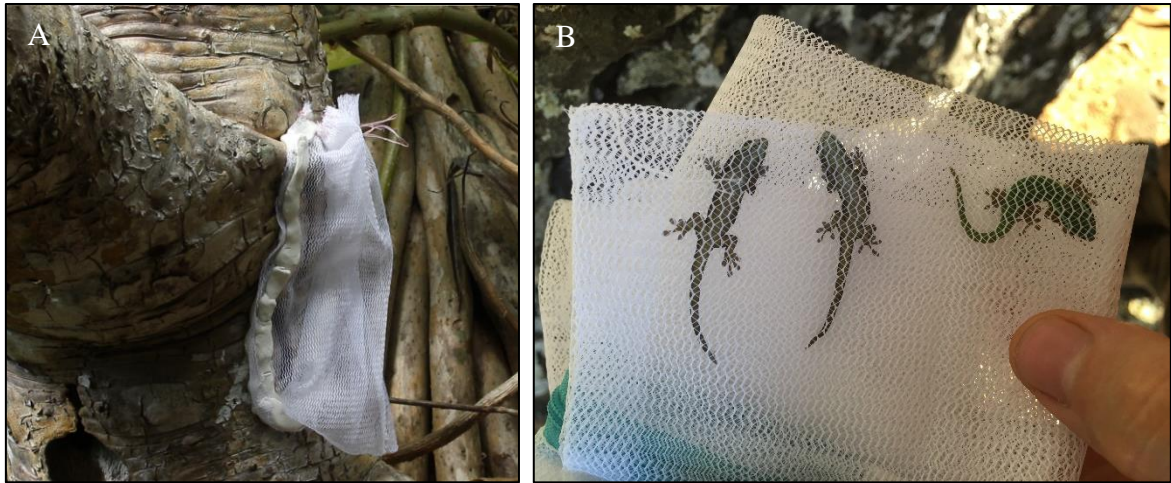


Figure 4.15 : Filets positionnés autour d'un site de pontes (site 4A du Chapitre 1-2) de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) abritant des œufs en incubation (A) et juvéniles capturés juste après éclosion (B). Crédit photo NOI.



Figure 4.16 : Exo-terrariums ex-situ positionnés dans un enclos sécurisé pour l'élevage transitoire de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*). Crédits Photos : Choeur Arthur et NOI.

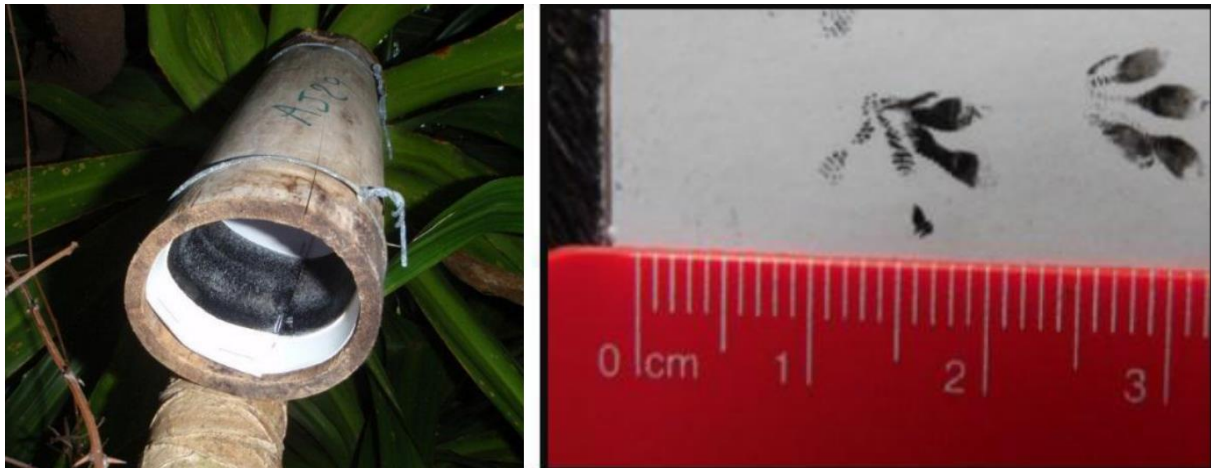


Figure 4.17 : Tunnels à empreintes sur l'île aux Aigrettes (île Maurice) (photo de gauche) et empreintes de *Phelsuma ornata* (photo de droite). Issue de Vencatasamy (2015).

4.3.4.3. État actuel de l'élevage et perspectives

L'élevage débuté en décembre 2020 est pour l'instant couronné de succès. L'enclos *ex situ* comprenant les exo-terrariums est en place (**Figure 4.16**). Quarante jeunes geckos ont pu être capturés et sont actuellement en captivité (vingt-quatre issus de cinq sites de pontes identifiés et seize capturés à la main sans information sur leur site de pontes) (**Figure 4.16**). Le pourcentage de jeunes à capturer (80 % des nouveau-nés) fixé dans l'étude de faisabilité et nos modèles démographiques de viabilité de populations (**Chapitre 1-1**) a été atteint. Aucune mortalité n'a pour l'instant été constatée, et les individus sont en bonnes conditions corporelles avec une bonne croissance (NOI 2021, communication personnelle).

Outre son objectif principal qui est de sauver deux populations de geckos verts de Manapany de l'extinction, le projet d'élevage va permettre de continuer à développer les connaissances sur cette espèce, et acquérir un « savoir-faire » pour l'élevage. Cet élevage va permettre d'estimer le sex-ratio à la naissance, qui est un paramètre inconnu mais pouvant être extrêmement important pour la gestion de cette espèce. En effet, le sex-ratio des adultes matures et celui des jeunes adultes qui recrutent sont fortement biaisés en faveur des mâles dans les populations en gestion. Le sexage des individus captifs permettra de savoir si ce biais est lié aux températures d'incubation trop hautes, ou dans le cas contraire, à une survie immature inférieure pour les femelles. Des prélèvements génétiques sur ces individus captifs pourront permettre de statuer sur la structuration génétique des populations et identifier de potentiels problèmes de consanguinité. Le suivi régulier de la taille et du poids des jeunes geckos pourra mener à l'élaboration de courbes de croissance pour déterminer l'âge des individus.

Ce projet d'élevage transitoire est une opération pilote novatrice à l'échelle du territoire réunionnais et pour le genre *Phelsuma*. Il doit, entre autres, permettre d'évaluer si l'emploi de ce type d'action peut répondre à l'urgence de conservation actuelle de cette espèce. Le projet est actuellement construit pour deux années, sans reproduction en captivité. Cependant, en fonction des résultats obtenus et de l'évolution future de l'état de conservation de cette espèce, un programme de reproduction en captivité à long terme élargi à d'autres populations menacées devra être discuté. Une population captive reproductrice permettrait notamment de sauvegarder le pool génétique des populations en déclin et produire une quantité importante de nouveaux individus chaque année (notamment des femelles adultes qui sont les moteurs de la croissance) pour sauvegarder l'espèce. Dans le cas où un programme de reproduction en captivité aurait lieu, des études devront être menées (notamment avec une approche de métapopulation) afin de choisir la stratégie de conservation optimale à adopter pour la réintroduction des individus captifs en milieu naturel : renforcer numériquement quelques populations déjà existantes vs créer une multitude de nouvelles petites populations ; un débat aussi nommé « Single Large or Several Small, SLOSS ») (Simberloff and Abele 1976; Ovaskainen 2002; Akçakaya et al. 2007).

4.3.4.4. Un élevage pour comprendre les causes de déclin des populations de geckos verts de Manapany

Comme déjà énoncé, cet élevage est transitoire et un de ces objectifs premiers est de gagner du temps pour comprendre les facteurs responsables du déclin de cette espèce. Nos travaux permettent de suggérer plusieurs hypothèses, qui devront être appréhendées ces prochaines années (hypothèses détaillées dans la discussion du **Chapitre 1-1** et voir **Figure 4.14**). Il serait ici trop long de (re)détailler chaque menace et proposer concrètement des protocoles d'études pour mettre en évidence les liens de cause à effet. Je ne ferai que les évoquer succinctement. Ces menaces pouvant agir en synergie sont multiples et comprennent par ordre hypothétique d'impact : les prédateurs (Crook 1973; Tonge 1990; Jones 1993; Tidemann et al. 1994; Norbury et al. 2014; Harper and Bunbury 2015) ; les conditions abiotiques défavorables (sécheresses, températures, ensoleillement) (Lunney et al. 1991; Pontes-da-Silva et al. 2018) ; la dépression de consanguinité (Frankham 1996; Buckland et al. 2014c) ; le harcèlement des mâles envers les femelles lié à un sex-ratio déséquilibré (Le Galliard et al. 2005) ; le cannibalisme des adultes sur les jeunes geckos (Cole 2005; Sanchez 2010) ; le manque de diversité spécifique des plantes menant à une faible diversité de la ressource alimentaire ; et l'ouverture du milieu par la restauration de l'habitat (coupe des pestes végétales) impactant les

conditions abiotiques (*Figure 4.14*). En particulier, la compréhension des menaces impactant la survie des jeunes geckos est une priorité, bien que ce paramètre démographique présente une faible élasticité du taux de croissance de la population. Il semblerait que les survies des jeunes soient très labiles au cours du temps, contrairement aux survies des adultes qui sont inébranlables face à la stochasticité environnementale. Ceci pourrait résulter d'un processus de « *canalization* » où la sélection naturelle va mener à une faible variabilité des paramètres démographiques ayant le plus d'impact sur le taux de croissance de la population (Gaillard and Yoccoz 2003; Péron et al. 2016). Ainsi, outre le fait que la survie des jeunes est extrêmement basse dans les populations étudiées et pourra être considérablement augmentée, les survies des jeunes seront aussi potentiellement plus susceptibles de répondre positivement aux actions de conservation que la survie des adultes femelles. Ceci pourrait être une information essentielle pour la conservation des populations de geckos verts de Manapany où la survie des jeunes est à des taux plus élevés, et pour lesquelles le gestionnaire cherche à identifier quelles actions peuvent être mises en place pour avoir le plus d'effet bénéfique sur le taux de croissance (Nichols and Hines 2002; Koons et al. 2014; Manlik et al. 2016, 2018).

4.4. INTERFACE ENTRE GESTION ET RECHERCHE : RETOUR D'EXPÉRIENCE

Les résultats de ce travail de thèse sont le fruit de collaborations entre chercheurs et gestionnaires. Comme je l'ai évoqué dans l'introduction, ce type de projets reste marginal et sujet à certains points de blocage, bien que ces coopérations soient nécessaires pour faire avancer la science de la conservation et préserver la biodiversité. J'aborderai ici, à travers ma brève expérience passée à l'interface entre recherche et gestion, quelques points qui me semblent importants pour développer ces collaborations et comment j'ai essayé d'aborder au mieux ce positionnement pour répondre aux attentes de chacun.

4.4.1. Les objectifs à court terme, source d'inconfort

Un point d'inconfort que j'ai rencontré concernait le décalage d'objectifs à court terme entre : (i) les gestionnaires cherchant à protéger concrètement la nature, et (ii) les chercheurs, qui bien que voulant conserver la biodiversité, visent aussi la publication d'articles scientifiques (voir aussi Besnard 2013). En travaillant avec ces deux corps de métier, je me suis retrouvé avec des attentes différentes que j'ai essayé d'aborder conjointement pour lier les collaborations. Je me suis efforcé dans un premier temps de répondre aux attentes des gestionnaires pour trouver des solutions de gestion concrètes à mettre en œuvre. Je me suis alors confronté à des questions très ciblées de la part des gestionnaires nécessitant une réponse rapide : où positionner les cages pour optimiser les captures de chats ? Combien de temps doit durer l'élevage de geckos pour sauver les populations ? Quelles analyses de CMR utiliser pour estimer les survies ? ... J'ai aussi travaillé sur la rédaction de plusieurs rapports techniques demandés par les financeurs (Sanchez et al. 2018; Sanchez and Choeur 2019, 2020a, b, c), participé au comité de suivi du PNA en faveur des geckos verts de l'île de La Réunion (Sanchez and Caceres 2019) et aux réunions techniques des projets FEDER CREME et ELEVAGE. J'ai dans un second temps, essayé de valoriser mes travaux à travers des articles scientifiques pour produire et diffuser les connaissances acquises. Cette position à l'interface passe nécessairement par un compromis entre les attentes de chacun. Un chercheur pourrait regretter qu'aucun de mes articles ne soit encore accepté et/ou que plus d'articles auraient pu être produits, et un gestionnaire que plus d'actions de gestion auraient pu être prescrites et de manière plus concrète. Néanmoins, je pense que cet équilibre est nécessaire pour que les

biologistes de la conservation répondent à leurs objectifs fondateurs (Soulé 1986). Pour pallier à cet inconfort, une solution pourrait venir d'une plus grande reconnaissance des actions concrètes de gestion dans le monde de la recherche (Chapron and Arlettaz 2008; Knight et al. 2008; Arlettaz et al. 2010; Besnard 2013) et le développement de réseau pour diffuser les travaux des gestionnaires (revues spécialisées, séminaires, ateliers).

4.4.2. Acceptation de la science dans le monde la gestion

Il peut être rapporté que certains gestionnaires soient parfois dubitatifs quant à l'apport de la science pour la conservation et leur réticence à collaborer avec des chercheurs (Prendergast et al. 1999; Lauber et al. 2011). Cependant, au cours de cette thèse je n'ai pas ressenti cette barrière. Au contraire, les gestionnaires avec qui j'ai travaillé étaient toujours ouverts aux collaborations. Ceci peut être notamment dû à la présence de personnes avec des formations scientifiques dans les structures de gestion (NOI et AVE2M). J'ai aussi essayé de favoriser les collaborations et échanges par plusieurs réunions ou séminaires durant lesquels je présentais clairement mes objectifs, mes résultats et leurs apports mutuels pour la gestion et la recherche (Lauber et al. 2011). J'ai aussi, quand cela était possible, amené les acteurs de la gestion à participer aux suivis scientifiques pour rapprocher les corps de métier et montrer l'importance de la science pour la conservation.

