



HAL
open science

Dynamique des populations des oiseaux marins tropicaux de l'ouest de l'océan Indien : applications pour la biologie de la conservation

Merlène Saunier

► To cite this version:

Merlène Saunier. Dynamique des populations des oiseaux marins tropicaux de l'ouest de l'océan Indien : applications pour la biologie de la conservation. Zoologie des vertébrés. Université de la Réunion, 2023. Français. NNT : 2023LARE0038 . tel-04839395

HAL Id: tel-04839395

<https://theses.hal.science/tel-04839395v1>

Submitted on 16 Dec 2024

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.

Dynamique des populations des oiseaux marins tropicaux de l'ouest de l'océan Indien : implications pour la conservation

Présentée par
Merlène SAUNIER

Sous la direction de
Matthieu LE CORRE et
Christophe BARBRAUD



Composition du Jury

Matthieu LE CORRE	Professeur, UMR ENTROPIE	Directeur de thèse
Christophe BARBRAUD	Directeur de recherche CNRS - CEBC	Co-directeur de thèse
Aurélien BESNARD	Maître de Conférence, EPHE, CEFE	Rapporteur
Sophie LANCO	Directrice de Recherche, UMR MARBEC	Rapporteuse
Annette FAYET	Chercheuse, NINA	Examinatrice
Dominique STRASBERG	Professeur, UMR PVBMT	Examinateur, Président

PARTENAIRES DE LA THESE



PRODUCTIONS REALISEES DANS LE CADRE DE LA THESE

Chapitre 2

1. **Saunier M**, Amy M, Barbraud C, Pinet P, Ringler D, Russell J, & Le Corre M. (2022). **Seabird predation effects and population viability analysis indicate the urgent need for rat eradication from Europa Island, western Indian Ocean.** *Avian Conservation and Ecology*, 17(1), art32. <https://doi.org/10.5751/ACE-02174-170132>
2. **Spatial distribution and population dynamics of the white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) in Mayotte.** *En préparation pour Journal Of Field Ornithology.* **Merlène Saunier**, Yahaïa Soulaimana-Mattoir, Thomas Ferrari, Gabrielle Dicque, Sabine Orłowski, Sophie Bureau, Audrey Jaeger, Sébastien Jaquemet, Christophe Barbraud, Matthieu Le Corre

Chapitre 3

3. **Integrating genomic and capture-recapture data to uncover population dynamics of a critically endangered seabird.** *En preparation pour Biology.* **Merlène Saunier**, Helena Teixeira, Christophe Barbraud, Laurence Humeau, Patrick Pinet, Jérôme Dubos, Yahaïa Soulaimana-Mattoir, Naïs Avargues, Sabine Orłowski, Matthieu Le Corre
4. **High extinction risk of seabird colonies in a periurban area on Réunion Island.** *En préparation pour Biological invasion.* **Merlène Saunier**, Steeve Mathieu, Arthur Choeur, Sabine Orłowski, Lucie Faulquier, David Ringler, Christophe Barbraud, Matthieu Le Corre

Chapitre 4

5. **Saunier M**, Amy M, Baumann M, Bignon F, Cartraud A, D'Orchymont Q, Gazal J, Goguelat A, Lemenager M, Marinesque S, Orlowki S, Manuelien P. E, & Le Corre M. (2024). **Long-term monitoring highlights the positive responses of the seabird community to rat eradication at Tromelin Island, Western Indian Ocean.** *Conservation Science and Practice*, e13083.

6. **Combining transient dynamics and logistic-asymptotic growth to study the recovery of two seabird populations after rat eradication.** *En révisions dans Population Ecology*. **Merlène Saunier**, Christophe Barbraud, Maxime Amy, Sabine Orłowski, Jean Hivert, Gabrielle Dicque, Matthieu Le Corre

ENCADREMENT DE STAGES

1. Steeve Mathieu. **Étude de la dynamique des populations du puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*) de La Réunion**, stage de Master 2 Biodiversité des EcoSystèmes Tropicaux parcours Aquatiques Littoraux et Insulaires, Université de La Réunion (2021). Encadré par Matthieu Le Corre et **Merlène Saunier**.
2. Elisabeth Damour & Anna Bellego. **Étude du régime alimentaire des chouettes Effraies (*Tyto alba*) d'Europa et de son impact sur les populations d'oiseaux marins dans le cadre du projet de dératissage de l'île**, stage de Master 1 Biodiversité des EcoSystèmes Tropicaux parcours Aquatiques Littoraux et Insulaires, Université de La Réunion (2021). Encadré par Matthieu Le Corre et **Merlène Saunier**.
3. Luca Andriatahina. **Dynamique de la population de pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Vé, Sud-ouest de Madagascar**, stage de Master 2 Biodiversité des EcoSystèmes Tropicaux parcours Aquatiques Littoraux et Insulaires, Université de La Réunion (2021). Encadré par Matthieu Le Corre et **Merlène Saunier**.

PRESENTATIONS ORALES EFFECTUEES LE CADRE DE LA THESE

1. **Résultats préliminaires des analyses de viabilité des populations de pailles en queue d'Europa.** **Merlène Saunier** (2020). Séminaire Bioecotrop, Saint Denis, Réunion. Présentation orale.
2. **Demographic effect of rat eradication on the seabird community at Tromelin island.** **Merlene Saunier**, Gabrielle Dicque, Maud Berlincourt, Morgane Manoury, Jean Hivert, Luc Gigord, Sabine Orłowski, Florent Bignon, David Ringler, Matthieu Le Corre (2021). World Seabird Conference, visioconférence. Présentation orale.
3. **Premiers résultats des suivis du pétrel noir de Bourbon (*Pseudobulweria aterrima*) sur l'île de La Réunion.** Romain Fernandez et **Merlène Saunier** (2022). RESOM, visioconférence. Présentation orale.
4. **Demography and population viability analysis of the Mascarene petrel, a critically endangered seabird endemic to Réunion Island.** **Merlène Saunier**, Patrick Pinet, Jérôme Dubos, Yahaïa Soulaïmana-Mattoir, Naïs Avargues, Sabine Orłowski, Christophe Barbraud, Matthieu Le Corre (2022). WIOMSA, Port Elizabeth, Afrique du Sud. Poster.
5. **Influence of rats and other invasive mammals on seabirds.** **Merlène Saunier** (2022). WIOMSA, Port Elizabeth, Afrique du Sud. Session spéciale - Seabird nutrients and rat eradications to bolster island terrestrial ecosystems and coral reef resilience par Nick Graham.

PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES HORS DU CADRE DE LA THESE

1. Le Corre, M., Beaujoin, A., **Saunier, M.**, Pinet, P. (2021). **Seabird and landbird automated acoustic survey at Europa Island.** *Indian Ocean Seabird Group n°10.*
2. Teixeira, H., Le Corre, M., Jaeger, A., Choeur, A., **Saunier, M.**, Couzi, F. X., ... & Humeau, L. (2022). **Isolation and characterization of 50 microsatellite loci for two shearwater species, *Ardenna pacifica* and *Puffinus bailloni*.** *Molecular Biology Reports*, 49(12), 12259-12267. <https://doi.org/10.1007/s11033-022-07983-0>
3. **How a loser could also be a winner ? Wide distribution and low vulnerability to climate change in the non-breeding period of one of the rarest seabird species.** *en préparation.* Romain Fernandez, François Guilhaumon, **Merlène Saunier**, Patrick Pinet, Laurence Humeau, Matthieu Le Corre, Audrey Jaeger
4. **Marine isoscape in the tropical Indian Ocean.** *en préparation.* Audrey Jaeger, Claire-Cécile Juhasz, **Merlène Saunier**, Patrick Pinet, Sébastien Jaquemet, Paco Bustamante, Matthieu Le Corre

COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES

1. Fête de la science 2020, Saint Denis, Réunion : « **Qu'est ce qu'un oiseau marin ?** »
<https://www.youtube.com/watch?v=PnACDEevA1g>
2. Nuits des chercheurs 2020, Saint Denis, Réunion : « **Le silence des pétrels** », rencontre dans le noir <https://www.youtube.com/watch?v=Fje0j6iUXvk&t=653s>
3. Ma thèse en 180 secondes 2021, Saint Denis, Réunion :
<https://www.youtube.com/watch?v=VHOOFoQ70qE>
4. Nuits des chercheurs 2022, Saint Denis Réunion : « **Une mission à Europa** », mini-vidéo
5. Nuits des chercheurs 2022, Saint Denis, Réunion : « **La chasse aux oiseaux** », rallye nocturne
6. Année de la biologie du CNRS 2022, Saint Denis, Réunion : « **Études effectuées sur les oiseaux marins au sein du laboratoire ENTROPIE** »

PREFACE

Cette thèse a été réalisée au sein de l'Unité Mixte de Recherche ENTROPIE (Écologie marine tropicale des océans Pacifique et Indien), à l'Université de La Réunion, en collaboration avec le CEBC (Centre d'Étude Biologie de Chizé, CNRS). Elle a été encadrée par Matthieu Le Corre (directeur de l'unité ENTROPIE) et Christophe Barbraud (Directeur de recherche CNRS, CEBC). Elle fait partie de deux projets de recherche portés par ENTROPIE : le projet ECOMIE (Écologie et Conservation des Oiseaux Marins des Îles Éparses) et le projet SMAC (Seabird Multidisciplinary Applied research for Conservation). Le projet ECOMIE avait pour objectif d'améliorer les connaissances sur l'écologie et la démographie des oiseaux marins des îles Éparses afin d'orienter les actions de conservation. Le projet SMAC avait pour objectifs d'étudier les oiseaux marins de La Réunion sous quatre axes : la dynamique des populations, la génétique des populations, l'écologie en mer ainsi que la représentation sociale et les sciences participatives. Cette thèse est incluse dans le premier axe de ce projet. J'ai bénéficié d'une Allocation Régionale de Recherche provenant de la Région Réunion et des Fonds Sociaux Européens durant 3 ans. Au cours des trois premières années, j'ai également été enseignante vacataire au sein du département de biologie de l'Université de La Réunion. Durant les 8 derniers mois de ma thèse, j'ai travaillé aux Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) en tant que chargée de mission sur l'identification des zones marines d'importance pour la conservation des oiseaux marins dans les îles Éparses, dans la perspective d'une extension marine des réserves naturelles des Îles Éparses. La thèse a débuté en fin d'année 2019, peu de temps avant le début de la crise liée à la COVID qui nous a empêché de réaliser certaines missions telles qu'à Mayotte et Nosy Vé, nous empêchant de récolter des informations, notamment concernant le succès reproducteur des oiseaux marins sur ces sites.

Cette thèse porte sur l'étude de la dynamique des populations des oiseaux marins de l'ouest de l'océan Indien tropical, avec une orientation particulière vers la biologie de la conservation. Ce manuscrit est composé d'une introduction générale développant les connaissances essentielles à la compréhension du sujet et les objectifs de la thèse. L'introduction est suivie d'un premier chapitre présentant en détail les cinq sites d'étude,

statut de conservation ainsi que les méthodes d'analyses utilisées. Les trois chapitres suivants sont composés de six articles scientifiques réalisés au cours de la thèse. Le statut de ces articles (en préparation, soumis ou publié) est présenté au début de chaque chapitre. Pour finir, une discussion générale répond aux objectifs fixés dans cette thèse en synthétisant les résultats des chapitres précédents et de la littérature.

CITATION DE LA THESE

Saunier Merlène (2023). Dynamique des populations des oiseaux marins tropicaux de l'ouest de l'océan Indien : implications pour la conservation.

Thèse de Doctorat de l'Université de La Réunion. 424 pp

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier sincèrement les membres du jury, Aurélien Besnard, Sophie Lanco, Annette Fayet et Dominique Strasberg d'avoir accepté d'être examinateurs ou rapporteurs de cette thèse.

Je remercie également les membres de mon comité de thèse d'avoir su m'aiguiller à chacun des comités : Emmanuelle Cam, Marie Nevoux et Patrick Pinet.

Mes remerciements s'adressent ensuite à toutes les personnes avec qui j'ai réalisé mes missions de terrain et également celles qui ont récolté des données dans le cadre de cette thèse. Tout d'abord, je remercie les TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises) de m'avoir permis de réaliser des missions sur Europa et Tromelin, encadrées par des agents de l'environnement toujours très motivés. J'en profite également pour remercier tous les détachements militaires avec qui j'ai eu la chance de vivre quelques semaines durant chacune de mes missions. Merci de m'avoir permis de fêter Noël, le Nouvel An et mes 25 ans sous les cocotiers d'Europa.

Je remercie également les agents du SMAC qui ont travaillé sans relâche pendant plus de deux ans pour acquérir des données précieuses pour ma thèse, notamment sur les pétrels endémiques de La Réunion, en collaboration avec les agents du parc national de La Réunion. Je remercie également la SEOR (Société d'Étude Ornithologique de la Réunion) de nous avoir partagé les données issues des échouages d'oiseaux. Merci au GEPOMAY d'avoir su organiser des missions de terrain sur Pouhou. Merci également d'avoir débuté la mise en place d'un protocole de suivi du succès reproducteur des pailles en queue à brins bancs sur l'îlot, même si les résultats n'ont malheureusement pas pu être inclus dans cette thèse.

Parmi les personnes avec qui j'ai eu la chance de faire du terrain je remercie particulièrement Sabine Orłowski et Naïs Avargues, techniciennes du projet SMAC, d'avoir toujours rendu les missions puffins et pétrels un peu plus drôles ! Petit clin d'oeil à Sabine qui est aussi « master du co-autoriat » de cette thèse. Je remercie également Claire-Cécile Juhasz, ingénieure du projet SMAC, d'avoir toujours su me donner des conseils très sages.

Je tiens ensuite à remercier les deux laboratoires qui m'ont accueilli durant ma thèse : le CEBC et ENTROPIE. Même s'il est vrai que je ne suis restée que trois mois à Chizé, j'y ai été accueillie les bras ouverts et j'y ai appris plus de choses que je n'aurais pu le faire en trois ans. Je remercie tous les chercheurs, stagiaires, doctorants et post-docs avec qui j'ai eu des conversations toujours très riches qui m'ont permis d'avancer dans ma thèse, mais également dans mes projets d'avenir.

Au sein d'ENTROPIE, je souhaiterais particulièrement remercier Audrey Jaeger de m'avoir fait confiance en Master 2 pour étudier le tracking des pétrels noirs de Bourbon. Merci de m'avoir fait découvrir la magie de R et du tracking. Merci d'avoir été, et de toujours être, si humaine et compréhensive.

Je souhaiterais également remercier Patrick Frouin (aka tonton Pef) pour avoir été d'un grand soutien moral durant ces dernières années de thèse.

Je tiens ç remercier la médiation scientifique de l'université de La Réunion, Silvère Pasquier, Christelle Letellier et Lucie Vidal d'avoir toujours si bien organisé tous ces évènements, toujours dans la bonne humeur et de m'avoir donné goût à la médiation scientifique. Ça a été un plaisir de travailler à vos côtés mais j'espère que ce n'est pas fini !

Pour finir sur ces remerciements professionnels, je tiens à remercier mes deux encadrants de thèse : Christophe Barbraud et Matthieu Le Corre.

Christophe, même s'il est vrai que la distance ne facilite pas la communication, je te remercie de toujours m'avoir aidée quand j'en avais besoin. Mille mercis de m'avoir accueillie à Chizé, d'avoir été si présent, si patient, et de m'avoir appris tant de choses. Si je n'avais pas franchi les portes du CEBC et si tu ne m'avais pas transmis toutes tes connaissances, cette thèse n'aurait pas été ce qu'elle est, alors merci !

Matthieu, il s'en est passé des années depuis mon partiel raté en dynamique des populations ! Dans l'ordre, je te remercie de m'avoir acceptée en stage de Master 1. Merci de m'avoir transmis ta passion pour les oiseaux marins et de m'avoir fait réaliser que ce stage n'était pas juste un stage : c'était ce que je voulais faire dans la vie ! Merci de m'avoir appris à baguer des pigeons, de m'avoir acceptée en thèse, de m'avoir envoyé sur Europa, de m'avoir fait découvrir Tromelin, les colonies de pétrels de Barau et de puffins du Pacifique ! La liste est encore sûrement longue, je réduirais en te remerciant pour la confiance que tu m'accordes depuis toutes ces années. S'il y a 6 ans (tout ça...) quelqu'un m'avait dit que j'allais faire une

thèse sur les oiseaux marins, je n'y aurais absolument pas cru, mais c'était sans compter sur ton enthousiasme débordant et communicatif ! En revanche, j'attends toujours de voir une colonie de pailles en queue à brins rouges qui se porte bien... !

En lisant les mots qui vont suivre, je pense que vous comprendrez que je n'aurais jamais réussi à arriver là où j'en suis sans l'amour inconditionnel de toutes les personnes qui m'entourent. Le travail, c'est bien, mais l'amour de nos proches, c'est quand même mieux ! Après avoir remercié les personnes avec qui j'ai eu la chance de travailler, je voulais remercier mes amis, puis finir par remercier ma famille. Mais mes collègues sont parfois devenus mes amis, et mes amis sont devenus ma famille. Alors je ne ferai aucune catégorie ni aucun ordre de préférence pour les remerciements qui suivront (je vois de loin les âmes susceptibles !).

Je commencerai par remercier ma "plus vieille" amie, Anne-Laure. Il s'en est passé des choses depuis les bancs du lycée ! Merci d'avoir toujours été là depuis toutes ces années, que je ne compterai même pas, d'avoir été d'un soutien sans faille, et de m'avoir rendu un peu plus forte alors que nous vivions l'un des pires moments de notre vie. MERCI d'avoir été mon rock et mon repère depuis si longtemps. Aujourd'hui j'écris ces remerciements alors que tu rends ton manuscrit de thèse, quelle douce coïncidence. Je suis persuadée qu'il nous reste encore pleins de belle science et de moment de bonheur à partager !

À Arnaud, je suis si reconnaissante d'avoir un jour croisé ton chemin. Merci d'avoir été mon meilleur partenaire et de m'avoir accompagné dans toutes ces douces aventures de vie durant ces dernières années d'étude. J'espère que tu réalises à quel point tu as été un moteur indispensable de ce manuscrit, même si au moment où je l'écris tu es bien loin de toutes ces préoccupations, quelque part entre une patate de corail et une pirogue. Je te remercie de m'avoir un jour forcé à envoyer un mail à Matthieu pour savoir s'il voulait bien me prendre en thèse (même si tu penses que les oiseaux ne servent pas à grand chose !). Et oui... quand on y pense, ça ne se joue à rien parfois !

Camcam, est-ce que c'est ok si je commence le paragraphe dédié à tes remerciements en remerciant Matthieu de m'avoir mis dans ta cabine sur le Marion Dufresne ? Je suis si heureuse d'avoir participé à cette aventure à tes côtés et d'avoir créé ces liens si solides qui nous unissent. Merci d'avoir toujours voulu faire passer mes problèmes avant les tiens et

d'avoir toujours essayé, avec une sagesse dont toi seule as le secret, de me rassurer sur la vie. Merci de m'avoir tant de fois proposé ton aide pour régler absolument tous les problèmes de ma vie. Tu dis souvent que tu es chanceuse de m'avoir dans ta vie, sache que j'ai à peu près autant à mille fois plus de chance de t'avoir dans la mienne. Merci, merci d'être restée jusqu'à la fin !

Ensuite, je tiens à remercier ces amis qui n'ont absolument rien à voir avec cette thèse, qui n'ont peut-être jamais compris sur quoi elle portait, mais qui sont présents, à mes côtés, depuis tant d'année : Ruben, Séverine, Anaïta (mon petit cœur, tu me manques déjà !), Sarah, Maël & Eva (et Iska et Bibi qui dorment actuellement à côté de moi). Merci à vous d'avoir été des amis plus qu'incroyables, parfois malgré la distance, d'autre fois malgré nos emplois du temps de ministre.

Puis je remercie les membres de ma famille qui m'ont vu grandir et qui sont présents à mes côtés depuis mon arrivée à La Réunion il y a maintenant plus de 15 ans : Sarah, David et Mamie-Rose. Merci du fond du cœur à ceux qui ne sont pas ma famille de sang mais en qui j'ai trouvé une nouvelle famille : Rafyah, Teddy, Patricia, Julien et Vanessa (et leurs poussins !). Patricia... Māuruuru d'avoir eu la superbe idée de m'embarquer dans mon premier spectacle de danse une semaine après la soumission de ce manuscrit (ok c'est peut-être de ma faute !)

À Isabel, Adèle et Elise qui ont eu l'audace, la folie ou juste la malchance de débarquer dans ma vie en cette fin de thèse intense.

Isabel, merci déjà pour tes dessins, et pour la piña-rat, mais surtout pour ton énergie que tu m'as transmise et que tu me transmets encore au moment où j'écris ces remerciements. Merci de croire si fort en moi, sûrement plus que moi-même d'ailleurs. Merci d'être là en face de moi à galérer autant que moi à écrire un rapport. Je cite ce que tu viens de dire « travailler c'est chiant », mais avec toi c'est mieux ! Surtout, merci d'avoir été mon plus gros soutien moral durant ces quelques dernières semaines intenses.

Adèle, même si tu es partie trop vite du bureau, ta rencontre m'a permis de m'apaiser, de relativiser et tu m'as aussi permis d'avoir un peu plus confiance dans un moment de ma vie où je doutais d'absolument tout, alors un énorme merci.

Léa, merci d'avoir été un petit (très petit) rayon de soleil qui a su égayer mes pauses, mes midis, mes passages dans le couloir... Tu es la digne héritière de tonton Pef haha ! Désolée

de t'avoir parfois fait peur sur la vie de doctorant, mais merci d'être quand même restée ! Promis, les mauvais moments ne sont que des passages, et 80% du temps on est heureux d'y être (surtout maintenant, en écrivant ces remerciements !). Trop hâte que tu commences ta thèse sur les crevettes, les verres asymétriques ... enfin j'ai pas compris !

Elise, je te salue, ma reine du vent ! Merci de nous avoir égayés de ta présence malheureusement si rare et de toujours nous avoir fait rire avec tes anecdotes (un peu nulles, mais c'est ok). Ton arrivée était le vrai bol d'air pur dont j'avais besoin !

Margot, merci d'avoir été une sacrée concurrente de nocturnes ! Tu as su trouver exactement les bons mots pour me soutenir, me faire rire, me faire rester surtout dans cette dernière ligne droite. Finalement, malgré tout, j'ai eu de la chance de finir cette thèse "en même temps que toi".

À tous mes collègues de l'université de La Réunion, je suis heureuse d'avoir pu travailler à vos côtés, partager vos joies et vos doutes. Vous avez tous été de très bons conseils à une étape de ma thèse, que ce soit pour m'aider à faire des analyses ou me proposer d'aller boire un verre ! Alors merci : Arthur, Chrystelle, Bastien, Jennifer, Guillaume, Flo, Nico et Marion M. Gros clin d'œil et 1000 remerciements à Guillaume qui est quand même le seul à s'être infligé un petit travail nocturne la dernière semaine avant ce fameux rendu !

J'ai eu la chance de pouvoir passer 3 mois à Chizé, entourée de « Busards » tellement incroyables. Je ne savais pas que c'était possible de travailler autant tout en profitant autant de la vie en une seule journée/soirée ! J'y ai passé trois des plus beaux et intenses mois de ma vie, et pour ça, je vous remercie tous : Léa & Louise (en top 3 !), Charlotte, Pauline, Louis, Emilie, François, Mélina, Clémence et tous les autres !

Au "couloir de l'amour et al", les meilleurs collègues* et al. que l'on puisse rêver d'avoir. Merci d'avoir été des collègues si motivants et rassurants, et des amis si précieux (pour certains). Je ne sais pas si ces remerciements seront à la hauteur de tout ce que vous m'avez apporté durant ces dernières années, parce que je ne vais pas en faire trop et essayer de rester professionnelle...

*Je me permets d'utiliser le mot « collègue » car de base vous étiez des collègues, mais je vous rassure, vous êtes bien plus que ça aujourd'hui.

Jo, qui aurait cru que tu marquerais autant ma vie... ni toi ni moi ! Merci d'avoir eu l'incroyable idée de participer à MT180 à mes côtés, merci pour ces NocNoc de l'espace durant lesquels on a travaillé autant qu'on a ri, dansé et chanté. Merci d'avoir toujours été de bons conseils, d'avoir toujours essayé de me motiver, d'avoir su parfaitement shifter pour être l'amie incroyable ou la collègue dont j'avais besoin à chaque étape de ma thèse (et de ma vie). Merci d'avoir tant de fois essuyé mes larmes et dédramatisé (encore une fois, qui l'aurait cru) mes problèmes. Je sais que tout aurait été moins drôle, plus dure et plus fade sans toi. Je ne sais pas où les holothuries te porteront, ni où les oiseaux me porteront, mais je garde en tête qu'on doit toujours faire de la dynamique des populations des holothuries ensemble, peu importe où dans le monde ! Ta maison sera la mienne (désolée Alex).

Ma petite Marionnette, la meilleure drama queen de tous les temps, merci d'avoir ensoleillé toutes mes journées de tes drames à 8h30 ! Merci d'avoir souvent su me rassurer avec tes conseils si sages, de m'avoir aidé à organiser mes petits neurones anarchiques pour ma fin de thèse. Mille et dix-mille mercis d'avoir su être douce et rassurante quand il le fallait, de m'avoir fait comprendre qu'il fallait que je me bouge quand il le fallait aussi. Évidemment merci pour tes tips sur R et sur git, même si on ne sait toujours pas le prononcer. Je suis si heureuse d'avoir commencé ma thèse en même temps que toi, à deux portes de ton bureau, parce que les conseils de Maman-Marion valent de l'or quand même. Sache que maintenant dès que je mange une crevette je pense à toi... quoi ? ce n'était pas ça ta thèse ? A très bientôt en Bretagne... SU-PER

Merci à la sacrée team Chatons : Félix, David, Alex, Romain et Diego.

Diego et Félix, je crois que c'est un truc de postdoc, vous avez su me rassurer avec vos quelques mots au moment où ma thèse avait l'air de battre de l'aile, où je ne voyais pas la lumière au bout du tunnel, alors merci.

David, le chaton invisible mais toujours rassurant, merci de toujours m'avoir fait rire en me racontant tes bêtises et péripéties et d'être ce genre d'ami, quasiment jamais là (oups) mais sur qui on peut toujours compter. J'ai hésité à supprimer ton nom de mes remerciements après que tu m'aies dit que tu ne serais pas là à ma soutenance de thèse, mais bon...

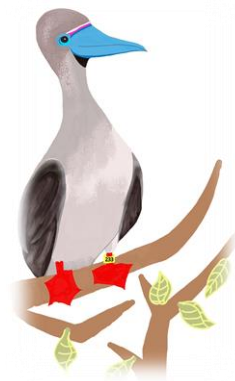
Alex, je rigole déjà alors que je ne sais pas ce que je vais écrire. On est d'accord que tu n'auras pas directement apporté grand-chose à cette thèse (tu peux avoir l'air choqué, oui), mais je crois que tu m'auras apporté un sacré lot de fous rire et à mon avis, c'est vachement

important pour la santé mentale, alors merci ! Merci aussi de m'avoir parfois entraîné dans tes trails pour me rappeler que mes jambes devaient également travailler et pas que mon creveau !

Romain, comme précisé plus haut, je n'ai pas structuré ces remerciements en collègues puis amis, donc si tu paniques, considère que ce sont des lignes dédiées à mes collègues et ne lis pas le petit « * » plus haut (encore faudrait-il que tu ais voulu le lire...). Figure-toi que j'écris ces remerciements durant « le plus beau jour de ta thèse », jour où tu es officiellement devenu « piafologue », alala ça grandit si vite... Merci d'avoir supporté les drames du couloir, peut-être malgré toi. Merci d'avoir quasiment toujours écouté mes problèmes et d'avoir (parfois) essayé de me rassurer. Je ne le dirai qu'une fois en petit, merci de m'avoir aidé sur R et surtout m'avoir appris à organiser mon travail (cf oui ma cuisine prenait feu avant). Enfin, merci d'accepter avec plaisir (supporter plutôt) mon excessivité permanente et mon côté encombrant. Tu auras été un collègue de thèse pas si mauvais finalement. Garde précieusement ces quelques mots de gentillesse parce que ça n'arrivera plus... Attends un peu avant de piquer mon bureau par contre...

À ma famille. Maman, merci de m'avoir prouvé tous les jours que « le soleil attire le soleil », que faire les choses avec le cœur, l'âme pure et le bonheur aux lèvres était le principe le plus important pour réussir et être heureuse dans la vie, ou plutôt réussir à* être heureuse dans la vie. Grâce à ça, grâce à toi, je me réveille chaque matin pleine d'envie et d'énergie (oui bon, au moins un matin sur deux) en sachant que la journée qui m'attend sera peut-être semée d'embûches, mais qu'avec le cœur, j'arriverai à l'affronter et à faire de cette journée un succès. Papa, merci de m'avoir scotché au canapé devant Arte, NatGeo Wild ou Ushuaïa TV quand j'étais petite (et jusqu'à il n'y a pas si longtemps j'avoue). Je ne doute pas du fait que sans ça, l'écologie m'aurait beaucoup moins intéressée. Merci de m'avoir transmis, ton esprit critique (je n'ai pas dit rabat-joie !), ta force de caractère, et de m'avoir, depuis toujours, montré qu'il n'y avait pas de secret dans la vie et qu'il fallait travailler sans cesse pour atteindre ses objectifs. À ma sœur Mélinda, je sais que tu pleures déjà, que tu reliras 4 fois cette partie avant d'arriver à ces lignes sans avoir les yeux trop humides... Merci d'avoir été là depuis toujours, même si en faite tu n'avais pas vraiment le choix. Merci d'avoir toujours su me donner l'impression que finalement je n'étais pas si excessive dans la vie, d'avoir été le Yin de mon Yang ou le Yang de mon Yin. Malgré la distance, tu as toujours

été d'un soutien indescriptible même si tu n'en as peut-être jamais trop eu l'impression. Merci d'avoir toujours cru si fort en moi, et surtout de me l'avoir dit tant (trop ?) de fois. **Merci à vous trois d'avoir été mes piliers, qui n'ont jamais flanché même quand la pression me rendait parfois aigrie, en qui je n'ai jamais douté et sur qui j'ai toujours pu me reposer. Cette thèse est aussi la vôtre, je vous la dois plus qu'à n'importe qui.**



Montre-moi ta patte et je te dirai qui tu es

Merci à Isabel Xeridat qui a réalisé les illustrations de ce manuscrit

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE.....	39
1. La dynamique des populations.....	40
1.1. Principes de la dynamique des populations basés sur les modèles matriciels.....	40
1.2. Facteurs influençant la dynamique des populations.....	42
1.2.1. Les processus stochastiques	42
1.2.2. Les processus de densité-dépendance	43
1.2.3. Les interactions inter-spécifiques et les pressions abiotiques dues à l'activité humaine	45
1.2.4. La dynamique transitoire.....	45
1.3. Le continuum d'histoire de vie "rapide-lent"	46
1.4. Les notions d'élasticité et de sensibilité	47
2. La biologie de la conservation: une science appliquée pour faire face à une crise écologique majeure.....	48
2.1. Une prise de conscience écologique.....	48
2.2. Les bases de la biologie de la conservation: entre recherche et gestion.....	49
2.3. La dynamique des populations et son rôle essentiel dans la biologie de la conservation.....	51
2.3.1. L'analyse de la tendance démographique de la population – <i>La population est-elle en déclin ou en augmentation ?</i>	51
2.3.2. L'étude des facteurs responsables de la tendance démographique de la population– <i>A quoi est due cette évolution numérique ?</i>	51
2.3.3. La proposition d'une action de conservation efficace – <i>Que peut-on faire pour améliorer cette tendance démographique ?</i>	52
2.3.4. La réponse prédite de la population suite à la mise en place des actions de conservation – <i>Quels pourraient être les résultats des mesures prises ?</i>	53
2.3.5. L'évaluation in situ de l'efficacité des actions de conservation – <i>Les résultats prédits sont ils observés?</i>	53
3. Les oiseaux marins: écologie et menaces.....	53
4. Objectifs généraux de la these.....	63
CHAPITRE 1 SITES D'ETUDES, OBJECTIFS ET METHODES.....	65
1.1. Zone générale de l'étude : le point chaud de biodiversité de Madagascar.....	66
1.2. Contexte de l'étude de l'impact des prédateurs sur les oiseaux marins sur leurs sites de reproduction.....	68
1.2.1. Les populations étudiées et menacées par les prédateurs.....	68

1.2.1.1.	Europa : une biodiversité aviaire exceptionnelle mais menacée par les rats 68	
1.2.1.2.	Pouhou : l'île aux rats.....	69
1.2.1.3.	Le puffin du Pacifique en zone péri-urbaine à La Réunion.....	70
1.2.2.	Objectifs associés à l'étude de l'impact des prédateurs	72
1.3.	Contexte de l'évaluation de l'effet des mesures de gestion sur les populations d'oiseaux marins.....	72
1.3.1.	Les populations étudiées dans des site où les prédateurs sont contrôlés	72
1.3.1.2.	Objectifs associés au contrôle des prédateurs sur les colonies de pétrels de La Réunion.....	73
1.3.2.	Populations étudiées dans des sites dératés	74
1.3.2.1.	Tromelin : une île dératée aujourd'hui préservée	74
1.3.2.2.	Nosy Ve : un site « fady » et épargné par les rats pendant vingt-deux ans	75
1.3.2.3.	Objectifs associés aux site dératés	76
1.5.	Données disponibles et acquisition des données durant cette thèse.....	84
1.6.	Synthèse des objectifs de la thèse en réponse à la problématique globale.....	86
1.7.	Méthodes d'analyses des données de CMR	88
1.7.1.	Protocoles de suivis par CMR	88
1.7.2.	Construction des jeux de données et modèles utilisés	88
1.7.3.	Conditions d'application et tests de Goodness Of Fit	91
1.7.3.	Sélection des modèles	92
1.7.4.	Cadre théorique des Analyses de Viabilité des Populations	93
CHAPITRE 2 ETUDE DE L'IMPACT DES PREDATEURS SUR LES POPULATIONS DE PAILLES EN QUEUE ET AMELIORATION DES CONNAISSANCES SUR LEUR DEMOGRAPHIE, LEUR DISTRIBUTION ET LEUR BIOLOGIE DE REPRODUCTION A EUROPA ET MAYOTTE		95
2.1.	Seabird predation effects and population viability analysis indicate the urgent need for rat eradication from europa island, western indian ocean	99
2.1.1.	INTRODUCTION	101
2.1.2.	METHODS	104
2.1.2.1.	Study Species and Site.....	104
2.1.2.2.	Identification of Seabird Predators by Camera Trap Survey	105
2.1.2.3.	Estimation of the Demographic Parameters	106
2.1.2.3.1.	Breeding success.....	106
2.1.2.3.2.	Demographic rates	107
2.1.2.3.3.	Population size.....	108