Nos travaux sur la démographie du gecko vert de Manapany et le programme d'élevage illustrent bien comment gestionnaires et chercheurs peuvent collaborer et comment la science peut aider clairement à la conservation d'une espèce menacée. Ces travaux, en l'occurrence les Analyses de Viabilité de Populations (**Chapitre 1-1**), ont été un moyen efficace pour orienter les actions de gestions (Beissinger and McCullough 2002; Caswell 2006), vulgariser nos travaux aux instances (DEAL, CDL, CNPN) afin de débloquent des sources de financements, et produire de nouvelles connaissances sur la dynamique de populations des espèces de *Phelsuma*, qui sont valorisées par des publications scientifiques en cours.

4.4.3. Entre terrain et bureau

Au cours de cette thèse, je me suis efforcé le plus possible de récolter mes données, et participer à la conception et à la mise en œuvre des actions de gestion sur le terrain. Ce travail m'a permis d'avoir une vision concrète du milieu naturel, des espèces étudiées, et du travail des gestionnaires, amenant à des réflexions que je n'aurais jamais eues en restant cantonné à mon bureau. Ainsi, je pense que pour développer des collaborations entre chercheurs et

gestionnaires, mais aussi être optimal dans le domaine de la conservation, les scientifiques se doivent d'avoir, certes des compétences théoriques importantes (ex. : analyse, raisonnement, interprétation, rédaction, ...), mais aussi une forte expérience de terrain. Cette vision concrète du terrain est indispensable pour la prescription de mesures de conservation adaptées, développer des thématiques de recherche visant à répondre aux besoins des gestionnaires, mais aussi mieux comprendre le système étudié. Une expérience de terrain peut aussi être un gage de légitimité pour convaincre les gestionnaires de mettre en place telles ou telles actions de conservation.

4.5. PERSPECTIVES

Cette thèse a ouvert de nombreuses thématiques de recherche sur des espèces encore peu étudiées. Plusieurs résultats importants ont été obtenus, mais le chemin reste long pour combler les lacunes de connaissance encore présentes et pour mener une politique de gestion optimale dans ces falaises. Je listerai ici quelques perspectives de recherche et de gestion qui me semblent importantes et qui pourraient faire suite à mon travail.

4.5.1. Perspectives de recherche

4.5.1.1. Amélioration des protocoles de suivi du gecko vert de Manapany

Le suivi par CMR de geckos verts de Manapany, notamment le *monitoring* mensuel sur une période de 18 mois, représente une mine d'information encore trop peu exploitée. Premièrement, il serait intéressant de comparer les estimations d'effectifs obtenues avec la méthode de CMR et la méthode de *N-mixture* (Royle and Nichols 2003; Royle 2004; Couturier et al. 2013; Costa et al. 2019). Comme nous l'avons vu, la méthode de CMR est très pertinente pour suivre les abondances et les paramètres démographiques, cependant elle reste extrêmement chronophage (prise de photos sur le terrain et photo-identification au bureau). Si le gestionnaire souhaite uniquement connaître les tendances des populations, la méthode *N-mixture* est beaucoup plus pratique car elle s'appuie uniquement sur des comptages répétés pour estimer les abondances sans photo-identification. Pour un même budget temps, le praticien pourra suivre les abondances de plus de populations (Costa et al. 2019). Cependant, cette méthode peut se révéler imprécise, notamment quand la probabilité de détection de l'espèce est faible (Couturier et al. 2013) et ne permet pas d'avoir des informations détaillées sur la démographie de la population (survies individuelles, recrutement adulte, ...).

Toujours pour optimiser les méthodes de suivi et les estimations qui en résultent, le jeu de données de CMR de geckos peut permettre d'évaluer l'influence de co-variables sur le taux de détection des individus (ex. : Bonnet et al. 2016), ce qui n'a pas été exploité dans ce manuscrit. En effet, lors de chaque session de CMR, de nombreuses co-variables environnementales (vent, ensoleillement, couverture nuageuse, ...) connues pour influencer la détection de geckos ont été relevées (Imlay et al. 2012; Buckland et al. 2014a). Ces co-variables peuvent être intégrées dans les modèles de CMR afin de tester des tendances avec les taux de détections (Cooch and White 2018). Ce travail permettrait de répondre à des questions que tout

observateur se pose avant une mission de terrain : est-ce qu'en me rendant sur le terrain, j'aurais une bonne détection afin d'avoir de bonnes estimations ? Le jeu de données de CMR mensuel sur 18 mois se prête tout particulièrement à ces analyses, car j'ai réalisé les missions de terrain seul, ce qui écarte le biais observateur. Il pourra par la même occasion permettre de quantifier la relation entre l'expérience de l'observateur (nombre de sessions de détection réalisées) et le taux de détection, ce qui pourrait être utile dans la formation des observateurs (ex. : nombre de sessions d'entraînement à réaliser en amont de l'étude).

4.5.1.2. Domaines vitaux des geckos verts de Manapany

Les connaissances sur les domaines vitaux des espèces de *Phelsuma* sont encore limitées (voir cependant Gerner et al. 2008; Buckland et al. 2014b). Une fois de plus, le jeu de données de CMR mensuel offre une bonne opportunité pour développer cette thématique de recherche. Chaque gecko identifié était associé à un point GPS et à une hauteur, ce qui permet de construire les domaines vitaux sous trois dimensions en étudiant les variations entre âges, sexes, et saisons (voir par exemple Cooper et al. 2014 sur une espèce d'oiseau). Encore plus intéressant et chose encore non réalisée sur une espèce de gecko, les individus étaient suivis sur 18 mois consécutifs, ce qui permet d'étudier la variation intra-annuelle des domaines vitaux. Ces travaux peuvent être particulièrement intéressants pour compléter notre étude sur l'utilisation de l'habitat (**Chapitre 2-2**), et mieux comprendre les comportements et les besoins en termes d'espace de ces espèces territoriales. La quantification des déplacements peut aussi être importante pour étudier la structuration génétique des populations (Bohonak 1999). Ces améliorations des connaissances sur l'utilisation de l'espace seront des informations primordiales pour guider les actions de restauration de l'habitat et de potentielles opérations de translocation/renforcement (Buckland et al. 2014b). En outre, ces études permettront de caractériser de manière détaillée l'habitat optimal pour cette espèce (taille, composition, structure, connectivité des populations).

4.5.1.3. Répartition et abondance des populations de geckos verts de Manapany

Deux études ont porté sur la répartition globale du gecko vert de Manapany en 1995 (Bour et al. 1995) et en 2008 (Sanchez and Probst 2011). Toutefois, aucune étude ne porte sur le suivi de la répartition et l'estimation de la taille de population totale avec des méthodes robustes prenant en compte les taux de détection. Les suivis de la répartition devraient être plus réguliers et standardisés avec des méthodes dédiées comme le « *site occupancy* » (MacKenzie et al. 2002) (estimation de la probabilité de présence de l'espèce sur un site) (action 5.4 du PNA

geckos verts, Sanchez and Caceres 2019). Ces suivis de répartition devraient aussi être combinés à des *monitoring* de CMR pour obtenir des indicateurs de suivi de l'abondance globale (ou avec la méthode de *N-mixture* si elle s'avère pertinente). Les modèles de « *site occupancy* » peuvent de plus intégrer des co-variables environnementales (richesse spécifique, surface et taux de recouvrement des plantes indigènes, ensoleillement de la zone, urbanisation, ...) afin d'étudier leurs impacts sur la dynamique d'occupation (colonisation/extinctions) (Lebreton et al. 1992; MacKenzie et al. 2002; Couturier et al. 2014; Jones et al. 2016). Ce travail permettrait d'identifier certaines perturbations responsables du déclin de cette espèce. En effet, cette thèse était « site-centré » avec l'étude de deux populations fortement similaires. La compréhension du déclin de l'espèce doit nécessairement passer par une vision plus globale. Ce travail sur la répartition et la démographie de la population à plus large échelle a récemment été initié dans le cadre du projet FEDER CREME ayant débuté en 2021.

4.5.1.4. *Les falaises de Petite-Île : un écosystème complexe*

Cette thèse avait pour objectif d'apporter des connaissances pour conserver l'écosystème des falaises de Petite-Île, en étudiant deux espèces emblématiques : le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique. Nous avons apporté de nouvelles données sur la biologie des deux espèces et mis en évidence plusieurs interactions interspécifiques avec la faune et la flore introduites afin de prescrire plusieurs mesures de conservation. Cependant, pour espérer mener une gestion optimale dans les falaises, il convient d'étendre les thématiques de recherche à l'ensemble de la communauté écologique. Des études devraient se pencher sur la dynamique des autres compartiments du système (ex. : végétation indigène, prédateurs et proies des espèces d'intérêts) et leurs réponses aux actions de conservations. De plus, les falaises de Petite-Île sont un écosystème complexe multi-envahi dans un paysage anthropisé. Une multitude d'interactions écologiques a lieu et le système est enclin à de nombreuses perturbations (ex. : urbanisation, invasions biologiques, changements climatiques, ...). Il serait ainsi intéressant de conduire des travaux sur la dynamique interspécifique des populations dans ces falaises, en intégrant les espèces patrimoniales d'intérêts (geckos, oiseaux marins, végétation), les compétiteurs/prédateurs (ex. : chats, rats, souris, musaraignes, fourmis de feu, passereaux exotiques, couleuvres loups, babouks, ...), les proies (ex. : populations d'arthropodes) et les perturbations (voir par exemple : Fan et al. 2005; Russell et al. 2009). En effet, un réseau tropique complexe connecte ces espèces, et les variations des comportements et/ou abondances de certaines populations pourraient avoir des conséquences directes ou indirectes sur les autres (Polis and Holt 1992; Litvaitis et al. 1996; Shurin et al. 2002). La formalisation mathématique

de ce réseau via des modèles de dynamique de population interspécifiques peut permettre de guider les praticiens de la conservation à entreprendre une gestion holistique optimale de l'écosystème (ex. : tester des scénarios avec des actions de gestion sur une seule espèce ou sur plusieurs, tester des efforts de lutte différents, tester différentes méthodes de gestion, quantifier l'impact des actions sur chaque compartiment, évaluer la viabilité de chaque compartiment, ...) (Russell et al. 2009). Ceci pourrait être utile pour les gestionnaires aux vues des moyens financiers et humains limités, afin de prioriser les actions de gestion. Pour ce faire, il est nécessaire de conduire des travaux sur la démographie des espèces (ex. : abondance, survies, ...), ainsi que de quantifier les relations entre les différents compartiments et l'impact des mesures de gestion. Certaines de ces informations sont disponibles pour des écosystèmes insulaires proches ou peuvent être estimées à partir d'études locales sur le terrain.

4.5.2. Perspectives de gestion

4.5.2.1. L'îlot de Petite-Île

Situé à moins de 60 m en face des falaises étudiées, l'îlot de Petite-Île (2,2 Ha) est le seul îlot couvert de végétation de l'île de La Réunion (**Figure 4.18**). C'est un îlot protégé faisant l'objet d'un Arrêté Préfectoral de Protection du Biotope (APPB) depuis 1986 et l'accès y est réglementé. Trois espèces d'oiseaux marins se reproduisent sur la Petite-Île : le puffin du Pacifique (environ 80 couples), le nodd brun (environ 100 couples), et le paille-en-queue à brins blancs (environ 5 couples). Plusieurs espèces fréquentent aussi régulièrement l'îlot, dont le nodd à bec grêle (*Anous tenuirostris*) qui utilise la Petite-Île comme dortoir (jusqu'à 4000 individus observés), la gygis blanche (*Gygis alba*) et le paille-en-queue à brins rouges (Sanchez et al. 2010; De Vos 2014). Bien que la flore exotique domine, l'îlot abrite quelques herbacés et arbustes d'espèces indigènes ou endémiques également présents dans les falaises littorales (ex. : *Delosperma napiforme*, *Scaevola taccada*, *Lycium mascarenense*, *Psidia retusa*). En 1996, l'îlot a été dératé et est aujourd'hui exempté de mammifères exotiques (rats, chats, souris, musaraignes) (Gerdil 1998; De Vos 2014). Cet îlot n'a pas été étudié durant cette thèse à cause de fortes contraintes pour y accéder (arrimage d'un bateau impossible, même par mer calme). Cependant, l'îlot de Petite-Île peut être très intéressant pour étudier et conserver la biodiversité des falaises (De Vos 2014; Faulquier et al. 2017). De part l'absence de mammifères exotiques, les populations d'oiseaux marins nichant sur l'îlot pourraient servir de témoin pour quantifier l'impact des invasions biologiques. De plus, cette absence de mammifère exotique couplé à l'isolement de l'îlot offre un potentiel de restauration écologique important pour la conservation

de la faune et de la flore des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion. Une lutte intensive contre les pestes végétales présentes et la replantation d'un habitat indigène pourrait à long terme, fournir des habitats favorables et dépourvus de prédateur pour le gecko vert de Manapany. Des nids artificiels pourraient aussi être déployés pour augmenter la densité des espèces d'oiseaux marins, mais aussi encourager la nidification des espèces de passage, notamment le paille-en-queue à brins rouge qui est très sensible aux dérangements anthropiques. Une étude de faisabilité pour la restauration de la flore a été produite en 2014, et représente un point de départ pour initier le projet (De Vos 2014). La restauration de l'îlot de Petite-Île est un élément important qu'il convient de considérer pour conserver la biodiversité du littoral sud de l'île de La Réunion, et fait l'objet d'une fiche action dans le PDC en faveur des puffins de l'île (action 5.7, Faulquier et al. 2017).



Figure 4.18 : Îlot de Petite-Île (2,2 Ha) au sud de l'île de La Réunion. Crédit photo : Choeur Arthur.