2.1.2.4. Population Viability Analysis.....	108
2.1.2.4.1. Matrix Population Model.....	108
2.1.2.4.2. Management Options.....	109
2.1.2.4.3. Population Viability and Extinction Risk.....	109
2.1.2.4.4. Proportion of Nests Controlled.....	109
2.1.2.5. Statistical Analysis.....	110
2.1.3. RESULTS.....	110
2.1.3.1. Camera Trap Monitoring of the Nests and Breeding Success.....	110
2.1.3.2. Egg and Chick Neglect Behaviors in Tropicbirds.....	113
2.1.3.3. Breeding Success.....	114
2.1.3.4. Population Sizes.....	116
2.1.3.5. Population Viability Analysis.....	117
2.1.3.5.1. Option 1: No Rat Eradication.....	118
2.1.3.5.2. Option 2: Rat Eradication.....	119
2.1.3.5.3. Option 3: Rat Control at Nests: Proportion of Nests to Be Targeted.....	119
2.1.4. DISCUSSION.....	120
2.1.4.1. Effect of Rats, Barn Owls, and Pied-crows on Tropicbird Breeding Success.....	120
2.1.4.2. Tropicbird Population Viability.....	120
2.1.4.3. Effect of Rat Eradication on Tropicbirds of Europa.....	121
2.1.4.4. Recommendations.....	121
2.1.4.4.1 Management recommendations.....	121
2.1.4.4.2. Monitoring recommendations.....	123
2.1.4.5. Methodological Limitations.....	123
2.1.5. CONCLUSION.....	124
2.2. Spatial distribution and population dynamics of the white-tailed tropicbird (<i>Phaethon lepturus</i>) in Mayotte.....	131
2.2.1. INTRODUCTION.....	133
2.2.2. METHOD.....	134
2.2.2.1. Study species.....	134
2.2.2.2. Distribution and relative size of the WTTB colonies in Mayotte.....	135
2.2.2.2.1. Standardized protocol setting.....	135
2.2.2.2.2. Implementation of the monitoring protocol at the scale of the entire archipelago	136
2.2.2.3. Capture-recapture analysis and estimates of demographic rate at Pouhou	136
2.2.2.3.1. Study site and field work.....	136

2.2.2.3.2.	Breeding phenology	137
2.2.2.3.3.	Individual breeding frequency	138
2.2.2.3.4.	Survival rate and colony size	138
2.2.2.3.5.	Preliminary estimates of age at first breeding	139
2.2.3.	RESULTS	139
2.2.3.1.	Distribution of the WTTB colonies in Mayotte	139
2.2.3.1.1.	Standardized protocol setting	139
2.2.3.1.2.	Implementation of the protocol on the scale of the entire archipelago... ..	140
2.2.3.2.	Monitoring of Pouhou islet.....	143
2.2.3.2.1.	Breeding phenology	144
2.2.3.2.2.	Survival rate and colony size	145
2.2.3.2.3.	Preliminary estimates of age at first breeding and individual breeding frequency	146
2.2.4.	DISCUSSION	149
2.2.4.1.	Distribution and abundance of the white-tailed tropicbirds in Mayotte archipelago.....	149
2.2.4.2.	White-tailed tropicbird demography on Pouhou islet	150
2.2.4.3.	Perspectives	151
CHAPITRE 3 DEMOGRAPHIE ET CONSERVATION DE TROIS ESPECES DE PROCELLARIDES MENACEES PAR LES PRÉDATEURS INTRODUITS À LA REUNION		155
3.1.	High extinction risk of seabird colonies in a periurban area on Réunion Island.....	159
3.1.2.	METHODS	162
3.1.2.1.	Estimates adult survival.....	162
3.1.2.1.1.	Field work	162
3.1.2.1.2.	Capture-recapture data analysis	163
3.1.2.1.3.	Individual breeding frequency	164
3.1.2.1.4.	Breeding success.....	164
3.1.2.1.5.	Colony size	164
3.1.2.1.6.	Population viability and sensitivity analysis.....	165
3.1.3.	RESULTS	166
3.1.3.1.	Survival rate.....	166
3.1.3.2.	Breeding success and individual breeding frequency.....	166
3.1.3.3.	Population viability and elasticity analysis.....	168
3.1.4.	DISCUSSION.....	170
3.1.4.1.	Colony viability and impact of threats.....	170

3.1.4.2. Proposed conservation management.....	172
3.2. Integrating genomic and capture-recapture data to uncover population dynamics of a critically endangered seabird	177
3.2.1. INTRODUCTION	179
3.2.2. MATERIAL AND METHODS	181
3.2.2.1. Study species and field sessions	181
3.2.2.2. Rat control protocol and efficiency	181
3.2.2.3. Sample collection and genomic dataset.....	182
3.2.2.4. Genetic diversity and inbreeding.....	182
3.2.2.5. Population size estimation using genomic data and capture-recapture data	183
3.2.2.6. Demographic rates.....	184
3.2.2.6.1. Survival rates	184
3.2.2.6.2. Breeding parameters	185
3.2.2.7. Population Viability Analysis.....	185
3.2.2.7.1. Matrix design	185
3.2.2.7.2. Management scenario and viability analysis	186
3.2.2.7.3. Sensitivity analyses.....	186
3.2.3. RESULTS	186
3.2.3.1. Genetic health state of Mascarene petrel population.....	186
3.2.3.2. Mascarene petrel population size	187
3.2.3.3. Demographic rates of Mascarene petrel	189
3.2.3.4. Impact of rat control	190
3.2.4. DISCUSSION	191
3.3. Etudes préliminaires de la démographie des pétrels de Barau et de l'impact des pressions environnementales naturelles et anthropiques sur leur démographie.....	209
3.3.1. INTRODUCTION	210
3.3.2. MÉTHODE	213
3.3.2.1. Menaces pesant sur le pétrel de Barau	213
3.3.2.2. Protocole de capture-marquage recapture	214
3.3.2.3. Impact des facteurs environnementaux sur le succès reproducteur.....	216
3.3.2.4. Analyses des données de Capture-Marquage-Recapture	217
3.3.2.4.1. Fidélité au partenaire et au site de reproduction	217
3.3.2.4.2. Paramètres reproducteurs.....	217
3.3.2.4.3. Survie des adultes	218

3.3.3.	RÉSULTATS & DISCUSSION	219
3.3.3.1.	Fidélité au terrier et au partenaire.....	219
3.3.3.2.	Paramètres reproducteurs	220
3.3.3.3.	Survie des adultes	222
3.3.3.4.	Biais associés à l'étude	227
3.3.3.5.	Perspectives de suivis pour l'amélioration des estimations des paramètres démographiques	228
3.3.4.	CONCLUSION	229

CHAPITRE 4 REPONSES DEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS ET COMMUNAUTES D'OISEAUX MARINS APRES LA DERATISATION 247

4.1.	Long-term monitoring highlights the positive responses of the seabird community to rat eradication at Tromelin Island, western Indian ocean.....	251
4.1.1.	INTRODUCTION	253
4.1.2.	MATERIAL AND METHOD	258
4.1.2.1.	Study area	258
4.1.2.2.	Population size of breeding species and observation of non-breeding species 259	
4.1.2.3.	Annual population growth.....	260
4.1.2.4.	Spatial distribution and nests density	261
4.1.3.	RESULTS	262
4.1.3.1.	Seabird recovery: population growth of masked and red-footed boobies before and after 2012	262
4.1.3.2.	Seabird recolonization	264
4.1.3.3.	Breeding habitat and nest densities	266
4.1.3.4.	Observations of non-breeding species	267
4.1.4.	DISCUSSION	268
4.1.4.1.	Recovery process of the booby populations: a three phases process	268
4.1.4.2.	Recolonization process	270
4.1.4.2.1.	Time-space recolonization pattern.....	270
4.1.4.2.2.	Effect of inter and intraspecific social attraction	271
4.1.4.2.2.1.	Interspecific social attraction	271
4.1.4.2.3.	Intra-specific social attraction.....	272
4.1.4.2.4.	The case of the wedge-tailed shearwater	272
4.1.4.2.5.	Implication for conservation and perspectives	273
4.2.	Combining transient dynamics and logistic-asymptotic growth to study the recovery of two seabird populations after rat eradication	289

4.2.1. INTRODUCTION	292
4.2.2. METHOD	294
4.2.2.1. Study area and populations	294
4.2.2.2. Data collection	295
4.2.2.3. Modelling demographic parameters	295
4.2.2.3.1. Breeding success.....	295
4.2.2.3.2. Individual breeding frequency	296
4.2.2.3.3. Age specific breeding probability.....	296
4.2.2.3.4. Survival probability	296
4.2.2.3.5. Estimating carrying capacity	298
4.2.2.4. Modelling population dynamics	299
4.2.2.5. Transient dynamics	300
4.2.3. RESULTS	302
4.2.3.1. Breeding parameters	302
4.2.3.2. Carrying capacity.....	303
4.2.3.3. Survival rates	303
4.2.3.2. Population growth rates and transient dynamics	304
4.2.4. DISCUSSION	306
4.2.4.1. Demographic parameters suggest favorable environmental conditions	306
4.2.4.2. Implication of transient dynamics for recovery studies	307
4.2.4.3. Modelling limitation.....	308
4.2.5. CONCLUSION	310
4.3. Réponse démographique des pailles en queue à brins rouges (<i>Phaethon rubricauda</i>) de Nosy Ve, suite à l'éradiation des rats noirs (<i>Rattus rattus</i>)	329
4.3.1. INTRODUCTION	332
4.3.2. MÉTHODE.....	334
4.3.2.1. Dénombrement de la population et croissance observée	334
4.3.2.2. Etude de la phénologie de reproduction	335
4.3.2.3. Estimations des paramètres démographiques	335
4.3.2.3.1. Estimation du taux de survie par classe d'âge	335
4.3.2.3.2. Estimation de la proportion d'individus reproducteurs par classe d'âge.....	336
4.3.2.3.3. Estimation de la fréquence individuelle de reproduction	337
4.3.2.4. Estimation de la capacité de charge du milieu.....	338
4.3.2.5. Croissance de la population observée et modélisée.....	338
4.3.3. RESULTATS.....	339

4.3.3.2. Phénologie de reproduction	339
4.3.3.4. Fréquence individuelle de reproduction	340
4.3.3.5. Probabilité de reproduction par classe d'âge	341
4.3.3.6. Paramètres de survie	341
4.3.3.7. Estimation de la capacité de charge du milieu.....	342
4.3.3.8. Estimations de la croissance de la population	343
4.3.4. DISCUSSION.....	344
4.3.5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES	346
DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES.....	349
1. Etat des populations d'oiseaux marins du hotspot de Madagascar et menaces associées	354
1.1. Des populations menacées par divers facteurs liés à la présence humaine	354
1.1.1. Impacts du braconnage et du prélèvement d'oeufs	354
1.1.2. Impact de la destruction des habitats & dérangement.....	354
1.1.3. Impact de la pollution lumineuse	355
1.1.4. Impact du changement climatique	355
1.1.5. Impact des plantes exotiques.....	356
1.1.6. Impacts des rats et des chats.....	356
1.1.7. La viabilité des populations dépendantes des actions de conservation.....	358
2. Démographie des oiseaux marins tropicaux	360
3. Perspectives de recherche	363
4. Perspectives de gestion	364
5. Conclusion générale	368

TABLE DES FIGURES

Figure 1: Exemple (a) d'un cycle de vie structuré en trois stades ou trois âges. π_{i-j} représente la probabilité de transition entre l'état i et l'état j . De manière générale, à l'exception de π_{3-1} , π représente un paramètre de survie si les compartiments sont des classes d'âge ou de transition si les compartiments correspondent à des stades de vie. π_{3-1} correspond ici à un paramètre de fécondité. A noter que chaque stade est composé d'un nombre défini d'individus N à l'état initial t . (b) Equation usuelle pour calculer l'effectif de la population à $t+1$ (Matrice N+1) d'après la matrice de Leslie ou de Lefkovichth associée (Matrice A) et l'effectif structurée par stade à t (Matrice N). 41

Figure 2 : Schématisation des effets de la densité dépendance positive (a, et c en bleu) et négative (b et c en orange). 44

Figure 3 : Schéma conceptuel des interactions entre gestionnaires et scientifiques de la conservation. * les sciences mère sont ici données à titre informatif et ne sont pas listées de manière exhaustive. Inspiré des principes de la biologie de la conservation décrits par Soule 1985 50

Figure 4 : Schématisation du cycle de vie de la majorité des oiseaux marins. Durant la période de reproduction les oiseaux marins alternent entre le site de reproduction et la mer où ils s'alimentent. Durant la période inter-nuptiale certaines espèces passent la totalité de leur cycle en mer tandis que d'autres alternent entre la terre et la mer pour s'alimenter... 54

Figure 5 : Répartition et nombre d'études ayant estimé la survie des oiseaux marins adultes reproducteurs (c'est-à-dire sexuellement matures) selon les région tropicales, tempérées et polaires. 59

Figure 6 : Schéma simplifié des objectifs globaux de cette thèse 63

Figure 7 : Localisation du hotspot de biodiversité malgache
<http://www.cepf.net/resources/maps/Pages/default.aspx> 67

Figure 8 : Sites de reproduction des oiseaux marins étudiés au cours de cette thèse..... 67

Figure 9 : Historique des tentatives d'éradication des rats noirs (*Rattus rattus*) et réinvasions à Pouhou, Mayotte. Les dates de recolonisation par les rats sont données à titre informatif mais correspondent en réalité aux dates de ré-observation des rats sur l'île 69

Figure 10 : Synthèse des populations étudiées dans le cadre de cette thèse, leur état de conservation, les menaces potentielles et les analyses initialement prévues.....	87
Figure 11 : Exemple de formatage d’histoire de captures de 5 individus capturés à T ₀ dans une population suivie durant 6 occasions. 1 signifie que l'individu a été capturé au moins une fois durant l’occasion donnée, 0 qu'il n'a pas été capturé. Les numéros entre /* [...] */ correspondent à l’identification des individus et sont optionnels. Les individus un et deux appartiennent au groupe G1 tandis que les trois derniers appartiennent au groupe G2.	90
Figure 12: Geographic location and characteristics of Europa Island.....	104
Figure 13: Percentage of red-tailed tropicbird (<i>Phaethon rubricauda</i>) and white-tailed tropicbird (<i>Phaethon lepturus europae</i>) nests approached or visited by hermit crabs (<i>Coenobita perlatus</i>), crabs (<i>Cardisoma carnifex</i>), rats (<i>Rattus rattus</i>) and pied crow (<i>Corvus albus</i>). Numbers in plots represent the numbers of nests	111
Figure 14: Number of interactions of potential predators with redtailed tropicbirds (<i>Phaethon rubricauda</i>) (on the top) and whitetailed tropicbirds (<i>Phaethon lepturus europae</i>) (on the bottom) during incubating and chick-rearing stages.	112
Figure 15 : Daily nest survival rate of red-tailed tropicbird (<i>Phaethon rubricauda</i>) as a function of age of the nest according to the best model (Append. 6).....	115
Figure 16: Number of breeding pairs of red-tailed tropicbirds (<i>Phaethon rubricauda</i>) (a) and white-tailed tropicbirds (<i>Phaethon lepturus europae</i>) (b) estimated with quadrats in 2009, 2013, and 2019. The black bars correspond to the IC95%.....	116
Figure 17 : Population growth rate landscape from a sensitivity analysis including adult survival, pre-breeding survival, and breeding success according to the pessimistic (gray dotted line) and the optimistic (gray full line) scenario. Adult survival for (a) red-tailed tropicbirds (<i>Phaethon rubricauda</i>), and (c) whitetailed tropicbirds (<i>Phaethon lepturus europae</i>). Pre-breeding survival for (b) red-tailed tropicbirds and (d) white-tailed tropicbirds. The gray circle represents the situation according to the actual breeding success.....	117
Figure 18 : Breeding pairs of red-tailed tropicbirds (<i>Phaethon rubricauda</i>) (a), and white-tailed tropicbirds (<i>Phaethon lepturus europae</i>) (b) as a function of year for the optimistic and pessimistic scenarios and according to actual breeding success and breeding success estimated for the rat eradication scenario.	118
Figure 19 : Story of rat eradication and reinvasion in Pouhou islet, Mayotte.....	137

Figure 20 : Number of white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) observed in flight in Titi Moya and Moya 1 (Sum) averaged over observations on the 5th and 6th of February (error bars represent the standard deviation between the two days and the two sites)..... 140

Figure 21 : Number of white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) observed in fly according to monitoring duratio (in minute) between 11 am and 12.10 pm at Titi Moya..... 140

Figure 22 : Spatial distribution of the white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) observed in fly during 40 minutes in Mayotte. The number is averaged over the months when several missions have been carried out in different months on the same site. 141

Figure 23 : Number of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) observed in fly during 40 minutes in different sites of Mayotte. Bar correspond to the number of individuals observed when only one monitoring was done or the mean if several monitoring were performed. The error bar corresponds to the standard deviation in the case of multiple monitoring 142

Figure 24 : Average number of white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) active nests observed per year. N correspond to the number of visits per year. 143

Figure 25 : Percentage of adult of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) resighted at least one time in Pouhou. The red line correspond to the mean over the years. 144

Figure 26 : Breeding phenology of the white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) at Pouhou islet. (a) Number of egg-laying estimated per month according to wing length of 78 chicks. The vertical dotted lines represent the missions. The horizontal black lines represent the scope of missions to detect egg laying (i.e. incubation duration + mean rearing duration (80days)). (b) Breeding status of captured individuals : INC = Incubation, CHR = Chick rearing, PROPS = Prospecting (non-breeder at the date of capture)..... 145

Figure 27 : Time elapsed between two clutches of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) estimates at Pouhou. Pink curve is the minimum time interval between two clutches, yellow the mean time intervalle and grey the maximum time interval. 148

Figure 28: Localization of the wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) colonies studied in the south of Réunion Island..... 162

Figure 29 : Life cycle of the wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*). F_i is the fecondity at the age i ($F_i * \alpha * \beta_i * \phi_A * IBF$) where α is the sexe ratio set at 0.5, β_i the probability to breed at age i , IBF the individual breeding frequency, ϕ_i the survival rate at age i and A meaning adult. 165

Figure 30: Individual breeding frequency of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) on the south Réunion Island 168

Figure 31: Number of breeding pairs of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) in Cordet and Stagiaires with current estimates demographic rates (a) and by modelling effective cat controle in 10 years (b and c). Green lines correspond to Stagiaire and blue ones to Cordet colony..... 169

Figure 32 : Effect of a change of a demographic parameter on the population growth rate. Elasticity analysis of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) population with according to the cycle in figure 29. τ correspond to the coefficient of correlation between each demographic rate and population growth. All the p-value of the correlation tests are $< 2.2 \cdot 10^{-16}$. For al the analysis, we considered that 70% of the wedge-tailed shearwater started to breed at three years old and all the individuals are breeders at four 170

Figure 33 : Comparison of frequency of individual inbreeding coefficients (F) estimated for Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) light-grounded birds (n = 19) and birds from RIR (n = 37) and RDC (n = 31) colonies. F coefficients were estimated using 13,855 SNP loci. The vertical line represents the mean per group. Plots with the same letter are not significantly different (i.e., p-value > 0.05) according to the pairwise Student's t-tests with Benjamini-Hochberg correction. RDC = Rond Des Chevrons ; RIR = Rivière des Remparts ; GB = light-grounded birds. 187

Figure 34 : Population size estimated for the Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) using the capture-recapture data from 2018-19 breeding season, and based on linkage disequilibrium method (LDN_e) estimated with the genome-wide SNPs. Population size are given in number of breeder for capture-recapture data and the number of individuals recently involved in reproduction for the Genomic data. Genomic analyses were performed using a subset of 1,000, 2,000 and 5,000 SNP loci considering both monogamous (M) and random (R) mating system. Confidence intervals (95% CI) were estimated with the jackknife method for the effective population size. RDC = Rond Des Chevrons ; RIR = Rivière des Remparts. For more details see Appendix 14..... 188

Figure 35 : Population dynamics analysis of Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) in the two colonies : Rivières des Remparts (RIR, red) and Rond Des Chevrons (RDC, yellow). (a) Breeding success of Mascarene petrel by breeding season is linked to rat activity. The number above the dots correspond to the number of nests monitored since incubation per colony. Population viability analysis for Mascarene petrel (b) with rat control and (c) without rat control. (d) and (e) are sensitivity analysis for the species depending on breeding success. 190

Figure 36 : Cycle de vie annuel des pétrels de Barau (<i>Pterodroma barau</i>). Pinet et al 2009.	212
Figure 37 : Localisation des deux colonies de pétrels de Barau (<i>Pterodroma barau</i>), suivies par capture-marquage recapture, au cœur du parc national de La Réunion. Modifié de Parc national de La Réunion Décembre 2018, fond cartographique estompé BDAI © IGN	215
Figure 38 : Intervalle de temps entre deux captures de pétrels de Barau (<i>Pterodroma barau</i>) en reproduction. Le violet correspond à la colonie du Grand Bénare et l'orange à celle du Piton des Neiges.	220
Figure 39 : Nombre de premiers retours de pétrels de Barau (<i>Pterodroma barau</i>) observés à la colonie (barre) selon l'âge et fréquence cumulée (ligne). Le violet correspond à la colonie du Grand Bénare et l'orange à celle du Piton des Neiges.....	221
Figure 40 : Paramètres estimés à l'aide des meilleurs modèles CJS pour les pétrels de Barau (<i>Pterodroma barau</i>) adultes (a et b) et uniquement ceux s'étant reproduit une fois (c et d). La ligne horizontale grise dans (c) correspond à la survie moyenne de toutes les années, étant donnée l'absence de différence significative entre le modèle considérant la survie constante et la survie variable au cours du temps. Les pointillés correspondent à l'erreur standard estimée.	225
Figure 41 : Theoretical processes of seabird colony settlements. Inspired by Danchin 2008 and Dunlop 2005	257
Figure 42 : Geographic situation of Tromelin island	258
Figure 43 : Seabird population changes at Tromelin Island since 2005. The first curves on booby plots correspond to the mean annual population between 2006 and 2009, the second from 2012 to 2020. On the other plots the curve corresponds to the mean annual population growth between the year of recolonization and the last counts. Black arrows correspond to the date of rat eradication	264
Figure 44 : Annual population growth by year since recolonization of white tern (<i>Gygis alba</i>), brown noddy (<i>Anous stolidus</i>), sooty tern (<i>Onychoprion fuscatus</i>) and wedge-tailed shearwater (<i>Ardenna pacifica</i>) and since rat eradication for red-footed boobies (<i>Sula sula</i>) and masked boobies (<i>Sula dactylatra</i>). The horizontal line represents a stable population (annual population growth rate of 1).	265

Figure 45 : Temporal changes in nest density and number of occupied cells for masked boobies (*Sula dactylatra*) (A and F), red-footed boobies (*Sula sula*) (B and G), brown noddies (*Anous stolidus*) (C and H), sooty terns (*Onychoprion fuscatus*) (D and I) and white-terns (*Gygis alba*) (E and J) on Tromelin island. 267

Figure 46 : Life cycle and corresponding transition matrix (A) for red-footed booby (*Sula sula*) (up) and masked booby (*Sula dactylatra*) (down) of Tromelin island. F_i corresponds to the fecundity at age $i+1$ calculated as $F_i = \phi_i \cdot \alpha \cdot \beta_{i+1} \cdot BS \cdot IBF$, with ϕ_i the survival probability at age i , α the sex ratio fixed to 0.5, β_i the breeding probability at age i , BS the mean breeding success, and IBF the individual breeding frequency 300

Figure 47: Cumulative frequency representing age-specific breeding proportions estimated for 33 red-footed boobies (*Sula sula*) and 33 masked boobies (*Sula dactylatra*) at Tromelin Island 302

Figure 48 : Population growth of red-footed (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin Island considering the carrying capacity of the island..... 305

Figure 49 : Population dynamics of red-footed boobies (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin Island including transient (dotted lines), asymptotic (black line) and observed (red line) population growth 305

Figure 50 : Situation géographique de Nosy Vé, zone de baguage des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*), zones de reproduction favorables et défavorables 332

Figure 51 : Cycle de vie des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve. Φ correspond à la survie entre les deux classes d'âge. F_i correspond à la fécondité de la classe d'âge i est égale au produit du succès reproducteur, du sex-ratio (fixé à 0.5), de la survie des adultes et de la probabilité de se reproduire à cet âge i 339

Figure 52 : Croissance de la population de pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve (a) en considérant l'effet densité-dépendance et (b) en comparant la croissance modélisée et la croissance observée..... 344

Figure 53 : Phénologie de reproduction des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve étudiée selon (a) le statut reproducteur des individus capturés durant les missions et (b) le nombre de pontes estimées pour chaque mois à l'aide de la mesure de l'aile pliée des poussins capturés. 340

Figure 54 : Age de première reproduction des pailles en queue à brins rouge (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve et fréquence cumulée associée 341

Figure 55 : Survies des adultes d’oiseaux marins estimées depuis 1980 selon les ordres et les régions..... 361

INTRODUCTION GENERALE



Légende de l'illustration : Fous à pieds rouges (*Sula sula*) à Europa. ©M.Saunier

1. La dynamique des populations

1.1. Principes de la dynamique des populations basés sur les modèles matriciels

La dynamique des populations, communément appelée démographie, est une discipline scientifique dédiée à la description de la variation, dans le temps et l'espace, de la taille et de la structure des populations. La démographie moderne a ses racines au 17^e siècle en Europe, notamment en France et en Angleterre, où les premières tables de survie ont été créées afin d'estimer l'espérance de vie et la probabilité de décès humains à différents âges. Elle a ensuite, plus tardivement, été transposée à d'autres objectifs, telle que l'étude des populations exploitées (Garstang 1900). Le terme « population » est communément utilisé en démographie, mais peut, dans cette discipline, décrire une sous-population ou une métapopulation, c'est-à-dire une fraction ou un ensemble de populations au sens strict. Dans la suite de cette partie, nous utiliserons uniquement le terme « population » pour définir les principes de la dynamique des populations. Cependant, les explications sont transposables aux méta- et sous-populations.

La dynamique des populations est gouvernée par des paramètres démographiques antagonistes propres à chaque individu, ayant des effets opposés sur la taille des populations: la reproduction et l'immigration qui tendent à augmenter le nombre d'individus dans une population, d'une part, et la mortalité et l'émigration qui tendent à diminuer le nombre d'individus dans une population, d'autre part (Verhulst 1838). Chaque population est formée d'un ensemble hétérogène d'individus de stades, d'âges ou de sexes (et autres catégories) différents. Les travaux de Lotka (1924), ont permis d'établir pour la première fois des modèles démographiques passant de l'échelle individuelle à l'échelle populationnelle. Ces travaux ont ensuite initié l'élaboration des cycles de vie structurés en groupes d'âges ou stades ainsi que les matrices de Leslie (Leslie 1945) et de Lefkovich (Lefkovich 1965) respectivement associées. Les cycles de vie sont ainsi structurés en compartiments, chacun étant composé de N individus (Figure 1a). Ces compartiments sont liés les uns aux autres par des paramètres démographiques tels que la survie (avec ou sans changement de stade), la natalité et la migration. Dans le cas où ces compartiments représentent des classes d'âge, la probabilité de passer d'un compartiment A à un

compartiment B est égale à la probabilité de survivre entre les deux âges. Lorsque ces compartiments représentent des stades reproducteurs (reproducteur ou non reproducteur), la probabilité de passer d'un compartiment à l'autre, est la probabilité de passer d'un état reproducteur à la saison t , à un état non reproducteur à la saison $t+1$ et inversement. (exemple en Figure 1a).

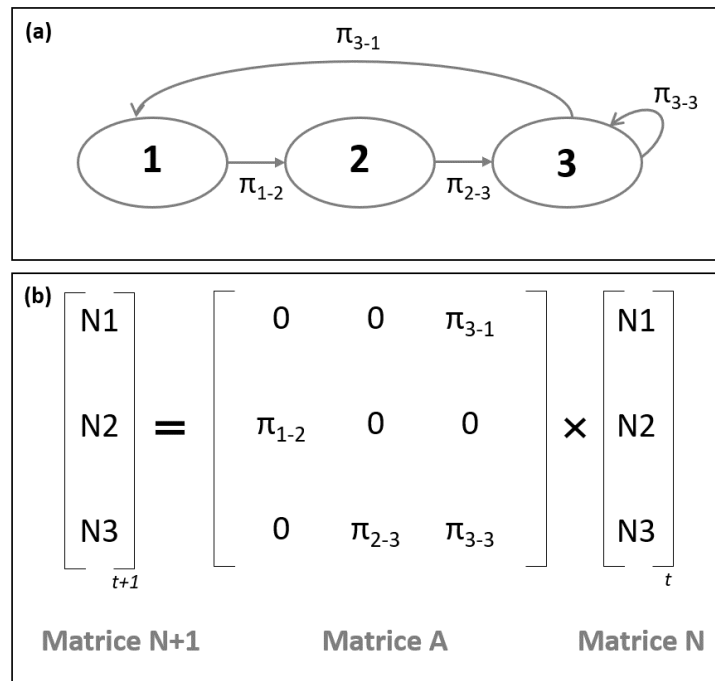


Figure 1: Exemple (a) d'un cycle de vie structuré en trois stades ou trois âges. π_{i-j} représente la probabilité de transition entre l'état i et l'état j . De manière générale, à l'exception de π_{3-1} , π représente un paramètre de survie si les compartiments sont des classes d'âge et de transition si les compartiments correspondent à des stades de vie. π_{3-1} correspond ici à un paramètre de fécondité. A noter que chaque stade est composé d'un nombre défini d'individus N à l'état initial t . (b) Equation usuelle pour calculer l'effectif de la population à $t+1$ (Matrice N+1) d'après la matrice de Leslie ou de Lefkovichth associée (Matrice A) et l'effectif structurée par stade à t (Matrice N).

Lorsque les paramètres démographiques (tels que la survie, la fécondité, le taux de reproduction par classe d'âge), la structure de la population et ses effectifs à l'instant initial t sont connus, la taille de la population à $t+1$ peut être calculée grâce aux matrices de Leslie (Leslie 1945) ou de Lefkovich (Lefkovich 1965) associées au cycle de vie (Figure 1b).

La croissance de la population (λ) peut ainsi être définie en calculant la variation du nombre d'individus dans la population entre t et $t+1$. Lorsqu'elle est égale à 1, cela signifie que l'effectif de la population est stable au cours du temps. Si elle est inférieure à 1, la taille de la population diminue, et si elle est supérieure à 1, elle augmente. Par exemple, une croissance annuelle de 1,5 signifie que la population augmente de 50 % chaque année, tandis qu'une croissance de 0,8 signifie qu'elle chute de 20 % annuellement.

Les modèles matriciels ne permettent pas d'intégrer des interactions multispécifiques complexes telles que les relations proies-prédateurs ou la compétition inter-spécifiques contrairement aux équations différentielles (Braun 1978) ou aux modèles de populations intégrés (Besbeas et al. 2002; Abadi et al. 2010), de plus en plus utilisés en dynamique des populations. Cependant, les modèles matriciels sont devenus un outil indispensable en dynamique des populations car ils permettent de prédire, relativement simplement, la croissance d'une population d'après ses paramètres démographiques et d'étudier l'effet de la modification de ceux-ci sur cette croissance. Ceci est particulièrement intéressant en biologie de la conservation.

1.2. Facteurs influençant la dynamique des populations

La croissance de la population est une mesure intégrative résultant d'interactions souvent indissociables entre différents facteurs tels que la disponibilité en ressources, la présence de menaces, les paramètres démographiques et la structure de la population à l'état dit naturel. Les processus majeurs influençant la dynamique des populations et considérés dans le cadre de cette thèse sont détaillés ci-dessous.

1.2.1. Les processus stochastiques

Toutes les populations sont soumises à des processus stochastiques, caractérisés par des variations imprévisibles des conditions environnementales, démographiques et génétiques. Ces processus de stochasticité peuvent contraindre ou, au contraire, favoriser certains paramètres démographiques.

La stochasticité environnementale découle d'une série de perturbations environnementales (par exemple climatiques) de magnitudes différentes, pouvant affecter la natalité ou la mortalité des individus au sein d'une population (May 1973). Ce processus peut engendrer

une variabilité des paramètres démographiques, entraînant une variation de la croissance des populations de petites et grandes tailles (Lande 1993). Elle est à différencier des catastrophes naturelles qui sont des phénomènes ponctuels entraînant un déclin des paramètres démographiques durant une courte période uniquement (Possingham et al. 2001).

La stochasticité démographique est causée par la probabilité aléatoire que les individus d'une population définie meurent, ou se reproduisent. L'impact de cette probabilité est atténué par la taille des populations, si bien que lorsque les populations sont composées de plus de 100 individus, il est considéré comme étant négligeable. Lorsque les populations sont petites (<100 individus), cette probabilité peut modifier de façon drastique leur croissance (Lande 1998a).

Le dernier type de stochasticité, souvent négligé lorsque l'on étudie la dynamique des populations, est la stochasticité génétique. Elle équivaut au processus de changement des fréquences alléliques au sein d'une population définie, pouvant entraîner, au sein des petites populations isolées, de la dérive génétique. La dérive génétique entraîne une réduction aléatoire de la diversité génétique au sein de la population, pouvant entraîner une diminution de la fitness des individus et ainsi de la croissance de la population (Possingham et al. 2001).

1.2.2. Les processus de densité-dépendance

La taille de la population agit sur sa croissance selon des processus de densité-dépendance négatifs ou positifs. Le processus de densité-dépendance négatif est un moteur important de la régulation des populations, selon lequel la capacité de charge (K) d'un milieu limite la croissance des populations (May 1976). Nous pouvons définir K comme un point de quasi-équilibre autour duquel la croissance de la population est égale à zéro. Cette dynamique s'explique par le fait que l'augmentation du nombre d'individus au sein d'une population augmente la compétition intra-spécifique pour l'accès aux deux ressources vitales : les ressources alimentaires et l'habitat de reproduction. Si la recherche alimentaire devient trop coûteuse du fait de la compétition intra-spécifique ou si la ressource est épuisée, les paramètres de survie peuvent être contraints (Ulbrich and Henschel 1999; Firmino et al. 2022). Dans un autre cas, si l'habitat de reproduction est la ressource limitante, la probabilité de se reproduire dans cet habitat est vouée à diminuer avec l'augmentation de la population, faute de place, et les individus pourraient avoir tendance à émigrer ou à ne pas se reproduire,

réduisant ainsi la croissance de la population (May 1976; Gaillard et al. 2000). Dans ces deux cas, la ressource, devenant de moins en moins disponible, freinerait la croissance de la population jusqu'à atteindre le K défini (Figure 2a et c) (Verhulst 1838a). Cette croissance est dite logistique.