4.5.2.2. Un statut de protection fédérateur pour les falaises littorales de Petite-Île

À l'échelle du territoire réunionnais, les falaises littorales de Petite-Île concentrent une biodiversité terrestre patrimoniale unique, mais extrêmement menacée. Comme je l'ai évoqué à plusieurs reprises, des efforts de conservation multispécifiques conséquents et à long terme sont nécessaires. Actuellement, plusieurs acteurs œuvrent pour la conservation de la biodiversité de ces falaises (institutionnels : DEAL, CDL ; universitaires : UMR ENTROPIE,

UMR PVBMT ; associatifs : NOI, AVE2M, SEOR ; public : ONF), souvent de manière indépendante et avec des projets de courte durée due à des sources de financement ponctuelles. Ce type de gestion ne semble pas optimal pour répondre aux défis de conservation actuels. Ainsi, ce travail de thèse rejoint l'appel à la mise en place d'un outil réglementaire de protection fort dans les falaises de Petite-Île, notamment la création d'une Réserve Naturelle Nationale (RNN) (voir les actions P2/RUS1/2 dans le PDC *Euphorbia viridula* et 2.1 dans le PNA geckos verts; Lavergne and Françoise 2008; Sanchez et al. 2018; Sanchez and Caceres 2019; Sanchez and Choeur 2019, 2020a). Ce statut apporterait une source pérenne de financement tout en fédérant les différents acteurs autour d'une conservation holistique de l'écosystème. De plus, cette RNN pourrait permettre de dynamiser l'éco-tourisme sur le sud sauvage, dont le patrimoine naturel est trop peu mis en valeur. Cet éco-tourisme pourrait reposer sur la faune et la flore unique mais aussi sur les paysages littoraux spectaculaires avec une vue sur le seul îlot de La Réunion abritant des milliers d'oiseaux marins de plusieurs espèces différentes (Sanchez et al. 2010; De Vos 2014). Outre un développement économique, l'éco-tourisme pourrait avoir des répercussions positives sur la biodiversité. Des actions de sensibilisation sur les menaces présentes (ex. : prédation des chats), les bonnes pratiques à adopter (ex. : ne pas nourrir les chats), et les mesures de gestion mises en place (ex. : contrôle des chats errants), permettraient d'intégrer l'ensemble des utilisateurs de la nature dans une démarche commune de protection et soutenir les initiatives locales de conservation (voir **Chapitre 3-1** et **3-2**). La mise en place d'une RNN est un processus long (MEEDDM 2010). À court terme, il serait intéressant de réaliser des réunions annuelles avec l'ensemble des acteurs de la conservation agissant dans les falaises de Petite-Île. Cette thèse a permis d'initier ce type de rassemblement au cours des réunions de travail sur mes thématiques de recherche. Ces échanges ont donné lieu à des réflexions intéressantes et devraient être poursuivis après cette thèse.

CONCLUSION

Cette thèse, novatrice de par son approche multispécifique et sa position à l'interface entre recherche et gestion, a permis de mieux comprendre l'écosystème terrestre littoral du sud de l'île de La Réunion à des fins de conservation. Nous avons amélioré les connaissances sur l'écologie, la démographie et la biologie du gecko vert de Manapany et du puffin du Pacifique, et alarmé sur l'état de conservation actuel de ces deux espèces. Certains impacts délétères des mammifères exotiques et des pestes végétales ont notamment pu être qualifiés. Fort de ces nouvelles connaissances, nous avons proposé plusieurs actions de conservation dont certaines ont pu être mises en œuvre au cours de cette thèse (contrôle de chats errants, élevage transitoire de geckos verts de Manapany) et suivies dans une démarche de gestion adaptative. Bien que cette thèse fût centrée sur les falaises de Petite-Île, certains de nos résultats pourront être appliqués dans la gestion d'autres écosystèmes insulaires tropicaux anthropisés ou non. Nous apportons par exemple des prescriptions pour la gestion des populations de chats aux abords d'une colonie d'oiseaux marins ainsi que la restauration de l'habitat de Procellariidés et de *Phelsuma*. Ce travail de thèse était un projet ambitieux visant à apporter des éléments concrets de conservation multispécifique dans un milieu peu étudié sujet à de nombreuses menaces. Nous n'avons fait qu'apporter une pierre à l'édifice qui est loin d'être terminé, alors que la biodiversité étudiée tend à disparaître. Aujourd'hui, une dynamique positive semble être initiée avec plusieurs projets en cours pour la conservation de ces écosystèmes de falaise (FEDER CREME, SMAC, LITTOREHAB, ELEVAGE, et plusieurs projets de lutte contre les prédateurs). Cependant, aucun de ces projets ne repose sur une conservation multi-taxon à long terme avec une approche de recherche appliquée à la gestion. À l'avenir, la conservation des falaises littorales de Petite-Île devrait s'orienter vers la synergie des différents gestionnaires et chercheurs, pouvant être fédérée par un outil réglementaire fort assurant des moyens financiers importants à long terme, telle qu'une Réserve Naturelle Nationale (RNN).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*

- Adler GH, Levins R (1994) The island syndrome in rodent populations. *The Quarterly Review of Biology* 69:473–490.
- Akçakaya HR, Mills G, Doncaster CP (2007) The role of metapopulations in conservation. *Key topics in conservation biology* 64–84.
- Angel A, Wanless RM, Cooper J (2009) Review of impacts of the introduced house mouse on islands in the Southern Ocean: are mice equivalent to rats? *Biol Invasions* 11:1743–1754.
- Arlettaz R, Schaub M, Fournier J, et al (2010) From publications to public actions: when conservation biologists bridge the gap between research and implementation. *BioScience* 60:835–842.
- Arponen A (2012) Prioritizing species for conservation planning. *Biodivers Conserv* 21:875–893.
- Atkinson I (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. Conservation of island birds. In: P.J. Moors (ed). International Council for Bird Preservation Technical Publication N°3, Cambridge, UK, pp 35–81.
- Augros S, Faipoux L, Bodin M, et al (2017) Evidence of anthropogenic habitats colonization by the Réunion day gecko *Phelsuma borbonica* (Mertens, 1966) (Réunion Island, France): conservation implications. *Herpetology Notes* 10:563–571.
- Austin JJ, Arnold EN, Jones CG (2004) Reconstructing an island radiation using ancient and recent DNA: the extinct and living day geckos (*Phelsuma*) of the Mascarene islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:109–122.
- Baider C, Florens FV (2011) Control of invasive alien weeds averts imminent plant extinction. *Biological Invasions* 13:2641–2646.
- Barbault R, Migot P, Roué M (2006) Robert Barbault ou de l'écologie à la gestion de la biodiversité. *Natures Sciences Sociétés Supplément*:36–42.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, et al (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Barré N, Barau A, Jouanin C (1996) Oiseaux de la Réunion. Les Editions du Pacifique. Paris, France, pp 228.
- Beissinger SR, McCullough DR (2002) Population viability analysis. University of Chicago Press.
- Bengsen A, Butler J, Masters P (2011) Estimating and indexing feral cat

* Cette bibliographie concerne l'introduction et la discussion générale. Chaque article inclut sa propre bibliographie.

- population abundances using camera traps. *Wildlife Research* 38:732.
- Bengsen AJ, Butler JA, Masters P (2012) Applying home-range and landscape-use data to design effective feral-cat control programs. *Wildl Res* 39:258–265.
- Berghof H-P (2014) Taggeckos. Die gattung *Phelsuma*. Pflege und vermehrung. – NTV Natur und Tier-Verlag, Münster, pp 142.
- Besnard A (2013) D'une nécessaire interface entre biostatistiques et conservation de la nature. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. Ecole doctorale EPHE, Université de Montpellier II.
- Besnard A, Salles JM (2000) Suivi scientifique d'espèces animales. Aspects méthodologiques essentiels pour l'élaboration de protocoles de suivis. Note méthodologique à l'usage des gestionnaires de sites Natura 2000. Rapport Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Provence-Alpes-Côte-D'Azur-pôle Natura 62.
- Bifolchi A, Lodé T (2005) Efficiency of conservation shortcuts: an investigation with otters as umbrella species. *Biological Conservation* 126:523–527.
- BirdLife International (2021) Species factsheet: *Ardenna pacifica*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 17/07/2021.
- Blackburn TM, Essl F, Evans T, et al (2014) A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLOS Biology* 12:e1001850.
- Blandin P (2009) De la protection de la nature au pilotage de la biodiversité. Éditions Quæ, Versailles, France.
- Blumstein DT, Daniel JC (2005) The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1663–1668.
- Bogardus T, Shiels AB (2020) Effectiveness of A24 automatic traps for landscape level rodent control. In: *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference*.
- Bohonak AJ (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly review of biology* 74:21–45.
- Bolton M, Medeiros R, Hothersall B, Campos A (2004) The use of artificial breeding chambers as a conservation measure for cavity-nesting procellariiform seabirds: a case study of the Madeiran storm petrel (*Oceanodroma castro*). *Biological Conservation* 116:73–80.
- Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E, et al (2009) How can the Yelkouan shearwater survive feral cat predation? A meta-population structure as a solution? *Popul Ecol* 51:261–270.
- Bonnet X, Lecq S, Lassay JL, et al (2016) Forest management bolsters native snake populations in urban parks. *Biological Conservation* 193:1–8.
- Bour R, Probst J-M, Ribes S (1995) *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966, le lézard vert de Manampany-les-Bains (La Réunion): données chorologiques et écologiques (Reptilia, Gekkonidae). *Dumerilia* 2:99–124.

- Bourgeois K, Dromzée S, Vidal E (2015) Are artificial burrows efficient conservation tools for seabirds? A case study of two sympatric shearwaters on neighbouring islands and guidelines for improvement. *Biological Conservation* 191:282–290.
- Boyd CS, Johnson DD, Kerby JD, et al (2014) Of grouse and golden eggs: can ecosystems be managed within a species-based regulatory framework? *Rangeland Ecology & Management* 67:358–368.
- Bradley KA, Gerber GP (2005) Conservation of the Anegada iguana (*Cyclura pinguis*). *Iguana* 12:78–85.
- Branton M, Richardson JS (2011) Assessing the value of the umbrella-species concept for conservation planning with meta-analysis. *Conservation Biology* 25:9–20.
- Braunisch V, Home R, Pellet J, Arlettaz R (2012) Conservation science relevant to action: A research agenda identified and prioritized by practitioners. *Biological Conservation* 153:201–210.
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press.
- Buckland S, Cole NC, Aguirre-Gutiérrez J, et al (2014a) Ecological effects of the invasive giant Madagascar Day Gecko on endemic Mauritian geckos: applications of binomial-mixture and Species Distribution Models. *PLOS ONE* 9:e88798.
- Buckland S, Cole NC, Godsall B, et al (2014b) Habitat selection of the Mauritian lowland forest day gecko at multiple spatial scales: a baseline for translocation. *Global Ecology and Conservation* 1:71–79.
- Buckland S, Cole NC, Groombridge JJ, et al (2014c) High risks of losing genetic diversity in an endemic Mauritian gecko: implications for conservation. *PLOS ONE* 9:e93387.
- Bullock DJ, North SG, Dulloo ME, Thorsen M (2002) The impact of rabbit and goat eradication on the ecology of Round Island, Mauritius. In *Turning the tide: the eradication of invasive species* pp 53–63.
- Bungard MJ, Jones C, Tatayah V, Bell DJ (2014) The habitat use of two species of day geckos (*Phelsuma ornata* and *Phelsuma guimbeaui*) and implications for conservation management in island ecosystems. *Herpetological Conservation and Biology* 9:551–562.
- Burns B, Innes J, Day T (2012) The use and potential of pest-proof fencing for ecosystem restoration and fauna conservation in New Zealand. In: Somers MJ, Hayward M (eds) *Fencing for conservation*. Springer New York, New York, NY, pp 65–90.
- Butchart SHM, Miloslavich de Klein P, Reyers B, et al (2019) Chapter 3. Assessing progress towards meeting major international objectives related to nature and nature's contributions to people. E.S. Brondízio, D. Díaz, J. Settele (eds), *Global Assessment Report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Germany, Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform for Biodiversity and,

- Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform for Biodiversity and Ecosystem Services, Germany
- Byrd GV, Moriarty DI, Brady BG (1983) Breeding biology of wedge-tailed shearwaters at Kilauea Point, Hawaii. *The Condor* 85:292–296.
- Cadet T (1977) La végétation de l'île de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. Thèse de doctorat. Université d'Aix-Marseille, France.
- Campbell KJ, Harper G, Algar D, et al (2011) Review of feral cat eradications on islands. *Island invasives: eradication and management* 37:46.
- Carlile N, Priddel D, Madeiros J (2012) Establishment of a new, secure colony of Endangered Bermuda Petrel *Pterodroma cahow* by translocation of near-fledged nestlings. *Bird Conservation International* 22:46–58.
- Carlquist SJ (1965) *Island life; a natural history of the islands of the world*. Natural History Press, New York.
- Caro T (2010) *Conservation by proxy: indicator, umbrella, keystone, Flagship, and Other Surrogate Species*. Island Press, Washington, Covelo, London.
- Carr A (1952) *Handbook of turtles: turtles of the United States, Canada, and Baja California*. Comstock Publishing Association, USA.
- Carstairs S, Paterson JE, Jager KL, et al (2019) Population reinforcement accelerates subadult recruitment rates in an endangered freshwater turtle. *Animal Conservation* 22:589–599.
- Carter MF, Hunter WC, Pashley DN, Rosenberg KV (2000) Setting conservation priorities for landbirds in the United States: the partners in flight approach. *The Auk* 117:541–548.
- Caswell H (2006) *Matrix Population Models: construction, analysis and interpretation*, 2nd Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Caughley G (1994) Directions in conservation biology. *Journal of animal ecology* 215–244.
- CBNM (2021a) Un bilan permanent de la flore- Page 3. <https://mascarine.cbnm.org/index.php/presentation/introduction-sur-la-flore?start=2>. Accessed 12 Jul 2021.
- CBNM (2021b) Régression de la flore vasculaire indigène - Page 4. <https://mascarine.cbnm.org/index.php/presentation/introduction-sur-la-flore?start=3>. Accessed 13 Jul 2021.
- CDL (2016) Le Conservatoire du Littoral - DEAL Réunion. <http://www.reunion.developpement-durable.gouv.fr/le-conservatoire-du-littoral-r259.html>. Accessed 28 Aug 2021.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *PNAS* 114:E6089–E6096.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Raven PH (2020) Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *PNAS* 117:13596–13602.

- Chapron G, Arlettaz R (2008) Conservation: academics should 'conserve or perish'. *Nature* 451:127–127.
- Cheke AS (1987) An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. In *Studies of Mascarene Island birds*, Diamond, A. W. (ed.), University Press, Cambridge, pp 5–89.
- Cheke AS, Hume JP (2008) *Lost land of the Dodo: An Ecological History of Mauritius, Réunion & Rodrigues*. A&C Black, London.
- Chu CT, Booth DT, Limpus CJ, et al (2008) Estimating the sex ratio of loggerhead turtle hatchlings at Mon Repos rookery (Australia) from nest temperatures. *Aust J Zool* 56:57–64.
- Clucas B, McHugh K, Caro T (2008) Flagship species on covers of US conservation and nature magazines. *Biodivers Conserv* 17:1517.
- Cole N, Goder M, Vencatasamy D, et al (2014) Restoration of island ecosystems in Mauritius: the mauritius reptile recovery programme annual report 2014. Durrell Wildlife Conservation Trust, Jersey, Channel Islands. pp 54. Unpublished report.
- Cole NC (2005) The new noisy neighbours: Impacts of alien house geckos on endemics in Mauritius. *Aliens-Invasive Species Specialist Group Newsletter* 22:8–10.
- Cooch E, White GC (2018) Program MARK, "A gentle introduction". (18th ed.). Available at <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>. (2018).
- Cooper NW, Sherry TW, Marra PP (2014) Modeling three-dimensional space use and overlap in birds. *The Auk* 131:681–693.
- Costa A, Oneto F, Salvidio S (2019) Time-for-space substitution in N-mixture modeling and population monitoring. *The Journal of Wildlife Management* 83:737–741.
- Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78:347–383.
- Couturier T, Besnard A, Bertolero A, et al (2014) Factors determining the abundance and occurrence of Hermann's tortoise *Testudo hermanni* in France and Spain: Fire regime and landscape changes as the main drivers. *Biological Conservation* 170:177–187.
- Couturier T, Cheylan M, Bertolero A, et al (2013) Estimating abundance and population trends when detection is low and highly variable: A comparison of three methods for the Hermann's tortoise. *The Journal of Wildlife Management* 77:454–462.
- Couzi F-X, Requier J-B, Le Menn M, et al (2007) Etude de l'avifaune marine sur le site de Grand Anse, du rocher de petite île et alentours. Rapport phases 1 et 2, pp 43.
- Crook IG (1973) The tuatara, *Sphenodon punctatus* Gray, on islands with and without populations of the Polynesian rat, *Rattus exulans* (Peale). In:

- Proceedings (New Zealand Ecological Society). JSTOR, pp 115–120.
- Crutzen PJ, Stoermer E (2000) The “Anthropocene.” *Global Change Newsletter* (41): 17–18.
- Daniels CB, Flaherty SP, Simbotwe MP (1986) Tail size and effectiveness of autotomy in a lizard. *Journal of Herpetology* 20:93–96.
- Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. J. Murray, London.
- De Vos P (2014) *Projet de restauration écologique de l’îlot de Petite Ile*. Conservatoire Botanique National de Mascarin, pp 75.
- Delbosc P, Lacoste M, Picot F (2011) *Cahiers d’habitats de La Réunion : étage Littoral*. Rapport technique n° 5 non publié, Conservatoire Botanique de Mascarin, Saint Leu, Réunion, pp 557 + annexes.
- Delord J (2010) *L’extinction d’espèce: histoire d’un concept et enjeux éthiques*. Publications scientifiques du Muséum national d’Histoire naturelle.
- Deso G, Probst JM, Sanchez M, Ineich I (2008) *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966 et *Phelsuma borbonica* Mertens, 1942 (Squamata: Gekkonidae): deux geckos potentiellement pollinisateurs de l’île de La Réunion. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 126:9–23.
- Dey DC, Schweitzer CJ (2014) Restoration for the future: endpoints, targets, and indicators of progress and success. *Journal of Sustainable Forestry* 33:S43–S65.
- Dias RA, Abrahão CR, Micheletti T, et al (2017) Prospects for domestic and feral cat management on an inhabited tropical island. *Biol Invasions* 19: 2339–2353.
- Dickman CR (2012) Fences or ferals? Benefits and costs of conservation fencing in Australia. In M.J. Somers & M.W. Hayward (eds) *Fencing for conservation*. Springer, New York, pp 43–63.
- DIISE database (2021) *Database of Island Invasive Species Eradications*. <http://diise.islandconservation.org/>. Accessed 9 Jul 2021.
- Doherty TS, Dickman CR, Johnson CN, et al (2017) Impacts and management of feral cats *Felis catus* in Australia. *Mammal Review* 47:83–97.
- Efford MG, Borchers DL, Byrom AE (2009) Density estimation by Spatially Explicit Capture–Recapture: likelihood-based methods. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ (eds) *Modeling demographic processes in marked populations*. Springer US, Boston, MA, pp 255–269.
- Ehrenfeld JG (2010) Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41:59–80.
- Essl F, Bacher S, Genovesi P, et al (2018) Which taxa are alien? Criteria, applications, and uncertainties. *BioScience* 68:496–509.
- Ewel JJ, Mascaro J, Kueffer C, et al (2013) Islands: where novelty is the norm. In: R. J. Hobbs, E. S. Higgs & C. M. Hall (eds)

- Novel ecosystems. Intervening in the new ecological world order, Oxford, UK: Wiley-Blackwell. pp 29–44.
- Falk D, Palmer M, Zedler J, Hobbs R (2006) Foundations of restoration ecology. Bibliovault OAI repository, the university of Chicago Press.
- Fan M, Kuang Y, Feng Z (2005) Cats protecting birds revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 67:1081–1106.
- Faulquier L, Fontaine R, Vidal E, et al (2009) Feral cats *Felis catus* threaten the endangered endemic Barau's petrel *Pterodroma barau* at Reunion Island (Western Indian Ocean). *Waterbirds* 32, 330–336.
- Faulquier L, Le Corre M, Couzi F-X, Saliman M (2017) Plan de conservation en faveur des puffins de l'île de La Réunion, Puffin du Pacifique *Ardenna pacifica* et Puffin tropical *Puffinus bailloni*, 2018-2027. UMR ENTROPIE, Université de La Réunion / Société d'Études Ornithologiques de La Réunion.
- Fenouillas P, Ah-Peng C, Amy E, et al (2021) Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology* 1–13.
- Ferraro PJ, Pattanayak SK (2006) Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity Conservation investments. *PLOS Biology* 4:e105.
- Fitzgerald M, Shine R, Lemckert F (2003) A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal Biology* 28:515–524.
- Florens F (2013) Conservation in Mauritius and Rodrigues: Challenges and achievements from two ecologically devastated oceanic islands. In: P. H. Raven, N. S. Sodhi, & L. Gibson (eds) *Conservation biology: Voices from the tropics*, Oxford, pp 40–50.
- Frances C (2015) Cartographie et identification des secteurs favorables à une restauration écologique des falaises littorales de Petite-Île. Rapport de Master 2 BEST, Université de La Réunion, CBNM, NOI, CDL, pp 38.
- Frankel O, Soulé ME (1981) *Conservation and Evolution*. CUP Archive, Cambridge.
- Frankham R (1998) Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation Biology* 12:665–675.
- Frankham R (1996) Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation biology* 10:1500–1508.
- Franklin JF (1993) Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecological Applications* 3:202–205.
- Gaillard J-M, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- Gamble T (2010) A review of sex determining mechanisms in geckos (Gekkota: Squamata). *SXD* 4:88–103.
- Gardner AS (1984) The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. Ph.D., University of Aberdeen.

- Gargominy O, Terceirie S, Régnier C, et al (2020) TAXREF v14. 0, référentiel taxonomique pour la France. UMS PatriNat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Génot J-C, Barbault R (2004) Quelle politique de conservation ? In: R. Barbault, B. Chevassus au Louis & A. Teyssède (eds). Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche. ADPF, Paris, France, pp 162–191.
- Genovesi P, Besa M, Toso S (1995) Ecology of a feral cat *Felis catus* population in an agricultural area of northern Italy. *Wildlife biology* 1:233–237.
- Gérard A, Sanchez M (2018) Contrôle des rats dans les falaises littorales de Petite-Ile (île de La Réunion), pour la conservation de la flore indigène et du gecko vert de Manapany - Expérience pilote. Rapport Nature Océan Indien. Financement TeMeUm. pp 31 + annexes.
- Gerdil T (1998) Étude et conservation des oiseaux marins de l'île de La Réunion (Rapport d'études). Université de Neuchâtel, Institut de Zoologie / CEBC / Muséum d'Histoire Naturelle de La Réunion, Neuchâtel.
- Germano JM, Bishop PJ (2009) Suitability of Amphibians and Reptiles for Translocation. *Conservation Biology* 23:7–15.
- Gerner T, Müller CB, Zuël N, Hansen D (2008) Home range, habitat use and social behaviour of the endangered Mauritian gecko *Phelsuma guentheri*. Ph.D thesis, University of Zurich, Zurich, Switzerland.
- Gillespie R, Clague D (2009) *Encyclopedia of Islands*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Gimenez O (2010) Des modèles de capture-recapture pour l'écologie évolutive. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. Université Montpellier II, Montpellier.
- Glen AS, Atkinson R, Campbell KJ, et al (2013) Eradicating multiple invasive species on inhabited islands: the next big step in island restoration? *Biological Invasions* 15:2589–2603.
- Grantham HS, Bode M, McDonald-Madden E, et al (2010) Effective conservation planning requires learning and adaptation. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:431–437.
- Griffiths C (2014) Rewilding in the western Indian Ocean. *Western Indian Ocean tortoises: ecology, diversity, evolution, conservation, palaeontology* Manchester: Siri Scientific Books 325–349.
- Griffiths C (2016) Rewilding oceanic islands with giant tortoises. *Nature New South Wales* 60:10–11.
- Griffiths CJ, Jones CG, Hansen DM, et al (2010) The use of extant non-indigenous tortoises as a restoration tool to replace extinct ecosystem engineers. *Restoration Ecology* 18:1–7.
- Griffiths CJ, Zuël N, Jones CG, et al (2013) Assessing the potential to restore historic grazing ecosystems with tortoise

- ecological replacements. *Conservation Biology* 27:690–700.
- Grondin V, Hivert J, Parscual V (2004) Complément d'expertise floristique de la zone d'aménagement lié à la mer de Grande-Anse commune de Petite-Ile. Rapport d'expertise du Conservatoire Botanique National De Mascarin, pp 43.
- Grumbine RE (1994) What is ecosystem management? *Conservation Biology* 8:27–38.
- Gummer H, Taylor G, Wilson K-J, Rayner MJ (2015) Recovery of the endangered Chatham petrel (*Pterodroma axillaris*): a review of conservation management techniques from 1990 to 2010. *Global Ecology and Conservation* 3:310–323.
- Hamer KC, Schreiber A, Burger J (2002) Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions. In E. A. Schreiber & J. Burger (eds). *Seabirds. in Biology of Marine Birds*, CRC Press, Boca Raton, London, pp 217–262.
- Harper GA, Bunbury N (2015) Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation* 3:607–627.
- Hayward MW, Somers MJ (2012) An introduction to fencing for conservation. In: Somers MJ, Hayward M (eds) *Fencing for conservation: restriction of evolutionary potential or a riposte to threatening processes?* Springer, New York, pp 1–6.
- Hill G, Dyer PK, Barnes A (1995) The Wedge-tailed Shearwater *Puffinus pacificus* breeding colony on Heron Island, 1985–1990. *Queensland Naturalist* 33:66–70.
- Hill GJE, Barnes A (1989) Census and distribution of wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus* burrows on Heron Island, November 1985. *EMU* 89:135–139.
- Hoare JM, Hare KM (2006) The impact of brodifacoum on non-target wildlife: gaps in knowledge. *New Zealand Journal of Ecology* 30:157–167.
- Howald G, Donlan CJ, Galván JP, et al (2007) Invasive Rodent Eradication on Islands. *Conservation Biology* 21:1258–1268.
- Hoyo J del, Elliott A, Sargatal J, Christie D (1992) *Handbook of the Birds of the World Vol. 1*. Lynx Edicions/Birdlife International, Barcelona.
- Imlay T, Dale R, Buckland S, et al (2012) A novel approach to counting geckos: *Phelsuma* density in Mauritian forests. *Herpetological Review* 43:391.
- Ineich I (2010) How habitat disturbance benefits geckos: Conservation implications. *Comptes Rendus Biologies* 333:76–82.
- INSEE (2020) *La Réunion. Synthèse démographique, sociale et économique*, pp 4.
- IUCN (2021a) *The IUCN Red List of threatened species*. <https://www.iucnredlist.org/en>. Accessed 23 Jun 2021.
- IUCN (2021b) *Nature 2030 : one nature, one future : a programme for the Union 2021-2024*.