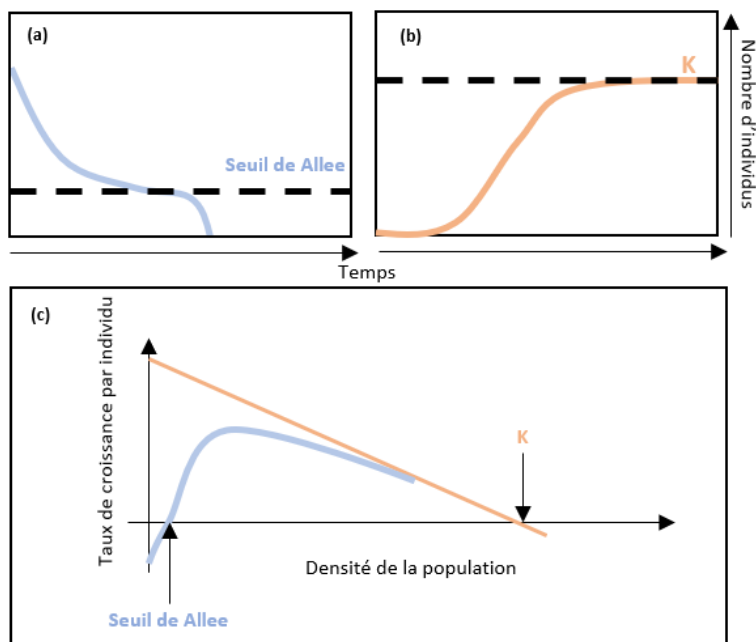


Figure 2 : Schématisation des effets de la densité dépendance positive (a, et c en bleu) et négative (b et c en orange).

Inversement, le processus de densité-dépendance positif, aussi communément appelé effet Allee (Allee 1931), est défini comme une baisse de la fitness individuelle des individus lorsque la taille de la population ou sa densité est faible (Stephens et al. 1999). Ceci peut conduire la population vers un seuil critique (seuil de Allee) en dessous duquel la population s'effondrerait (Figure 2b et c). Selon ce principe, lorsque les populations sont petites, il est plus difficile de rencontrer un partenaire pour se reproduire et l'effet de dilution du risque de prédation peut être réduit, ce qui peut entraîner une augmentation de la mortalité (Hamilton 1971; Treherne and Foster 1982; Kuussaari et al. 1998; Berec et al. 2007). Aussi, lorsque les populations sont petites, la probabilité de se reproduire avec un individu apparenté est plus élevée, pouvant entraîner de la consanguinité au sein de la population et parfois de la dépression de consanguinité, c'est-à-dire une diminution de la fitness individuelle du fait d'une trop forte consanguinité (Pryce et al. 2014).

1.2.3. Les interactions inter-spécifiques et les pressions abiotiques dûes à l'activité humaine

L'abondance des proies et des habitats de reproduction sont des facteurs clés limitant la croissance des populations lorsque plusieurs espèces se disputent les mêmes ressources, engendrant ainsi une compétition interspécifique (Christensen and Whitham 1993; Atwood and Gese 2008). La prédation exerce également une influence majeure sur les paramètres démographiques, en réduisant, par exemple, directement les taux de survie des individus de proies. Dans un contexte naturel, ces interactions peuvent donner lieu à des équilibres dynamiques complexes entre les populations de proies et de prédateurs (Lotka 1924; Volterra 1926). L'introduction de prédateurs ou des changements non naturels de leur abondance peuvent perturber cet équilibre délicat, ce qui peut avoir des conséquences significatives sur la dynamique des populations dans un écosystème donné, provoquant parfois un déséquilibre préjudiciable pour les espèces natives.

En parallèle, depuis la révolution industrielle débutée au 18^e siècle, les pressions extrinsèques agissant sur la dynamique des populations ont évolué. Par exemple, la pollution, qu'elle soit chimique (Beardmore 1980; Patarnello et al. 1991; Mouneyrac et al. 2010), lumineuse (Hölker et al. 2010; Rodríguez et al. 2017) ou plastique (Derraik 2002; Senko et al. 2020; Roman et al. 2021), est devenue un facteur indiscutable agissant sur la dynamique des populations des espèces en réduisant leur survie. Pour finir, le changement climatique exerce un double impact sur les paramètres démographiques. D'une part, les changements directionnels, tels que l'élévation des températures, induisent des modifications directes des paramètres démographiques (mortalité des coraux ; Lough and Cantin 2014, déséquilibre du sex ratio des reptiles ; Mitchell and Janzen 2010). D'autre part, le changement climatique affecte la stochasticité environnementale, provoquant une modification de la fréquence interannuelle des paramètres météorologiques, pouvant accroître la probabilité d'extinction de certaines populations (exemple de l'Hermionies (*Equus hemionus*) ; Saltz et al. 2006).

1.2.4. La dynamique transitoire

Dans cette partie, dans un souci de clarté, nous utiliserons uniquement le terme "structure d'âge", mais les concepts évoqués sont applicables aux stades, aux classes de taille et à tout autre type de structure appropriée.

L'estimation de la croissance d'une population à l'aide de modèles matriciels, conformément à la loi de Lotka (Lotka, 1924), considère que la population possède une structure d'âge stable. Cela suppose que les conditions environnementales sont stables depuis plusieurs générations, entraînant ainsi une proportion "naturelle" (c'est-à-dire non influencée par des pressions extrinsèques) du nombre d'individus dans chaque compartiment du cycle de vie. La croissance estimée en considérant une structure d'âges stable est dite asymptotique.

Cependant, il est rare que la structure d'âge des populations dans un environnement naturel reste stable, car toutes ces populations sont exposées à des fluctuations environnementales ou anthropiques qui influencent leur structure. Cela peut se traduire par une mortalité additive et sélective des individus appartenant à certaines classes d'âge (Bierzychudek 1999; Fox and Gurevitch 2000; Hastings 2004). Par exemple, si une pression environnementale entraîne une mortalité additive chez les adultes, cela peut déséquilibrer la structure d'âge de la population en faveur des jeunes, ou inversement. La population est alors qualifiée comme étant dans un état "transitoire" (Koons et al. 2007, 2016; Stott et al. 2011). Même si la pression environnementale responsable de cette dynamique transitoire n'est pas permanente (il peut s'agir d'un événement ponctuel ou d'une menace éradiquée), la dynamique transitoire peut persister un certain temps au sein de la population, en fonction du temps de génération (Tuljapurkar et al. 2003; Koons et al. 2006). Cela induit une croissance transitoire de la population, différente de la croissance asymptotique.

1.3. Le continuum d'histoire de vie "rapide-lent"

Selon le « Principe d'allocation », les ressources énergétiques dont disposent les individus sont limitées, ce qui les contraint à répartir cette énergie à leurs différentes fonctions vitales : survie, reproduction, croissance, défense immunitaires ... (Stearns 1992). Les individus ne peuvent donc pas, à la fois, produire un grand nombre de descendants et avoir une forte survie. De ce principe découle un continuum d'histoires de vie « rapide-lent » (MacArthur and Wilson 1967; Pianka 1970) le long duquel les espèces animales et végétales se positionnent en fonction de leur stratégie démographique.

Les espèces à stratégies « r » se situent à gauche de ce continuum. Celles-ci possèdent une courte durée de vie, une forte fécondité et ne prodiguent, en majorité, aucun soin parentaux (pour les espèces animales). Cette stratégie, dite quantitative, consiste à investir toute la

ressource disponible dans la reproduction, afin de produire le plus de descendants possibles. Inversement, les espèces situées à droite du continuum sont longévives, ont une faible fécondité et prodiguent des soins à leur descendance jusqu'à ce que ces derniers s'émancipent. Ce sont les stratégies « K ». Cette stratégie, plus qualitative, consiste à diriger toute l'énergie disponible vers les soins de quelques descendants extrêmement bien adaptés et la survie des individus reproducteurs (Pianka 1970). La position des espèces le long de ce gradient est en partie conservée phylogénétiquement (Gaillard et al. 1989) mais varie également selon la stabilité de l'environnement, la position trophique de l'espèce et la disponibilité en ressources alimentaires (Wilbur et al. 1974). En théorie, les espèces évoluant dans des environnements instables se situent à gauche du continuum (vers r) tandis que les espèces évoluant dans des environnements plus stables se situent à droite (vers K) (Pianka 1970; Gadgil and Solbrig 1972; Gaillard et al. 2005). Selon Reznick et al. (2002) lorsque la ressource alimentaire est riche, les espèces sont plutôt de stratégie r, lorsqu'elle est plus pauvre, les espèces sont plutôt K. Cette théorie est considérée par Weimerskirch (2001) afin d'expliquer la stratégie démographique des oiseaux marins. Selon cet auteur, les traits d'histoires de vie des oiseaux marins sont globalement lents car les ressources alimentaires sont dispersées, et la richesse de ces patches ainsi que leur emplacement sont relativement peu prévisibles. Cette situation rend la recherche de nourriture difficile pour les oiseaux marins, entraînant un approvisionnement limité des poussins induisant une croissance prolongée de ceux-ci et une faible fécondité des adultes, compensées par des taux de survie élevés de ces derniers (Weimerskirch 2001).

1.4. Les notions d'élasticité et de sensibilité

La sensibilité et l'élasticité sont deux concepts essentiels dans l'analyse des modèles démographiques. Ces deux termes sont souvent confondus, mais représentent bel et bien deux concepts différents.

La sensibilité (S_x) mesure comment un changement dans un paramètre x du modèle affecte le taux de croissance de la population. Elle quantifie la réactivité du modèle à des variations de paramètres démographiques. S_x mesure l'impact absolu d'un changement du paramètre x sur le taux de croissance (Legendre and Clobert 1995).

D'un autre côté, l'élasticité (Ex) prend en compte la valeur initiale du paramètre x par rapport au taux de croissance. Lorsque le paramètre x est modifié de $\alpha\%$, l'élasticité Ex mesure la variation en pourcentage $\alpha Ex\%$ du taux de croissance. L'élasticité mesure donc l'impact de la variation du paramètre x en pourcentage, ce qui permet de comparer l'impact des changements sur des paramètres de valeurs différentes (De Kroon et al. 1986; Legendre and Clobert 1995).

Les valeurs d'élasticité ou de sensibilité des paramètres dépendent des stratégies démographiques de la population étudiée. Par exemple, la croissance d'une espèce présentant une stratégie démographique de type K est plus sensible à la variation de la survie des adultes, tandis que la croissance d'une espèce de stratégie démographique de type r est plus sensible à la variation de la fécondité. Cette distinction découle de l'adaptation évolutive des populations à stratégie K, qui privilégient l'investissement dans la survie des adultes, tandis que les populations à stratégie r mettent l'accent sur la maximisation de la fécondité pour permettre le maintien de leurs populations (Oli 2004).

2. La biologie de la conservation: une science appliquée pour faire face à une crise écologique majeure

2.1. Une prise de conscience écologique

A la fin du 18^{ème} siècle, la perturbation profonde des écosystèmes, liée à la révolution industrielle, a conduit à une prise de conscience générale de l'effet nocif des activités humaines sur la nature (Maris 2010). La société a constaté avec inquiétude qu'aucune espèce n'était immortelle et que les activités humaines entraînaient la destruction des milieux naturels. De cette prise de conscience est née une communauté environnementaliste internationale. Celle-ci a créé, en 1948, l'Union Internationale pour la Protection de la Nature (UIPN) qui deviendra, en 1956, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) que nous connaissons aujourd'hui. En 1980, l'UICN initie la première Stratégie Mondiale pour la Conservation, mettant en lumière la fragilité d'un environnement soumis à des pressions anthropiques grandissantes. A l'aube du 21^{ème} siècle, plus de 78 % des surfaces émergées de la planète étaient anthropisées (Ellis 2011). L'Homme est alors devenu la principale force de changement de la Terre, si bien qu'une nouvelle ère géologique a vu le jour : l'Anthropocène (Crutzen 2002). Cette ère est synonyme de

désordre écologique (Pievani 2014) et les scientifiques s'accordent à dire qu'elle a enclenché une sixième extinction de masse (Ehrlich and Wilson 1991). L'impact de l'Homme entraîne un taux d'extinction 1 000 à 10 000 fois supérieur aux taux d'extinctions naturels enregistrés lors des périodes géologiques précédentes (Lovejoy 1997). Sur un total de huit millions d'espèces tous ordres confondus, au moins un million d'entre elles sont actuellement menacées d'extinction (IPBES 2019). Tous les taxons et tous les écosystèmes sont concernés par ce déclin sans précédent, causé par la destruction des habitats, les espèces invasives, la surexploitation des ressources et le changement climatique (Diamond 1989).

2.2. Les bases de la biologie de la conservation: entre recherche et gestion

Face à ce constat alarmant, la biologie de la conservation est devenue une science de préoccupation majeure, grâce à l'impulsion du chercheur américain Michael Soulé dans les années 1960-70 (Delord 2010; Williams et al. 2020). Cette discipline scientifique a pour objectifs de comprendre, prévoir et, *in fine*, éviter les dommages subis par la biodiversité du fait des activités humaines (Delord 2010). Selon Robinson (2006), celle-ci s'articule autour de trois objectifs liés les uns aux autres :

- (1) Documenter la diversité biologique grâce à des recherches scientifiques rigoureuses, telles que les estimations de la taille des populations, leurs évolutions temporelles ou encore l'étude de la structure des communautés ;
- (2) Étudier l'impact des activités humaines (direct et indirect) sur cette diversité ;
- (3) Développer des approches pratiques afin d'éviter l'extinction des espèces, maintenir la diversité écologique et génétique, protéger et restaurer les entités écologiques (paysages, communautés, populations, espèces, etc.) sur le long terme.

À l'image des médecins qui appliquent des connaissances multidisciplinaires afin d'améliorer la santé humaine, les biologistes de la conservation intègrent des théories de champs disciplinaires variés, appelées « sciences mères », telles que l'écologie spatiale, la dynamique des populations, la génétique ou encore la sociologie (Delord 2010), et des connaissances appliquées, afin de mener à bien les objectifs fixés par les scientifiques et les gestionnaires (Figure 3). Ces objectifs peuvent être le maintien d'une population native, son augmentation ou encore l'éradication d'une espèce introduite dans le cas où elle menace les

espèces natives. La biologie de la conservation inclut des jugements de valeur et considère comme postulats les idées selon lesquelles la diversité des espèces et des communautés doit être préservée, l'extinction précoce des populations et des espèces, provoquée par les activités humaines, doit être évitée, la complexité écologique doit être maintenue, et la diversité biologique possède une valeur intrinsèque (Soule 1985; Primack et al. 2012).

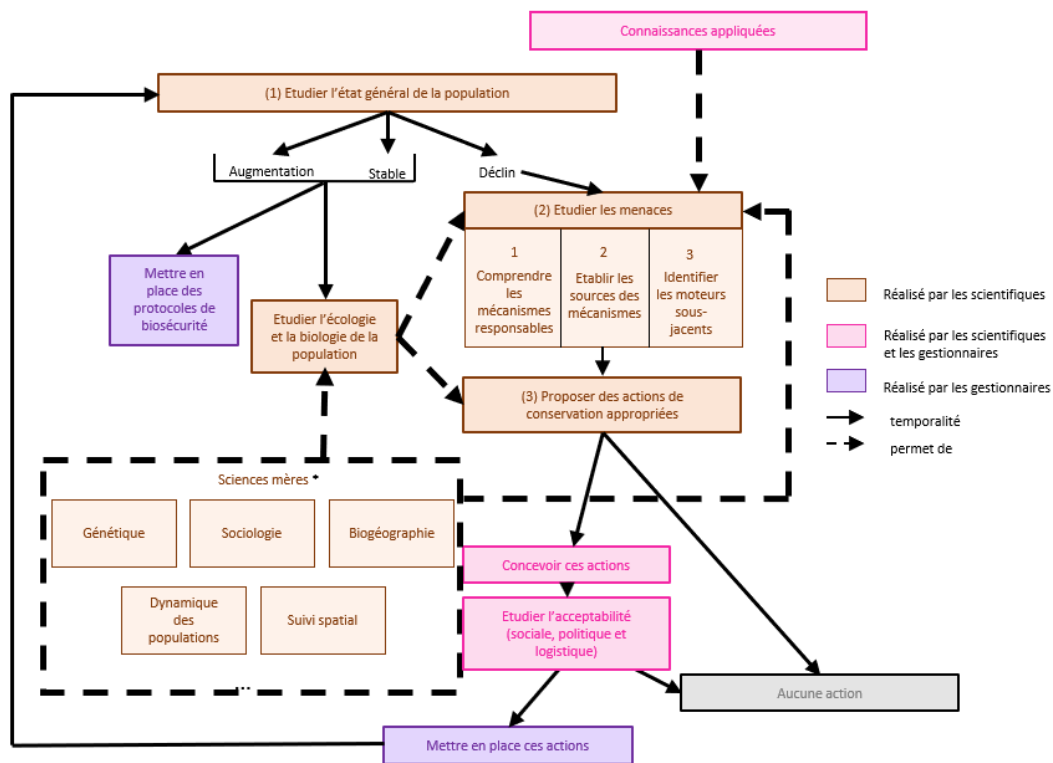


Figure 3 : Schéma conceptuel des interactions entre gestionnaires et scientifiques de la conservation. * les sciences mère sont ici données à titre informatif et ne sont pas listées de manière exhaustive. Inspiré des principes de la biologie de la conservation décrits par Soule 1985

La biologie de la conservation naît d'un lien étroit entre les scientifiques et les gestionnaires. Ses fondements consistent à transformer des connaissances dites « pures » en informations utilisables par les gestionnaires et les décideurs (Figure 3). La collaboration entre les deux parties permet un partage de données et la production de résultats scientifiques riches, utiles, et nécessaires pour la conservation (Mesny and Mailhot 2010).

2.3. La dynamique des populations et son rôle essentiel dans la biologie de la conservation

Lorsque des pressions extrinsèques impactent une population, cela se manifeste par des modifications de ses paramètres démographiques. La dynamique des populations est ainsi une discipline fondamentale en biologie de la conservation, car elle permet de comprendre comment les populations d'espèces sauvages évoluent au fil du temps en réponse à diverses pressions environnementales, qu'elles soient naturelles ou anthropiques. Elle constitue un outil précieux pour la prise de décision en matière de conservation, en suivant les quatre axes recommandés par Caswell (2001), séparés en sous-parties décrites ci-dessous, et un cinquième axe non évoqué par Caswell (2001) mais que nous estimons indispensable.

2.3.1. L'analyse de la tendance démographique de la population – *La population est-elle en déclin ou en augmentation ?*

L'objectif de cet axe consiste à estimer la taille de la population étudiée ainsi que son évolution au fil du temps. La croissance démographique peut être appréhendée de deux manières distinctes : une estimation rétrospective basée sur des données historiques de recensement, et une estimation prospective réalisée à travers la construction de modèles matriciels, de modèles basés sur des équations différentielles (Braun 1978) ou de modèles individus centrés (voir par exemple (Ferrière and Tran 2009)) intégrant les paramètres démographiques connus, comme détaillé précédemment pour les modèles matriciels (1.1).

2.3.2. L'étude des facteurs responsables de la tendance démographique de la population – *A quoi est due cette évolution numérique ?*

Cet axe a pour but de coupler des études écologiques, environnementales voire comportementales aux paramètres démographiques observés afin d'identifier et quantifier les causes de l'évolution numérique de la population. Par exemple, l'abondance de ressources alimentaires peut entraîner l'augmentation de la population, la fragmentation de

l'habitat peut entraîner la perturbation des migrations et une diminution de la population. La présence de prédateurs peut diminuer les effectifs de la population en entraînant une mortalité additive.

2.3.3. La proposition d'une action de conservation efficace – *Que peut-on faire pour améliorer cette tendance démographique ?*

L'axe trois vise à identifier les mesures de conservation les plus appropriées pour maintenir une population en fonction de sa démographie, de l'impact des menaces et de la faisabilité des actions, en considérant également les cas où des menaces modérées affectent des paramètres à forte valeur d'élasticité par rapport à des menaces plus fortes touchant des paramètres présentant une valeur d'élasticité plus faible. Par exemple, prenons une population pour laquelle la croissance de la population réagit davantage à des variations de la survie des adultes qu'à des variations de la survie des jeunes ($E(\text{survie adulte}) > E(\text{survie jeune})$). Imaginons que cette population soit confrontée à l'impact de prédateurs, ce qui réduirait la survie des jeunes non chassés à 80%, mais qu'elle soit également exposée à la pollution, qui pourrait diminuer la survie des jeunes de 2%. Dans ce cas, la meilleure solution ne serait pas nécessairement de réduire la pollution pour accroître la survie des adultes, malgré le fait que l'élasticité de la survie des adultes soit plus importante. En effet, l'impact des prédateurs sur la survie des adultes pourrait être tellement significatif qu'il entraînerait le déclin de la population, indépendamment de toute variation de la survie des adultes. Il est donc indispensable de considérer à la fois la valeur d'élasticité des paramètres mais également les magnitudes des menaces qui pèsent sur ceux-ci (Koons et al. 2014; Choeur 2021). De plus, il est possible que les actions de gestion envisageables ne puissent pas susciter la réponse souhaitée du paramètre démographique visé (Baxter et al. 2006). Lorsque les gestionnaires éprouvent des difficultés à influencer le ou les paramètres présentant la plus grande élasticité, les décisions de gestion peuvent se tourner vers les paramètres qui sont les plus susceptibles d'être affectés par les changements dans les conditions environnementales ou les actions de gestion (c'est-à-dire les plus labiles) (Koons et al. 2014).

2.3.4. La réponse prédite de la population suite à la mise en place des actions de conservation – *Quels pourraient être les résultats des mesures prises ?*

Cet axe a pour objectif de prédire les bénéfices potentiels des actions de conservation sur la population étudiée. Ceci implique la simulation de la dynamique de la population en réponse à la mise en place des actions de conservation. Cette simulation démographique repose sur une estimation de la croissance de la population induite par la modification théorique du paramètre démographique ciblé par l'action de conservation. Par exemple, si l'on considère une population soumise à la chasse, l'interdiction de la chasse des juvéniles augmenterait la survie de cette classe d'âge pour tendre vers une valeur théorique ou observée dans d'autres populations non soumises à la chasse. Ce paramètre modifié est ensuite intégré aux modèles (matriciels ou autres) pour estimer la croissance de la population et évaluer l'impact potentiel de l'interdiction de la chasse des juvéniles.

2.3.5. L'évaluation in situ de l'efficacité des actions de conservation – *Les résultats prédits sont ils observés?*

Ce dernier axe, non proposé par Caswell (2000) mais qui est pourtant indispensable, vise à évaluer l'efficacité des actions de conservation à l'aide de suivi in situ. Il permet de valider les prédictions réalisées dans le cadre de l'axe 4 en constatant, par exemple, si la population augmente ou décline. La durée des suivis post-conservation doit être appropriée aux paramètres démographiques concernés, à la démographie des individus étudiés et à leur écologie.

3. Les oiseaux marins: écologie et menaces

3.1. Définition et écologie des oiseaux marins

Les oiseaux marins sont un groupe d'oiseaux qui dépendent de la mer pour leur alimentation et de la terre pour leur reproduction (Genevois and Barbraud 2020).

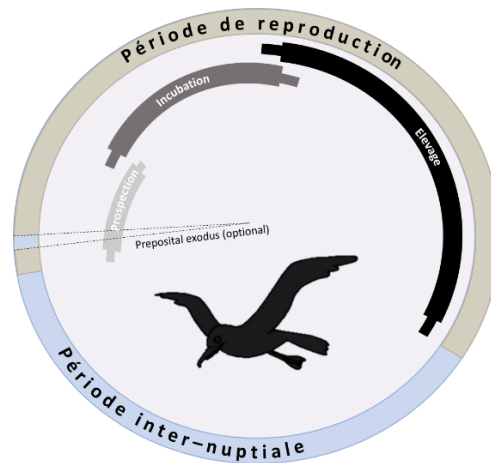


Figure 4 : Schématisation du cycle de vie de la majorité des oiseaux marins. Durant la période de reproduction les oiseaux marins alternent entre le site de reproduction et la mer où ils s'alimentent. Durant la période inter-nuptiale certaines espèces passent la totalité de leur cycle en mer tandis que d'autres alternent entre la terre et la mer pour s'alimenter.

Les oiseaux marins regroupent plus de 300 espèces appartenant à cinq ordres : les Sphénisciformes, Procellariiformes, Péléciformes, Phaethontiformes et les Charadriiformes. Ces espèces sont réparties des pôles (comme le manchot d'Adélie (*Pygoscelis adeliae*) au sud et le mergule (*Alle alle*) au nord), jusqu'à l'équateur (comme le fou à pieds bleues (*Sula nebouxi*)). Les différentes espèces d'oiseaux marins évoluent ainsi dans des environnements différents, ce qui implique des morphologies variées (par exemple, le ratio entre la surface alaire et la masse du corps) et des comportements divers (philopatrie, degré de fidélité au site et au partenaire de reproduction, distance de migration inter-nuptiale, etc.). La philopatrie se définit par la tendance des individus à revenir se reproduire à l'endroit où ils sont nés. Certaines espèces sont faiblement philopatriques (comme la sterne de Dougall (*Sterna dougallii*), Byerly et al. 2023), tandis que d'autres sont très philopatriques, à la colonie près (comme le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*), Danckwerts et al. 2021). La fidélité au site de reproduction est le fait de revenir toujours au même endroit pour se reproduire, mais cet endroit peut ne pas être le lieu de naissance.

Les oiseaux marins se reproduisent en formant, pour 95 % des espèces, des colonies plus ou moins denses (Rolland et al. 1998; Schreiber and Burger 2001). Par exemple, en 2005, la colonie de sternes fuligineuses (*Onychoprion fuscatus*) de Juan de Nova (îles éparses, France) possédait une densité moyenne de $4,1 \pm 1,7$ nids/m² (Jaquemet 2005). À l'inverse, d'autres espèces, telles que les pailles-en-queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*) et les

pétrels géants (*Macronectes halli*), se reproduisent en colonies dites « lâches », composées de peu de nids répartis de façon très éparées au sein du site de reproduction (Ryan et al. 2003; Burt et al. 2021a). Les causes expliquant ce phénomène de colonialité sont nombreuses et encore discutées. Pour certains auteurs, elle apparaît comme étant la résultante d'un comportement philopatricque parfois prononcé chez les oiseaux marins (Schreiber and Burger 2001), ce qui reste à discuter étant donné que les sternes fuligineuses sont peu philopatricques (Jones and Kress 2012), mais elles forment pourtant des colonies parmi les plus denses des oiseaux marins (Jaquemet 2005). D'autres auteurs suggèrent que cette colonialité permet de favoriser l'échange d'informations au sein de la colonie sur l'emplacement des patchs de nourriture (hypothèse du centre d'information, Ward and Zahavi 1973), et de limiter l'impact de la prédation (Lack 1968).

3.2. Démographie des oiseaux marins

Leur mode de vie colonial, leur philopatrie et leur fidélité au site de reproduction parfois prononcés rendent le suivi des oiseaux marins par capture-marquage-recapture (CMR) relativement simple à mettre en place et à analyser. En effet, étant donné que les individus sont souvent regroupés au sein de colonies, un grand nombre d'entre eux peuvent être capturés et bagués au cours d'une même session de capture. La philopatrie des espèces augmente la probabilité d'observer le recrutement (individu bagué poussin et recapturé en tant qu'adulte reproducteur sur le même site). La fidélité au site de reproduction entraîne une probabilité remarquablement élevée de recapturer des individus d'une session à une autre, ce qui améliore l'estimation des paramètres démographiques. Ces trois caractéristiques écologiques ont permis d'étudier la démographie des oiseaux marins depuis plus d'un demi-siècle (Ashmole 1971). Cette longue période de recherche nous offre aujourd'hui une connaissance approfondie de la démographie de nombreuses espèces.

Les oiseaux marins sont considérés, globalement, comme des espèces à stratégie K (Weimerskirch 2001). Ils peuvent donc être très longévifs, à l'image d'un albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*) femelle, capturé à plus de 70 ans en reproduction. L'estimation de la survie annuelle des adultes se situe entre 0,48 et 1, mais est souvent au-dessus de 0,9 (Schreiber and Burger 2001; Hinke et al. 2014). La survie des individus immatures est, quant à elle, plus faible car les individus sont encore inexpérimentés en vol et en recherche

alimentaire. Cette survie augmente avec l'expérience au fil des années (Chastel et al. 1995; Cam and Monnat 2000; Frederiksen et al. 2008). Ils se reproduisent également tardivement, au plus tôt à deux ans (Schreiber and Burger 2001) et au plus tard à huit-neuf ans (*Phoebastria irrorata*, Awkerman et al. 2007). La durée entre deux cycles de reproduction successifs, est faible, puisque la majorité des espèces se reproduisent une fois par an (Schreiber and Burger 2001). Certaines espèces, comme les albatros hurleurs (*Diomedea exulans*), se reproduisent tous les deux ans (Tickell 1968). Les pailles-en-queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*), par exemple, se reproduisent tous les neuf mois et font partie des rares espèces d'oiseaux marins capables de se reproduire plus d'une fois par an (Catry et al. 2009). Au cours d'un événement de reproduction, la femelle pond en général un œuf, mais chez certaines espèces, elles peuvent en pondre de 2 à 4 (Schreiber and Burger 2001). Généralement, les deux sexes sont impliqués dans les soins parentaux, sauf quelques exceptions, comme les frégates superbes (*Fregata magnificens*), chez qui les mâles quittent prématurément la colonie avant la fin de l'élevage du poussin (Osorno 1999). Durant la période d'incubation, les deux parents se relaient entre les périodes d'alimentation en mer et les périodes d'incubation, de façon à ce que l'œuf soit couvé en permanence. Durant la période d'élevage, les individus alternent des séjours en mer et à terre, pour nourrir leurs poussins et parfois également pour les protéger du froid, de la chaleur, et/ou des prédateurs naturels. Les soins prodigués à leur descendance permettent aux oiseaux marins d'avoir un succès reproducteur naturellement élevé, en général supérieur à 0,50 poussin par an et par femelle.

Cependant, ces paramètres démographiques sont, en eux-mêmes, dynamiques et peuvent évoluer positivement ou négativement au fil du temps en fonction de l'apparition ou de l'éradication de pressions anthropiques, notamment.

3.3. Menaces marines et terrestres

Les espèces d'oiseaux marins possèdent des statuts de conservation très différents. Les prions de la Désolation (*Pachyptila desolata*), par exemple, comptent 50 millions d'individus au niveau mondial et sont classés en préoccupation mineure selon l'IUCN (IUCN 2018a), tandis que la population d'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*) ne compte que 35 couples reproducteurs environ (Weimerskirch et al. 2018) et est actuellement classée en danger critique d'extinction (IUCN 2018b). Les

populations d'oiseaux marins sont néanmoins globalement en déclin, puisque, sur les 19 % d'espèces d'oiseaux marins étudiées par Paleczny et al. (2015), presque 70 % d'entre elles ont vu leur effectif diminuer entre 1950 et 2010 (Paleczny et al. 2015). Les oiseaux marins sont aujourd'hui le groupe d'oiseaux le plus menacé au monde (Dias et al. 2019), puisque 31 % des espèces d'oiseaux marins sont classées comme menacées par l'IUCN (Dias et al. 2019).

En raison de leur cycle de vie partagé entre les environnements marins et terrestres, les oiseaux marins sont exposés à des menaces à la fois en mer et sur terre. Au total, 18 facteurs anthropiques directs ou indirects menacent ces espèces (Dias et al. 2019). Les trois principales menaces sont les espèces exotiques envahissantes (46 % des espèces touchées), les prises accidentelles par les engins de pêche (28 % des espèces touchées) et la chasse ou le braconnage (27 % des espèces touchées) (Dias et al. 2019). En tout, 70 % des espèces d'oiseaux marins sont impactées par au moins une menace anthropique, et 46 % par trois d'entre elles (Dias et al. 2019).

Parmi les espèces exotiques envahissantes, on trouve les rats polynésiens (*Rattus exulans*), les rats noirs (*Rattus rattus*), les rats surmulots (*Rattus norvegicus*), les chats (*Felis catus*) et les souris (*Mus musculus*) qui représentent les espèces ayant le plus d'impact sur les oiseaux marins (Dias et al. 2019). Ces derniers se révèlent particulièrement vulnérables face aux prédateurs introduits, du fait que la plupart d'entre eux ont évolué sur des sites dépourvus de prédateurs naturels. En conséquence, ils n'ont développé que peu, voire aucun, comportement de défense, tel que l'attaque ou la fuite pour éviter la prédation (Moors and Atkinson 1984). Les rats peuvent se nourrir d'œufs, de poussins et d'adultes d'oiseaux marins (Atkinson 1985; Elst and Prÿs-Jones 1987; Thibault 1995). Les chats peuvent tuer les adultes et les poussins (Le Corre 2008), tandis que les souris ont été plus récemment décrites comme étant notamment capables d'attaquer des poussins et des adultes de grands oiseaux marins (albatros de Tristan (*Diomedae dabbenena*), Wanless et al. 2007).

En mer, la plus grande menace qui pèse actuellement sur les oiseaux marins à l'échelle mondiale est la prise accidentelle par les engins de pêche (Brothers et al. 1999; Gilman et al. 2016). Durant leur recherche alimentaire, les Procellariiformes des milieux tempérés et polaires sont attirés par ces engins, tels que les lignes de pêche traînées derrière les bateaux et les filets contenant des poissons pêchés. Une fois pris dans ces structures, les oiseaux

peuvent avoir du mal à se libérer, se blesser ou mourir (Brothers et al. 1999; Gilman et al. 2016).

Certaines populations d'oiseaux marins sont ou ont été historiquement chassées à des fins alimentaires, par exemple à Madagascar (Le Corre et al. 2022), aux Seychelles (Feare et al. 1997, 2007) ou en Nouvelle-Zélande (Moller et al. 2009). Certaines colonies de reproduction ont été transformées en mines à ciel ouvert pour exploiter le phosphate extrait du guano, rendant l'habitat de reproduction défavorable et induisant le déclin voire l'extinction de colonies d'oiseaux marins entières (Feare 1978; Hays 1984).

3.4. La ceinture tropicale : un hotspot de biodiversité en oiseaux marins peu étudié

Au total, 93 espèces d'oiseaux marins se reproduisent dans la zone intertropicale, entre la latitude 23.5° sud et 23.5° nord, ce qui représente environ un tiers des espèces d'oiseaux marins (Schreiber and Burger 2001). Tous les Ordres d'oiseaux marins sont présents dans la zone intertropicale, à proportion différente. La majorité de ces espèces (63 %) sont classées en préoccupation mineure, 8% sont classées quasi menacées, 12 % vulnérables, 8% en danger d'extinction et 8 % en danger critique d'extinction. Ces espèces sont, de manière générale, peu connues.