- IUCN (2010a) La Liste rouge des espèces menacées en France. Flore vasculaire de La Réunion. Dossier de presse, pp 27.
- IUCN (2010b) Premiers résultats pour la faune de La Réunion. Dossier de presse, pp 26.
- IUCN (2018) *Ardenna pacifica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22698175A132631353. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22698175A132631353.en>. Downloaded on 17 July 2021.
- IUCN (2001) IUCN Red List categories and criteria: version 3.1. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2010c) Discussion note to accompany IUCN's position paper on the Convention on Biological Diversity (CBD) strategic plan 2011–2020: target 20. IUCN, Cambridge, pp 5.
- Jaisankar I, Velmurugan A, Sivaperuman C (2018) Chapter 19 - Biodiversity conservation: issues and strategies for the tropical islands. In: Sivaperuman C, Velmurugan A, Singh AK, Jaisankar I (eds) Biodiversity and climate change adaptation in tropical islands. Academic Press, pp 525–552.
- Jarry M (2009) Modélisation et paradigmes disciplinaires. In: C. Albaladejo, P. Geslin, D. Magda, and P. Salembier (eds). La mise à l'épreuve. Le transfert des connaissances scientifiques en questions. Quae, Paris, pp 87–104.
- Jensen EL, Tapia W, Caccone A, Russello MA (2015) Genetics of a head-start program to guide conservation of an endangered Galápagos tortoise (*Chelonoidis ephippium*). *Conserv Genet* 16:823–832.
- Johnson CN, Balmford A, Brook BW, et al (2017) Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356:270–275.
- Jones AR, Bull CM, Brook BW, et al (2016) Tick exposure and extreme climate events impact survival and threaten the persistence of a long-lived lizard. *Journal of Animal Ecology* 85:598–610.
- Jones CG (1993) The ecology and conservation of Mauritian skinks. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Sciences of Mauritius* 5:71–95.
- Jones CG, Heck W, Lewis RE, et al (1995) The restoration of the Mauritius Kestrel *Falco punctatus* population. *Ibis* 137:S173–S180.
- Jones HP, Towns DR, Bodey T, et al (2011) Recovery and restoration on seabird islands. In: C.P.H. Mulder, W.B. Anderson, D.R. Towns, P.J. Bellingham (eds) Seabird islands: ecology, invasion, and restoration. Oxford University Press, New York 317–357.
- Keitt B, Campbell K, Saunders A, et al (2011) The global islands invasive vertebrate eradication database: a tool to improve and facilitate restoration of island ecosystems. *Island invasives: eradication and management* IUCN, Gland, Switzerland 74–77.
- Kier G, Kreft H, Lee TM, et al (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *PNAS* 106:9322–9327.

- Knight AT, Cowling RM, Rouget M, et al (2008) Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research–implementation gap. *Conservation Biology* 22:610–617.
- Knox CD, Monks JM (2014) Penning prior to release decreases post-translocation dispersal of jewelled geckos. *Animal Conservation* 17:18–26.
- Koons DN, Gunnarsson G, Schmutz JA, Rotella JJ (2014) Drivers of waterfowl population dynamics: from teal to swans. *Wildfowl* 169–191.
- Kreft H, Jetz W, Mutke J, et al (2008) Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters* 11:116–127.
- Kueffer C (2012) The importance of collaborative learning and research among conservationists from different oceanic islands. *Revue d'écologie* 11:125–135.
- Kueffer C, Kaiser-Bunbury CN (2014) Reconciling conflicting perspectives for biodiversity conservation in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12:131–137.
- Kumschick S, Gaertner M, Vilà M, et al (2015) Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. *BioScience* 65:55–63.
- Lagabrielle E, Botta A, Daré W, et al (2010) Modelling with stakeholders to integrate biodiversity into land-use planning – Lessons learned in Réunion Island (Western Indian Ocean). *Environmental Modelling & Software* 25:1413–1427.
- Lagabrielle E, Metzger P, Martignac C, et al (2007) Les dynamiques d'occupation du sol à La Réunion (1989-2002). *Mappemonde* 86. <http://mappemonde.mgm.fr/num14/articles/art07205.html>. pp 23.
- Lambeck RJ (1997) Focal Species: A Multi-Species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* 11:849–856.
- Lane D (2010) Tropical islands biodiversity crisis. *Biodiversity and Conservation* 19:313–316.
- Lane D (2011) Tropical Islands Biodiversity Crisis: The Indo-West Pacific. *Topics in Biodiversity and Conservation*, Vol. 13. Dordrecht, Heidelberg, Springer, London, New York.
- Lauber TB, Stedman RC, Decker DJ, Knuth BA (2011) Linking knowledge to action in collaborative conservation. *Conservation Biology* 25:1186–1194.
- Laurance WF, Koster H, Grooten M, et al (2012) Making conservation research more relevant for conservation practitioners. *Biological Conservation* 153:164–168.
- Lavergne C, Françoise S (2008) *Euphorbia viridula Cordem. ex Radcl.-Sm.* Plan Directeur De Conservation. Outils d'aide à la conservation des espèces végétales menacées d'extinction, pp 47.
- Le Corre M, Danckwerts DK, Ringler D, et al (2015) Seabird recovery and vegetation dynamics after Norway rat eradication at Tromelin Island, western Indian Ocean. *Biological Conservation* 185:85–94.

- Le Galliard J-F, Fitze PS, Ferrière R, Clobert J (2005) Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National academy of Sciences* 102:18231–18236.
- Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Leclerc C, Courchamp F, Bellard C (2018) Insular threat associations within taxa worldwide. *Sci Rep* 8:6393.
- Legge S, Murphy BP, McGregor H, et al (2017) Enumerating a continental-scale threat: How many feral cats are in Australia? *Biological Conservation* 206:293–303.
- Legros V, Rochat J, Reynaud B, Strasberg D (2020) Known and unknown terrestrial arthropod fauna of La Réunion Island, Indian Ocean. *J Insect Conserv* 24:199–217.
- Liberg O, Sandell M (1988) Spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: Dennis C, Turner PB (eds). *Domestic Cat: The biology of its behavior*: Cambridge University Press, Cambridge, pp 67–81.
- Libois E, Gimenez O, Oro D, et al (2012) Nest boxes: a successful management tool for the conservation of an endangered seabird. *Biological Conservation* 155:39–43.
- Lindenmayer DB, Manning AD, Smith PL, et al (2002) The focal-species approach and landscape restoration: a critique. *Conservation Biology* 16:338–345.
- Litvaitis JA, Villafuerte R, Palomares F, et al (1996) Intraguild predation, mesopredator release, and prey stability. Authors' reply. *Conservation Biology* 10:676–679.
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2013) *Invasion ecology*. John Wiley & Sons, Blackwell, Oxford.
- Lunney D, Eby P, O'connell M (1991) Effects of logging, fire and drought on three species of lizards in Mumbulla State Forest on the south coast of New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 16:33–46.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, et al (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83:2248–2255.
- Madeiros J, Carlile N, Priddel D (2012) Breeding biology and population increase of the Endangered Bermuda Petrel *Pterodroma cahow*. *Bird Conservation International* 22:35–45.
- Mair L, Bennun LA, Brooks TM, et al (2021) A metric for spatially explicit contributions to science-based species targets. *Nature Ecology & Evolution* 5:836–844.
- Manlik O, Lacy RC, Sherwin WB (2018) Applicability and limitations of sensitivity analyses for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 55:1430–1440.
- Manlik O, McDonald JA, Mann J, et al (2016) The relative importance of reproduction and survival for the

- conservation of two dolphin populations. *Ecology and Evolution* 6:3496–3512.
- Manly BF, McDonald L, Thomas DL, et al (2007) *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Kluwer Academic Publisher, London.
- Maris V (2016) *Philosophie de la biodiversité: Petite éthique pour une nature en péril*. Buchet/Chastel, Paris, France pp 216.
- Marrs R (2009) *Biological Conservation past, present and future*. *Biological Conservation* 142:2375–2376.
- Martin TG, Kehoe L, Mantyka-Pringle C, et al (2018) Prioritizing recovery funding to maximize conservation of endangered species. *Conservation Letters* 11:e12604.
- Mathieu S, Saunier M, Choeur A, Le Corre M (2021) Population dynamics of the wedge-tailed shearwaters (*Ardenna Pacifica*) of Reunion Island – implications for conservation. Rapport de stage de Master 2. Université de La Réunion. pp 28.
- Mauz I, Granjou C (2011) *Rendre visibles les « travailleurs invisibles »? Vers de nouveaux collectifs de travail en écologie*. *Terrains et travaux* 18:121–139.
- MEEDDM (2010) *Guide des procédures de création et de gestion des réserves naturelles nationales (Version 1 du 30 septembre 2010) - Annexe à la circulaire du 30 septembre 2010 relative aux procédures de classement et de gestion des réserves naturelles nationales*, pp 69.
- Météo France (2021a) *Cyclonic activity on Reunion Island*. In: Météo France, La Réunion. <http://www.meteofrance.re/publications>. Accessed 27 Apr 2021.
- Météo France (2021b) *Temperatures and precipitations on Reunion Island*. In: *Données Publiques de Météo-France*. <https://donneespubliques.meteofrance.fr/>. Accessed 27 Apr 2021.
- Météo France (2015) *Le changement climatique à La Réunion*. In: Météo France Réunion. <http://www.meteofrance.re/climat/changement-climatique>. Accessed 11 Jul 2021.
- Middleton GJ, Burney DA (2013) *Rodrigues – an indian ocean island calcarenite: its history, study and management*. In: Lace MJ, Mylroie JE (eds) *Coastal Karst Landforms*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 261–276.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Milner-Gulland EJ, Barlow J, Cadotte MW, et al (2012) Ensuring applied ecology has impact. *Journal of Applied Ecology* 49:1–5.
- Mirmovitch V (1995) *Spatial organisation of urban feral cats (Felis Catus) in Jerusalem*. *Wildl Res* 22:299.
- Mitchell NJ, Janzen FJ (2010) *Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change*. *SXD* 4:129–140.

- Moseby KE, Stott J, Crisp H (2009) Movement patterns of feral predators in an arid environment—implications for control through poison baiting. *Wildlife Research* 36:422–435.
- Mourer-Chauvire C, Bour R, Ribes S, Moutou F (1999) The avifauna of Réunion Island (Mascarene Islands) at the time of the arrival of the first Europeans. *Smithsonian contributions to paleobiology* 89:1–38.
- Murdoch W, Polasky S, Wilson KA, et al (2007) Maximizing return on investment in conservation. *Biological Conservation* 139:375–388.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nakamoto A, Nakanishi N (2013) Home range, habitat selection, and activity of male Asian house shrews, *Suncus murinus*, on Okinawa-Jima Island. *Jmam* 38:147–153.
- Nelson MP, Vucetich JA (2009) On advocacy by environmental scientists: what, whether, why, and how. *Conservation Biology* 23:1090–1101.
- Nevoux M, Arlt D, Nicoll M, et al (2013) The short- and long-term fitness consequences of natal dispersal in a wild bird population. *Ecology Letters* 16:438–445.
- Nichols JD, Hines JE (2002) Approaches for the direct estimation of population growth rate, and demographic contributions to population growth rate, using capture-recapture data. *Journal of Applied Statistics* 29:539–568.
- Nichols JD, Williams BK (2006) Monitoring for conservation. *Trends Ecol Evol (Amst)* 21:668–673.
- Nicoll MAC, Jones CG, Groombridge JG, et al (2021) Contrasting recovery trajectories of four reintroduced populations of the Endangered Mauritius Kestrel (*Falco punctatus*). *Ibis* 163:1294–1309.
- Nicoll MAC, Jones CG, Norris K (2003) Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. *Journal of Animal Ecology* 72:917–926.
- Nicoll MAC, Jones CG, Norris K (2004) Comparison of survival rates of captive-reared and wild-bred Mauritius kestrels (*Falco punctatus*) in a re-introduced population. *Biological Conservation* 118:539–548.
- Norbury G, Reardon J, Ludwig K (2014) Impacts of invasive house mice on post-release survival of translocated lizards. *New Zealand Journal of Ecology* 38:322–327.
- Norvell RE, Edwards TC, Howe FP (2014) Habitat management for surrogate species has mixed effects on non-target species in the sagebrush steppe. *The Journal of Wildlife Management* 78:456–462.
- Ogden J (1994) Population size of the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*

- population in *Pisonia grandis* forest on Heron Island in 1992. *EMU* 94:65–68.
- Onley D, Scofield P (2007) Field guide to the albatrosses, petrels and shearwaters of the world. Christopher Helm Publishers Ltd, London.
- Osadnik G (1984) An investigation of egg laying in *Phelsuma* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 5:125–134.
- Ovaskainen O (2002) Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology* 218:419–433.
- Pakeman RJ, Bates A, Corlett RT, et al (2019) Fifty years of biological conservation. *Biological Conservation* 230:A1–A4.
- Palmas P, Gouyet R, Oedin M, et al (2020) Rapid recolonisation of feral cats following intensive culling in a semi-isolated context. *NB* 63:177–200.
- Palmas P, Jourdan H, Rigault F, et al (2017) Feral cats threaten the outstanding endemic fauna of the New Caledonia biodiversity hotspot. *Biological Conservation* 214:250–259.
- Palmer MA, Zedler JB, Falk DA (2016) Ecological theory and restoration ecology. In: D.A. Falk, M.A. Palmer, J.B. Zedler (eds) *Foundations of restoration ecology*, Island Press, Washington, pp 3–26.
- Parma AM (1998) What can adaptive management do for our fish, forests, food, and biodiversity? *Integrative Biology: Issues, News, and Reviews* 1:16–26.
- Pereira HM, Leadley PW, Proença V, et al (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st Century. *Science* 330:1496–1501.
- Pérez-Buitrago N, García MA, Sabat A, et al (2008) Do headstart programs work? Survival and body condition in headstarted Mona Island iguanas *Cyclura cornuta stejnegeri*. *Endangered Species Research* 6:55–65.
- Péron G, Gaillard J-M, Barbraud C, et al (2016) Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species. *Evolution* 70:2909–2914.
- Peters DH, Schumacher K, Schumacher RJ, Baigent DW (2014) Goodnature automatic traps for vertebrate pest control: field trials using new kill traps targeting animal pests in New Zealand. In: R. Timm and J. O'Brien (eds). *Proceedings of the 26th Vertebrate Pest Conference*, University of California, pp 405–410.
- Pickard C (1984) The population ecology of house mice on Mana Island. Unpublished MSc Thesis, University of Wellington, Victoria.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, et al (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344, 1246752–1246752.
- Pinet P, Salamolard M, Probst J-M, et al (2009) Barau's Petrel *Pterodroma baraui*: history, biology and conservation of an endangered endemic petrel. *Marine Ornithology* 37:107–113.