Les études sur la démographie des oiseaux marins tropicaux sont notamment moins nombreuses, moins précises et plus descriptives que celles faites sur leurs congénères des milieux polaires à tempérés. Ceci s'explique notamment par le fait que les suivis par CMR ont débuté plus tard dans les milieux tropicaux. Par exemple, les premiers suivis en milieux tempérés ont débuté dans les années 1930 (puffin des Anglais (*Puffinus puffinus*); (Harris and Tasker 1999) tandis que les plus anciens suivis décrits dans la région tropicale ont débuté trois décennies plus tard, en 1960, aux Galapagos (manchot des Galapagos (*Spheniscus mendiculus*), Bowman and Billeb 1966). Ceci peut s'expliquer par le fait que la région tropicale comporte de nombreuses petites îles isolées, peu ou pas habitées et difficiles d'accès pour les scientifiques pour des raisons logistiques ou financières (<https://rmgsc.cr.usgs.gov/gie/gie.shtml>).

Alors que les analyses démographiques en milieux polaires tendent, par exemple, à expliquer de façon précise et remarquable l'impact du changement climatique sur la survie

ou la probabilité de se reproduire de plusieurs espèces d'oiseaux marins (voir par exemple (Jenouvrier et al. 2017), ces paramètres, de façon générale, sont peu connus voir inconnus chez la plupart des oiseaux marins tropicaux (Tableau 1 et Figure 5). Parmi les 93 espèces d'oiseaux marins tropicaux, la survie des adultes reproducteurs n'a été estimée que pour 15 espèces. Au total, il y existe uniquement 25 estimations de ces paramètres. (Figure 5 et Tableau 1). La moyenne de cette survie est d'environ 0.89 ± 0.04 (Tableau 1), elle est de 0.85 ± 0.10 en milieu polaire et 0.88 ± 0.10 en milieu tempéré.

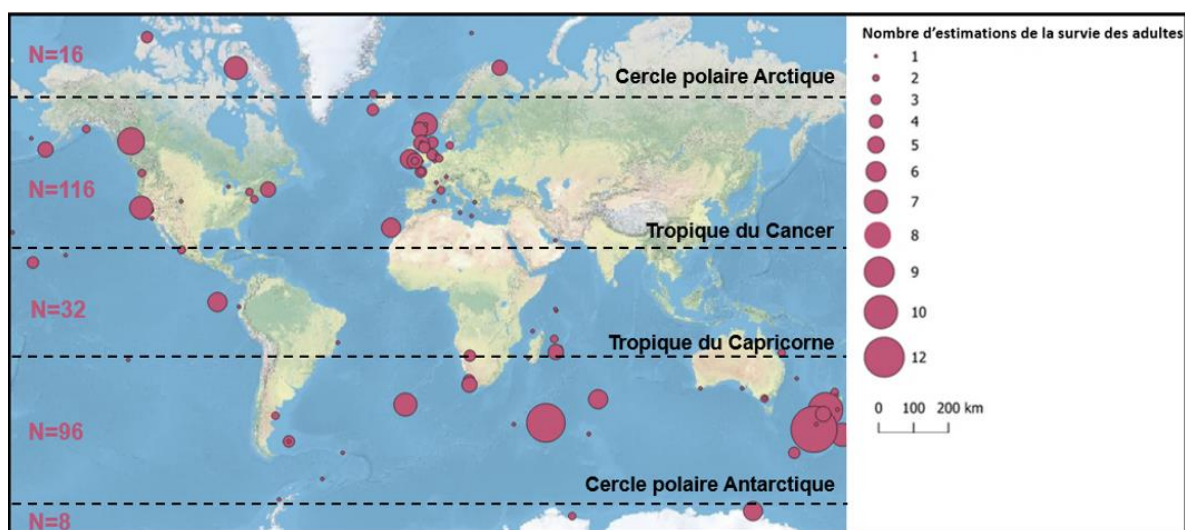


Figure 5 : Répartition et nombre d'estimations de la survie des oiseaux marins adultes reproducteurs (c'est-à-dire sexuellement matures) selon les régions tropicales, tempérées et polaires.

Tableau 1: Estimation des paramètres de survie des adultes de populations d'oiseaux marins en région tropicale depuis 1980

Site de reproduction	Espèce	Paramètre estimé	Durée du suivi CMR	Valeur	Source
Albrolhos National Park, Brazil	<i>Phaethon aethereus</i>	Survie des adultes	1991-2012 (12 ans)	0,93	(Sarmiento et al. 2014)
Aride, Seychelles	<i>Phaethon lepturus</i>	Survie des adultes	1995-2005 (11 ans)	0,81±0,02	(Catry et al. 2009)
Bird Island Seychelles	<i>Onychoprion fuscatus</i>	Survie des adultes	1995-2008 (14 ans)	0,91±0,03	(Feare and Doherty 2011)
Bird Island Seychelles	<i>Onychoprion fuscatus</i>	Survie de 5 à 6 ans	1993-1995 (3 ans)	0,90	(Feare and Doherty 2004)
Bird Island Seychelles	<i>Onychoprion fuscatus</i>	Survie de plus de 6 ans	1993-1995 3 ans)	0,91	(Feare et Doherty 2004)
Galapagos, Equateur	<i>Phoebastria irrorata</i>	Survie des adultes	1999-2006 (8 ans)	0,92-0,93	(Anderson et al. 2008)
Galapagos, Equateur	<i>Nannopterum harrisi</i>	Survie des mâles adultes	1971-1980 (10 ans)	0,89±0,03	(Tindle et al. 2013)
Galapagos, Equateur	<i>Nannopterum harrisi</i>	Survie des femelles adultes	1971-1980 (10 ans)	0,93±0,02	(Tindle et al. 2013)
Galapagos, Equateur	<i>Nannopterum harrisi</i>	Survie des femelles adultes	1989-1992 (4 ans)	0,89	(Valle 1995)
Galapagos, Equateur	<i>Nannopterum harrisi</i>	Survie des mâles adultes	1989-1992 (4 ans)	0,94	(Valle 1995)

Hawaii, Etats-Unis	<i>Pterodroma phaeopygia sandwichensis</i>	Survie des adultes	Début en 1976 (au moins 5 ans)	0,80-0,93	(Simons 1984a)
Isabel island Mexique	<i>Fregata magnificiens</i>	Survie des mâles de plus de 2 ans	1998-2003 (6 ans)	0,84±0,04	(González and De La Cueva 2007)
Isabel island Mexique	<i>Fregata magnificiens</i>	Survie des femelles de plus de 2 ans	1998-2003 (6 ans)	0,85+ 0,11	(González and De La Cueva 2007)
Isabel island Mexique	<i>Sula neboxii</i>	Survie adultes (eau chaude)	1988-2004 (17 ans)	0,85±0,02	(Oro et al. 2010)
Isabel island Mexique	<i>Sula neboxii</i>	Survie des adultes (eau fraîche)	1988-2004 (17 ans)	0,89±0,02	(Oro et al. 2010)
Jonhston atoll, Etats-Unis	<i>Phaethon rubricauda</i>	Survie des adultes	1983-1999 (17 ans)	0,92±0,05	(Doherty et al. 2004)
Jonhston atoll, Etats-Unis	<i>Phaethon rubricauda</i>	Survie des adultes	1992-2003 (12 ans)	0,86±0,04	(Schreiber et al. 2004)
Jonhston atoll, Etats-Unis	<i>Sula leucogaster</i>	Survie des adultes	1984-2000 (17 ans)	0,90±0,01	(Beadell et al. 2003)
Jonhston atoll, Etats-Unis	<i>Sula sula</i>	Survie des adultes	1983-2002 (20 ans)	0,92±0,003	(Cubaynes et al. 2011)
Punta Cevallos, Isla Espanola, Equateur	<i>Sula grantii</i>	Survie des femelles adultes	1983-2012 (30 ans)	>0,90	(Tompkins et al. 2017)
Round island, Maurice	<i>Pterodroma arminjonana</i>	Survie des adultes	1993-2012 (20 ans)	0,96 [0,959; 0,968]	(Nicoll et al. 2017a)
Swain Reef, Australie	<i>Sterna dougalii</i>	Survie des adultes	2006-2007 (2 ans)	0,90-0,82	(O'Neill et al. 2008)

Swakopmund, Namibie	<i>Sterna balaenarum</i>	Survie des adultes	2000-2009 (10 ans)	0,87 [0,73;0,94]	(Braby et al. 2011)
Swakopmund, Namibie	<i>Sterna balaenarum</i>	Survie des adultes	2001-2009 (9 ans)	0,88 [0,73;0,96]	(Braby et al. 2012)

4. Objectifs généraux de la these

Les populations d'oiseaux marins sont majoritairement en déclin, car leurs paramètres démographiques sont impactés par diverses menaces environnementales à toutes les latitudes (Dias et al. 2019). Les résultats présentés au sein de la Figure 5 mettent en évidence le manque considérable d'études portant sur la démographie des oiseaux marins tropicaux. Il est donc indispensable d'étudier la dynamique de ces populations afin de combler ce manque de connaissances et de quantifier l'impact des menaces qui pèsent sur leur viabilité. De plus, afin de définir comment favoriser la croissance des populations menacées, il est primordial de modéliser l'impact des mesures potentielles sur leur démographie, mais également d'évaluer si ces mesures de gestion, mises en place in situ, fonctionnent. En nous basant sur les résultats de modélisation et les cas d'études où le même type de mesures a été mis en place, nous pouvons recommander des actions adaptées aux objectifs de conservation (Figure 6).

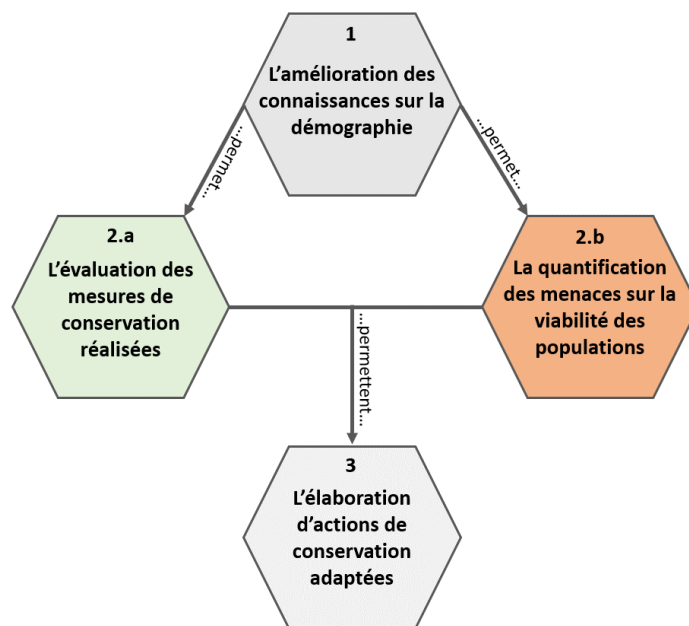


Figure 6 : Schéma simplifié des objectifs globaux de cette thèse

La démographie des oiseaux marins de l'ouest de l'océan Indien tropical est particulièrement sous-étudiée, étant donné que la survie des adultes n'y a été estimée que pour trois espèces se reproduisant dans la zone sur les 24 qui s'y reproduisent. (Tableau 1 et Figure 5). Ces populations sont majoritairement menacées par les prédateurs introduits notamment les chats

(*Felis catus*) et les rats (*Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*) qui sont aujourd'hui présents dans respectivement 86 % et 93 % des groupes d'îles de la région (Russell et al. 2016).

L'objectif de cette thèse est de :

Caracteriser la démographie des oiseaux marins tropicaux de l'ouest de l'océan Indien, analyser l'influence des prédateurs sur celle-ci et recommander des stratégies de conservation optimales

Afin de répondre à cet objectif global, la thèse est déclinée en deux grandes thématiques étroitement liées et divisées chacune en trois chapitres. La première thématique (Chapitre 2 et Chapitre 3 - partie 1) vise à quantifier l'impact des prédateurs sur les oiseaux marins sur leurs sites de reproduction et à proposer des actions de conservation adaptées pour assurer la viabilité de ces populations à l'aide d'analyses prédictives. La deuxième thématique vise à évaluer l'influence des mesures de gestion mises en place, notamment le contrôle (Chapitre 3 - parties 2 et 3) ou l'éradication des prédateurs (Chapitre 4), sur la démographie des populations d'oiseaux marins de la région.

Dans un premier chapitre, les sites, les populations étudiées, les objectifs spécifiques associés ainsi que les méthodes de dynamique des populations utilisées dans le cadre de cette thèse sont détaillés. Le corps du manuscrit est ensuite composé de trois autres chapitres, chacun constitué de plusieurs articles scientifiques rédigés au cours de cette thèse, et d'une discussion générale répondant à la problématique globale de la thèse.



CHAPITRE 1

SITES D'ETUDES, OBJECTIFS ET METHODES



© B. Gineste, Patte baguée de pétrel de Barau (*Pterodroma barau*) durant un baguage

1.1. Zone générale de l'étude : le point chaud de biodiversité de Madagascar

Un hotspot de biodiversité est une zone géographique caractérisée à la fois par une grande biodiversité et par sa fragilité et le risque élevé de perte de biodiversité en raison de diverses menaces qui pèsent sur elle, telles que la déforestation, les espèces exotiques envahissantes, le changement climatique ou d'autres activités humaines. Ils abritent une grande variété d'espèces animales et végétales, y compris des espèces rares et endémiques (Reid 1998; Myers et al. 2000).

Dans cette thèse, nous étudions des sites situés dans le hotspot de biodiversité de Madagascar, composé de Madagascar, de l'archipel des Mascareignes (Maurice, Rodrigues, Réunion), des Comores, de Mayotte, des Seychelles et des îles Éparses (Figure 7). Le climat y est tropical, caractérisé par un été austral de novembre à avril, qui coïncide avec la saison cyclonique, suivi d'un hiver austral de mai à octobre.

Au total, on y retrouve 12 000 espèces de plantes, 359 espèces d'oiseaux, 112 espèces de mammifères, 327 espèces de reptiles et 189 espèces d'amphibiens. Parmi ces espèces, 1 745 sont endémiques du hotspot (Myers et al. 2000). Cette région est aussi un point chaud pour la mégafaune marine, lieu de transit ou de reproduction de plus de 20 espèces de cétacés (Ballance and Pitman 1998), cinq espèces de tortues marines (sur sept existantes, Frazier 1975) et de nombreux grands poissons pélagiques (Worm et al. 2005). De plus, 25 espèces d'oiseaux marins s'y reproduisent, totalisant plus de 7 millions de couples (Danckwerts et al 2014).

Ces populations d'oiseaux marins sont, pour la majorité, en déclin. Un grand nombre d'entre elles ont d'ailleurs disparu au cours de ces dernières décennies (Feare 1978; Le Corre 1996; Cheke 2001; Feare et al. 2007). Ce déclin est dû sans aucun doute aux facteurs anthropiques directs et indirects tels que la collecte industrielle d'œufs, notamment aux Seychelles, le braconnage, à Madagascar par exemple (Warman and Todd 1984a; Le Corre and Bemanaja 2009; Skerrett 2021), la destruction des habitats de reproduction (Benson et al. 1975) et l'introduction de prédateurs exotiques (Russell et al. 2016).



Figure 7 : Localisation du hotspot de biodiversité malgache
<http://www.cepf.net/resources/maps/Pages/default.aspx>

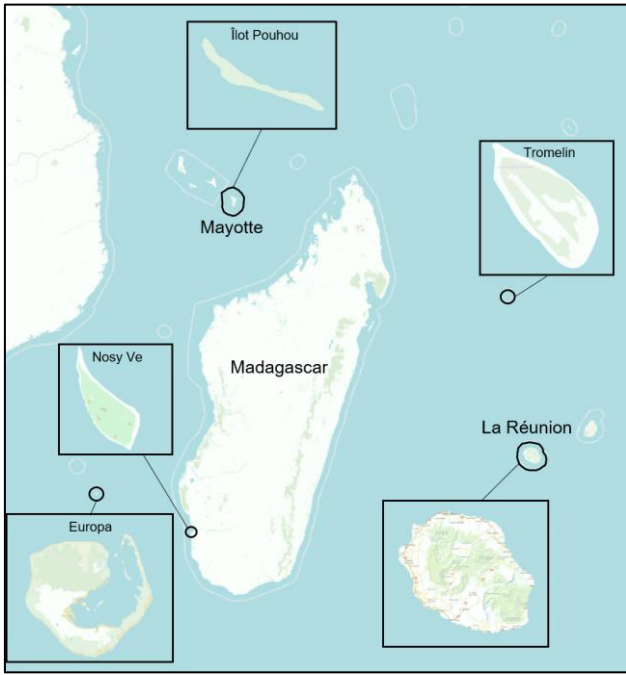


Figure 8 : Sites de reproduction des oiseaux marins étudiés au cours de cette thèse

1.2. Contexte de l'étude de l'impact des prédateurs sur les oiseaux marins sur leurs sites de reproduction

1.2.1. Les populations étudiées et menacées par les prédateurs

1.2.1.1. Europa : une biodiversité aviaire exceptionnelle mais menacée par les rats

Europa est une île corallienne de 3059 ha dont 836 ha de mangrove, appartenant au district des îles Eparses (Figure 8). Elle est classée réserve naturelle depuis 1975 (n°13/GD/IOI), sanctuaire international pour les oiseaux marins depuis 1997 (Le Corre and Jouventin 1997), Important Bird Area (IBA RE010 ; Le Corre and Safford 2001) et site Ramsar depuis 2001 (Ramsar n°2073). Europa est habitée depuis 1950, date à laquelle la station météorologique a été construite. Aujourd'hui, l'île est continuellement habitée par une équipe composée d'environ quinze militaires, d'un gendarme et d'un agent environnemental des TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises). Cette équipe est renouvelée tous les 45 jours environ.

Les rats noirs ont envahi l'île avant 1860 (Russell and Le Corre 2009), probablement suite à un naufrage. Du fait de la taille de l'île et de la mangrove, la dératisation d'Europa se heurte à des contraintes logistiques et financières. Aucune action de dératisation n'est donc initiée pour le moment. Cependant, des études de faisabilité ont démontré que la mangrove pourrait éventuellement être dératisée en utilisant des approches alternatives appropriées, telles que la dispersion de blocs d'appât dans les mangroves à l'aide de technologies aériennes, comme les drones (Ringler et al. 2021).

Huit espèces d'oiseaux marins se reproduisent aujourd'hui sur Europa : la sterne fuligineuse, le puffin tropical (*Puffinus bailloni*), la frégate ariel (*Fregata ariel*), la frégate du Pacifique (*Fregata minor*), le fou à pieds rouges (*Sula sula*), la sterne caspienne (*Hydroprogne caspia*), le paille en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) et le paille à queue à brins blancs, qui est représenté localement par une sous-espèce endémique d'Europa (*P. l. europae*, Le Corre and Jouventin 1999; Humeau et al. 2020). Dans le cadre de cette thèse, les deux populations de pailles en queue seront étudiées car, du fait de leur reproduction au sol, elles peuvent être fortement impactées par les rats. Elles sont également, dans une moindre mesure, impactées par les corbeaux pies (*Corvus albus*) et les chouettes effraies (*Tyto alba*) qui se

reproduisent également à Europa (Voeltzkow 1904; Le Corre and Jouventin 1997; Ringler et al. 2015).

1.2.1.2. Pouhou : l'île aux rats

Situé dans le lagon Est de Mayotte (Figure 8), Pouhou est un petit îlot rocheux inhabité de 0,60 ha, relativement plat, avec un point culminant à 10 mètres au-dessus du niveau de la mer. Il se situe entre Petite-Terre et Grande-Terre et fait partie des îlots d'Hajangoua. Cet archipel d'îlots est intégré au parc naturel marin de Mayotte et est protégé par le Conservatoire du littoral. Pouhou est formé de roches basaltiques structurées en crevasses favorables à la reproduction des pailles en queue à brins blancs, le seul oiseau marin se reproduisant sur l'archipel mahorais. La population a été découverte en 2003 (Rocamora 2004).

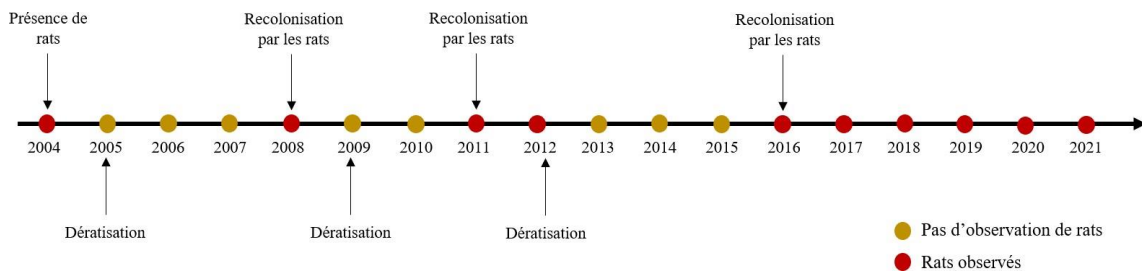


Figure 9 : Historique des tentatives d'éradication des rats noirs (*Rattus rattus*) et réinvasions à Pouhou, Mayotte. Les dates de recolonisation par les rats sont données à titre informatif mais correspondent en réalité aux dates de ré-observation des rats sur l'îlot.

En shimaroé, langue majoritairement parlée à Mayotte, « Pouhou » signifie rat car l'île est historiquement envahie par les rats noirs. Ceux-ci ont potentiellement un impact négatif conséquent sur le succès reproducteur des pailles en queue à brins blancs à Pouhou, comme observé à Ascension (Stonehouse 1962). Malgré de nombreuses tentatives de dératisation depuis 2005 (Figure 9), l'île est encore actuellement envahie. Il n'est pas exclu que les tentatives de dératisation de 2005 et 2009 n'aient pas été complètes et que les individus observés en tant que « recolonisateurs » soient en réalité des rats ayant survécu à ces tentatives de dératisation, ou leurs descendants, et n'ayant pas été observés précédemment du fait du faible nombre de missions organisées sur l'îlot. Cependant, de nombreuses missions ont été conduites entre 2012 et 2016, et aucun rat n'a jamais été observé entre 2013 et 2015, ce qui

suggère que les rats étaient bel et bien absents pendant cette période. En 2016, les rats ont néanmoins de nouveau été observés sur l'île (Orlowski 2016). Cette recolonisation a probablement eu lieu de façon naturelle par la nage, par exemple depuis Pengoua séparé de seulement 1,3 km de Pouhou. Cette hypothèse est envisageable car les rats peuvent parcourir des distances relativement longues en eau douce et eau salée, à l'image du rat brun qui peut nager jusqu'à 2 km dans l'océan si les conditions y sont calmes (Clout and Russell 2008). Les pailles en queue à brins blancs de Pouhou seront ainsi étudiées dans le cadre de cette première thématique.

1.2.1.3. Le puffin du Pacifique en zone péri-urbaine à La Réunion

La Réunion est une jeune île volcanique française de 2 512 km² caractérisée par des pentes escarpées et de larges ravines. Le Piton des Neiges est le point le plus élevé de La Réunion, culminant à 3 070 mètres au-dessus du niveau de la mer. Cette topographie variée favorise la formation de nombreux microclimats, créant ainsi une grande diversité d'habitats (Cadet 1977; Strasberg et al. 2005). En raison de cette diversité, La Réunion possède une biodiversité exceptionnelle. De ce fait, les pitons, cirques, et remparts, qui constituent la zone centrale du Parc National de La Réunion et représentent 40% de l'île, sont inscrits au patrimoine mondial de l'UNESCO depuis 2010. Cependant, la biodiversité actuelle n'est qu'un vestige de la biodiversité passée. En effet, quatre espèces de reptiles, 22 espèces d'oiseaux et trois espèces de mammifères ont disparu de La Réunion depuis l'arrivée de l'Homme (Probst and Brial 2002).

Ce déclin s'explique par la déforestation massive à basses et moyennes altitudes pour l'agriculture et l'exploitation du bois, la chasse, et l'introduction d'espèces exotiques envahissantes depuis l'arrivée des Hommes, à la seconde moitié du 17^e siècle (Thébaud et al. 2019). Actuellement, la plus grande menace qui pèse sur la biodiversité réunionnaise est la présence d'espèces exotiques envahissantes. Certaines de ces espèces ont été introduites volontairement pour subvenir aux besoins alimentaires des habitants, tels que la chèvre (*Capra hircus*). Parallèlement, les allers-retours continus des bateaux commerciaux ont entraîné l'introduction accidentelle des rats noirs, des rats surmulots et des souris (*Mus musculus*). Ces rongeurs ont rapidement envahi l'île entière, si bien qu'en 1685, les chats ont été introduits afin de réguler ces populations. Comme dans toutes les îles où ces séquences d'introductions biologiques ont été réalisées, celle-ci n'a rien changé aux problèmes provoqués

par les rats et les souris, mais a aggravé la situation écologique de La Réunion, puisque les chats sont des prédateurs redoutables pour de nombreux animaux tels que les reptiles et les oiseaux (Medina et al. 2011). Aujourd'hui, les rongeurs et les chats sont présents sur la quasi-totalité de l'île, des falaises littorales au sommet du Piton des Neiges (Faulquier et al. 2009; Choeur 2021).

La Réunion est le site de reproduction de six espèces d'oiseaux marins : le puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*), le puffin tropical, le paille en queue à brins blancs, le noddie brun (*Anous stolidus*), le pétrel noir de Bourbon (*Pseudobulweria aterrima*) et le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*). Ces espèces peuvent être menacées par les rongeurs et les chats, notamment dans les zones péri-urbaines où la croissance des populations de prédateurs est favorisée par les déchets humains (Mirmovitch 1995; Choeur et al. 2022; Liberg and Sandell 1988). Une grande densité de chats a par exemple été observée à Grande Anse, zone péri-urbaine au sud de La Réunion (Choeur et al. 2022). Ce site est également le lieu de reproduction du puffin du Pacifique, pouvant être des proies pour les chats (Choeur 2021).

Sur les îles habitées de la taille de La Réunion, il est actuellement impossible de mettre en place des actions d'éradication des mammifères introduits. En effet, ces mesures doivent prendre en compte les conflits d'usage, l'acceptation sociale et également la biosécurité pour éviter toute nouvelle introduction (Glen et al. 2013). De plus, éradiquer des mammifères introduits d'une île de cette taille est logiquement impossible (Nogales et al. 2004; Campbell and Donlan 2005). C'est pourquoi le contrôle des prédateurs (c'est-à-dire la régulation, d'une population locale en dessous d'un certain seuil entraînant un impact négligeable de la population sur la faune et la flore native) y est généralement préféré (Russell and Kueffer 2019). En 2015-16, 2018-19 et 2019-20, des opérations de contrôle de chats ont été organisées à Grande-Anse. L'étude détaillée de l'opération de contrôle réalisée en 2018-19 a permis de mettre en évidence une recolonisation rapide (environ 3 mois après l'opération) du milieu par des chats abandonnés, issus de portées non désirées ou nés dans la nature (Choeur 2021). En l'absence de mise en place de mesures pérennes pour contrôler les chats, les colonies de puffins du Pacifique situées à Grande-Anse sont potentiellement menacées par ces prédateurs. De plus, des rats noirs sont également présents dans cette zone (Choeur et al. 2022) et n'ont jamais été contrôlés. Dans cette première thématique, les colonies de puffins du Pacifique aux alentours de Grande-Anse sont étudiées.

1.2.2. Objectifs associés à l'étude de l'impact des prédateurs

Le premier objectif de cette thématique consiste à étudier l'impact des prédateurs sur la viabilité des populations de pailles en queue d'Europa, de pailles en queue à brins blancs de Pouhou et de puffins du Pacifique du sud de La Réunion. Le risque d'extinction de ces populations ainsi que le temps avant leur extinction seront également estimés. Dans cette perspective, nous chercherons à déterminer les paramètres démographiques tels que la taille des colonies, la survie des individus, leur âge de première reproduction et le succès reproducteur, grâce aux suivis par CMR et aux suivis des nids. Ces paramètres permettront ensuite d'effectuer des Analyses de Viabilité des Populations (AVP, Boyce 1992).

Suite à cela, et d'après les résultats obtenus, le second objectif est de prédire l'effet d'actions de conservation grâce à des AVP pour lesquels les paramètres démographiques visés seront modifiés en conséquence. Par exemple, si nous proposons d'éradiquer les rats pour augmenter le succès reproducteur, la valeur du succès reproducteur utilisée pour cette prédiction sera issue d'une population, ou d'un groupe de nids, non soumis à la prédation par les rats. Les résultats de ces prédictions permettront de proposer des actions de conservation pertinentes et ont pour vocation de servir d'appui à la décision pour les gestionnaires.

1.3. Contexte de l'évaluation de l'effet des mesures de gestion sur les populations d'oiseaux marins

1.3.1. Les populations étudiées dans des sites où les prédateurs sont contrôlés

1.3.1.1. Les pétrels endémiques de La Réunion

Le pétrel de Barau et le pétrel noir de Bourbon sont des oiseaux marins endémiques de La Réunion. Le pétrel noir de Bourbon est classé en danger critique d'extinction (IUCN 2018c), et le pétrel de Barau est en danger d'extinction (IUCN 2018d). Contrairement aux colonies de puffins du Pacifique du sud de l'île, les pétrels se reproduisent dans des sites de haute altitude, vers le centre de l'île, éloignés des zones urbaines (Pinet et al. 2009; Juhasz et al. 2022). Le contrôle des chats haret autour des colonies de pétrels endémiques est autorisé depuis 2014 et a lieu régulièrement tout au long de l'année. De plus, les rats aux abords et au sein des

colonies sont également contrôlés régulièrement depuis leur découverte (en 2003 et 2008 pour les colonies de pétrels de Barau et 2016 et 2017 pour les deux colonies de pétrels noirs de Bourbon).

La pollution lumineuse croissante menace également les pétrels (Le Corre et al. 2002; Chevillon et al. 2022). Entre 1950 et 2020, la population réunionnaise a fortement augmenté, passant de 250 000 à 850 000 habitants (INSEE). Cette croissance a entraîné inexorablement l'augmentation de la pollution lumineuse. La moyenne de la luminosité (exprimée en anowatts par centimètre carré par stéradian) à La Réunion a augmenté de 80 % entre 1996 et 2020 (Chevillon et al. 2022). Les oiseaux marins tels que les pétrels et puffins sont particulièrement sensibles à cette menace car lorsqu'ils s'envolent (de nuit), les individus peuvent être désorientés par les éclairages artificiels et risquent alors de s'échouer et de mourir de leurs blessures ou devenir des proies potentiellement faciles pour les chats et les chiens (Rodríguez et al. 2017). Les pétrels de Barau juvéniles sont fortement impactés par cette (Le Corre et al. 2002; Chevillon et al. 2022) si bien que des actions de sensibilisation ont été mises en place afin de réduire l'éclairage durant leur période d'envol. Peu d'individus de pétrels noirs de Bourbon ont été observés suite à des échouages (65 individus échoués entre 1996 et 2021 ; Chevillon et al. 2022). Cependant, étant donné que très peu d'individus se reproduisent sur l'île (environ 250 couples; Attie et al. 1997), cette menace reste à considérer.

1.3.1.2. Objectifs associés au contrôle des prédateurs sur les colonies de pétrels de La Réunion

Le premier objectif de cette partie est d'étudier l'impact des prédateurs sur les paramètres démographiques des pétrels de La Réunion avant la mise en place des actions de contrôle, à l'aide de suivi par CMR et de suivis des nids. Le second objectif est d'estimer la viabilité des colonies en utilisant les paramètres démographiques obtenus pendant le contrôle des prédateurs, afin d'évaluer si cette mesure est suffisamment efficace pour induire une croissance de la population supérieure à 1. Si les actions de conservation ne sont pas suffisantes pour permettre la croissance des populations de pétrels, nous proposerons de nouvelles mesures. Enfin, nous modéliserons l'influence de l'arrêt du contrôle des prédateurs sur la viabilité des colonies suivies afin de mettre en évidence la nécessité de poursuivre ces mesures si elles sont efficaces.

1.3.2. Populations étudiées dans des sites dératés

1.3.2.1. Tromelin : une île dératée aujourd'hui préservée

L'île de Tromelin est une île corallienne française d'environ 100 ha se situant à 440 km au nord-est de Madagascar (Figure 8). Elle fait partie des îles Éparses, gouvernées par l'administrateur supérieur des TAAF depuis 2005, 5e district des TAAF depuis 2007. L'île est classée réserve naturelle depuis 1975 (n°13/DG/IOI). Elle a été découverte en 1722 par le capitaine La Feuillée qui la nomma à l'époque « l'île au sable » en rapport avec sa géomorphologie sableuse et plate. Son point culminant se situe à environ huit mètres au-dessus du niveau de la mer (Marriner et al. 2010). Trente-neuf ans après sa découverte, en 1761, l'Utile, un navire négrier de la flotte française a fait naufrage sur l'île avec à son bord 123 membres d'équipage et 80 esclaves malgaches et mauriciens (Weeks 2019). Suite au naufrage, les membres de l'équipage quittèrent Tromelin sur une embarcation de fortune en promettant de revenir sauver les esclaves, ce qu'ils ne firent jamais. Les esclaves restèrent alors 15 ans en autarcie sur l'île jusqu'à ce que le chevalier de Tromelin les découvrit et les ramena sur l'île Maurice en novembre 1776.

Les récits datant du naufrage suggèrent que la communauté d'oiseaux marins nicheurs était composée d'au moins huit espèces : la frégate du Pacifique (*Fregata minor*), la frégate ariel (*F. ariel*), la sterne fuligineuse (*Onychoprion fuscatus*), la sterne blanche (*Gygis alba*), le fou à pieds rouge (*Sula sula*), le fou masqué (*Sula dactylatra*), le noddie brun et le noddie à bec grêle (*Anous tenuirostris*) (Brooke 1981). Des fouilles archéologiques ont confirmé la présence ancienne de ces espèces ainsi que celle d'une ou deux espèces de pailles en queue (le paille en queue à brins rouges et/ou à brins blancs). En se basant sur la quantité de restes d'oiseaux trouvés lors des fouilles archéologiques réalisées pour reconstituer le mode de vie des « naufragés de l'île Tromelin », Laroulandie et Lefèvre (2014) ont estimé que l'île abritait au moins 350 000 couples d'oiseaux marins, avec une majorité de sternes fuligineuses.

Le naufrage de l'Utile a probablement entraîné l'introduction accidentelle des souris et des rats surmulots, bien qu'ils aient été documentés pour la première fois sur l'île uniquement en 1954 (Brygoo 1955). Depuis cet événement tragique, la communauté d'oiseaux marins de Tromelin a fortement décliné passant de 8 ou 10 espèces en 1760 à 2 en 2005 et de plus de 350 000 couples à 354 (Le Corre et al. 2015). Les naufragés se sont nourris d'oiseaux marins durant leur exil, notamment de sternes fuligineuses, facilement accessibles et nombreuses (Laroulandie and Lefèvre 2014). Cependant, des années après que les naufragés aient été

sauvés, la communauté d'oiseaux marins a continué à décliner probablement à cause de la prédation par les rats et peut-être par les souris.