- Podolsky RH, Kress SW (1989) Factors affecting colony formation in Leach's Storm-Petrel. *The Auk* 106:332–336.
- Polis GA, Holt RD (1992) Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7:151–154.
- Pontes-da-Silva E, Magnusson WE, Sinervo B, et al (2018) Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *Journal of Thermal Biology* 73:50–60.
- Powell RA, Ransom D, Slack RD, Silvy NJ (2010) Dynamics of content and authorship patterns in the wildlife society journals (1937–2007). *JWM* 74:816–827.
- Prakash V, Galligan TH, Chakraborty SS, et al (2019) Recent changes in populations of Critically Endangered *Gyps vultures* in India. *Bird Conservation International* 29:55–70.
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH (1999) The gaps between theory and practice in selecting nature reserves. *Conservation biology* 13:484–492.
- Primack RB, Sarrazin F, Lecomte J (2012) *Biologie de la conservation*. Dunod, Paris, France.
- Pringle RM, Webb JK, Shine R (2003) Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84:2668–2679.
- Probst J (2002) Faune indigène protégée de l'île de La Réunion-Un patrimoine naturel à préserver avec une description des oiseaux, des mammifères, des reptiles et des papillons inscrits sur la liste des espèces protégées. *Nature & Patrimoine* 1–110.
- Probst J-M (1995) Note sur plus de 40 colonies de nidification nouvelles de deux espèces de Procellariiformes indigènes de La Réunion: *Puffinus pacificus* et *Puffinus lherminieri bailloni*. *Bulletin Phaethon* 2:50–57.
- Probst J-M (1998) Petite île, une réserve et un conservatoire précieux pour les espèces littorales. *Bulletin Phaethon* 8:111.
- Probst J-M, Morgan G, Kershaw M (1995) Rapport sur la découverte d'une colonie de «Fouquet» *Puffinus pacificus* sur l'île de La Réunion. *Bulletin Phaethon* 1:1–3.
- Probst J-M, Turpin A (1996) Disparition d'une population de Gecko de Manapany dans le secteur littoral de Saint-Joseph. *Bulletin Phaethon* 6:104.
- Pyšek P, Hulme PE, Simberloff D, et al (2020) Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews* 95:1511–1534.
- Raffin J-P (2005) De la protection de la nature à la gouvernance de la biodiversité. *Ecologie politique* 30:97–109.
- Raine AF, Driskill S, Vynne M, et al (2020) Managing the effects of introduced predators on Hawaiian endangered seabirds. *JWM* 84:425–435.
- Richardson DM, Pyšek P, Carlton JC (2011) A compendium of essential concepts and terminology in biological invasions. In: D.M. Richardson (ed). *Fifty years of*

- invasion ecology: The Legacy of Charles Elton, Blackwell Publishing, Oxford, pp 409–420
- Richardson KM, Doerr V, Ebrahimi M, et al (2015) Considering dispersal in reintroduction and restoration planning. In: D.P. Armstrong, M.W. Hayward, D. Moro, P.J. Seddon (eds). Advances in reintroduction biology of Australian and New Zealand fauna, CSIRO Publishing, Victoria, Australia pp 59–72.
- Riethmuller M, Jan F, Giloux Y, Saliman M (2012) Plan national d'actions en faveur du Pétrel noir de Bourbon *Pseudobulweria aterrima* (2012-2016). Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de La Réunion. SEOR, pp 92.
- Ringler D (2013) Écologie du rat noir (*rattus rattus*) dans les îles tropicales et impacts sur les oiseaux marins implications pour la restauration écologique à la réunion et dans les îles éparses. Thèse de doctorat de l'Université de La Réunion, pp 239.
- Ringler D, Russell JC, Le Corre M (2015) Trophic roles of black rats and seabird impacts on tropical islands: Mesopredator release or hyperpredation? *Biological Conservation* 185:75–84.
- Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, et al (2017) World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience* 67:1026–1028.
- Rocha S, Posada D, Carretero MA, Harris DJ (2007) Phylogenetic affinities of Comoroan and East African day geckos (genus *Phelsuma*): multiple natural colonisations, introductions and island radiations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43:685–692.
- Rochat J (2008) Terrestrial invertebrate biodiversity of Reunion Island. http://www.regionreunion.com/fr/spip/IMG/pdf/insectarium_in_english.pdf. Accessed 21 Jul 2021.
- Roux DJ, Rogers KH, Biggs HC, et al (2006) Bridging the science–management divide: moving from unidirectional knowledge transfer to knowledge interfacing and sharing. *Ecology and society* 11:1–20.
- Royle JA (2004) N-Mixture models for estimating population size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* 60:108–115.
- Royle JA, Nichols JD (2003) Estimating abundance from repeated presence–absence data or point counts. *Ecology* 84:777–790.
- Russell JC, Cole NC, Zuël N, Rocamora G (2016) Introduced mammals on Western Indian Ocean islands. *Global Ecology and Conservation* 6:132–144.
- Russell JC, Kueffer C (2019) Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 44:31–60.
- Russell JC, Lecomte V, Dumont Y, Le Corre M (2009) Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. *Ecological Modelling* 220:1098–1104.
- Russell JC, Meyer J-Y, Holmes ND, Pagad S (2017) Invasive alien species on islands:

- impacts, distribution, interactions and management. *Environmental Conservation* 44:359–370.
- Russell JC, Ringler D, Trombini A, Le Corre M (2011) The island syndrome and population dynamics of introduced rats. *Oecologia* 167:667–676.
- Salamolard M, Fouillot D (2012) Plan national d'actions en faveur de l'Echenilleur de La Réunion, *Coracina newtoni* 2013-2017. Ministère de l'écologie, du développement durable, des transports et du logement, DEAL. Parc national de La Réunion / Société d'Etudes Ornithologiques de La Réunion, pp 146.
- Saliman-Hitillambeau M (2020) Le grand livre de la flore et la faune originelles des Mascareignes: Réunion-Maurice-Rodrigues. Guide pour identifier les espèces, découvrir et comprendre les milieux naturels des Mascareignes. Orphie.
- Sanchez M (2020) Elevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 2 : Caractérisation de la structure d'élevage, zootechnie et suivis de l'élevage. Financement programme FEDER, DEAL. Version provisoire soumise au COPIL fin Juillet 2020, pp 15.
- Sanchez M (2021) *Phelsuma inexpectata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T17450049A17450059. Downloaded on 05 September 2021.
- Sanchez M (2012) Mitigating habitat loss by artificial egg laying sites for reunion day gecko *Phelsuma borbonica*, Sainte Rose, Reunion Island. *Conservation Evidence* 9:17–21.
- Sanchez M (2010) The Reunion Day Gecko, *Phelsuma borbonica* Mertens, 1942 cannibalism behaviour (Sauria: Gekkonidae). *Cahiers scientifiques de l'océan Indien occidental* 1:1–2.
- Sanchez M, Caceres S (2019) Plan national d'actions en faveur des Geckos verts de La Réunion *Phelsuma borbonica* et *Phelsuma inexpectata*. NOI/ONCFS pour la DEAL Réunion, pp 173.
- Sanchez M, Choeur A (2020a) Suivi démographique et spatial des populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) des falaises littorales de Petite Ile, suivi 2019 Action du PNA n°12, pp 37.
- Sanchez M, Choeur A (2020b) Elevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 1 - Etude de faisabilité. Financement programme FEDER, DEAL, pp 46.
- Sanchez M, Choeur A (2020c) Elevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 3 : Protocoles de prélèvement, de réintroduction et de suivi. Financement programme FEDER, DEAL, pp 27.
- Sanchez M, Choeur A (2019) Suivi démographique et spatial des populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) des falaises littorales de Petite Ile, année 2018 – Action du PNA n°12. Rapport

- Nature Océan Indien. Financement DEAL Réunion, pp 35.
- Sanchez M, Gérard A (2017) Le gecko vert de Bourbon *Phelsuma borbonica* suivi de la reproduction et évaluation de la prédation des oeufs par les rats en milieu naturel. Rapport final. Rapport Nature Océan Indien pour le Parc national de La Réunion.
- Sanchez M, Gérard A, Conord M, Choeur A (2018) Suivi démographique et spatial de la population de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) du Cap Devot (Petite Ile), année 2017 – Action du PNA n°12. Rapport Nature Océan Indien. Financement DEAL Réunion et REGION Réunion, pp 27.
- Sanchez M, Lavergne C (2009) Lataniers et geckos, deux bons amis. Magazine Palmeraie-Union Latania 22:37–40
- Sanchez M, Probst J-M (2011) Distribution and conservation status of the Manapany day gecko, *Phelsuma inexpectata* MERTENS, 1966, an endemic threatened reptile from Réunion Island (Squamata: Gekkonidae). Cahiers scientifiques de l’océan Indien occidental 2: 13–28.
- Sanchez M, Probst J-M, Deso G (2009) *Phelsuma inexpectata* Mertens, 1966 (Squamata : Gekkonidae) sur l’île de La Réunion : écologie, répartition et menaces. Bulletin de la Société Herpétologique de France 132: 43-69.
- Sanchez M, Probst JM, Le Corre M, et al (2010) Compte rendu de mission sur la Petite île 23 et 24 décembre 2009 Prospection pluridisciplinaire : Reptiles, Oiseaux et Mammifères introduits. Association Nature Océan Indien (NOI), Laboratoire d’Ecologie Marine (ECOMAR), Brigade Nature Océan Indien (BNOI), Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), pp 19.
- Sandron F (2007) Dynamique de la population réunionnaise (1663-2030). In : La population réunionnaise : analyse démographique. Paris : IRD, pp 27–41.
- Sax DF, Gaines SD (2008) Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. PNAS 105:11490–11497.
- Schmeller D, Henle K, Loyau A, et al (2012) Bird-monitoring in Europe – a first overview of practices, motivations and aims. NC 2:41–57.
- Schmidt PM, Lopez RR, Collier BA (2007) Survival, fecundity, and movements of free-roaming cats. JWM 71:915–919.
- Schramm M (1986) Burrow densities and nest site preferences of petrels (Procellariidae) at the Prince Edwards Islands. Polar Biol 6:63–70.
- Schwenk WS, Donovan TM (2011) A multispecies framework for landscape conservation planning. Conservation Biology 25:1010–1021.
- Shiels AB, Bogardus T, Rohrer J, Kawelo K (2019) Effectiveness of snap and A24-automated traps and broadcast anticoagulant bait in suppressing commensal rodents in Hawaii. Human-Wildl. Interact 13: 226-237.
- Shine R (1980) “Costs” of reproduction in reptiles. Oecologia 46:92–100.

- Shionosaki K, Sasaki S, Yamada F, Shibata S (2016) Changes in free-roaming cat activity following a regulation prohibiting feeding: a case study at a mountain forest near residential area in Amami City on Amami-Oshima Island, Japan. *Wildlife and Human Society* 3:1–13.
- Shipway AK (1969) The numbers of terns and shearwaters nesting on Heron Island in 1965. *Emu* 69:109–109.
- Shurin JB, Borer ET, Seabloom EW, et al (2002) A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology letters* 5:785–791.
- Simberloff D (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83:247–257.
- Simberloff DS, Abele LG (1976) Island biogeography theory and conservation practice. *Science* 191:285–286.
- Soulé ME (1986) Conservation biology and the “real world.” In: Soulé ME (ed) *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, pp 1–12.
- Soulé ME (1985) What Is Conservation Biology? *BioScience* 35:727–734.
- SRB (2014) *Stratégie Réunionnaise pour la Biodiversité 2013-2020*.
- Stewart-Oaten A, Murdoch WW, Parker KR (1986) Environmental impact assessment: “Pseudoreplication” in Time? *Ecology* 67:929–940.
- Stokes DL, Boersma PD (1998) Nest-site characteristics and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *The auk* 115:34–49.
- Strasberg D, Rouget M, Richardson DM, et al (2005) An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-scale Conservation Priorities. *Biodivers Conserv* 14:3015–3032.
- Tanentzap AJ, Lloyd KM (2017) Fencing in nature? Predator exclusion restores habitat for native fauna and leads biodiversity to spill over into the wider landscape. *Biological Conservation* 214:119–126.
- Tershy BR, Shen K-W, Newton KM, et al (2015) The Importance of Islands for the protection of biological and linguistic diversity. *BioScience* 65:592–597.
- Thébaud C, Warren B, Strasberg D, Cheke A (2009) Mascarene Islands, Biology. In Gillespie, R.G. & Clague, D.A. (eds) *Encyclopedia of Islands*. University of California press. Series: “Encyclopedias of the Natural World”, pp 612–619.
- Tidemann CR, Yorkston HD, Russack AJ (1994) The diet of cats, *Felis catus*, on Christmas Island, Indian ocean. *Wildlife Research* 21:279–285.
- Tilman D, Clark M, Williams DR, et al (2017) Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature* 546:73–81.
- Timmer JM, Aldridge CL, Fernández-Giménez ME (2019) Managing for multiple species: greater sage-grouse and sagebrush songbirds. *JWM* 83:1043–1056.