En 1954, une base météorologique a été construite sur l'île. Actuellement, Tromelin est habitée en permanence par trois personnes : un(e) infirmier(e), un agent environnement des TAAF et un chef de mission. Cette faible présence humaine et l'éradication des rats en décembre 2005 (voir ci-après) font de Tromelin un site particulièrement préservé.

En 2005, au vu de l'urgence écologique, les TAAF ont décidé d'éradiquer les rats et les souris de l'île en partenariat avec le laboratoire ECOMAR (renommé depuis UMR ENTROPIE). La dératisation a été confirmée en 2006 et vérifiée en 2012 et 2013 (Le Corre et al. 2015). Cependant, les souris n'ont pas été éradiquées (Le Corre et al. 2015). La totalité de la communauté d'oiseaux marins de Tromelin sera étudiée dans cette partie.

1.3.2.2. Nosy Ve : un site « fady » et épargné par les rats pendant vingt-deux ans

Nosy Ve est une petite île corallienne de 38 ha située à 3.5km au large du village d'Anakao, au sud-ouest de Madagascar (Figure 8), avec un point culminant à sept mètres au-dessus du niveau de la mer. L'île est considérée "fady", c'est-à-dire sacrée pour les communautés locales, ce qui rend interdites toutes perturbations de la nature (Cooke and Randriamanindry 1996; Rix 2003).

L'île est le site de reproduction d'une seule espèce d'oiseaux marins : le paille en queue à brins rouges. Cette population est remarquable car elle est la seule de cette espèce à Madagascar. Elle a été découverte en 1980. À l'époque, seuls deux couples avaient été observés (Langrand 1990), puis 100 en 1995 (Cooke and Randriamanindry 1996). À Nosy Ve, les individus nichent sur le sol, à l'ombre des hautes herbes ou sous des buissons. Leur habitat de reproduction est menacé par le sisal (*Agave angustifolia*), planté par les Européens dans le sud-ouest de Madagascar dans les années 1930 (Koerner 1969) pour être utilisé comme fibre textile, et aujourd'hui considéré comme envahissant à Nosy Ve.

Jusqu'à la fin du 20e siècle, l'île était envahie par les rats noirs (Cout and Cooke 1994) qui avaient très probablement un impact négatif sur le succès reproducteur des pailles en queue à brins rouges, à l'image de ce qui a été observé dans d'autres îles (Luna et al. 2018). En 2000, l'île a été dératisée avec succès par l'ONG Frontier Madagascar (Rix 2003).

Cependant, les rats auraient potentiellement été ré-introduits accidentellement sur Nosy Vé puisque plusieurs personnes attestent en avoir observée en 2022. De plus, en janvier 2023, un acte isolé de braconnage massif a été constaté : 80 pailles en queue à brins rouges adultes ont été retrouvés morts sur l'île (comm. pers.). Les pailles en queue à brins rouges de Nosy Ve seront étudiées dans cette partie.

1.3.2.3. Objectifs associés aux site dératés

L'objectif de cette partie est d'estimer les paramètres démographiques des populations de fous de Tromelin et de pailles en queue à brins rouges de Nosy Ve à l'aide de suivis par CMR et de suivis sur le site de reproduction (suivis des nids et dénombrement) afin d'étudier l'impact de l'éradication des prédateurs sur la dynamique des populations. Les populations étudiées sont en augmentation depuis la dératation de leur site de reproduction (Le Corre et al. 2015, 2022). L'objectif est donc de comprendre les processus sous-jacents à cette augmentation des populations (immigration, auto-recrutement ou les deux). Pour cela, nous comparerons les croissances modélisées à l'aide des paramètres démographiques aux croissances observées sur le terrain. De plus, comme détaillé précédemment, les populations auparavant soumises à des pressions intrinsèques, ici les rats, possèdent une structure d'âge instable, entraînant la population dans une dynamique transitoire. Afin de considérer ce phénomène et de comprendre dans quelle mesure il agit sur la reconstruction de la population, nous estimerons la croissance transitoire des populations de fous de Tromelin que nous comparerons à la croissance asymptotique (avec une structure d'âge stable) et la croissance observée.

Tromelin et Nosy Ve sont de petites îles, nous supposons que la compétition intra-spécifique pour l'accès à l'habitat de reproduction pourrait freiner à long, voire moyen terme la croissance de la population. Afin de modéliser la croissance des populations sur le long terme de la manière la plus représentative de la réalité, nous avons donc implémenté un phénomène de densité dépendance à la croissance des populations.

Pour finir, étant donné que deux nouvelles espèces ont tenté de se reproduire sur Tromelin en 2014, la totalité de sa communauté d'oiseaux marins a été suivie depuis cette année, permettant d'étudier la recolonisation de l'île suite à l'éradication des rats. Étant donné qu'aucune autre action de conservation n'a été mise en place (pas d'attraction sociale ou de

translocation), l'étude de la recolonisation de l'île par les oiseaux marins est une chance unique de comprendre le processus d'installation de colonies d'oiseaux marins.

1.4. Synthèse des estimations des paramètres démographiques des espèces étudiées dans le cadre de cette thèse

Les données publiées dans la littérature concernant les paramètres démographiques estimés pour les espèces étudiées sont synthétisées dans le Tableau 2. Cette synthèse met en évidence le manque de connaissance sur la démographie des pailles en queue à brins blancs, des fous masqués ainsi que des pétrels de La Réunion, des puffins du Pacifique. Les paramètres de survie de ces trois Procellariidae n'ont, à notre connaissance, jamais été publiés dans des articles scientifiques, tandis que la survie des adultes de pailles en queue à brins blancs n'a été estimée qu'une fois (Catry et al. 2009) sur une population soumise à de la mortalité additive due aux épisodes de fructifications extrêmes des *Pisonia grantis* (Catry et al. 2009). Cette survie n'est donc pas représentative de l'espèce. Les pailles en queue à brins rouges et les fous à pieds rouges ont quant à eux été plus étudiés, mais uniquement dans l'océan Pacifique. Outre cette estimation de survie des pailles en queue à brins blancs de l'île d'Arde, seul le succès reproducteur et la fréquence individuelle de reproduction des espèces étudiées ici ont été estimés dans la région du sud-ouest de l'océan Indien tropical. (Tableau 2).

Tableau 2 : Synthèse des paramètres démographiques (sauf la taille des populations) estimés pour les espèces étudiées dans le cadre de cette thèse

Nom commun	Nom scientifique	Statut de conservation	Site	Paramètre démographique estimé	Valeur	Méthode	Action de conservation	Menace potentielle pesant sur la population	Source
Paille en queue à brins blancs d'Europa	<i>Phaethon lepturus europae</i>	CR	Europa	Non décrit					
Paille en queue à brins rouges	<i>Phaethon rubricauda</i>	LC	Aldabra, Seychelles	Succès reproducteur	0.04	Suivi des nids	Aucune	<i>Ardea cinerea, Corvus albus, Threskiornis bernieri</i>	(Fayet et al. 2023)
			Ilot du lagon de Europa	Succès reproducteur	0.79	Suivi des nids	Eradication <i>Rattus rattus</i>	Aucune	(Le Corre 1998)
			Europa	Succès reproducteur	0.06		Aucune	<i>Rattus rattus, Corvus albus, Tyto alba</i>	(Le Corre 1998)
			Jonhston atoll, Etats-unis	Fréquence individuelle de reproduction	1	CMR	Aucune	Aucune	(Doherty et al. 2004)
				Survie adulte	0.92±0.05	CMR	Aucune	Aucune	
				Survie immature	0.80±0.04	CMR	Aucune	Aucune	
				Survie adulte	0.86±0.04	CMR	Aucune	Polluant	(Schreiber et al. 2004)
Survie immature	0.77±0.09	CMR	Aucune	Polluant	(Schreiber et al. 2004)				

				Probabilité de reproduction par classe d'âge (α_i à l'âge $i+1$)	$\alpha_0=0.004$; $\alpha_1=0.025$; $\alpha_2=0.025$; $\alpha=0.252$; $\alpha=0.457$; $\alpha=0.438$	CMR	Aucune	Aucune	(Doherty et al. 2004)
			Tern island, Hawaii, Etats-unis	Succès reproducteur	0.15-0.75	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Dearborn et al. 2001)
			O'ahu, Hawaii, Etats-unis	Succès à l'éclosion	0.76±0.03	Suivi des nids	Contrôle de <i>Herpestes auropunctatus</i> , <i>Rattus sp et Felis catus</i>	<i>Herpestes auropunctatus</i> , <i>Rattus sp</i> , <i>Felis catus</i> (tous contrôlés) et <i>Prosopis pallida tree</i>	(Vanderwerf and Young 2014)
		Succès à l'envol		0.77±0.04	Suivi des nids	Contrôle de <i>Herpestes auropunctatus</i> , <i>Rattus sp et Felis catus</i>	<i>Herpestes auropunctatus</i> , <i>Rattus sp</i> , <i>Felis catus</i> (tous contrôlés) et <i>Prosopis pallida tree</i>		
		Succès reproducteur		0.59±0.04	Suivi des nids	Contrôle de <i>Herpestes auropunctatus</i> , <i>Rattus sp et Felis catus</i>	<i>Herpestes auropunctatus</i> , <i>Rattus sp</i> , <i>Felis catus</i> (tous contrôlés) et <i>Prosopis pallida tree</i>		
		LC	Aride, Seychelles	Survie des adultes	0.81±0.02	CMR	Aucune	<i>Pisonia spp</i>	

Paille en queue à brins blancs	<i>Phaethon lepturus lepturus</i>		Fréquence individuelle de reproduction	1.61	CMR	Aucune	<i>Pisonia spp</i>	(Catry et al. 2009)	
			Succès reproducteur	0.33±0.08	Suivi des nids	Aucune	<i>Pisonia spp</i>	(Ramos et al. 2005)	
			Croissance la population	0.95	Modèle matriciel	Aucune	<i>Pisonia spp</i>		
			Succès reproducteur	0.40±0.04	Suivi des nids	Aucune	<i>Pisonia spp</i>	(Burt et al. 2021)	
			Cousin, Seychelles	Fréquence individuelle de reproduction	1.33	Non décrit	Aucune	<i>Ocypode spp., Mubuyu wrightii</i>	(Phillips 1987)
				Succès reproducteur	0.36	Suivi des nids			
				Succès reproducteur	0.35±0.04	Suivi des nids	Aucune	<i>Ocypode spp., Mubuyu wrightii</i>	(Burt et al. 2021)
			Cousine, Seychelles	Succès reproducteur	0.52±0.03	Suivi des nids	Aucune	<i>Copsychus sechellarum</i>	(Burt et al. 2021)
			Denis, Seychelles	Succès reproducteur	0.54±0.09	Suivi des nids	Eradication des <i>Rattus rattus</i>	Aucune	(Burt et al. 2021)
			Aldabra, Seychelles	Succès reproducteur	0.15±0.02	Suivi des nids	Aucune	<i>Ardea cinerea, Rattus rattus, compétition avec Phaethon rubricauda</i>	(Burt et al. 2021)
				Succès reproducteur	0.11	Suivi des nids	Aucune	<i>Ardea cinerea, Rattus rattus, compétition avec Phaethon rubricauda</i>	(Fayet et al. 2023)
			Cayo Luis Pena, Puerto Rico	Succès reproducteur	0.30±0.08	Suivi des nids	Aucune	<i>Rattus rattus</i>	(Schaffner 1991)
				Succès reproducteur	0.14	Suivi des nids	Aucune		(Leal et al. 2016)

			Fernando de Noronha, Brésil	Succès à l'éclosion	0.41			<i>Rattus rattus,</i> <i>Rattus norvegicus,</i> <i>Felis catus</i>	
				Succès à l'envol	0.35				
Puffin du Pacifique	<i>Ardenna pacifica/Puffinus pacificus</i>	LC	Manana island, Hawai, Etats-unis	Succès à l'éclosion	0.50	Suivi des nids	Aucune	Pétrole	(Fry et al. 1986)
				Succès à l'envol	0.65	Suivi des nids	Aucune	Pétrole	
			Malaekahana state recreation area, Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.20	Suivi des nids	Aucune	<i>Felis catus, Rattus exulans</i>	(Smith et al. 2002)
			Moku'auia, Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.62	Suivi des nids	Contrôle des <i>Felis catus, Rattus exulans</i>	Aucune	(Smith et al. 2002)
			Muttonbird, Nouvelle-Zélande	Succès reproducteur	0.43	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Floyd and Swanson 1983)
			Kauai, Hawai, Etats-unis	Succès à l'éclosion	0.73±0.13	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Byrd et al. 1983)
				Succès à l'envol	0.89±0.06	Suivi des nids	Aucune	Aucune	
				Succès reproducteur	0.66±0.16	Suivi des nids	Aucune	Aucune	
			Heron island, Australie	Tendance de la population	Stable	Comparaison annuelle des effectifs observés	Aucune	Aucune	(Hill et al. 1996)
				Succès à l'éclosion	0.71±0.14	Suivi des nids	Aucune	Aucune	
				Succès à l'envol	0.84±0.13	Suivi des nids	Aucune	Aucune	

				Succès reproducteur	0.60±0.10	Suivi des nids	Aucune	Aucune	
			Kailua, o'ahu, Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.64 IC95[0.45- 0.81]	Suivi des nids	Contrôle des <i>Rattus rattus</i>	Dérangement humains, <i>Rattus rattus</i>	(Idle et al. 2021)
				Succès reproducteur	0.83 IC95[0.67- 0.94]	Suivi des nids	Contrôle des <i>Rattus rattus</i>	<i>Rattus rattus</i>	
Pétrel noir de Bourbon	<i>Pseudobulweria atterima</i>	CR	La Réunion, France	Non décrit					
Pétrel de Barau	<i>Pterodroma barau</i>	EN	La Réunion, France	Analyses préliminaires effectuées (Grzegorzcyk 2020) et qui seront mises à jour dans cette thèse					
Fou à pieds rouges	<i>Sula sula</i>	LC	Jonhston atoll, Etats-unis	Survie adulte	0.92±0.003	CMR	Aucune	Aucune	(Cubaynes et al. 2011)
			Jonhston atoll, Etats-unis	Survie immature	0.85±0.05	CMR	Aucune	Aucune	(Cubaynes et al. 2011)
			Jonhston atoll, Etats-unis	Probabilité de ne pas se reproduire plus d'une saison	0.56±0.0361	CMR	Aucune	Aucune	(Cubaynes et al. 2011)
			Jonhston atoll, Etats-unis	Probabilité deretourner à la colonie après ne pas s'être reproduit une saison	0.43±0.0361	CMR	Aucune	Aucune	(Cubaynes et al. 2011)
			Ulupa'y crater, Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.85	Suivi des nids	Aucune	<i>Felis catus, Rattus rattus et Herpestes javanicus</i>	(Russell and Vanderwerf 2010)

			Tern island, Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.30-0.80	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Dearborn et al. 2001)
			French Frigate Shoals, Etats-unis	Succès reproducteur	0.66-0.79	Suivi des nids	Aucune	Aucune	Wildlife service données non publiées, (Russell and Vanderwerf 2010)
			Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.66-0.76	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Harrison 1990)
Fou masqué	Sula dactylatra	LC	Hawai, Etats-unis	Succès reproducteur	0.57-0.86	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Harrison 1990)
			Middle Cay, Jamaïque	Succès reproducteur	0.37	Suivi des nids	Aucune	Aucune	(Ainsworth and Weber 2014)

1.5. Données disponibles et acquisition des données durant cette thèse

Afin de répondre aux objectifs précédemment énoncés, les neuf populations d'oiseaux marins étudiées ont été suivies par CMR durant des périodes variables, dépendant de la date de découverte des colonies et de la mise en place de projets de recherche (Tableau 3).

Personnellement, dans le cadre du programme ECOMIE, j'ai effectué trois missions sur Europa (deux missions de trois semaines et une mission de sept semaines) afin d'étudier la démographie des pailles en queue à brins blancs et à brins rouges. Dans le cadre de ce même projet, j'ai également participé à une mission de six jours sur Tromelin afin d'étudier la démographie des fous masqués et les fous à pieds rouges. Dans le cadre du programme SMAC, j'ai participé à quatre missions de baguages sur les colonies de pétrels de Barau et six missions de baguages sur les colonies de puffins du Pacifique entre 2020 et 2023.

Des missions devaient être organisées sur Nosy Ve et Pouhou. Cependant, en raison de la crise sanitaire due à la COVID-19, limitant nos déplacements, ces missions n'ont malheureusement pas pu être organisées.

Tableau 3 : Suivis CMR utilisés dans le cadre cette thèse. * A noter que durant les périodes de baguage, les missions n'ont pas systématiquement eu lieu tous les ans, ceci sera détaillé au sein de chaque chapitre

Lieu	Espèce	Période de baguage*	Nombre d'adultes bagués	Nombre de poussins bagués
Tromelin	Fous à pieds rouges	1997-2020	452	425
	Fous masqués	1997-2020	320	222
Pouhou	Pailles en queue à brins blancs	2011-2019	233	66
Nosy Ve	Pailles en queue à brins rouges	2004-2019	838	232
Europa	Pailles en queue à brins rouges	1995-2020	1047	218
	Pailles en queue à brins blancs d'Europa	1995-2020	203	26
Réunion	Pétrels noirs de Bourbon	2016-2022	83	37
	Pétrels des Barau	2003-2022	1 189	1 888
	Puffins du Pacifique	2000-2022	409	224

1.6. Synthèse des objectifs de la thèse en réponse à la problématique globale

Nous considérons que les populations d'oiseaux marins étudiées dans cette thèse possèdent des états de conservation directement liés aux menaces présentes sur les sites de reproduction et aux mesures conservatoires mises en place. Ces populations se situent le long d'un gradient d'état de conservation théorique allant des moins conservées au plus conservées, comme présenté dans la Figure 10. Ceci nous offre l'opportunité de pouvoir effectuer des analyses comparatives entre ces différentes populations. Les analyses démographiques des populations de pailles en queue d'Europa et de Pouhou, ainsi que des puffins du Pacifique du sud de La Réunion, permettent de quantifier l'impact des prédateurs sur la viabilité des populations. L'étude de la dynamique des populations des pétrels permet d'évaluer l'effet du contrôle des prédateurs sur des populations menacées. La réponse démographique des populations de Nosy Vé et Tromelin permet d'étudier l'effet de la dératisation sur les communautés d'oiseaux marins. La comparaison de ces trois objectifs offre des informations importantes pour la conservation des populations menacées, que ce soit les populations étudiées ici ou d'autres populations confrontées aux mêmes menaces, permettant d'appuyer le choix et la mise en place de mesures de gestion (Figure 10).

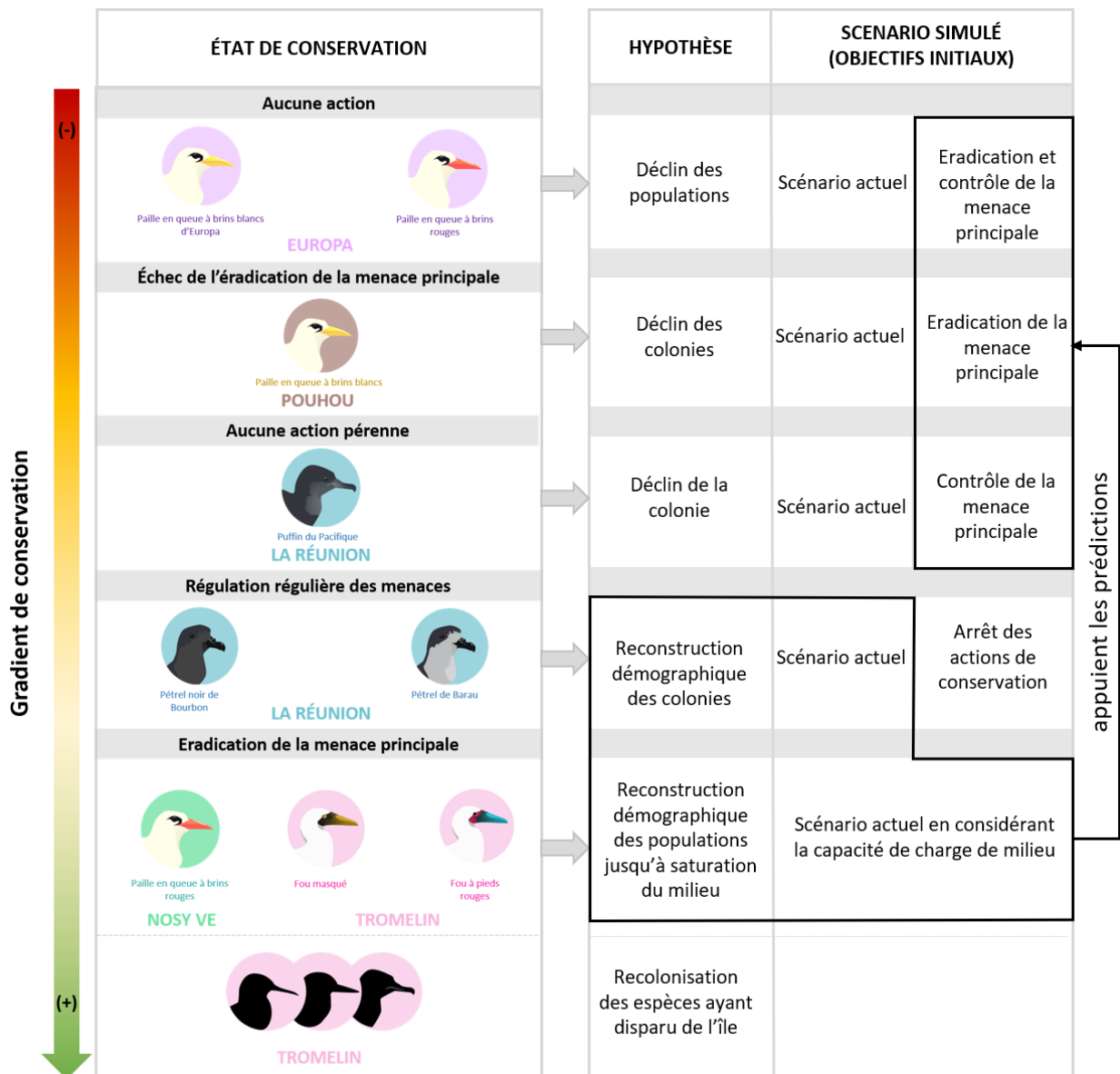


Figure 10 : Synthèse des populations étudiées dans le cadre de cette thèse, leur état de conservation, les menaces potentielles et les analyses initialement prévues.

1.7. Méthodes d'analyses des données de CMR

1.7.1. Protocoles de suivis par CMR

Durant les suivis CMR, les adultes et les poussins de fous ont été capturés sur les colonies à la main, ou à l'épuisette sur Tromelin. Les autres espèces ont été capturées à la main et au nid uniquement. Les individus capturés ont été bagués avec des bagues en métal. Les fous à pieds rouges et les fous masqués de Tromelin ont parfois été bagués à l'aide de bagues colorées et numérotées (bague Darvick) afin qu'ils puissent être reconnus sans être recapturés par les agents environnementaux des TAAF. À chaque baguage, les mesures biométriques usuelles ont été prises (longueur de l'aile pliée, longueur du tarse, mesures appropriées du bec et poids) dans le respect des règles instaurées par le CRBPO (Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux)¹. L'âge (poussin ou adulte) et le statut reproducteur (en incubation, en élevage ou sur nid vide) de l'individu ont été notés chaque fois que cela était possible. Les individus bagués ont été immédiatement relâchés dans leur nid si celui-ci était connu, sinon dans la zone où ils ont été capturés. Pour toutes les espèces, les nids dans lesquels se trouvaient les individus ont été nommés et géoréférencés.

Lorsque les individus étaient contrôlés, c'est-à-dire capturés alors qu'ils étaient déjà bagués, la bague a été lue, l'individu a été pesé, son âge et son statut reproducteur ont été notés. Certains individus ont également été capturés morts. La capture d'individus morts est ici appelée "reprise".

1.7.2. Construction des jeux de données et modèles utilisés

La dynamique des populations est régie par la variation des paramètres démographiques au cours du temps, de l'espace et selon les caractéristiques des individus (sexe, âge, etc.). L'abondance, c'est-à-dire la taille des colonies, a été estimée en dénombrant les nids sur le site de reproduction ou à l'aide de données de CMR. Les données de CMR peuvent permettre d'estimer la taille d'une population lorsque celle-ci est considérée comme fermée (ni naissance, ni mortalité, ni flux migratoires) à l'aide de l'extension du programme CAPTURE sous MARK (White and Burnham 1999a). Cette méthode se base sur la probabilité de capturer un individu

¹ Les actions de baguage et de contrôles ont été réalisées dans le cadre de deux programmes personnels dirigés par Matthieu Le Corre et validés par le CRBPO. Le programme PP609 portait sur les pétrels endémiques de La Réunion et le programme PP616 portent sur les oiseaux marins tropicaux de l'océan Indien occidental.

marqué par rapport à un individu non marqué, en fonction du nombre d'individus marqués et non marqués capturés lors d'une deuxième (ou plus) session de capture (Huggins 1989). Elle est directement dérivée de l'indice de Lincoln-Petersen (Peterson 1896; Lincoln 1930). L'indice d'Horvitz-Thomson (Horvitz and Thompson 1952) permet également d'estimer la taille des populations dans un modèle ouvert (naissance et mortalité) à l'aide des probabilités de captures estimées par les analyses CJS (pour Cormack Jolly Seber, Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965), détaillées ci-après. La survie est également estimée à l'aide des données de CMR. Les paramètres migratoires ont été considérés comme nuls étant donné que les données de baguages, parfois couplées aux données de génétique (comme précisé dans chaque cas d'étude), ont mis en évidence une forte fidélité au site de reproduction. Grâce aux données de CMR, chaque individu est caractérisé par une "histoire de capture", c'est-à-dire une suite de données de présence/absence ou, plus spécifiquement, de capture/non-capture au cours d'une période de suivi durant laquelle la population est ouverte (Figure 11). Lorsqu'un individu n'est pas observé, cela peut être dû au fait qu'il soit mort ou qu'il n'ait pas été capturé car il était absent du site ou présent mais non capturé. Dans l'exemple considéré dans la Figure 11, nous avons détaillé la structure des données utilisées dans un modèle CJS, permettant d'estimer la probabilité de captures et la survie des individus simultanément. Ce modèle sert de base à la majorité des autres modèles considérant une population ouverte. Le modèle de Burnham (Burnham 1993) prend également en compte les individus marqués et retrouvés morts (appelés individus "repris", par opposition aux individus "contrôlés", c'est-à-dire retrouvés vivants et relâchés). Il est dérivé du modèle CJS et sera également utilisé dans le cadre de cette thèse. Le modèle de Robust-Design (Pollock 1982) est également dérivé du modèle CJS mais aussi de la méthode de CAPTURE.

Un jeu de données de CMR approprié pour une analyse de type "Robust-Design" est composé d'occasions de captures primaires entre lesquelles la population est ouverte (par exemple, les saisons de reproduction pendant lesquelles les oiseaux sont recherchés) et des occasions de captures secondaires entre lesquelles la population est supposée fermée (par exemple, les différents mois d'une saison de reproduction donnée). Chaque occasion primaire est composée d'un ensemble d'occasions secondaires (les individus ont été recherchés pendant plusieurs mois au cours d'une saison). L'estimation de la taille de la population se fait grâce aux probabilités de recaptures calculées entre les occasions secondaires, et pour chaque occasion primaire. La survie est estimée selon la méthode CJS en considérant uniquement les occasions primaires. Ce modèle de Robust-Design estime également les paramètres γ'' et γ' . Il se peut que parfois,

certains individus se reproduisent ailleurs durant une ou deux saisons : c'est ce que l'on nommera ici l'émigration temporaire (γ''). À l'inverse, certains individus peuvent se trouver dans une zone différente durant l'occasion i et être observés dans la zone d'étude durant l'occasion $i+1$ selon la probabilité $1-\gamma'$.

Les processus d'estimation de survie et de probabilité de recapture sont les mêmes pour les différents modèles. Dans un souci de pédagogie, nous détaillerons l'estimation des paramètres démographiques en considérant uniquement des modèles CJS.

Pour chaque modèle utilisé, il est nécessaire de construire des jeux de données binaires pour lesquels une ligne correspond à un individu et une colonne à une occasion de capture. Chaque histoire de capture (chaque ligne) est composée de données binaires : 0 si l'individu n'a pas été capturé durant l'occasion donnée et 1 si l'individu a été observé au moins une fois durant l'occasion donnée. Chaque individu appartient à un groupe considéré homogène, qui peut dépendre, dans nos études, du sexe, du morphe, de l'âge au moment du baguage ou de la colonie. L'appartenance au groupe est précisée à la fin de chaque histoire de capture (Figure 11).

ID	G1	G2
/* 01 */	100101	1 0;
/* 02 */	110101	1 0;
/* 03 */	100101	0 1;
/* 04 */	110101	0 1;
/* 05 */	100100	0 1;

Histoire de capture

Figure 11 : Exemple de formatage d'histoire de captures de 5 individus capturés à T_0 dans une population suivie durant 6 occasions. 1 signifie que l'individu a été capturé au moins une fois durant l'occasion donnée, 0 qu'il n'a pas été capturé. Les numéros entre /* [...] */ correspondent à l'identification des individus et sont optionnels. Les individus un et deux appartiennent au groupe G1 tandis que les trois derniers appartiennent au groupe G2.

1.7.3. Conditions d'application et tests de Goodness Of Fit

La survie et la probabilité de capture sont estimées à l'aide de modèles mathématiques visant à expliquer au mieux les données observées. L'estimation de la survie et des probabilités de capture est possible si certaines conditions sont respectées (White et al. 2001):

- (1) Les individus capturés au cours de l'occasion i ont la même probabilité d'être capturés à l'occasion $i+1$ que les individus non capturés à l'occasion i (pas d'effet de l'histoire de CMR antérieure sur la probabilité de capture).
- (2) Les individus marqués et non marqués à l'occasion i ont la même probabilité de survivre jusqu'à $i+1$ (pas d'effet de l'histoire de CMR sur la survie).
- (3) Les marques ne sont ni perdues ni confondues
- (4) La durée d'une occasion de capture doit être courte par rapport à la durée de vie des espèces étudiées.

Les deux dernières conditions d'application dépendent directement du matériel et de l'efficacité du protocole de terrain. Dans cette thèse, le suivi de CMR se fait à l'aide de bagues métalliques ou en plastique possédant des codes alphanumériques uniques ne pouvant, en théorie, pas être confondues (mais des erreurs de lecture ou de transcription peuvent survenir sur le terrain ou lors de la saisie des données). La troisième condition est ainsi acceptée. Nous considérons également que la quatrième condition est validée dans tous les jeux de données de cette thèse car les sessions de captures durent en général quelques jours, ce qui est court comparé au cycle de vie des oiseaux marins. De plus, chaque manipulation d'un oiseau est rapide et les individus sont directement relâchés.

La validation des deux premières conditions nécessite l'utilisation de tests statistiques approfondis. Ces tests sont nommés tests de Goodness Of Fit (GOF) et permettent de tester les hypothèses sous-jacentes aux modèles que nous essayons d'ajuster. L'objectif principal des tests de GOF est de déterminer si les différences entre les fréquences observées dans les données et les fréquences attendues selon le modèle théorique (ici le modèle CJS et ses conditions d'application associées) sont suffisamment petites pour être considérées comme dues au hasard, ou s'il existe une différence significative qui remet en question l'adéquation du modèle aux données. Au total, quatre tests de GOF permettent de valider l'adéquation du jeu de données aux modèles théoriques : 3.SR, 3.SM, 2.CT et 2.CL.

Les tests 3.SR et 3.SM testent la condition d'application (2) selon laquelle les individus capturés vivant à l'occasion i ont la même probabilité de survivre jusqu'à $i+1$. Ces tests peuvent détecter

l'effet de la technique de marquage sur la survie. Dans le cas des oiseaux marins, de nombreuses études ont démontré que les bagues n'impactent pas la survie des oiseaux équipés. Si ces tests sont significatifs, ceci peut en revanche mettre en lumière la présence d'individus transitoires au sein de la population étudiée. Les individus transitoires peuvent également être définis comme des individus prospecteurs dans le cas des oiseaux marins. Ces individus, souvent immatures sexuellement, peuvent être capturés et bagués une première fois. Cependant, étant donné qu'ils peuvent prospecter dans une population une année donnée mais se reproduire dans une autre population l'année suivante, ces individus risquent de ne plus jamais être capturés. Ceci entraînerait une sous-estimation de la survie car les modèles CJS construits considéreraient ces individus comme étant morts.

Les tests 2.CT et 2.CL comparent les probabilités de capture entre t et $t+1$ des individus marqués et non marqués. Si les tests sont significatifs, cela implique un phénomène de "trap-dépendance", c'est-à-dire que les individus sont attirés par la capture ou l'évitent, et ces comportements sont liés à leur histoire antérieure de CMR (par exemple, par un phénomène de mémorisation des systèmes de piégeage). Le test 2.CT permet de donner une direction à cette trap-dépendance. Si le coefficient du χ^2 obtenu est négatif, cela signifie que les individus "évitent" la capture après avoir été capturés une fois. Si ce coefficient est positif, cela signifie que les individus sont "attirés" par la capture après l'avoir été une fois (Pradel et al. 1997).

Au cours de cette thèse, les analyses ont été effectuées pour chaque population et chaque groupe (lorsque les individus étaient séparés en groupes) avec le package R2UCARE (Gimenez et al. 2018a) sur R (R Core Team 2019).

1.7.3. Sélection des modèles

Après avoir vérifié que les données respectaient les conditions d'application, l'étape suivante est de construire différents modèles au sein desquels les paramètres (survie et probabilité de capture) présentent des patrons de variations différents. Ces paramètres peuvent être constants, varier selon le temps, les groupes, les années et les groupes de manière additive (groupe + temps) ou en interaction (groupe * temps). Les modèles additifs supposent que les valeurs attribuées à chaque groupe sont différentes mais qu'elles répondent de la même manière à la variable "temps". Les modèles considérant les interactions testent des effets conjoints entre les variables. Les valeurs attribuées à chaque groupe sont différentes et répondent différemment à la variable "temps".