- Tonge S (1990) The past, present and future of the herpetofauna of Mauritius. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 25:220–226.
- UICN France (2013) La Liste rouge des espèces menacées en France. Faune de La Réunion. Paris, France, pp 24.
- Valentine LE, Roberts B, Schwarzkopf L (2007) Mechanisms driving avoidance of non-native plants by lizards. *Journal of Applied Ecology* 44:228–237.
- Vencatasamy AD (2015) Occupancy, detectability and relative abundance of arboreal geckos using bamboo-hides with ink tracking cards (BH-ITC) on Ile aux Aigrettes nature reserve, Mauritius. Unpublished MSc thesis, Nottingham Trent University.
- Venning KRW, Saltré F, Bradshaw CJA (2021) Predicting targets and costs for feral-cat reduction on large islands using stochastic population models. *BioRxiv* 2020.06.12.149393.
- Waldron A, Miller DC, Redding D, et al (2017) Reductions in global biodiversity loss predicted from conservation spending. *Nature* 551:364–367.
- Walker LR, Bellingham P (2011) *Island Environments in a Changing World*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Warham J (1960) Some aspects of breeding behaviour in the short-tailed shearwater. *Emu-Austral Ornithology* 60:75–87.
- Warham J (1996) *The behaviour, population biology and physiology of the petrels*. Academic Press, San Diego.
- Webb JK, Shine R (2000) Paving the way for habitat restoration: can artificial rocks restore degraded habitats of endangered reptiles? *Biological Conservation* 92:93–99.
- Weimerskirch H (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: E. A. Schreiber, J. Burger (eds). *Biology of Marine Birds*, CRC Press, Boca Raton, pp 115–135.
- Whittaker RJ, Fernandez-Palacios JM (2007) *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. OUP, Oxford.
- Wiens JA, Hayward GD, Holthausen RS, Wisdom MJ (2008) Using Surrogate Species and Groups for Conservation Planning and Management. *BioScience* 58:241–252.
- Williams DR, Balmford A, Wilcove DS (2020) The past and future role of conservation science in saving biodiversity. *Conservation Letters* 13:e12720.
- Williamson M (1996) *Biological Invasions*. Springer, Netherlands.
- Wilson BS, Alberts AC, Graham KS, et al (2004) Survival and reproduction of repatriated Jamaican iguanas. Headstarting as a viable conservation strategy. In: Alberts AC, Carter RL, Hayes WK, Martins EP (eds) *Iguanas: biology and conservation*. University of California Press, Berkeley, CA, pp 220–231.
- Wilson EO (1988) *The current status of tropical biodiversity*. Biodiversity

- National Academy Press Washington 1–18.
- Wilson EO, MacArthur RH (1967) The theory of island biogeography. Princeton University, Princeton.
- Wong W-M, Kachel S (2016) Chapter 28 - Camera trapping: advancing the technology. In: McCarthy T, Mallon D (eds) “Snow Leopards. Biodiversity of the World: Conservation from Genes to Landscapes. Academic Press, pp 383–394.
- Wood JR, Alcover JA, Blackburn TM, et al (2017) Island extinctions: processes, patterns, and potential for ecosystem restoration. *Environmental Conservation* 44:348–358.
- Wosnick N, Leite RD, Giaretta EP, et al (2021) Evaluating conservation status and governmental efforts towards regional flagship species in Brazil. *Journal of Environmental Management* 292:112732.
- Yirga G, Iongh HHD, Leirs H, et al (2012) Adaptability of large carnivores to changing anthropogenic food sources: diet change of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) during Christian fasting period in northern Ethiopia. *Journal of Animal Ecology* 81:1052–1055.
- Yoccoz NG, Nichols JD, Boulinier T (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16:446–453.
- Young LC, VanderWerf EA, Lohr MT, et al (2013) Multi-species predator eradication within a predator-proof fence at Ka‘ena Point, Hawai‘i. *Biol Invasions* 15:2627–2638.
- Young LC, VanderWerf EA, Mitchel C, et al (2012) The use of predator proof fencing as a management tool in the Hawaiian Islands: a case study of Ka`ena Point Natural Area Reserve. Technical Report 180, pp 88.
- Zachos FE, Habel JC (2011) Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas. Springer Science & Business Media, Heidelberg.

ANNEXE A. COMITÉS D'EXPERTISES, FORMATION ET ENSEIGNEMENTS



COMITÉS D'EXPERTISES

- › Membre du comité de suivi du Plan National d'Action (PNA) en faveur des geckos verts de La Réunion (2018-2020). Île de La Réunion.
- › Participation aux réunions techniques du montage du projet FEDER ELEVAGE (2019-2020). Île de La Réunion.
- › Participation aux réunions techniques (calibrage des protocoles de terrain, analyses de dynamique de populations) du projet FEDER CREME (Conservation et Restauration des Espèces et Milieux Endémiques) (2021). Île de La Réunion.



FORMATION

- › Permis de bagueur du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) : Autorisation de capture d'oiseaux pour baguage à des fins scientifiques. Formation théorique et pratique (environ 300 oiseaux bagués). Le 18 juin 2021. Saint Denis, île de La Réunion.



ENSEIGNEMENTS

- › **2017-2018** : Enseignant vacataire – *Département de Biologie, Université de La Réunion*
 - ▲ Travaux pratiques, UE Projet professionnel, L1 (10h)
- › **2018-2019** : Encadrement de stage de recherche M1 – Master 1 BEE BEST ALI, Université de La Réunion : « *Sélection d'habitat et cartographie du puffin du Pacifique (Ardenna pacifica)* »
- › **2018-2019** : Enseignant vacataire – *Département de Biologie, Université de La Réunion*
 - ▲ Travaux pratiques, UE Projet professionnel, L1 (20h)
 - ▲ Travaux pratiques, UE Éthologie, L2 (18h)
 - ▲ Travaux pratiques, UE Dynamique des populations, M1 (8h)

♣ Travaux pratiques, UE Biologie de la conservation, M2 (10h)

› **2019-2020** : Enseignant vacataire – *Département de Biologie, Université de La Réunion*

♣ Travaux pratiques, UE Projet professionnel, L1 (12h)

♣ Travaux pratiques, UE Dynamique des populations, M1 (8h)

♣ Travaux pratiques, UE Biologie de la conservation, M2 (10h)

› **2019-2020** : Encadrement de stage de recherche M2 – Master 2 BEE BEST ALI, Université de La Réunion : « *Population dynamics of the wedge-tailed shearwaters, *Ardenna Pacifica*, of Reunion Island – implications for conservation* »

› **2020-2021** : ATER (Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche) – *Département de Biologie, Université de La Réunion*

♣ Travaux pratiques, UE Projet professionnel, L1 (24h)

♣ Travaux dirigés, UE Introduction à l'écologie, L1 (50h)

♣ Travaux pratiques, UE Introduction à l'écologie, L1 (8h)

♣ Travaux pratiques, UE Éthologie, L2 (18h)

♣ Travaux pratiques, UE Biologie animale, L2 (24h)

♣ Travaux pratiques, UE Dynamique des populations, M1 (6h)

♣ Travaux pratiques, UE Statistique (R), M1 (18h)

♣ Cours magistraux, UE Statistique (R), M1 (7h)

♣ Travaux pratiques, UE Analyse et modélisation, M2 (19h)

♣ Travaux pratiques, UE Biologie de la conservation, M2 (10h)

ANNEXE B. CURRICULUM VITAE

Arthur CHOEUR

e-mail : choeurarthur.research@gmail.com ou choeurarthur@univ-reunion.fr

CURSUS SCOLAIRE

2018 – 2021 : **Thèse de doctorat : conservation du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) et du puffin du pacifique (*Ardenna pacifica*) : approche multispécifique pour la conservation des falaises littorales du sud de l'île de La Réunion**

- › Université de La Réunion, UMR ENTROPIE, Association Nature Océan Indien
- › *Mention : Très Honorable avec les Félicitations du Jury*
- › Sous la direction de Matthieu Le Corre et Mickaël Sanchez

2015 – 2017 : **Master Biodiversité, Écologie, Évolution : Écosystèmes Tropicaux Aquatiques, Littoraux et Insulaires (BEST ALI)**

- › Université de La Réunion ; *Mention Bien (rang M1 : 3/19 ; M2 : 2/13)*

2012 – 2015 : **Licence biologie générale mention Science de La Vie**

- › Université Grenoble Alpes ; *Mention Assez Bien*

2011 – 2012 : **Baccalauréat scientifique : Sciences de la Vie et de la Terre**

- › Lycée Pablo Neruda, Saint-Martin-d'Hères

EXPERIENCE PROFESSIONNELLE

Juillet – Août 2019 : **Mission ornithologique à Europa (Îles Éparses) dans le cadre du projet ECOMIE**

- › Estimation des abondances d'oiseaux marins (CMR), suivi acoustique, suivi des nids par *caméra-traps*, prélèvements sanguins
- › Chef de mission, encadrement d'une équipe de trois personnes

Janvier – juin 2017 : **Stage de recherche master 2** › Association Nature Océan Indien (Île de La Réunion)

- › Densité des populations (*distance sampling*) et sélection d'habitat des reptiles de l'archipel des Glorieuses (Îles Éparses) - Stage réalisé sur l'archipel des Glorieuses

Maître de stage : Mickael Sanchez ; mickael.sancheznoi@gmail.com

Janvier – août 2016 : **Stage professionnel volontaire** › Réserve Naturelle Marine de La Réunion

- › Suivis des pêcheries traditionnelles et effort de pêche, bancarisation des données

Maître de stage : Lola Masse ; lola.masse@reservemarinereunion.fr

Octobre 2015 – juin 2016 : **Stage de recherche master 1** › Laboratoire ENTROPIE (Île de La Réunion)

- › Impacts des chats sur les oiseaux marins du sud de l'île de La Réunion et démographie (CMR et succès reproducteur)

Maître de stage : Matthieu Le Corre ; mathieu.lecorre@univ-reunion.fr

Juillet 2015 : **Stage de recherche volontaire** › Laboratoire d'Écologie Alpine (LECA)

- › Abondance (CMR) et caractérisation de l'habitat des papillons du genre *Coenonympha*

Maître de stage : Laurence Despres ; laurence.despres@univ-grenoble-alpes.fr

EXPERIENCE DANS L'ENSEIGNEMENT ET L'ENCADREMENT

2020-2021 : **Attaché temporaire d'enseignement et de recherche (ATER temp plein 192h TD) – UFR ST – Département de biologie, Université de La Réunion**

- › Cours magistraux, UE Statistique (R), Master 1 (7h)
- › Travaux pratiques, UE Analyse et modélisation, Master 2 (19h)
- › Travaux pratiques, UE Biologie de la conservation, Master 2 (10h)
- › Travaux pratiques, UE Statistique (R), Master 1 (18h)

- › Travaux pratiques, UE Dynamique des populations, Master 1 (6h)
- › Travaux pratiques, UE Biologie animale, Licence 2 (24h)
- › Travaux pratiques, UE Éthologie, Licence 2 (18h)
- › Travaux pratiques, UE Introduction à l'écologie, Licence 1 (8h)
- › Travaux dirigés, UE Introduction à l'écologie, Licence 1 (50h)
- › Travaux pratiques, UE Projet professionnel, Licence 1 (24h)

2019-2020 : **Encadrement de stage de recherche M2** – Master 2 BEE BEST ALI, Université de La Réunion

- › Encadrement d'un stagiaire de M2 : « *Population dynamics of the wedge-tailed shearwaters, Ardena Pacifica, of Reunion Island – implications for conservation* »
- › Encadrement sur le terrain, les analyses, la rédaction et la présentation orale de stage

2019-2020 : **Enseignant vacataire** – UFR ST – Département de biologie, Université de La Réunion

- › Travaux pratiques, UE Projet professionnel, Licence 1 (20h prévues, 12h réalisées)
- › Travaux pratiques, UE Dynamique des populations, Master 1 (8h)
- › Travaux pratiques, UE Biologie de la conservation, Master 2 (10h)

2018-2019 : **Encadrement de stage de recherche M1** – Master 1 BEE BEST ALI, Université de La Réunion

- › Encadrement de deux stagiaires de M1 : « *Sélection d'habitat et cartographie du puffin du Pacifique* »
- › Encadrement sur le terrain, les analyses, la rédaction et la présentation orale de stage

2018-2019 : **Enseignant vacataire** – UFR ST – Département de biologie, Université de La Réunion

- › Travaux pratiques, UE Projet professionnel, Licence 1 (20h)
- › Travaux pratiques, UE Éthologie, Licence 2 (18h)

FORMATIONS SCIENTIFIQUES

Février 2018 › **Formation au baguage et prélèvements sanguins sur les oiseaux marins, programmes 609/616 de Matthieu Le Corre - CRBPO**

- › Formation théorique et pratique (environ 350 oiseaux manipulés)

Octobre 2016 › **Campagne IOTA (Initiation à l'Océanographie TropicAle)**

- › Utilisation d'engins de prélèvement en mer (benne à sédiment, chalut pélagique, filet à neuston de surface)

Janvier 2017 › **Formation à la manipulation de reptiles**

Janvier 2016 › **Formation pratique à l'identification de requins et de raies**

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

Articles acceptés

- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Le Corre Matthieu, and Sanchez Mickaël. Evidence of seasonal reproduction, laying site fidelity and oviposition synchronicity in the critically endangered endemic Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) of Reunion Island (Western Indian Ocean). *Accepté avec révision mineure dans « Salamandra »*.
- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Potin Gaël, Bureau Sophie, Guilhaumon François, and Le Corre Matthieu. Impacts and management of unowned and domestic cats at a seabird colony on Reunion Island (Western Indian Ocean). *Accepté avec révision mineure dans « Biological Invasions »*.
- › **Choeur Arthur** and Sanchez Mickaël (2018). Observation of a new species of breeding seabird on Lys Island (Glorieuses Archipelago). *Indian Ocean Seabird Group (IOSG), Newsletter n° 5:9-10*.
- › Sanchez Mickaël, **Choeur Arthur**, Bignon Florent, and Laubin Alexandre (2019). Reptiles of the Iles Eparses, Indian Ocean: inventory, distribution and conservation status. *Herpetological conservation and biology*, 14(2), 481-502.