Les paramètres estimés par le "meilleur" modèle seront considérés comme étant représentatifs de la réalité. La qualité des modèles est définie par leur qualité d'ajustement aux données observées et par leur parcimonie, liée au nombre de paramètres estimés dans le modèle (plus un modèle a des paramètres à estimer, moins il est parcimonieux) (Akaike et al. 1998). La qualité de l'ajustement se mesure en estimant la probabilité que les données observées aient été générées par le modèle testé. Ceci se définit par l'étude de la vraisemblance (\mathcal{L}). Plus \mathcal{L} est élevé, mieux le modèle est ajusté aux données. Les modèles parcimonieux (c'est-à-dire qui ont un nombre réduit de paramètres à estimer) sont préférés dans ces analyses car, même si des modèles complexes (c'est-à-dire incluant un grand nombre de paramètres) peuvent permettre un meilleur ajustement aux données observées, ceci implique une grande incertitude quant à l'estimation de certains paramètres. Le critère d'Akaike (AIC ; Akaike 1973) permet de définir le meilleur modèle en favorisant les modèles avec le moins de paramètres (k) et la plus forte valeur de vraisemblance selon l'équation (1). Le meilleur modèle est celui avec l'AIC le plus faible (Akaike et al. 1998).

$$(1) \text{ AIC} = -2 \ln(\mathcal{L}) + 2k$$

Dans le cadre de cette thèse, ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel MARK (White and Burnham 1999a). Elles ont permis d'estimer la survie des adultes et des individus par classe d'âge lorsque les données le permettaient, ainsi que la taille des populations lorsque les estimations exhaustives sur le terrain étaient impossibles. Cela se produit lorsque tous les terriers ne peuvent pas être prospectés en raison du manque de temps ou lorsque les individus se reproduisent tout au long de l'année et qu'il est impossible d'organiser des missions de suivi régulièrement tout au long de l'année.

1.7.4. Cadre théorique des Analyses de Viabilité des Populations

Les AVP sont des outils essentiels en biologie de la conservation. Elles sont utilisées pour évaluer la persistance à long terme des populations d'espèces menacées ou en danger, ainsi que pour aider à élaborer des stratégies de gestion visant à prévenir leur extinction (Possingham et al. 2001). Les AVP permettent de quantifier le risque d'extinction d'une population dans un avenir prévisible en prenant en compte divers facteurs (Possingham et al. 2001). Ces analyses seront utilisées dans cette thèse lorsque des populations soumises à des menaces d'origine anthropique seront étudiées (Chapitres 2 et 3). Les facteurs pris en compte pour construire des

AVP sont la taille de la population, les paramètres démographiques et la stochasticité démographique qui peut leur être associée lorsque les populations sont petites (Lande 1998b), la variabilité environnementale non prédictible (c'est-à-dire la stochasticité environnementale, Fujiwara and Takada 2017), et les menaces spécifiques auxquelles l'espèce est confrontée. La stochasticité environnementale est implémentée au sein des modèles matriciels en précisant que les paramètres démographiques ciblés doivent suivre une distribution Beta dépendant de la moyenne et de la variance des paramètres concernés (Caswell 2001). La prise en compte de la stochasticité démographique implique une modification de la matrice de population en modélisant les taux de natalité et de survie comme des variables aléatoires qui suivent une certaine distribution de probabilité, telle qu'une distribution binomiale (Caswell 2001).

Ceci permet d'identifier et de quantifier les effets démographiques des menaces qui pèsent sur une population. En simulant différents scénarios, les chercheurs peuvent déterminer quelles actions ou quelles menaces ont le plus d'impact sur la survie de l'espèce, ce qui oriente les priorités de conservation. Ces analyses peuvent ensuite permettre de concevoir des stratégies de gestion optimales pour préserver les populations (Possingham et al. 2001). Dans notre cas, elles indiqueront si la réduction de l'impact des prédateurs introduits (par leur contrôle ou leur éradication totale) serait efficace pour augmenter les chances de persistance d'une population.



CHAPITRE 2

ETUDE DE L'IMPACT DES PREDATEURS SUR LES POPULATIONS DE PAILLES EN QUEUE ET AMELIORATION DES CONNAISSANCES SUR LEUR DEMOGRAPHIE, LEUR DISTRIBUTION ET LEUR BIOLOGIE DE REPRODUCTION A EUROPA ET MAYOTTE

Les pailles en queue sont représentées par trois espèces, parmi lesquelles deux sont présentes dans l'océan Indien occidental : le paille en queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*) et le paille en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*). Malgré leur déclin global, ces espèces sont classées comme préoccupation mineure selon l'IUCN (IUCN 2019a, b) en raison de leur distribution géographique très étendue. Ces oiseaux se reproduisent au sol, ce qui les rend très sensibles à la prédation par les mammifères introduits, tels que les rats (Ringler et al. 2015; Luna et al. 2018; Fayet et al. 2023), qui sont présents sur plus de 80 % des îles (Atkinson 1985). Il est donc essentiel d'étudier leur démographie et la viabilité de leurs populations. Même si ces espèces sont largement répandues, leur survie est en danger. Dans ce chapitre, nous avons d'abord examiné la viabilité de deux populations de pailles en queue sur Europa : le paille en queue à brins rouges et le paille en queue à brins blancs endémique d'Europa (*P.l. europae*). Notre objectif était de quantifier l'impact des prédateurs indigènes et introduits sur leur viabilité et de mettre en évidence la nécessité de mettre en place des mesures de gestion appropriées. Ensuite, nous nous sommes penchés sur les pailles en queue à brins blancs de Mayotte. Nous avons étudié leur démographie, un domaine jusqu'ici largement négligé dans la littérature, ainsi que leur distribution et leur biologie de reproduction. Notre intention était d'établir un suivi

standardisé des différentes colonies à Mayotte, un suivi à long terme permettant d'observer l'évolution des colonies. Au départ, notre objectif pour cette partie consacrée à Pouhou était d'évaluer l'impact des rats sur la viabilité de cette colonie. Malheureusement, en raison des restrictions liées à la pandémie de COVID-19, nous n'avons pas pu suivre le succès reproducteur des pailles en queue de Pouhou et n'avons pas réalisé ces analyses.

RÉSULTATS PRINCIPAUX DU CHAPITRE 2

- Les rats noirs réduisent le succès reproducteur des pailles en queue à brins blancs et à brins rouges d'Europa de près de dix fois en prédatant les œufs et les très jeunes poussins. Sur l'île principale envahie par les rats, le succès reproducteur des pailles en queue à brins blancs est de $0,06 \pm 0,03$ et celui des pailles en queue à brins rouges est de $0,08 \pm 0,07$. En revanche, sur un îlot dératé au centre du lagon, le succès reproducteur des pailles en queue à brins rouges était de 0,79.
- Les corbeaux pies et les chouettes effraies sont également des prédateurs, bien que moins fréquents, des pailles en queue sur Europa.
- La prédation, notamment par les rats, a entraîné le déclin des deux populations entre 1995 et 2019. Si aucune action de dératation n'est entreprise, les pailles en queue à brins blancs endémiques d'Europa devraient disparaître dans un délai de 11 à 50 ans, et la population de pailles en queue à brins rouges dans 32 à 85 ans.
- La mise en place d'un suivi standardisé a permis d'établir que les pailles en queue sont présents sur l'ensemble de l'archipel de Mayotte. Ce suivi doit être poursuivi pour observer l'évolution des populations, car elles sont potentiellement menacées par les chats et les collisions avec les infrastructures sur les îles habitées, ainsi que par les rats sur tous les sites.
- La survie des adultes de pailles en queue à brins blancs de Pouhou est de $0,92 \pm 0,04$, un chiffre relativement élevé pour un oiseau marin. Il s'agit de la deuxième estimation de survie adulte pour cette espèce dans le monde.
- Malgré la présence des rats, la colonie de pailles en queue à brins blancs de Pouhou n'a pas diminué entre 2012 et 2020. Cela laisse supposer que des individus venus d'autres sites de reproduction viennent se reproduire à Pouhou.

2.1. Seabird predation effects and population viability analysis indicate the urgent need for rat eradication from Europa Island, western Indian Ocean

Article publié dans *Avian Conservation and Ecology* (2022)

Merlene Saunier¹, Maxime Amy², Christophe Barbraud³, Patrick Pinet⁴, David Ringler^{1,4,5}, James C. Russell⁶ and Matthieu Le Corre¹

¹UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, IRD, CNRS, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France

²Terres australes et antarctiques françaises (TAAF), Rue Gabriel Dejean, 97410 Saint-Pierre, île de La Réunion, France

³Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UMR7372, Villiers-en-Bois, France

⁴Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), 1 rue Gabriel Dejean, B.P. 400, 97458 Saint Pierre, La Réunion, France

⁵Kiore Services (La Castillerie, 44360 St Etienne de MtLuc, France)

⁶School of Biological Sciences, University of Auckland, Private Bag 92019, Auckland 1142, New Zealand

ABSTRACT

Rats are among the worst invasive alien predators. They prey upon eggs, chicks, and sometimes adults of seabirds, leading to the decline of many populations. Rats have invaded 93% of the islands in the western Indian Ocean, which is an avian biodiversity hotspot. Europa Island, Mozambique Channel, is a major seabird breeding site, where at least 1,000,000 pairs bred at the end of 20th century, including the endemic white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*). This species and the red-tailed tropicbird (*Phaethon rubricauda*) are vulnerable to predation by black rat (*Rattus rattus*), barn owl (*Tyto alba*), and pied-crow (*Corvus albus*) on

Europa Island. In this study, we estimate the current population sizes of these tropicbird species and their breeding success. The impact of predators on tropicbird nests was quantified with camera traps. Finally, we model the dynamics of these populations under three management scenarios (no action, complete rat eradication, and targeted control of rats around nests). In 2019, 1,027 pairs of redtailed and 100 pairs of white-tailed tropicbirds bred on Europa Island, which indicates an annual decline of 5% and 17% since 2009, respectively. Breeding success of red-tailed tropicbirds and white-tailed tropicbirds was extremely low (0.08 ± 0.07 and 0.06 ± 0.03 respectively). Rats were detected at most surveyed nests and were the main predators of eggs and chicks. Pied-crows and barn owls also depredated nests occasionally. Population viability analysis projected a local extinction in 32–85 years for the red-tailed tropicbird, and in 11–50 years for white-tailed tropicbirds without conservation intervention. The complete eradication of rats would result in a rapid recovery of both populations. Rat control around nests only would result in population recovery only if 74% of the nests of white-tailed and 63% of the nests of red-tailed tropicbirds are free of rats.

Key Words: conservation; eradication; management; population viability analysis; predation; seabird

RÉSUMÉ

Les rats font partie des prédateurs étrangers les plus invasifs. Ils se nourrissent d'œufs, de poussins et parfois d'oiseaux marins adultes, ce qui provoque le déclin de nombreuses populations. Les rats ont envahi 93 % des îles de l'ouest de l'océan Indien, qui est un haut lieu de biodiversité aviaire. L'île Europa, dans le canal du Mozambique, est un site majeur de reproduction des oiseaux, puisqu'au moins un million de couples s'y reproduisaient à la fin du XXe siècle, notamment le paille en queue à brins blancs d'Europa (*Phaethon lepturus europae*). Cette espèce, ainsi que le paille en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) est sensible à la prédation par le rat noir (*Rattus rattus*), la chouette effraie (*Tyto alba*) et le corbeau-pie (*Corvus albus*) sur l'île Europa. Dans cette étude, nous estimons la taille des populations de ces espèces de pailles en queue ainsi que leur succès de leur reproduction. L'impact des prédateurs sur les nids de pailles en queue a été quantifié à l'aide de pièges photographiques. Enfin, nous avons modélisé la dynamique de ces populations dans trois scénarios de gestion (aucune action, éradication complète des rats et contrôle ciblé des rats autour des nids). En 2019, 1 027 couples de pailles en queue à brins rouges et 100 couples de pailles en queue à brins blancs se

reproduisaient sur Europa, ce qui correspond respectivement à un déclin annuel de 5 % et de 17 % depuis 2009. Le succès reproducteur des pailles en queue à brins rouges et des pailles en queue à brins blancs était extrêmement faible ($0,08 \pm 0,07$ et $0,06 \pm 0,03$ respectivement). Des rats ont été détectés autour de la plupart des nids surveillés et étaient les principaux prédateurs d'œufs et de poussins. Les corbeaux-pie et les chouettes effraie impactaient parfois également les nids. L'analyse de viabilité de la population projette une extinction locale d'ici 32 à 85 ans pour le paille en queue à brins rouges et d'ici 11 à 50 ans pour le paille en queue à brins jaunes sans intervention de conservation. L'éradication complète des rats entraînerait le rétablissement rapide des deux populations. Pour que le contrôle des rats à proximité des nids permette le rétablissement de la population, il faudrait que les rats soient contrôlés efficacement aux abords de 74 % des nids de pailles en queue à brins jaunes et 63 % des nids de pailles en queue à brins rouges.

Mots clés : conservation ; éradication ; gestion ; analyses de viabilité des populations ; prédation ; oiseaux marins

2.1.1. INTRODUCTION

Seabirds are among the most threatened group of birds (Butchart et al. 2004; Croxall et al. 2012; Dias et al. 2019). In 2018, 31% of seabird species were classified as globally threatened (BirdLife International 2018). In 2019, 47% of seabird species were suspected to decline (BirdLife International 2019) because of threats acting on land and at sea, with cumulative effects on population dynamics. Invasive alien predators, fishery by-catches and climate change are the worst threats to seabirds (Dias et al. 2019). Invasive alien mammals are responsible, directly (by predation) or indirectly (e.g., by facilitation of other predators), for 42% of bird extinctions on islands (Atkinson 1985; Jones et al. 2008). Rats (*Rattus rattus*, *Rattus exulans*, and *Rattus norvegicus*) have been introduced and have invaded more than 80% of the island groups of the world (Atkinson 1985). They are among the worst invasive alien predators of seabirds (Jones et al. 2008). They reduce breeding success by eating eggs and chicks (Atkinson 1985; Thibault 1995; Pascal et al. 2008). They can also prey upon adults of small seabird species like storm petrels (all species of the families Hydrobatidae and Oceanitidae) and noddies (*Anous spp.*) (Atkinson 1985; Elst and Prÿs-Jones 1987; Jones et al. 2008). The Western Indian Ocean (WIO) is a stronghold for tropical seabirds with 31 breeding seabird species, totaling about 7.4 million pairs of breeding adults (Le Corre et al. 2012; Danckwerts et al. 2014). Although 93%

of island groups of the WIO are invaded by rats (Russell et al. 2016), few data are available on the demographic impacts of rats on seabirds of the region (but see Le Corre et al. 2015; Ringler et al. 2015). Europa (3059 ha, 22° 22'S, 40°22'E), a French island of the Mozambique Channel (Figure 12) administrated by Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), is one of these invaded islands. The first inhabitants of Europa were probably castaways, who were wrecked because the exact location of the island was mistaken for Bassas da India (21° 29'10"S, 39°40'51"E), a submerged atoll of the southern Mozambique Channel (Paulian 1950). Although this part of Europa's history is poorly documented (but see Le Corre and Jouventin 1997), it is likely that black rats (*Rattus rattus*) were introduced before 1860 on the atoll, during one of these wrecks (Russell and Le Corre 2009). Indeed, when the first voluntary inhabitants settled on the island to fish and hunt turtles, rats were already present (Le Corre and Jouventin 1997; Russell and Le Corre 2009). Rats are now very abundant on Europa (average density of 8–65 rats/ha-1, depending on the seasons and habitats; Russell et al. 2011; Ringler et al. 2015, 2021). Currently, the only human occupancy of Europa consists of a military detachment, TAAF rangers, and scientists representing 15–20 people living on the island with a turnover every 45–60 d. At the end of the 20th century, eight seabird species, representing at least 1,000,000 pairs, were breeding on Europa (Le Corre and Jouventin 1997) (Append. 1). Europa was classified as a Nature Reserve in 1975 by prefectural decree (no. 13/DG/IOI). It has been considered an international sanctuary for seabirds since 1997 (Le Corre and Jouventin 1997) and identified as an Important Bird Area since 2001 (IBA RE012, Le Corre and Safford 2001). The island was also designated as a Ramsar site in 2011 (Ramsar no. 2073). These protection statutes identify Europa as a globally important site for biodiversity conservation, providing a remarkable terrestrial and marine biological diversity, particularly for seabirds (Le Corre and Jouventin 1997). However, seabird populations on the island are exposed to several threats, the most important being predation by rats (Le Corre and Jouventin 1997; Ringler et al. 2015).

This paper focuses on the two tropicbird species that breed on Europa: the red-tailed tropicbird (*Phaethon rubricauda*) and the white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus europae*). Both species are ground-nesting seabirds and are thus particularly vulnerable to rat predation. The white-tailed tropicbird (WTTR) is represented on Europa by a critically endangered endemic subspecies (Le Corre and Jouventin 1999). A recent study including all subspecies of WTTR in the world confirmed the endemic status of this small population and demonstrated a very strong genetic isolation of the birds of Europa (Humeau et al. 2020).

In addition to black rats, two land birds, the barn owl (*Tyto alba*) and the pied-crow (*Corvus albus*), can also depredate nests of tropicbirds (Ringler et al. 2015). It is not known if barn owls were introduced on Europa by early inhabitants to control the rat population, as in the Seychelles and Hawaii (e.g Tomich 1962; Au and Swedberg 1966) or if the population is native. However, their presence is undoubtedly facilitated by the presence of rats, which are now the main prey of barn owls (Ringler et al. 2015). The introduction of rats benefited barn owls, which probably increased in number, leading to a possible increase of barn owl predation on seabirds, the so-called hyperpredation process (Courchamp et al. 2000; Ringler et al. 2015). The pied-crow population is probably native to the island, but this anthropophilic species has benefited from the permanent settlement of humans since 1970 because they take advantage of waste and freshwater tanks provided by people (Le Corre and Jouventin 1997; Le Corre and Safford 2001). Their current population is thus probably favored by human settlement. We estimate that 100–200 pairs of pied-crows (unpublished data, authors) and 15–20 pairs of barn owls currently breed on Europa (unpublished data, authors). The breeding success of both tropicbird species is very low on Europa (Ringler et al. 2015). Although predation by rats, piedcrows, and barn owls is the main cause of this very low breeding success (Le Corre and Jouventin 1997; Ringler et al. 2015), the impact of each of these predators has never been properly quantified. It is important to identify the role of each of these potential predators to implement adapted conservation actions.

Furthermore, the long-term impact of such a low breeding success on the viability of the populations remains unknown. The goals of our study were thus (1) to quantify the relative impact of the different predators on tropicbird nests by coupling camera trap surveys with monitoring of the breeding success; (2) to estimate the current population sizes of both species, and (3) to perform a population viability analysis (PVA; Boyce 1992)) to project the future of these two populations. We will also use the PVA to predict the demographic impacts of three management options: (1) no action, (2) complete rat eradication, and (3) targeted rat control at nests (Jones 2010a; Towns et al. 2013; Jones et al. 2016b). The last scenario was explored because rat eradication is not immediately possible, so we explored an interim option controlling rats at only a certain proportion of nests. The goal of this specific analysis is to determine the proportion of controlled nests required to avoid decline of the tropicbird populations.

2.1.2. METHODS

2.1.2.1. Study Species and Site

Europa is a coralline island of about 3,059 ha of which 836 ha is mangrove. There are two seasons on Europa: a dry and cool season during austral winter (April to October), and a warm and wet season during austral summer (November to March; Le Corre and Jouventin 1997). All terrestrial habitats of the island (except sandy beaches, rocky shore, and mangrove) are used as breeding habitats by both species of tropicbird. This represents 2,246 ha of favorable breeding habitat. Europa is invaded by rats and also by goats (*Capra hircus*), which are known to have a negative impact, especially on the vegetation (Le Corre and Jouventin 1997).

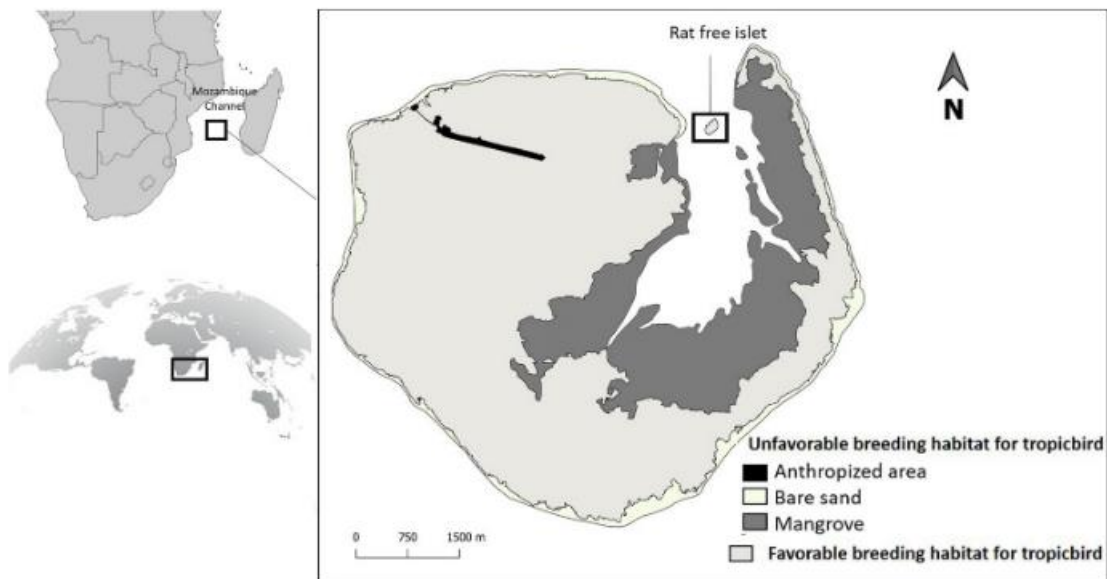


Figure 12: Geographic location and characteristics of Europa Island

In 1974 and 1997, the population size of WTTR was estimated to be more than 1,000 pairs (Barré and Servan 1988; Le Corre and Jouventin 1997). Although the current population size is not known, recent data suggest that the population is decreasing (personal communication, TAAF, and see Results). This declining trend is confirmed by genetic analyses, which showed an undated reduction of population size (Humeau et al. 2020). According to the genetic isolation and rapid population decline, the WTTR of Europa is regarded as a critically endangered endemic sub-species and needs urgent conservation actions to avoid the loss of an entire and unique gene pool (Humeau et al. 2020). On Europa, the WTTR breeds in crevices within the ancient coral substrates, between tree roots, or under dead trees. It breeds asynchronously all year round (Le Corre 2001). The red-tailed tropicbird (RTTR) is an Indo-Pacific species

(Marchant and Higgins 1993). In 1997, the population size on Europa was estimated between 3,000 and 4,000 pairs, making it the largest RTTR colony of the (Le Corre and Jouventin 1997). Recent observations suggest that the population has strongly declined over the last few decades (personal communication, TAAF, and see Results), but the current population size is not known. The RTTR breeds synchronously during austral summer at Europa (Le Corre 2001). It breeds under bushes of *Pemphis acidula* and *Suriana maritima*, under dense tussocks of *Sclerodactylon macrostachyum*, or under uprooted silver thickets (*Euphorbia stenoclada*). Red-tailed tropicbirds lay one egg per clutch, incubation period is 42 d, and mean chick rearing period is 89 d (Fleet 1972).

2.1.2.2. Identification of Seabird Predators by Camera Trap Survey

From 25 July 2019 to 7 August 2019, 12 December 2019 to 27 January 2020, and 4 June 2020 to 26 July 2020, we monitored tropicbird nests with infrared camera traps (Bushnell Aggressor and Stealth Cam) in photographic mode (24 h/d, motion detection activated with high sensitivity, medium LED Control, three pictures per occasion, and 10 sec until a new detection). Thirteen WTTR nests were surveyed: eight in incubation stage and five in chick-rearing stage. Eighteen RTTR nests were surveyed: all in incubation stage (five of them were also surveyed after hatching, thus during the first part of the chick rearing). All pictures were visually analyzed. We noted each animal observed—with special attention to species—that interacted at least once with tropicbirds. The number of observations of each of these species was noted. The behavior of each potential predator was then described as follows: approaching the nest, visiting the nest (i.e., going inside the nest), and attacking or attempting to attack the adult, the chick, or the egg. We also defined a “suspected predation” as an observation of a potential predator entering where immediately after the nest subsequently failed, but with no clear image showing the predation. For all statistical analysis, “suspected predation” has been considered as predation. We compared the observation frequency of species other than tropicbirds with two log-linear (Poisson) generalized linear models. The response variable is the number of times an animal was seen in the photos, and the explanatory variables are (1) predator species, and (2) predator’s behavior. We did not test the effect of breeding stage on predator behavior or number of visits because too few nests were surveyed until hatching. In order to assess whether the success of a given nest was related to the number of rats observed at this nest during the camera trap survey, we tested the influence of the number of rats observed on the fate of all RTTR nests surveyed with camera traps and for which the breeding outcome was known ($n =$

18 nests). For these nests, we tested the relationship between the number of visits and approaches by rats and the breeding success of the nest with two logistic regressions (one regression for the hatching success and one regression for the fledging success), separating visits and approaches by rats. For each nest, the duration of the survey (in days) was used as a covariate to control for observation effort. We did not test the influence on breeding success of the number of pied-crows and barn owls visiting the nest, because they visited few nests. Seabirds, and particularly tropicbirds, occasionally neglect their eggs or very young chicks for a few minutes or hours (e.g Vanderwerf and Young 2014). This increases the risk of predation as eggs or chicks are left unattended. We noted all neglect behaviors to assess whether this increased the risk of predation by rats or other predators.

2.1.2.3. Estimation of the Demographic Parameters

2.1.2.3.1. Breeding success

The breeding success of RTTR nests in the absence of rats was estimated during the breeding season 1995–1996, on a 2.65 ha islet of Europa, in the inner lagoon, where rats were eradicated. The breeding success of RTTR nests in the presence of rats was estimated on the main island (invaded by rats) by surveying nests from incubation to fledging or failure from 1994 to 2020 (but not every year, see Table 1). Breeding success of WTTR was estimated by surveying nests between 2008 and 2012 and between 2016 and 2020 on the main island only, as no WTTR breed on the islet.

Table 1: Breeding success of white-tailed tropicbirds and red-tailed tropicbirds at Europa Island from 1994 to 2020. *n* is the number of surveyed nests. Data from 1994 to 1996 from (Le Corre 1998)

Season (November–March)	White-tailed tropicbird		Red-tailed tropicbird	
1995–1996 (islet, rat free)	-	-	0.79	<i>n</i> = 43
1994–1995 (main island)	-	-	0.06	<i>n</i> = 97
2008–2009 (main island)	0.069	<i>n</i> = 43	0.082	<i>n</i> = 120
2009–2010 (main island)	-	-	0.05	<i>n</i> = 87
2011–2012 (main island)	-	-	0.02	<i>n</i> = 50
2016–2017 (main island)	0.055	<i>n</i> = 36	0.223	<i>n</i> = 103
2017–2018 (main island)	0.089	<i>n</i> = 45	0.035	<i>n</i> = 114
2018–2019 (main island)	0.018	<i>n</i> = 54	0.033	<i>n</i> = 88
2019–2020 (main island)	-	-	0.15	<i>n</i> = 73
Mean±Standard error on the main island	0.058±0.03		0.081±0.071	

For both species, nests were geolocated, marked with ribbon, and visited every 15–25 d to observe the status of the nests: incubation, brooding, rearing a chick, chick about to fledge, or

failure. The influence of year, location (islet or main island), and species on breeding success was analyzed using a logistic generalized linear model. During the 2009–2010 breeding season, 128 nests of RTTR were monitored every 3–5 d from incubation until failure, fledging or the end of the fieldwork. We used these data to estimate the daily survival rate of nests with a nest survival model (Rotella et al. 2004). We tested the effect of the age of the nest on the daily nest survival to determine when most breeding failures occurred. For each nest, we considered the day of hatching as the day when a chick was first observed, considering an accuracy of about 3–5 d matching our visitation frequency. The age of a nest is defined as the number of days since egg laying. We calculated the laying date of all nests for which the hatching date was known by subtracting 42 d from the date of hatching (the duration of incubation is 42 d in RTTR; Fleet 1972). The age of the nests that failed before hatching (68 nests) was considered the mean age of nests of known age (60 nests). We ran two models: one with constant daily nest survival rate and another with nest daily survival rate dependent on the age of the nest. We considered the best model as the model with the lowest AIC (Burnham and Anderson 2002).

2.1.2.3.2. Demographic rates

The only demographic parameter estimated from our study populations is the breeding success. We did not estimate the survival rates of the adult tropicbirds of Europa because the capture–mark–recapture data were insufficient. Therefore, we used estimates of adult and juvenile survival ranging from the highest to the lowest values published in the literature (Append. 2). We hypothesized that the survival rates of Europa tropicbirds were situated within these ranges, as there are no environmental specificities on Europa that could impact adult or juvenile survival more than those observed at other study sites. In particular, there are no introduced cats on Europa, which would have a strong impact on adult survival (Le Corre 2008). We defined two scenarios for survival rates: an optimistic scenario using survival rates at the upper limit of their range and a pessimistic scenario with survival rates at the lower limit of their range. We also used age-specific breeding probabilities and individual breeding frequency from the literature (Doherty et al. 2004 for RTTR and Catry et al. 2009 for WTTR; see Append. 2). Adult RTTR were assumed to breed every year (as in Doherty et al. 2004 for a RTTR population on Johnston atoll) and adult WTTR every 7.5 months (as in Catry et al. 2009 for a WTTR population on Aride island) (Append. 2).

2.1.2.3.3. Population size

The number of breeding pairs of RTTR and WTTR was estimated in austral summers 2009–2010, 2012–2013, and 2019–2020. In 2009, 72 quadrats of 1 ha (100 m x 100 m) were systematically located in all favorable habitats of the island (Append. 3). In 2009, 2012, and 2019, all quadrats were surveyed, except those inaccessible due to high vegetation density (dense thickets of *Pemphis acidula*). One quadrat was not surveyed in 2009, 13 in 2012, and 6 in 2019. Each quadrat was exhaustively searched for WTTR and RTTR nests during 15–40 min by one or two people. Survey duration varied among quadrats because some were more difficult than others to move around in. However, all surveys were done following the same systematic pattern, to minimize bias. We defined the type of habitat for each quadrat following the nomenclature of Boulet et al (2020). We calculated the mean nest density and 95% confidence interval (CI95) for each type of habitat and for each species and year. We then calculated the total number of pairs in each habitat by multiplying the mean nest density per habitat by the total surface of each habitat. Finally, we estimated the total breeding population size for each species and each year by adding the number of nests for all habitats. We calculated the observed population growth rates with the following equation [2], where N_t is the number of breeding pairs at the end of the interval, N_{t_0} the number of breeding pairs at the beginning of the interval, t_0 the starting year (first census), and t the ending year (last census):

$$(2) \quad \lambda_{obs} = \left(\frac{N_t}{N_{t_0}} \right)^{\frac{1}{t-t_0}}$$

2.1.2.4. Population Viability Analysis

2.1.2.4.1. Matrix Population Model

Population viability analyses are powerful tools to estimate extinction probabilities and time to extinction (Beissinger and McCullough 2002). They are based on matrices used to calculate population growth, assess the sensitivity of the population growth to changes in each vital rate, and test the best management options for population recovery (Hunter and Gibbs 2006). To study the dynamics of the populations, and following Doherty et al. (2004) for tropicbirds, we built a female-only, age- and stage-classified post-breeding census matrix population model (Caswell 2001) with six age classes and two stages for both populations (Append. 4). In order

to take into account interannual variability in demographic parameters, we built an environmental stochastic matrix population model. Environmental stochasticity was included by sampling yearly values of survival rates and breeding success from a beta distribution with mean and variance equal to those estimated or obtained from the literature.

2.1.2.4.2. Management Options

For each species, we projected the population growth using two management options in relation to rats. The first option implies no action (no rat eradication or control). For this option, we used the observed breeding success on the main island for the two populations. The second option consists of eradicating rats from the entire island. Here, we used the breeding success obtained on the rat-free islet of Europa for RTTR and 0.66 ± 0.07 for the WTTR population, corresponding to breeding success of *Phaethon lepturus catesbyi* from Bermuda before rat introduction (Wingate and Talbot 2003). The other vital rates (pre-breeding and adult survival, age at first breeding, individual breeding frequency) remained the same for both options. Each option was modeled using the two survival scenarios (optimist and pessimist) previously described. We did not change adult survival rates between management options because rats do not prey upon adult tropicbirds.

2.1.2.4.3. Population Viability and Extinction Risk

For both populations, we ran 1,000 Monte Carlo simulations for 200 yr, with an escape threshold of 100 pairs and three extinction thresholds of 5, 10, and 20 pairs, to estimate population growth, probability of extinction and time to extinction according to the two management options. For each model, t_0 is year 2019.

2.1.2.4.4. Proportion of Nests Controlled

Another solution to avoid tropicbird population decline is to locally control rats, i.e., kill rats around tropicbird nests with lethal traps. We applied the following equation [3] to estimate how many nests should be locally rat-controlled to avoid population decline. Let BSt be the total breeding success of a population consisting of a mixture of controlled and uncontrolled nests. BSc is the breeding success of the controlled nests. $BSnc$ is the breeding success of the non-controlled nests. α is the proportion of nests that are controlled (thus $1 - \alpha$ is the proportion of nests that are not controlled). $BSt = \alpha \times BSc + (1 - \alpha) \times BSnc$. Thus:

$$(3) \quad \frac{BS_t - BS_{nc}}{BS_c - BS_{nc}} = \alpha$$

In order to estimate α as the proportion of nests required to maintain a stable or increasing population, we used the minimal value of BS_t for each species, which resulted in a population growth rate >1 for the pessimistic scenario (see Results).

2.1.2.5. Statistical Analysis

Statistical analyses were made with R (R Core Team 2019). For both species, matrix population models were developed using the package “pop.bio” in R (Stubben and Milligan 2007) and the software ULM (Unified Life Models; Legendre and Clobert 1995). We analyzed daily survival rates of the nests with the package RMark (Laake 2013).

2.1.3. RESULTS

2.1.3.1. Camera Trap Monitoring of the Nests and Breeding Success

Each RTTR nest was monitored from 3–35 d (14.9 ± 10.2 d, $n = 18$ nests). We recorded 623 images with animals other than tropicbirds (Table 2). The majority of observations were hermit crabs (*Coenobita perlatus*) (50%), rats (28%), and pied-crows (16%). The only potential predators observed at RTTR nests were rats, which were observed on 15 nests, and pied-crows observed on two nests. Rats were detected approaching nests on 168 images and visiting them 84 times (Figure 13) with an average of 0.37 ± 0.47 observations/d/nest (Table 2). Pied-crows were detected 90 times approaching nests and seven times visiting them (Figure 13, Table 2), including 96 interactions with only one nest (Table 2). They were observed on average 0.46 ± 2.00 observations/d/nest (Table 2). We suspected one predation event on chicks and one on eggs by rats. Clear predation events by rats were observed on two eggs (Figure 14, Appendix 5). We observed a collective attack on a RTTR nest by two pied-crows: a first pied-crow attacked the incubating adult while the other took the egg. Hermit crabs were observed at 13 nests (72%) and clearly disturbed adults in seven nests without any predation. Hermit crabs were observed more frequently than other species on RTTR nests (Table 2 Table 3). Crabs

(*Cardisoma carnifex*) were detected in three nests (17%) (Table 2), and two interacted quickly with the adult, without predation. Each WTTR nest was monitored from 2–31 d (22.2 ± 22.3 , $n = 13$ nests). We observed animals other than tropicbirds on 520 images (Table 2). The most frequent observations were goats (48%), which did not interact with tropicbirds, and rats (43%) (Table 2). Rats, but also pied-crows and barn owls, seem to be potential predators. Rats were observed at 69% of the nests (Table 2, Figure 13) and, for all nests, with an average of 0.56 ± 0.80 observations/d/nest. They were observed 161 times approaching the nest, and 68 times visiting it (Figure 14).

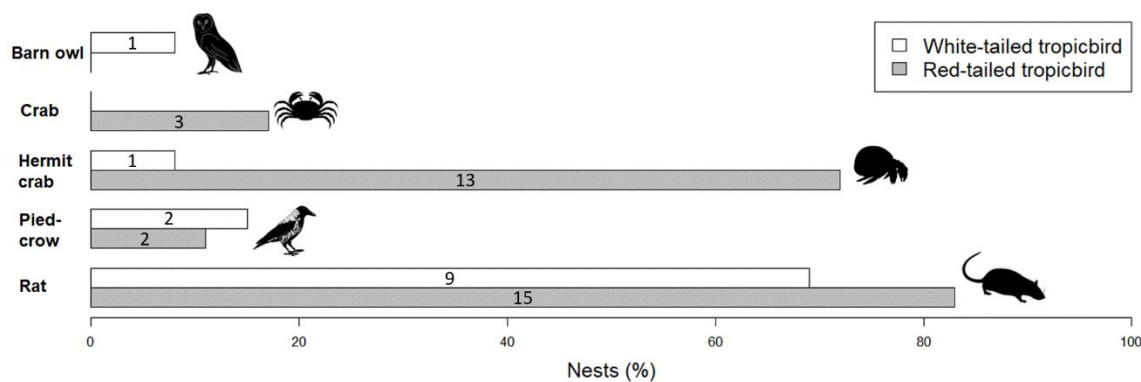


Figure 13: Percentage of red-tailed tropicbird (*Phaethon rubricauda*) and white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus europae*) nests approached or visited by hermit crabs (*Coenobita perlatus*), crabs (*Cardisoma carnifex*), rats (*Rattus rattus*) and pied crow (*Corvus albus*). Numbers in plots represent the numbers of nests

We did not observe clear predation events but we suspected one predation on an egg and another one on a chick. Barn owls were observed, 0.02 ± 0.06 observations/d/nest at one nest (8%) (Table 2, Figure 13) and four times close to nests: three times approaching and one time with one leg in the nest. During this last event, we suspected a predation of the chick, as the chick was absent in the following survey. Pied crows were observed 0.05 ± 0.12 observations/d/nest at two nests (15%) (Figure 13), 22 times close to nests: 21 times approaching, and one time entering the nest (Figure 14). We observed a fight between an adult WTTR protecting its nest and a pied-crow (Append. 5). Although the pied-crow tried to enter the nest, no predation was recorded. Hermit crabs were observed on only one nest (8%) (Table 2, Figure 13). For both tropicbird species, rats were the most frequently observed predator at the nests, and barn owls the least frequently observed (Table 3, Table 4).

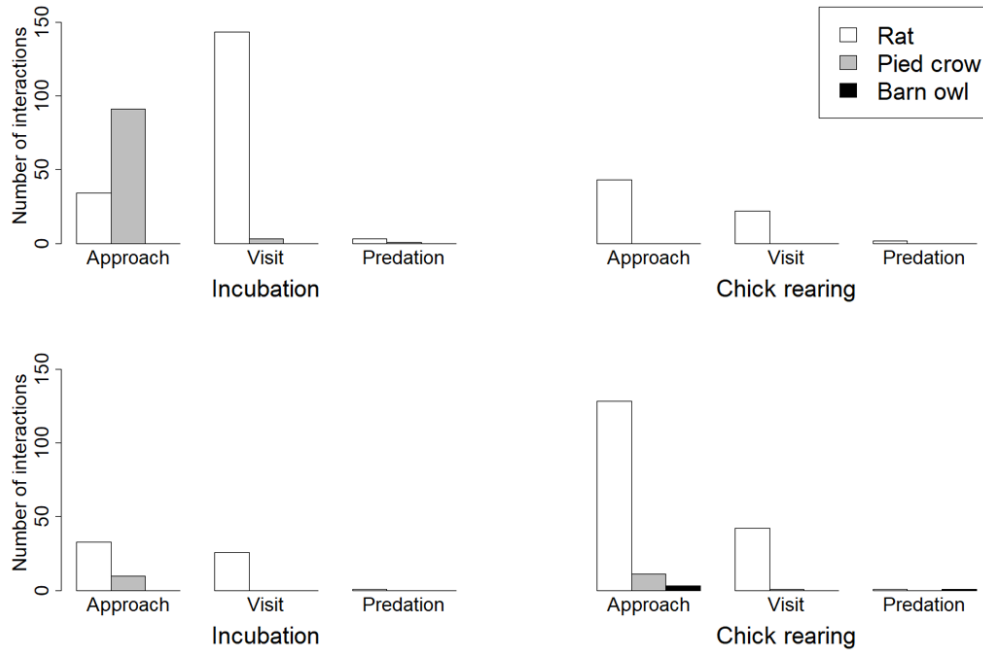


Figure 14: Number of interactions of potential predators with redtailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) (on the top) and whitetailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*) (on the bottom) during incubating and chick-rearing stages.

Table 2 : Summary of observations from camera traps deployed on 18 red-tailed tropicbird and 13 white-tailed tropicbird nests at Europa

	Interactions					Without interaction			
	Predators			Non-predators		White-eyes	Dimorphic egrets	Goats	Eurasian whimbrels
	Rats	Pied crows	Barn owls	Hermit crabs	Land crabs				
Red-tailed tropicbird nests (monitored during 297 d with 8,987 images)									
Total number of observations (percentage from pictures with animal detection)	170 (28%)	97 (16%)	0 (0%)	310 (50%)	8 (1%)	4 (0.6%)	1 (0.2%)	33 (5%)	0 (0%)
Number of nests with interactions (percentage of the surveyed nests)	15 (83%)	2 (11%)	0 (0%)	13 (72%)	3 (17%)	-	-	-	-
Number of observations of predators per day and per nest (mean ± standard error)	0.37 ± 0.47	0.46 ± 2.00	0	-	-	-	-	-	-
White-tailed tropicbird nests (monitored during 258 d with 32,163 images)									
Total number of observations (percentage from pictures with animal detection)	224 (43%)	23 (4%)	4 (0.8%)	3 (0.6%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	249 (48%)	11 (2%)
Number of nests with interactions (percentage of the surveyed nests)	9 (69%)	2 (15%)	1 (8%)	1 (8%)	0 (0%)	-	-	-	-
Number of observations of predators per day and per nest (mean ± standard error)	0.56 ± 0.80	0.05 ± 0.12	0.02 ± 0.06	-	-	-	-	-	-

Table 3: Results from the generalized linear model for the number of interactions between red-tailed and white-tailed tropicbirds nests and other species on Europa

Covariate	Estimate	Standard Error	P value
Red-tailed tropicbirds:			
Intercept	-0.940	0.378	0.012
Pied crow	2.639	0.391	<0.001
Hermit crab	4.070	0.381	<0.001
Rat	3.196	0.386	<0.001
White-tailed tropicbirds:			
Intercept	-1.179	0.500	0.018
Pied crow	1.705	0.544	0.002
Rat	4.007	0.505	<0.001

Table 4 : Quasi-Poisson generalized model results for interactions between potential predators and tropicbird nests (RTTR: redtailed tropicbirds)

Coefficients	Estimate	Standard Error	P value
Intercept	-0.508	1.283	0.693
Owls	-1.188	2.626	0.651
Rats	2.898	1.309	0.004
Predating	-3.808	0.620	0.029
Visit	-0.979	0.447	0.046

2.1.3.2. Egg and Chick Neglect Behaviors in Tropicbirds

We observed egg neglect on 14 occasions on six nests of RTTR (Table 5). Two of them were probably followed by predation by a rat (Table 5): an egg was left unattended at night, at 9:20 p.m. A rat came immediately and depredated the egg at 11:29 p.m. Another egg was left unattended on the afternoon and was presumably depredated by a rat 2 h later. We observed very young chick neglect on three RTTR nests and on one WTTR nest. One of the RTTR chicks was left unattended for the first time the day after it hatched and then three other times. Although we did not formally observe predation, this chick was certainly depredated by a rat before the adults came back, as the nest was found empty later, and this nest was visited 0.44 times per day by rats before the chick disappeared, and no other predators were observed at this nest. Another chick was neglected for just over 1 h, but no predation occurred. The WTTR chick was left unattended during an entire night, but no predation was observed (Table 5).

Table 5 : Summary of parental neglect on red-tailed (RTTR) and white-tailed (WTTR) tropicbird nests

	Species	Start	End	Duration	Status	Predation
Nest 1	RTTR	25/12/19 4:07 AM	25/12/19 5:55 AM	1:48	1-d-old chick	
		26/19/12/ 5:58 AM	26/12/19 8:00 AM	2:02	2-d-old chick	
		4/1/20 5:55 AM	4/1/20 2:33 PM	8:38	10-d-old chick	
		4/1/20 6:40 PM	5/1/20 9:59 AM	15:19	10-d-old chick	presumed by rat
Nest 2	RTTR	25/12/19 9:20 PM	25/12/19 11:29 PM	2:09	egg	by rat
Nest 3	RTTR	30/12/19 4:27 PM	30/12/19 6:52 PM	2:25	egg	presumed by rat
Nest 4	RTTR	21/12/19 8:50 AM	21/12/19 10:00 AM	1:10	chick	not observed
Nest 5	RTTR	28/12/19 5:07 AM	28/12/19 6:15 AM	1:08	egg	
		30/12/19 1:00 PM	30/12/19 2:00 PM	1:00	egg	
		1/1/20 9:55 AM	1/1/20 5:17 PM	7:22	egg	not observed
Nest 6	RTTR	22/1/20 7:50 AM	22/1/20 9:18 AM	1:28	chick	
		23/1/20 8:56 AM	23/1/20 10:37 AM	1:41	chick	
		26/1/20 12:33 PM	26/1/20 1:27 PM	0:54	chick	not observed
Nest 7	WTTR	4/8/21 12:00 AM	5/8/21	all night long	chick	not observed

2.1.3.3. Breeding Success

On the main island, the breeding success from 2008 to 2012 and from 2016 to 2020 was on average 0.08 ± 0.07 for RTTR and 0.06 ± 0.03 for WTTR (Table 1). The breeding success of RTTR in 1995 on the rat-free islet was 0.79 ± 0.04 (Table 1). There was no significant difference in breeding success between years and between species. The RTTR breeding success varied only according to location (main island vs. rat-free islet, Table 6).

During the 2009–2010 breeding season, the mean daily survival rate of RTTR nests was 0.96 ± 0.03 , but this rate significantly changed with age of the nest (Append. 6), from 0.99 ± 0.002 at day 1 to 0.91 ± 0.05 at day 56. We observed a strong decline of daily nest survival rate during the hatching period (Figure 15).

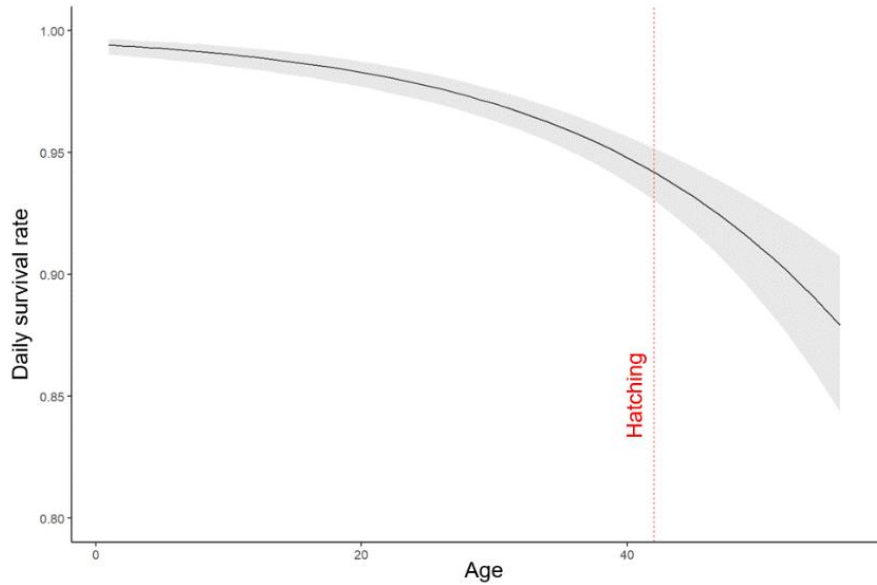


Figure 15 : Daily nest survival rate of red-tailed tropicbird (*Phaethon rubricauda*) as a function of age of the nest according to the best model (Append. 6).

Ultimately, 64% of the surveyed nests failed during brooding and 26% during incubation. Indeed, nests containing eggs were surveyed on average for 21.0 ± 11.7 d (1–42 d), and those containing chicks were monitored on average for 7.9 ± 5.2 d (222 d) until failure. This reinforces the hypothesis that most failures occur during the first days after hatching, with chicks surviving on average only 7.9 ± 5.2 d. The number of interactions by rats had no significant effect on hatching or fledging success of RTTR (Table 6).

Table 6 : Results of the binomial generalized linear model relating breeding success to year, location, and species of tropicbirds on Europa

	Estimate	Test statistic	P value
Year	-0.045	-0.592	0.554
Species	-196.783	-1.244	0.213
Location	1.747	3.328	0.001
Year*Species	0.098	1.249	0.212

2.1.3.4. Population Sizes

In 2009, RTTR estimated population size was 1,766 pairs (CI 95% = [363; 1,944]). In 2012, it was 1,614 (CI 95% = [293; 1,799]), and in 2019, it was 1,027 pairs (CI 95% = [232; 1,256]) (Figure 16). In 2009, WTTR population size was 638 pairs (CI 95% = [105; 807]). In 2012, it was 108 pairs (CI 95% = [70; 225]), and in 2019, it was 96 pairs (CI 95% = [21; 213]) (Figure 16). The observed mean annual population growth rate for RTTR and WTTR between 2009 and 2019 was 0.95 and 0.83, respectively. Thus, both populations are rapidly declining, at an annual rate of -5% and -17% for RTTR and WTTR respectively. In 1997, the RTTR population size was 3,500 breeding pairs and about 750 breeding pairs for the WTTR (see median in Append. 1). Thus, the annual population growth between 1997 and 2019 was 0.95 for RTTR and 0.92 for WTTR.

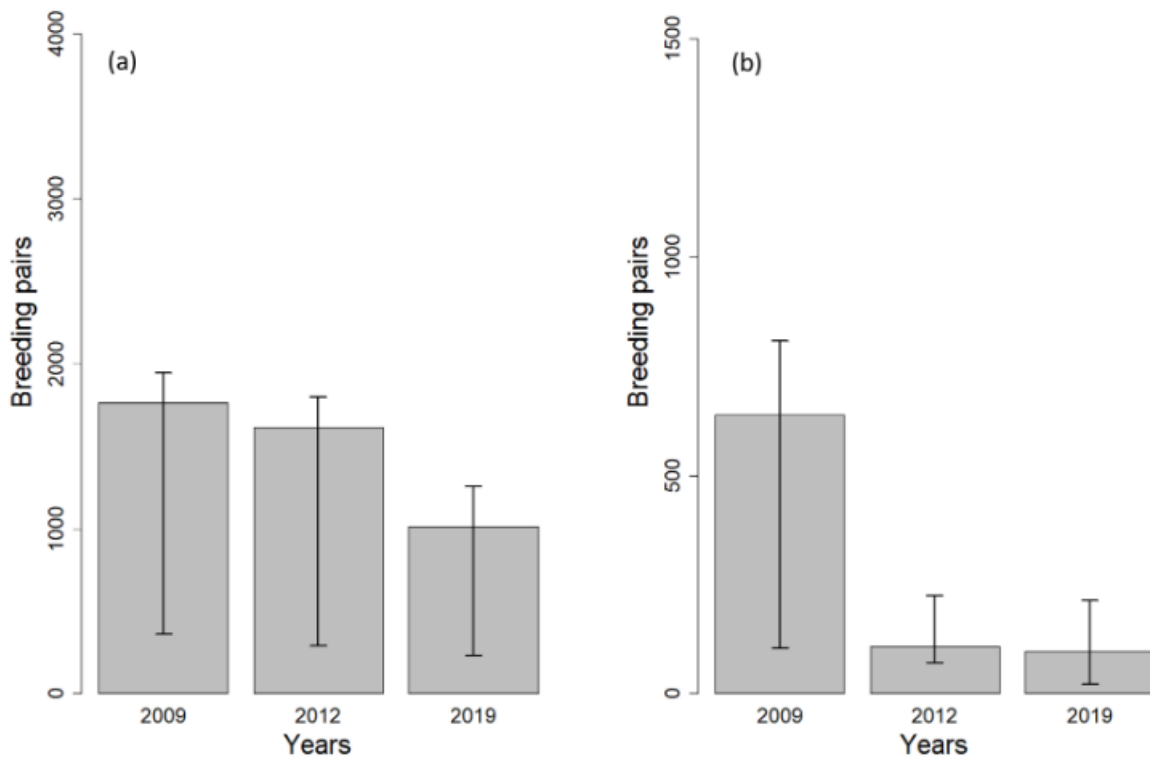


Figure 16: Number of breeding pairs of red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) (a) and white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*) (b) estimated with quadrats in 2009, 2013, and 2019. The black bars correspond to the IC95%.

2.1.3.5. Population Viability Analysis

Sensitivity analyses showed that population growth rates of both RTTR and WTTR were more sensitive to variation in adult survival rate than to changes in breeding success (Figure 17). However, to obtain a positive population growth with the current breeding success, adult survival would need to be over 0.985 for both populations, which is extremely high and very unlikely for these species (see Schreiber and Burger 2001).

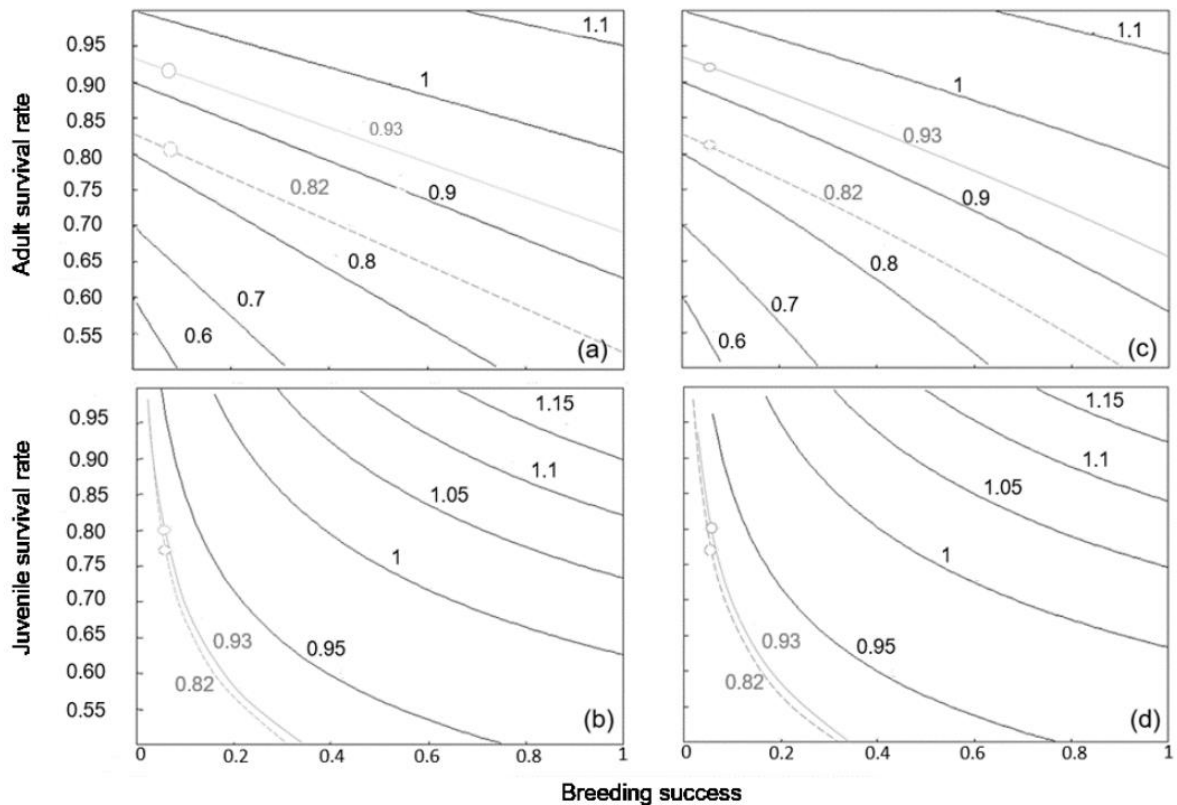


Figure 17 : Population growth rate landscape from a sensitivity analysis including adult survival, pre-breeding survival, and breeding success according to the pessimistic (gray dotted line) and the optimistic (gray full line) scenario. Adult survival for (a) red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*), and (c) whitetailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*). Pre-breeding survival for (b) red-tailed tropicbirds and (d) white-tailed tropicbirds. The gray circle represents the situation according to the actual breeding success.

2.1.3.5.1. Option 1: No Rat Eradication

The annual stochastic population growth rates estimated with our optimistic scenarios are very close to the annual observed population growth between 1997 and 2019. Indeed, for RTTR, with the current breeding success, the stochastic population growth rate is 0.94 ± 0.001 for the optimistic scenario and 0.88 ± 0.000 for the pessimistic scenario (Figure 18a). For WTTR, the population growth rate is 0.95 ± 0.001 for the optimistic scenario and 0.88 ± 0.001 for the pessimistic scenario (Figure 18b). With no rat eradication, the probability of extinction before 100 yr was one for both species, whatever the scenario and for the three different extinction thresholds. However, time to extinction differed according to the extinction thresholds and scenarios (Table 7). For the optimistic scenario, time to extinction for RTTR was between 65 ± 0.2 and 85 ± 0.4 yr (Figure 18a, Table 7). For the pessimistic scenario, it was between 32 ± 0.1 and 43 ± 0.1 yr (Figure 18a, Table 7). For WTTR, according to the optimistic scenario, time to extinction was between 30 ± 0.1 and 50 ± 0.2 yr. The population would be extinct between 11 ± 0.03 and 18 ± 0.03 yr for the pessimistic scenario (Figure 18b; Table 7).

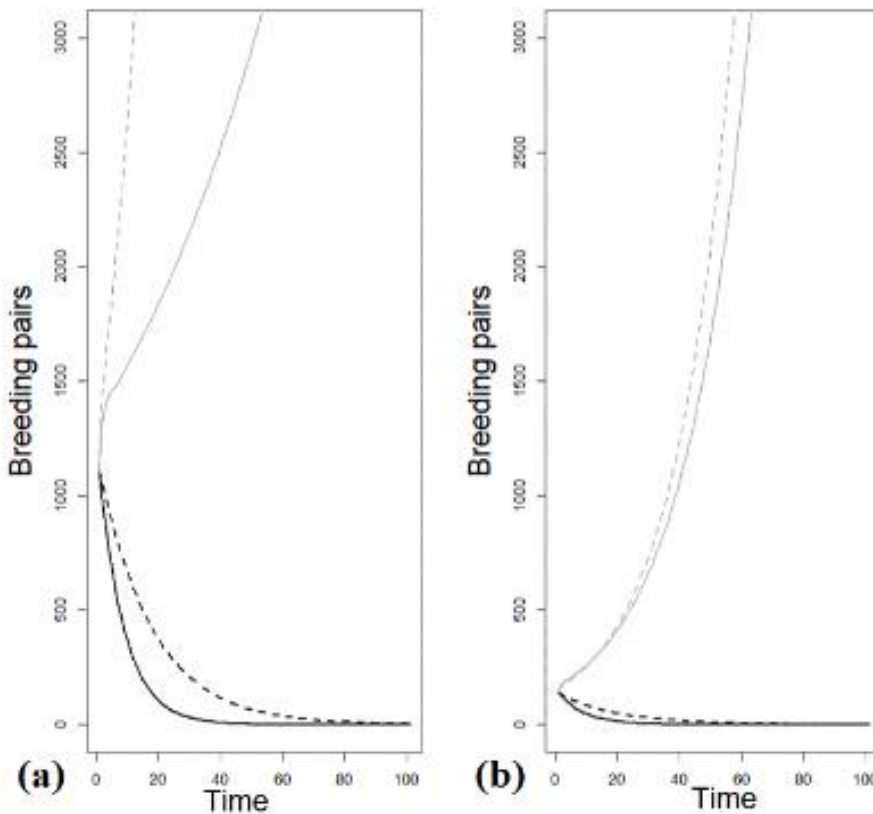


Figure 18 : Breeding pairs of red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) (a), and white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*) (b) as a function of year for the optimistic and pessimistic scenarios and according to actual breeding success and breeding success estimated for the rat eradication scenario.

2.1.3.5.2. Option 2: Rat Eradication

With complete rat removal, the RTTR annual population growth rate was between 1.01 ± 0.001 and 1.07 ± 0.001 (Figure 18a). The WTTR annual population growth would be between 1.048 ± 0.002 and 1.052 ± 0.0007 (Figure 18b). The probabilities of extinction before 200 yr were equal to zero for both populations (Table 7, Figure 18tabl).

2.1.3.5.3. Option 3: Rat Control at Nests: Proportion of Nests to Be Targeted

According to the PVA, we estimated BSt equal to 0.51 and 0.53 for WTTR and RTTR respectively. According to Eq. 2, 74% of WTTR nests (i.e., 74 nests based on the current population size) and 63% of RTTR nests (647 nests) must be successfully targeted for rat control each year to avoid any further population decline.

Table 7: Time to extinction of tropicbird populations on Europa according to two scenarios (rat eradication, no management) and three extinction thresholds (5, 10, and 20 breeding pairs)

	White-tailed tropicbirds	Red-tailed tropicbirds
Rat eradication		
Optimistic scenario	No extinction	No extinction
Pessimistic scenario		
Extinction threshold: 5 pairs	No extinction	No extinction
Extinction threshold: 10 pairs	No extinction	No extinction
Extinction threshold: 20 pairs	No extinction	No extinction
No management		
Optimistic scenario		
Extinction threshold: 5 pairs	50 ± 0.15 yr	85 ± 0.4 yr
Extinction threshold: 10 pairs	40 ± 0.13 yr	75 ± 0.2 yr
Extinction threshold: 20 pairs	30 ± 0.11 yr	65 ± 0.18 yr
Pessimistic scenario		
Extinction threshold: 5 pairs	18 ± 0.03 yr	43 ± 0.09 yr
Extinction threshold: 10 pairs	14 ± 0.03 yr	37 ± 0.07 yr
Extinction threshold: 20 pairs	11 ± 0.03 yr	32 ± 0.07 yr

2.1.4. DISCUSSION

2.1.4.1. Effect of Rats, Barn Owls, and Pied-crows on Tropicbird Breeding Success

We did not find any evidence of predation on adult tropicbirds. This suggests that the main demographic parameter impacted by predators is the breeding success, which was very low on the main island. To our knowledge, such a prolonged low breeding success has rarely been observed for tropicbird populations (but see Boeken 2016; Append. 7). Our data suggest no correlation between the fate of nests and the number of rats observed visiting. Few predations by rats have been observed during our camera trap survey, probably because our monitoring occurred predominantly during the incubation period, and predation mainly occurred when adults were away from the nests, often just after hatching, as shown by the drop in daily nest survival just after hatching. During the incubation stage, adults rarely left their eggs unattended and success remained relatively high. However, as soon as young chicks were left alone, they were rapidly depredated by rats and to a lesser extent by barn owls and pied crows (Russell and Le Corre 2009; Russell et al. 2011; Ringler et al. 2015; personal communication TAAF). These behaviors of brood neglect, combined with egg predation while adults were in the nest, confirm that tropicbirds have very limited anti-predator behaviors against novel predators. Indeed, the species' natural behaviors are insufficient to repel such predators, and they have limited ability to develop anti-predator behaviors when confronted with introduced predators and imminent extinction. This is particularly dramatic when tropicbirds coexist with rats and corvids because these predators are known to be opportunistic and very efficient predators of many seabird species (Schaefer 2004; Gabriel and Golightly 2014; Rees et al. 2015). They disturb adults until eggs and chicks are accessible to attempt predation, as observed in three of our monitored nests. Although predation by barn owls was recorded once and presumed elsewhere (Ringler et al. 2015), it currently seems to be rare and anecdotal compared with rat predation.

2.1.4.2. Tropicbird Population Viability

Although population growth rate of seabirds is generally more sensitive to changes in adult survival than to changes in breeding parameters (Le Corre 2008), our viability analysis showed that an extremely low breeding success such as the one observed on Europa, will lead to population decline and extinction, as previously demonstrated for other seabird populations (e.g. Jenouvrier et al. 2005; Rolland et al. 2009). A very low breeding success is particularly harmful for these populations because tropicbirds are highly philopatric (Schreiber and Schreiber 1993),

so immigration may not compensate for a lack of local recruitment due to low breeding success. On Europa, the RTTR population has declined by more than 70% during the last 25 yr and this trend will continue until extinction in 32–85 yr if no conservation action is undertaken. The situation is even worse for the endemic WTTR, which is totally isolated from other populations, as genetic studies suggest that there is no immigration from other populations (Humeau et al. 2020). Our PVA suggests extinction in 11–50 yr. The WTTR population meets the “E criteria” of the Critically Endangered status defined by International Union for the Conservation of Nature (IUCN 2022): over 100 yr, the probability of extinction in the wild is more than 50% (equal to 100% in our case). Thus, based on our results and in accordance with Humeau et al (2020), we confirm that this endemic is currently critically endangered.

2.1.4.3. Effect of Rat Eradication on Tropicbirds of Europa

Both camera trap surveys and estimates of the breeding success on the rat-free islet confirmed that rats are the main predators of eggs and chicks of both species of tropicbirds. Our modeling analyses predicted an increase of the populations if breeding success reached 0.66 for WTTR and 0.79 for RTTR, which can be achieved only by eradicating rats. The RTTR also breeds at Nosy Vé (360 km from Europa), southeast of Madagascar (Cooke and Randriamanindry 1996). Nosy Vé was infested by rats until 2000, and the population size of RTTR was about only 100 pairs at this time (Le Corre et al. 2022). Since rat eradication in 2000, the population has increased exponentially (>800 pairs in 2019) and is still increasing (Le Corre et al. 2022). Thus, we predict a similar trend for the two species after the eradication of rats at Europa Island.

2.1.4.4. Recommendations

2.1.4.4.1 Management recommendations

Our results indicate that if no management action is undertaken, predation by rats will lead to the local extinction of the RTTR population of Europa (which was once the largest population of the WIO) and of the endemic and critically endangered WTTR population of Europa (Humeau et al. 2020). Rat eradication will improve breeding success and will save both populations from extinction. We consider rat eradication as the only guaranteed way to reverse this trend, as this will lead to a substantial increase in breeding success, which will also buffer against other threats. Thus, we urge the eradication of rats from the entire island as soon as possible. Although our results suggest that predation by pied-crows is relatively uncommon, we recommend control of the pied-crow population to reduce nest disturbance, knowing that

ped-crows are likely subsidized by human presence. Rat eradication on Europa would also be beneficial for other seabird species (Brooke et al. 2018), such as the tropical shearwater (*Puffinus bailloni*), for vegetation (as in Wolf et al. 2018) and for other species that are currently potential prey of rats, such as the Madagascar white-eye (*Zosterops maderaspatana*) (Berry and Taisacan 2008) and skinks, including the threatened endemics *Trachylepis maculilabris infralineata* and *Cryptoblepharus bitineatus* (Probst 1998; Sanchez and Probst 2015). The positive impact of rat eradication on terrestrial ecosystems has been rapidly observed on nearby Tromelin Island where seabird and vegetation recovery has been spectacular since rat eradication (Le Corre et al. 2015). Rat eradication also has cascading positive effects on marine coastal habitats by reactivating the nutrient inputs originating from seabird colonies (Benkwitt et al. 2021). An effective biosecurity plan, including early detection and incursion response protocols, should be rapidly implemented to avoid any other new species introduction, including potential tropicbird predators and a re-invasion by rats (if rats are eradicated) (Clout and Russell 2008; Russell et al. 2008). Rat eradication is now conducted routinely on temperate islands with a very low failure rate (8.5%). On tropical islands, failure rate is higher (18.8%) (Russell and Holmes 2015) for various reasons including higher non-target species interaction with bait (e.g., land crabs) (Griffiths et al. 2011), and higher and more uncertain natural food availability, which increases rat productivity and decreases bait attractiveness (Wegmann et al. 2011; Griffiths et al. 2019). However, the success rate can be improved in tropical areas by considering rainfall and natural food availability and by using bait appropriate to the environment (Ringler et al. 2014; Keitt et al. 2015). Some tropical islands, such as Europa, have large mangroves that are favorable habitats for rats (Harper et al. 2015), but where rats might be more difficult to eradicate. Indeed, mangroves are subject to tidal inundation, which may wash away the baits when disposed on the ground (Harper et al. 2015). Ringler et al. (2021) conducted a feasibility study of rat eradication in the mangrove of Europa. This study suggests that eradication of rats from Europa could be successful using appropriate alternative approaches such as “bait bolas” or bait blocks dispersed into mangrove with aerial technology such as drones (Wegmann et al. 2008; Harper et al. 2015; Samaniego-Herrera et al. 2018; Marris 2019). Rat eradication could also be facilitated using elevated baiting platforms fixed on mangrove trees or floating structures (Siers et al. 2018). We are aware that entire eradication of rats from Europa will be an expensive process that takes time to plan, fund, and implement. This is why we tested the effect of targeted rat control on RTTR and WTTR populations as an interim measure. However, we note it would be extremely difficult to successfully control all rats around 697 RTTR nests and 74 WTTR nests each year. Therefore, targeted rat control is

not a sustainable long-term solution in our opinion. However, it provides a temporary solution to avoid any further population decline until an entire rat eradication program on Europa is undertaken.