Articles en dernière étape d'écriture

- › **Choeur Arthur**, Couturier Thibaut, Clémencet Johanna, Le Corre Matthieu, and Sanchez Mickaël. High extinction risk of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*) populations revealed by CMR monitoring and Population Viability Analysis. *En préparation pour « Biological Conservation »*.
- › **Choeur Arthur** and Le Corre Matthieu. Multi-scale breeding habitat selection and breeding success of the wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) at Reunion Island: implications for conservation. *En préparation pour « Ibis »*.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Le Corre Matthieu, and Sanchez Mickaël. Characterization of intra-annual variations in micro-habitat use and laying site for the conservation of the Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*): implications for the conservation of a critically endangered reptile endemic to Reunion Island. *En préparation pour « Amphibia-Reptilia »*.
- › **Choeur Arthur**, Quiriet Mathieu, Beaulieu Richard, et Le Corre Matthieu. Effets d'un contrôle de chats aux abords d'une colonie d'oiseaux marins de l'île de La Réunion : implications pour la gestion des chats dans une zone péri-urbaine et touristique. *En préparation pour « Revue d'écologie (La Terre et la Vie) »*.
- › Juhasz Claire-Cécile, Avargues Naïs, Humeau Laurence, Ringler David, Pinet Patrick, Hollinger Clémence, Beaulieu Richard, Faulquier Lucie, **Choeur Arthur**, Bureau Sophie, Da Silva Denis, Dubos Jérôme, Soulaïmana-Mattoir Yahaia, and Le Corre Matthieu. Applying genetic tools and Spatially Explicit Capture Recapture analyses to design appropriate feral cat control in a large inhabited island. *En préparation pour « NeoBiota »*.
- › Mathieu Steeve, Saunier Merlène, **Choeur Arthur**, and Le Corre Matthieu. Population dynamics of the wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) of Reunion Island : implications for conservation. *En préparation pour « Avian conservation and ecology »*.

RAPPORTS TECHNIQUES

- › Sanchez Mickaël, Gérard Agathe, Conord Melissa, et **Choeur Arthur** (2018). Suivi démographique et spatial de la population de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) du Cap Devot (Petite-Île), année 2017. Action du PNA n°12. *Rapport Nature Océan Indien*. Financement DEAL Réunion et Région Réunion. 27 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2019). Suivi démographique et spatial de la population de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) du Cap Devot (Petite-Île), année 2018. Action du PNA n°12. *Rapport Nature Océan Indien*. Financement DEAL Réunion et Région Réunion. 27 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2020). Suivi démographique et spatial des populations de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) des falaises littorales de Petite-Île, année 2019. Action du PNA n°12. *Rapport Nature Océan Indien*. Financement DEAL Réunion. 37 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2020). Élevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 1 - Étude de faisabilité. Financement programme FEDER, CDL. 46 pp + annexe.
- › Sanchez Mickaël et **Choeur Arthur** (2020). Élevage transitoire du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) dans le cadre du programme FEDER LITTOREHAB. Partie 3 - Protocoles de prélèvement, de réintroduction et de suivi. Financement programme FEDER, CDL. 27 pp.

CONGRÈS INTERNATIONAUX ET NATIONAUX

- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Potin Gaël, Bureau Sophie, and Le Corre Matthieu (2019). Behavioural ecology and impact of feral and domestic cats (*Felis catus*) at a coastal seabird colony of Reunion Island: implications for conservation. *Island Biology 2019*. July 8-13 2019, Saint Denis, île de La Réunion, France.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Couturier Thibaut, Le Corre Matthieu, et Sanchez Mickaël (2019). Caractérisation des paramètres démographiques du gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) : implications pour la conservation de cette espèce menacée sur l'île de La Réunion. 47^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France. 10-12 octobre 2019, Saint-Girons, France.

CONFÉRENCES ET ATELIERS RÉGIONAUX

- › **Choeur Arthur** et Sanchez Mickaël (2018). Premier état des populations et sélection d'habitat de deux espèces de reptile de l'archipel des Glorieuses (Îles Éparses, océan Indien). *Conférences de Biologie et Écologie Tropicale des UMR PVBMT et ENTROPIE de l'Université de La Réunion (BioEcoTrop)*. Le 26 avril 2018, île de La Réunion, France.
- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Bureau Sabine, et Le Corre Matthieu (2018). Impacts des chats haretts (*Felis catus*) et domestiques sur les oiseaux marins et suivi d'une opération de contrôle de chats sur les falaises littorales du sud de l'île de La Réunion. *Séminaire de clôture du projet DyCIT, Dynamique et Conservation de l'île Tromelin*. Le 30 octobre 2018, île de La Réunion, France.
- › **Choeur Arthur**, Faulquier Lucie, Orłowski Sabine, Dijoux Julien, Potin Gaël, Bureau Sophie, et Le Corre Matthieu (2018). Éco-éthologie des chats (*Felis catus*), impacts sur les oiseaux marins du sud de l'île de La Réunion et suivi d'une opération expérimentale de contrôle de chats. *Rencontre des GEstionnaires de la COnservation de la BIOdiversité (GECOBIO)*. Le 15 novembre 2018, île de La Réunion.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Couturier Thibaut, Le Corre Matthieu, et Sanchez Mickaël (2019). Quel avenir pour le gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*) ? Démographie d'un reptile endémique de l'île de La Réunion en danger critique d'extinction. *Rencontre des GEstionnaires de la COnservation de la BIOdiversité (GECOBIO)*. Le 29 octobre 2019, île de La Réunion.
- › **Choeur Arthur**, Clémencet Johanna, Couturier Thibaut, Le Corre Matthieu, et Sanchez Mickaël (2019). Démographie d'un reptile endémique de l'île de La Réunion en danger critique d'extinction. *Conférences de Biologie et Écologie Tropicale des UMR PVBMT et ENTROPIE de l'Université de La Réunion (BioEcoTrop)*. Le 21 novembre 2019, île de La Réunion.

VULGARISATIONS SCIENTIFIQUES

- › Émission TV « Loca'Terre » sur Réunion première : « Gecko vert : le trésor de Manapany en danger ». Diffusée le 3 mars 2019.
- › Site internet : <https://choeurarthur.wixsite.com/celsir> et Instagram : https://www.instagram.com/arthur_choeur/
- › Lopez Jade, **Choeur Arthur**, et Le Corre Matthieu. Les oiseaux marins de l'île de La Réunion. Poster pour la fête de la science (2019 et 2020). Saint Denis, île de La Réunion.
- › Mini-reportage de présentation du projet REPT'ILE, Herpétofaune des Iles Eparses, porté par l'association Nature Océan Indien. Disponible sur : https://www.youtube.com/watch?v=SBeskm13J_c

COMITÉS D'EXPERTISES

- › Membre du comité de suivi du Plan National d'Action (PNA) en faveur des geckos verts de La Réunion (2018-2020). Île de La Réunion.
- › Participation aux réunions techniques du projet FEDER ELEVAGE (depuis 2019). Île de La Réunion.
- › Participation aux réunions techniques (calibrage des protocoles de terrain, analyses de dynamique de populations) du projet FEDER CREME (Conservation et Restauration des Espèces et Milieux Endémiques) (depuis 2021). Île de La Réunion.
- › Membre de la Commission départementale Nature, Paysage et sites (CDNPS) formation faune sauvage captive (depuis 2021). Île de La Réunion.

COMPÉTENCES

- › **Travail de terrain** : manipulation d'oiseaux marins (permis bagueur et prélèvements sanguins CRPBO), de Sauriens (reptiles terrestres), de mammifères (chats et rongeurs) et d'espèces récifales (poissons, poulpes) ; pièges photographiques ; Capture-Marquage-Recapture ; *Distance-sampling* ; caractérisation d'habitat ; suivi de la reproduction d'oiseaux marins et de reptiles ; suivi acoustique (via SM4) ; encadrement d'une équipe sur le terrain
- › **Méthodes expérimentales en biologie** : Amplification, clonage, PCR, génotypage, chromatographie, électrophorèse, immunodétection, régime alimentaire

› **Analyse de données** : analyses multivariées (GLM, GLMM, GAM), Capture-Marquage-Recapture (CJS, *Robust-design*, Pradel), Capture-Marquage-Recapture Spatialisé (SECR, SMR), *Distance-sampling*, Analyse de Viabilité de Population (PVA avec stochasticité démographique et environnementale, scénario de gestion, analyse de sensibilité, ...)

› **Logiciel** : R, ULM, MARK, DISTANCE, QGIS

› **Autres** : élaboration et mise en place de protocoles de suivi de la biodiversité, rédaction de rapports et articles scientifiques, vulgarisation scientifique orale, recherche de financements, langues (Français et Anglais), enseignement dans le supérieur

LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné Choeur Arthur, en ma qualité de doctorant de l'Université de La Réunion, déclare être conscient que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à Saint Denis, le 1 octobre 2021

Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.

RÉSUMÉ

Le littoral sud de La Réunion (île tropicale de l’océan Indien) est composé de falaises spectaculaires abritant une faune et une flore remarquable. On y retrouve les dernières populations sauvages de geckos verts de Manapany (*Phelsuma inexpectata*, un reptile endémique en danger critique d’extinction), des reliques de végétation indigènes littorales comprenant certaines espèces menacées et/ou endémiques (ex. : *Euphorbia viridula*, *Psiadia retusa*, *Latania lontaroides*,...), ainsi que des sites de reproduction de trois espèces d’oiseaux marins indigènes (le paille-en-queue à brins blancs, *Phaethon lepturus* ; le puffin du Pacifique, *Ardenna pacifica* ; et le nodd brun, *Anous stolidus*). Cette biodiversité subit des menaces importantes, notamment la transformation des habitats par la végétation exotique envahissante, les activités humaines (ex. : urbanisation, culture) et les mammifères introduits (ex. : chats, *Felis catus* ; rongeurs). Par ailleurs, les connaissances sur cet écosystème littoral sont lacunaires, tant sur la biologie des espèces que sur leur écologie, ce qui ne permet pas de mettre en place des mesures de gestion adaptées. Fondée sur une collaboration entre chercheurs (UMR ENTROPIE) et gestionnaires (CDL, NOI, AVE2M) travaillant sur des taxons différents (reptiles, oiseaux marins), cette thèse avait pour objectifs d’apporter des solutions de gestion multispécifique pour conserver deux espèces patrimoniales de ces falaises : le gecko vert de Manapany et le puffin du Pacifique. Nous avons entrepris une démarche progressive de la description de l’état de conservation des espèces, en passant par la compréhension des menaces, jusqu’au suivi des actions de conservation prescrites. Trois axes de recherche ont été ciblés : (i) la démographique et la biologie de la reproduction, (ii) les besoins écologiques concernant des habitats terrestres, et (iii) les impacts et la gestion des mammifères exotiques (notamment les chats). Nos résultats montrent que les populations de geckos verts de Manapany et de puffins du Pacifique sont dans des états critiques de conservation. Les pestes végétales et les mammifères exotiques (tout particulièrement les chats) sont des menaces pour la préservation des deux espèces. Nous apportons plusieurs prescriptions de gestion locales et applicables à d’autres écosystèmes insulaires, notamment concernant la gestion des mammifères exotiques, la restauration multispécifique de l’habitat terrestre, et la mise en place d’un élevage de geckos *ex-situ*. Plusieurs de ces recommandations ont pu être mises en place durant cette thèse (contrôle des prédateurs, élevage transitoire de geckos) et certaines suivies dans le cadre d’une démarche adaptative active. Ces travaux de conservation multispécifiques, à l’interface entre recherche et gestion, devraient continuer et être soutenus par des outils règlementaires fédérateurs de grande ampleur, comme par exemple la mise en place d’une Réserve Naturelle Nationale (RNN).

Mots-clefs Analyse de Viabilité de Population, *Ardenna pacifica*, biologie de la conservation, Capture-Marquage-Recapture, Capture-Marquage-Recapture Spatialisé, contrôle de chats, dynamique de populations, élevage de geckos, *Felis catus*, gestion multispécifique, île de La Réunion, île tropicale, invasions biologiques, *Phelsuma inexpectata*, sélection d’habitat, tracking de chats

ABSTRACT

The southern coastal cliffs of Reunion Island (tropical island in the Western Indian Ocean) host a unique flora and fauna: the last populations of Manapany day gecko (*Phelsuma inexpectata*, an endemic reptile in critically endangered), relics of indigenous vegetation including endemic and/or threatened species (e.g.: *Euphorbia viridula*, *Psiadia retusa*, *Latania lontaroides*) and breeding colonies of three native seabirds (white-tailed tropicbirds, *Phaethon lepturus* ; brown noddies, *Anous stolidus* and wedge-tailed shearwaters, *Ardenna pacifica*). This biodiversity is threatened by habitat transformations due to invasive plants, human activities (urbanization and culture) and invasive mammals (especially cats, *felis catus*, and rodents). Moreover, little is known about biology and ecology of the native species, which does not allow the implementation of effective conservation strategy. Based on hand-in-hand collaboration between researchers (UMR ENTROPIE) and managers (CDL, NOI, AVE2M) working on different taxa, the aim of this thesis was to provide multispecies conservation prescriptions on cliffs study for the Manapany day gecko and the wedge-tailed shearwater. We undertook a progressive approach from describing of species conservation states through understanding threatening processes to the prescription and monitoring of management actions. Three research topics were targeted: (i) demography and reproductive biology, (ii) terrestrial habitat requirements, and (iii) impacts and management of invasive mammals (especially cats). Our results highlighted the critical conservation state of Manapany day geckos and wedge-tailed shearwaters populations. Invasive plants and mammals (especially cats) are threats to the conservation of native biodiversity. We provide several local and general conservation prescriptions, including management of invasive species, multispecies terrestrial habitat restoration and captive head-start program of Manapany day geckos. Several of these prescriptions were implemented during this thesis (invasive species management and captive breeding program) and monitored as part of active adaptive management approach. This multispecies study at the interface between research and management must be continued and supported by a strong federating regulatory tool as a National Nature Reserve (NNR).

Keywords *Ardenna pacifica*, biological invasions, captive head-start program, Capture-Mark-Recapture, cat control, cat tracking, conservation biology, *Felis catus*, habitat selection, multispecies management, *Phelsuma inexpectata*, population dynamics, Population Viability Analyses, Reunion Island, Spatial Mark-Resight, tropical island