2.1.4.4.2. Monitoring recommendations

Maintaining the monitoring effort of the ecosystem over time will be necessary to measure the effect of rat eradication (if eradication is undertaken), particularly on seabirds, landbirds, vegetation, and skinks, which are all highly impacted by rats. As explained previously, the high abundance of rats benefits the barn owl population. Owls mainly eat rats, but to a lesser extent, chicks of sooty terns, frigatebirds, RTTR, and occasionally WTTR (Ringler et al. 2015; Append. 5). The biogeographic status of the barn owl population of Europa is still unknown. However, many endemic subspecies of barn owls are known around the globe, as in Madagascar, for example (Uva et al. 2018). Therefore, it is important to conduct studies in order to determine the biogeographic status of the barn owl of Europa and, if required, implement appropriate management to avoid secondary poisoning (temporary captive rearing of the owls). A second important step is to study the diet of barn owls after rat eradication to quantify the potential long-term impact of barn owls on seabirds.

2.1.4.5. Methodological Limitations

Our study has some limitations, but we are confident that they have little impact on our main results and conclusions. First, we used published estimates of survival and recruitment rates from other tropicbird populations because we did not have the information from our populations, which may reduce the accuracy of the demographic projections. However, by designing two scenarios (optimistic and pessimistic) that included all the known range of survival rates for the two species, we have tried to compensate for this lack of knowledge by simulating a range of possible trajectories. The two populations showed the same general patterns regardless of the survival values: a probability of extinction of 100% without rat control or eradication, and a population recovery after rat eradication. Furthermore, the stochastic population growth rates estimated for the two populations were very close to the observed population growth since 1997, which suggests that our models had congruence with the empirical data. Second, WTTR breed asynchronously at Europa as in most parts of its range (Prys-Jones and Peet 1980; e.g Phillips 1987; Ramos et al. 2005). Thus, a fraction of the population (those that were not breeding during our field sessions) was not included in our

study. However, there is no reason to believe that this fraction would have a different breeding success and demographic rates, as nest predators are active all year round. Ultimately, the population growth should remain the same, and only time to extinction might be a little longer. Third, we may have slightly overestimated the breeding success and the daily survival rate of the nests because the nests included in the study were not monitored entirely from first egg-laying to fledging or failure, but only from the date of discovery of the nest (the laying date was unknown). This is a very common bias in nest survival studies, which leads to an overestimation of the breeding success because nests that have failed early are overlooked (the so-called “apparent breeding success”; Mayfield 1961, 1975). However, this overestimation of breeding success should be very low because failure mainly occurs after hatching and not at the beginning of the incubation period. In our context, the real breeding success may be very slightly lower than the one estimated, but this would not modify the population dynamics.

2.1.5. CONCLUSION

Since 1997, tropicbird populations breeding on Europa drastically decreased as a consequence of an extremely low breeding success due to rat predation. Pied-crows and barn owls played a role in this decline, but the main predators are rats. This low breeding success will undoubtedly lead to local extinction of both the tropicbirds, including the endemic WTTR, within the next decades. In order to preserve these populations from extinction, we urgently recommend interim control of rats around tropicbird nests until such time as eradication of rats from the whole island is undertaken.

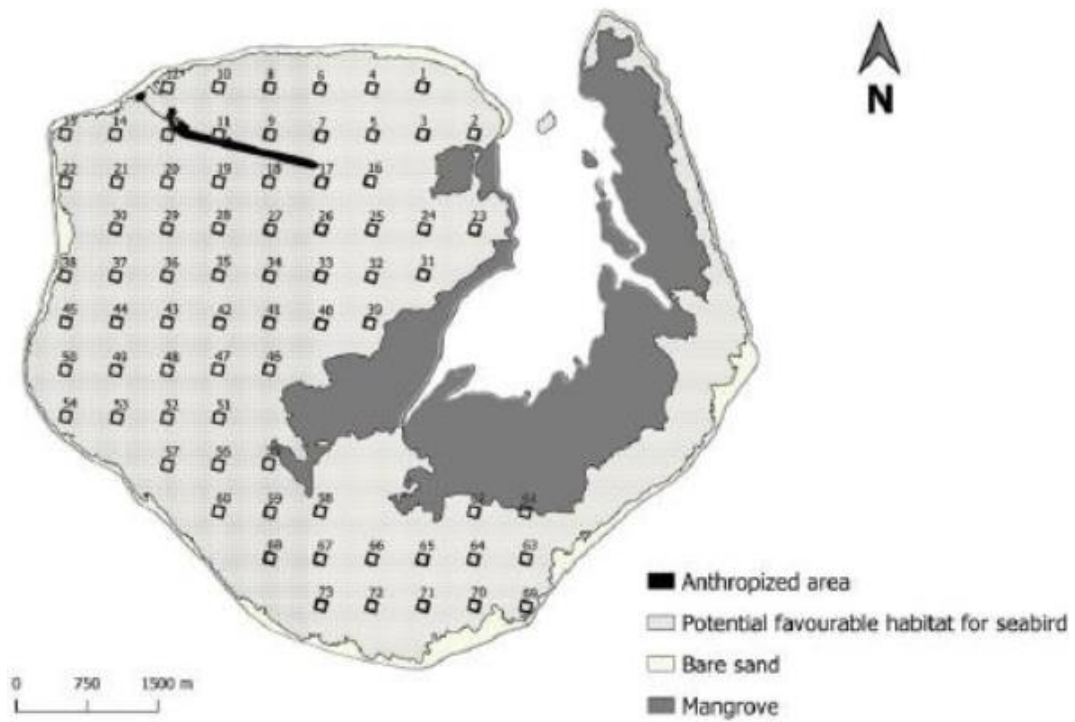
Acknowledgments: We thank the environmental agents of TAAF (french : Terres Australes et Antarctiques Françaises), C. Roy, and M. Baumann for their investment in the field work to deploy some camera traps. The missions were made possible thanks to the funding of the OMABIO and ECOMIE programs led by the UMR ENTROPIE (La Réunion) and financed by the Consortium Iles Eparses (TAAF, CNRS, IRD, IFREMER, University of La Réunion, OFB, CUFR of Mayotte). M. Saunier benefited from a PhD grant given by the Region Réunion and the European Social Fund to conduct this study.

Appendix 1 : Seabird populations of Europa island at the end of XXth century. According to Le Corre & Jouventin (1997)

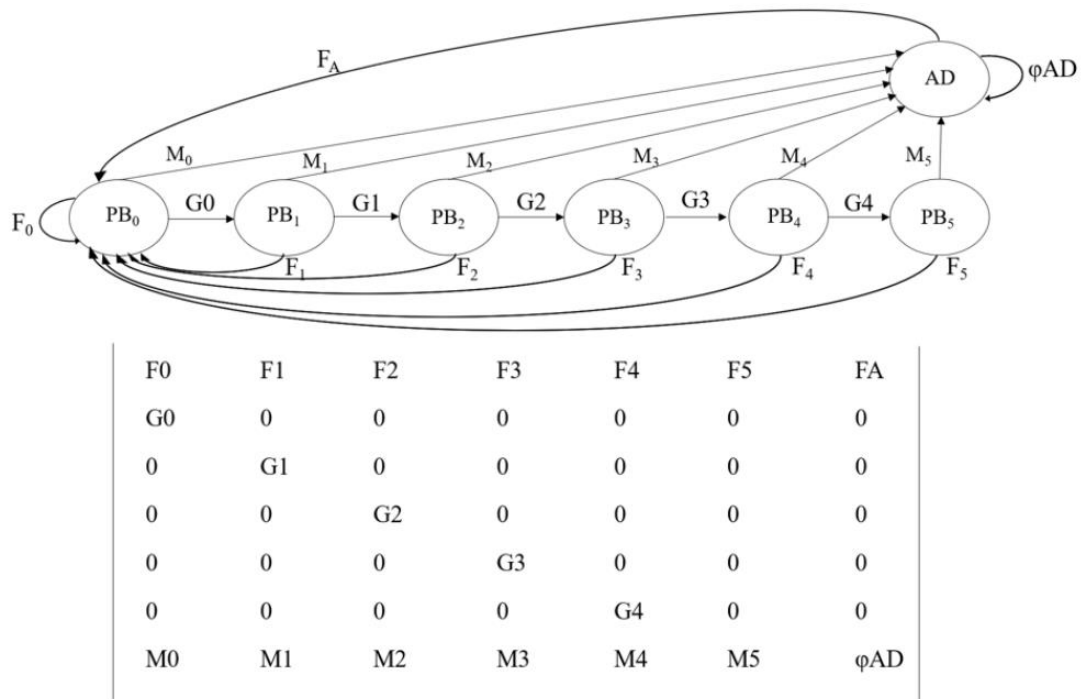
Species	Populations size (pairs)
Sooty tern (<i>Onychoprion fuscatus</i>)	500000 – 1000000
Red-footed boobies (<i>Sula sula</i>)	2800 – 3800
Lesser frigatebird (<i>Fregata ariel</i>)	1000 – 1200
Great frigatebird (<i>Fregata minor</i>)	700 – 1100
Red-tailed tropicbird (<i>Phaethon rubricauda</i>)	3000 – 4000
White-tailed tropicbird (<i>Phaethon lepturus europae</i>)	500 – 1000
Tropical shearwater (<i>Puffinus bailloni</i>)	< 100
Caspian tern (<i>Hydropogone caspia</i>)	12

Appendix 2: Demographic parameters for scenarios considered to model population growth for the red-tailed and white- tailed tropicbird populations at Europa Island. β_i is the age-specific breeding probability for age i . Φ_{AD} is the mean adult survival rate (\pm standard error) and Φ_{PB} the mean pre-breeding survival rate (\pm standard error) and. α is the sex ratio at birth and IBF is the Individual Breeding Frequency.

Scenarios	Survival rate	Constants parameters within the population
Optimistic	$\phi_{AD_{max}}=0.92$ (Doherty et al, 2004)	$\beta_1=0.004, \beta_2=0.025,$
	$\phi_{PB_{max}}=0.80\pm 0.04$ (Doherty et al, 2004)	$\beta_3=0.252, \beta_4=0.457,$
Pessimistic	$\phi_{AD_{min}}=0.86\pm 0.04$ (Schreiber et al. 2004)	$\beta_5=0.438, \alpha=0.5$
	$\phi_{PB_{min}}=0.77\pm 0.09$ (Schreiber et al. 2004)	$IBF_{RTT}=1, IBF_{WTT}=1.61$



Appendix 3 : Distribution of prospected quadrats to estimate population size of tropicbirds on Europa.



Appendix 4: Life cycle graph and transition matrix for red-tailed (*Phaethon rubricauda*) and white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus europae*). PB_i is pre-breeding stage at age *i* and AD adult (or breeder) stage. ϕ_{AD} is the adult survival rate and ϕ_{PB} the juvenile survival rate. F_i is the fecundity at age *i*+1 and equals $\phi_{PB} \times \beta_{i+1} \times BS \times \alpha$ and F_A is the adult fecundity and equals $\phi_{AD} \times \alpha \times BS$. G_i is the probability of surviving and stay non-breeder from age *i*-1 to *i* and equald $\phi_{juv} \times (1-\beta_{i+1})$. M_i is the probability of surviving and maturing from age *i*-1 to *i* and was $\phi_{PB} \times \beta_{i+1}$. β_i is the age-specific breeding probability for age *i* ($\beta_1=0.004$, $\beta_2=0.025$, $\beta_3=0.252$, $\beta_4=0.457$, $\beta_5=0.438$) and α is the sex ratio ($\alpha=0.5$). According to Doherty et al, 2004.

Appendix 5



Predation of a chick of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*) in nest by a Barn owl (*Tyto alba*)



Predation of a unattended egg of red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*), by rats (*Rattus rattus*)



Disturbance of an adult of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus europae*) by a pied crow (*Corvus albus*) (picture 1 and 2) in order to try to enter in the nest (last picture)

Appendix 6 : Daily Survival Rate (DSR) analysis for 128 nests of red-tailed tropicbirds

Model	AIC	Δ AIC	Weight	Deviance
DSR (age)	544.23	0	1	540.23
DSR (constant)	623.51	79.28	0	621.51

Appendix 7: Breeding success of tropicbird populations on different sites with different status of conservation.

Site	Species	Alien predators	Breeding success	Authors
Peña Blanca Island, Mexico	<i>Ph.aethereus</i>	None	0.77 to 0.57	Hernandez et al, 2018
South and south-west Caribbean Netherland	<i>Ph.aethereus</i>	Feral cats	0	Boeken, 2018
Old Booby Hill, Caribbean Netherland	<i>Ph.aethereus</i>	None	0.65	Boeken, 2018
O'ahu, Hawai'i	<i>Ph.rubricauda</i>	Mongoose and rats (but control)	0.59 ± 0.04	Vanderwerf & Young, 2014
Bermuda (2013-2015)	<i>Ph. lepturus catesbyi</i>	Rats	0.39±0.13	Mejias, 2017
Aride	<i>Ph. lepturus</i>	None	0.33±0.08	Ramos et al 2005
Cousin	<i>Ph.lepturus</i>	None	0.36	Phillips, 1985
Ascension	<i>Ph. lepturus</i>	Cats and rats	0.30	Stonehouse, 1962

2.2. Spatial distribution and population dynamics of the white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) in Mayotte

Article en préparation pour être soumis dans Journal Of Field Ornithology

SAUNIER Merlène¹, SOULAIMANA-MATTOIR Yahaïa¹, FERRARI Thomas², DICQUE Gabrielle², ORLOWSKI Sabine^{1,2}, BUREAU Sophie¹, JAEGER Audrey¹, JAQUEMET Sébastien¹, BARBRAUD Christophe³, LE CORRE Matthieu¹

¹ UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, IRD, CNRS, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France.

² GEPOMAY (Groupe d'Etudes et de Protection des Oiseaux de MAYotte) 4 Impasse Tropina-Miréréni, 97680 Tsingoni, Mayotte, France.

³CEBC, UMR7372, CNRS/Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

ABSTRACT

The white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) is a species of seabird widely distributed within the tropical belt, found in the Indian, Atlantic, and Pacific Oceans. In spite of its wide distribution, the demography of this species is poorly studied. The first goal of our study was to estimate the demographic parameters of the white-tailed tropicbird population of a remote uninhabited islet of the archipelago of Mayotte (Western Indian Ocean) using a capture-recapture (CR) method, with banding data obtained from 2011 to 2020. The second goal was to establish a standardized monitoring protocol at the scale of the entire archipelago of Mayotte to map the species' distribution within the archipelago. Our study has enabled us to estimate that the White-tailed Tropicbirds of Mayotte are reproducing in 25 different breeding sites, primarily to the east of Mayotte. We propose to maintain this long-term monitoring to study the population trend of the White-tailed Tropicbirds in the archipelago. One of these sites, monitored by CMR, has revealed that the survival rate of adults is approximately 0.92 ± 0.04 , and they reproduce approximately every 8.3 to 10 months. It is noteworthy that the estimated number of breeding individuals, based on CR data from 2012 to 2020, has slightly increased

(from 191 in 2012 to 224 in 2020). This increase is surprising, considering the presence of rats on the island. It is probably due to the fact that the Mayotte colonies are highly interconnected, allowing individuals from other colonies to recruit within Pouhou.

Key-words : white-tailed tropicbirds, population dynamics, seabird, Mayotte

RÉSUMÉ

Le paille en queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*) est une espèce d'oiseaux marins largement répandue au sein de la ceinture tropicale, dans l'océan Indien, l'Atlantique et le Pacifique. Cependant, leur démographie est très peu étudiée. Le premier objectif de notre étude est d'estimer les premiers paramètres démographiques de la population de pailles en queue à brins blancs de Pouhou (Mayotte, France) à l'aide d'un suivi par capture-marquage-recapture de 2011 à 2020. Le second objectif est de mettre en place un protocole de suivi standardisé à Mayotte afin de cartographier la distribution de l'espèce au sein de l'archipel. Notre étude a permis d'estimer que les pailles en queue de Mayotte se reproduisaient dans 25 sites de reproduction différents, principalement à l'est de Mayotte. Nous proposons de maintenir ce suivi sur le long terme afin d'étudier la tendance de la population de pailles en queue de l'archipel. L'un de ces sites, suivi par CMR, a permis d'établir que la survie des adultes était d'environ $0,92 \pm 0,04$ et qu'ils se reproduisaient environ tous les 8,3 à 10 mois. Il est à noter que le nombre d'individus reproducteurs estimés grâce aux données de CMR entre 2012 et 2020 a légèrement augmenté, passant de 191 en 2012 à 224 en 2020. Cette augmentation est surprenante étant donné la présence de rats sur l'îlot. Elle est probablement due au fait que les colonies de Mayotte sont très connectées les unes aux autres, permettant à des individus d'autres colonies de recruter au sein de Pouhou.

Mots-clés : pailles en queue à brins blancs, dynamique des populations, oiseaux marins, Mayotte

2.2.1. INTRODUCTION

Tropical seabirds are a remarkable group of species, comprising 93 species, which accounts for approximately one third of the world's seabird diversity (Schreiber and Burger 2001). However, despite this significant diversity, tropical seabirds remain understudied in contrast to their temperate and polar counterparts. Notably, the demographic characteristics of tropical seabirds have received less attention (adult survival published for only 25 tropical populations), which is unfortunate given that understanding demographic processes is essential for understanding the ecological dynamics of these species and for assessing the impact of various threats on their populations.

Of the diverse tropical seabirds, the white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*, WTTB) has received limited research attention. The species breed across the tropical Pacific, Indian, and Atlantic oceans (del Hoyo et al. 1994; Pyle and Pyle 2017; Lee and Walsh-McGee 2020). In the Western Indian Ocean, WTTB breed in Europa (Le Corre and Jouventin 1997), Seychelles (Burt et al. 2021a), Madagascar (Le Corre et al. 2022), Réunion Island (Barré et al. 1996), Mayotte (Rocamora and Said 2005), Mauritius (Temple 1976), Saint Brandon (Staub 1976) and the Comoro Archipelago . They breed in loose colonies, or in isolated pairs (Rocamora 2004; Burt et al. 2021b), sometimes situated in remote cliffs or islands. Their breeding cycle duration, i.e the time elapsed between two breeding events of an individuals, is (sta 1984) about nine months (Phillips 1987; Catry et al. 2009). Furthermore, breeding pairs are not synchronous within a colony and individuals are observed as breeders all year round (Catry et al. 2009; Burt et al. 2021). The loose dispersion of the breeding pairs, the inaccessibility of most nests (in vertical cliffs), the year-round breeding cycle, and its favorable conservation status (Least Concern (IUCN 2019b)), have collectively contributed to a lack of interest for this species and a lack of monitoring data. Among the nine studies published on the demography of the WTTB worldwide, seven of them estimated only breeding success as it the less time-consuming demographic rate to study (Ramos et al. 2005; Leal et al. 2016; Burt et al. 2021b; Saunier et al. 2022; Fayet et al. 2023; Schaffner). Two of them estimated the breeding cycle duration (Phillips 1987; Catry et al. 2009) and only one of them estimated survival (Catry et al. 2009).

Most studies confirm the vulnerability of the species to egg and chick predation by black rats (*Rattus rattus*) (in Seychelles, Burt et al. 2021 ; and Europa, Saunier et al. 2022), extreme fruiting events of *Pisonia grandis* (the extremely sticky flowers of this native tree cause occasional massive mortality of many seabirds including WTTB, causing additional adult mortality in Aride, Seychelles, Catry et al. 2009), collisions with infrastructure (in Bermuda,

Dobson and Madeiros 2009; in Réunion Island, Bataille and Saliba 2022), breeding habitat destruction (in Bermuda, Dobson and Madeiros 2009) and poaching (in Madagascar, Le Corre et al. 2022). In Europa and in Seychelles, population are declining (Catry et al 2009; Burt et al. 2021; Saunier et al. 2022) while elsewhere in the western Indian ocean their trend is unknown.

Mayotte (12° 50' S, 45° 10' E) is a French archipelago of 21 uninhabited islands and 3 inhabited islands. The WTTB is the only seabird species breeding in the archipelago (Rocamora and Said 2005). In the archipelago, WTTB is threatened by black rats, which are widespread over the archipelago (GEPOMAY communication; Groupe d'Etude et de Protection des Oiseaux de MAYotte; in english Mayotte bird study and protection group). The human population has been rising sharply in recent years, with an annual increase of 3.8% between 2012 and 2017 (INSEE 2023). WTTB can also face indirect threats due to the recent surge in the human population, which inevitably results in an expansion of infrastructure, heightened collision risks, and breeding habitat loss.

The first goal of this study is to investigate the demography and the phenology of WTTB in Mayotte to fill the knowledge gap. To achieve this, we used capture-recapture (CR) data collected on Pouhou Islet, located in the eastern lagoon of Mayotte. The second objective is to map the breeding sites of WTTB within the archipelago and establish an appropriate and replicable monitoring protocol for these breeding sites. The aim is to be able to continue this monitoring in the future to detect if the colonies are increasing, stable, or decreasing.

2.2.2. METHOD

2.2.2.1. Study species

WTTB is a diurnal species, exhibiting high levels of activity in flight around its breeding colony (Roberts 2012). This behavior is particularly evident during courtship displays, prospecting flights, and the frequent commuting flights between the sea for feeding, incubating their eggs, and feeding their chicks. WTTB lay only one egg per breeding attempt. However, in the event of early breeding failure, the egg may be replaced (Phillips 1987). The incubation period lasts around 41 days (Roberts 2012), while the rearing phase lasts 67 to 89 days (Phillips 1987). The incubation shifts last approximately 5.3 ± 2.9 days in Mayotte (Salime and Moissuli 2013). During the chick-rearing, both parents visit the nest daily or every two days to feed the chick.

2.2.2.2. Distribution and relative size of the WTTB colonies in Mayotte

This section has two objectives. The first one is to set up a standardized protocol for monitoring the WTTB population in Mayotte. The second one is to apply this protocol during a year in order to map the distribution of breeding sites in the archipelago and estimate their relative abundance.

2.2.2.2.1. Standardized protocol setting

WTTB are very active in flight over their breeding sites. Moreover, in Mayotte, they breed on sites that are difficult to access, such as steep cliffs or isolated islands. We therefore favored counting individuals in flight as a proxy for relative colony size (as suggested in Sutherland et al. 2004; Delany 2010).

Monitoring consisted of counting the number of individuals observed flying over potential breeding sites from a fixed point. The sites of Grande Terre and Petite Terre were surveyed using binoculars (Kite Forster 10x42) from a point located opposite the sites. Monitoring of the islets was carried out using a spotting scope (Kite KSP 80 HD) from the coasts of either Petite Terre or Grande Terre, depending on which was closest. We assumed that the birds observed over these sites were either breeding there or will try to breed there soon.

To establish a rigorous monitoring program, the optimal timing and duration of for conducting these observations was estimated. For this, two well-known WTTB breeding sites (Moya and Titi Moya¹, on Petite-Terre, see Figure 22) were chosen. Observations were made between 5:30 am and 6:30 pm, i.e. between sunrise and sunset, by one observer during two consecutive days (5 February and 6 February 2015). Every 10 minutes, and during one minute, the number of individuals observed above the two colonies was noted by each of the observers. This allows to identify the period of day when WTTB are most active in the vicinity of the colonies, and thus to fix the most relevant time for conducting monitoring.

To estimate the time required for the most exhaustive monitoring possible, at the start of the peak activity period (see **Results-Standardized protocol setting**), the number of individuals flying was counted over the colonies every 5 minutes during 70 minutes. We considered that when the cumulative number of individuals observed reached an asymptote, this meant that the monitoring time was long enough to be representative of the size of the colony.

2.2.2.2. Implementation of the monitoring protocol at the scale of the entire archipelago

Between February and May 2015, a survey was conducted on as many potential WTTB breeding sites as possible. These sites were identified based on earlier observation made by GEPOMAY, Louette (1999), Clément (2008) and Rocamora (2004). Other coastal cliffs were surveyed as this habitat is known to be favorable for breeding WTTB. At each site one or two observers noted and counted all the WTTB flying or displaying. All observations were made between 11:00 and 14:30 as this time of the day correspond to the peak of activity (see Result Section) and lasted 40 minutes as this duration is the time needed to reach a plateau of the cumulated number of WTTB observed (see Results section)

2.2.2.3. Capture-recapture analysis and estimates of demographic rate at Pouhou

2.2.2.3.1. Study site and field work

In Mayotte the WTTB breed in inaccessible vertical cliffs and on a few remote islets of the lagoon. A detailed study of a colony is impossible on the cliff, that is why Pouhou island was selected to implement a long-term study of the species including and exhaustive monitoring of all the nests and banding operations of adults and chicks.

At the discovery of Pouhou, in 2004, brown rats (*Rattus rattus*) were present on the islet (Rocamora 2004). These rats potentially have a significant negative impact on the reproduction of white-tailed tropicbirds at Pouhou, as observed at Ascension (Stonehouse 2008) and Europa (Saunier et al. 2022). Despite numerous rat control efforts since 2005 (Figure 19), the island is still invaded by rats. It's possible that the rat control efforts in 2005 and 2009 were not efficient, and the rats observed later might actually be rats that survived those control attempts or their descendants who were not previously observed due to a low number of missions on the islet. However, many missions were conducted between 2012 and 2016, and no rats were observed until 2015, suggesting that rats were really absent during this period. However, in 2016, rats were observed on the island (Orlowski 2016). It is likely that this recolonization occurred naturally through swimming, for example from Pengoua, which is only 1.3 km away from

Pouhou knowing that rats can cover long distances. For instance, brown rats can swim up to 2 km in calm conditions (Clout and Russell 2006).

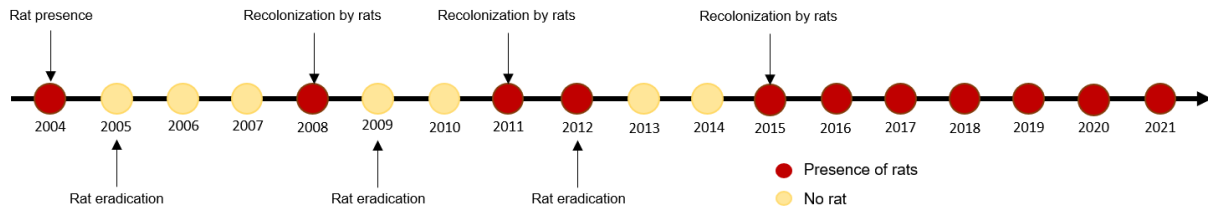


Figure 19 : Story of rat eradication and reinvasion in Pouhou islet, Mayotte

Initially, our objectives were to study the impact of rats on the breeding success of white-tailed tropicbirds in Pouhou (as in (Saunier et al. 2022; Fayet et al. 2023)). However, due to the national measures taken during the COVID-19 pandemic, which restricted travel, this objective could not be achieved as it was impossible to access the breeding site enough times to be able to monitor the nests during all their breeding period.

From January 2011 to November 2020, 16 CR sessions were conducted in Pouhou (one in 2011, four in 2012, three in 2013, three in 2014, one in 2016 and three in 2020). Each field visit lasted one to five consecutive days. During all field visits, nest sites were searched, tagged in the field with numbered metal plates and georeferenced. The content of each nest was described (empty, adult on an egg or a on a chick, chick alone, adult in an empty nest). All accessible adults were captured and banded. The number of the band of all birds already banded was noted. Chicks older than 20 days (wing length of 60 mm) were also banded. Newly captured adults were measured (tarsus length, bill length, and wing length) and weighed. Already banded adults were just weighted at each recapture. CR data was used to estimate adult survival rate, age at first breeding, individual breeding frequency and colony size.

2.2.2.3.2. Breeding phenology

During three consecutive years (2012, 2013 and 2014), eleven field sessions were conducted to investigate the breeding phenology. Additionally, the number of laying per month was estimated across these three successive years. Thanks to chick wing length and a growth curve obtained for WTTBs in Cousin Island, which share genetic and morphological similarities with

those in Mayotte (Humeau et al. 2020), age of each chick and the corresponding laying date has been calculated. This inference was based on an incubation period of 41 days.

2.2.2.3.3. Individual breeding frequency

Ideally, we wanted to estimate the individual reproductive frequency by capturing individuals twice consecutively on chicks of known age (determined through wing measurements). However only four individuals respect this criterion. That is why we also estimated this parameter using a second method. We examined individuals captured while incubating multiple times between 2011 and 2020. For each egg, we derived three potential laying dates: an early date, a mean date, and a late date. The early date ($Date_{early}$) was calculated under the assumption that the egg was about to hatch when the nest was controlled and had consequently been laid 41 days earlier (the incubation period). The mean date ($Date_{mean}$) was determined by considering that the egg had been laid 20 days before the date of nest control. Lastly, the late date ($Date_{late}$) was established assuming the egg had been laid just before the nest control.

By juxtaposing these potential laying dates, we computed the minimum (TIB_{min}), mean (TIB_{mean}), and maximum (TIB_{max}) time intervals between two layings using equations (4), (5), and (6), respectively. In these equations, "n" corresponds to the date of first observed laying, while "n+1" to the date of the subsequent spawning. The other parameters are described above.

$$(4) \quad TIB_{min} = Date_{early(n+1)} - Date_{late(n)}$$

$$(5) \quad TIB_{max} = Date_{late(n+1)} - Date_{early(n)}$$

$$(6) \quad TIB_{mean} = Date_{mean(n+1)} - Date_{mean(n)}$$

The medians of these TIB values will be regarded as an approximate measure of individual breeding frequency for WTTB in Pouhou.

2.2.2.3.4. Survival rate and colony size

CR data was used to build Robust-Design models (Pollock 1982) for years with at least three secondary occasions, corresponding to one field visit. These models allow to estimate adult survival and number of adults in the colony. We assume that all individuals captured and identified as adults are sexually mature, as immature individuals can be distinguished by the

presence of dots on the back of their heads and they are never observed at the colonies. The Goodness Of Fit (GOF) of the dataset has been tested by grouping the secondary occasions per year to form Cormack-Jolly-Seber-like encounters histories (as in Chan and Karczmarski 2017; Van Manen et al. 2019) and running all four GOF tests with the package R2ucare (Gimenez et al. 2018b) on R (R Core Team 2019), by considering a significance threshold set at 0.05. GOF tests were not significant, indicating no transience and no trap dependence (Appendix 1).

Different models were built to estimate adult survival and the colony size with MARK software (White and Burnham 1999). Different models were tested in which the survival rate (ϕ), temporary emigration (γ''), the probability of remaining outside the colony (γ'), and the capture probability (p) during secondary and primary occasions were configured with different settings (constant "(.)" or time-varying "(t)"). The best model is considered to be the model with the lowest AIC (Burnham and Anderson 2002).

2.2.2.3.5. Preliminary estimates of age at first breeding

Chicks were also banded to estimate juvenile survival rate and age at first breeding but only four of them have been controlled so far. Thus, we did not estimate immature survival with CR analysis but used these recovery data for a preliminary estimate of age at first breeding.

2.2.3. RESULTS

2.2.3.1. Distribution of the WTTB colonies in Mayotte

2.2.3.1.1. Standardized protocol setting

The number of birds in flight increased from 0 at sunrise to 8 at 10 am and then fluctuated between 4 and 10 from 10 am and 2.30 pm, before declining to 0 at sunset (Figure 20).

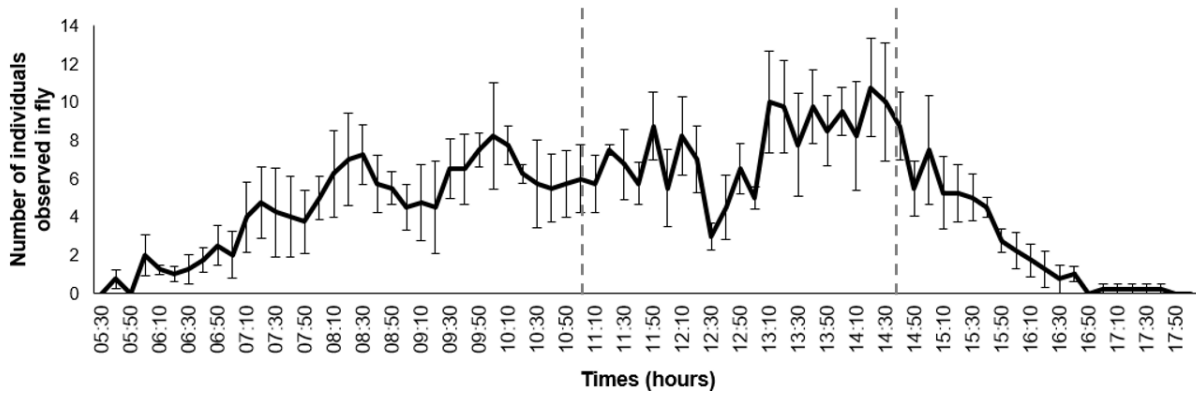


Figure 20 : Number of white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) observed in flight in Titi Moya and Moya 1 (Sum) averaged over observations on the 5th and 6th of February (error bars represent the standard deviation between the two days and the two sites).

Based on the results of the peak activity analysis, we determined that the optimal monitoring period is from 11 am to 12.10 pm. Therefore, we conducted this monitoring to estimate the best duration for counting during this specific time frame. The count of individuals observed in flight comprises three distinct asymptotic phases: one occurring between 10 and 20 minutes, another between 25 and 35 minutes, and a final one between 40 and 70 minutes (Figure 21). The last asymptote means that the optimum monitoring time is 40 minutes.

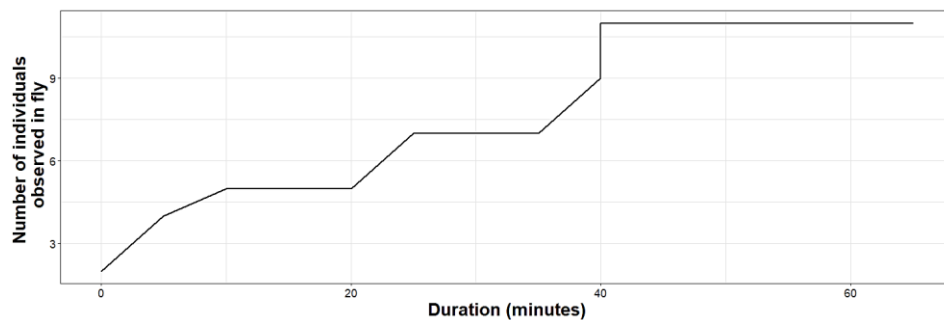


Figure 21 : Number of white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) observed in fly according to monitoring duration (in minute) between 11 am and 12.10 pm at Titi Moya

2.2.3.1.2. Implementation of the protocol on the scale of the entire archipelago

A total of 38 potential favorable breeding sites were surveyed in the archipelago, including 11 new sites and 27 sites which were known to host breeding WTTB (Figure 22). WTTB were observed at 25 of them (66%). On average 4 ± 3.9 individuals were observed flying over

breeding sites. More than 10 individuals (10.33 ± 1.15) were observed at Titi Moya. At the maximum, up to 13 and 12 individuals were observed at Moya1 and on the extern cliff of Dziani Dzaha respectively (Figure 22 and Figure 23).

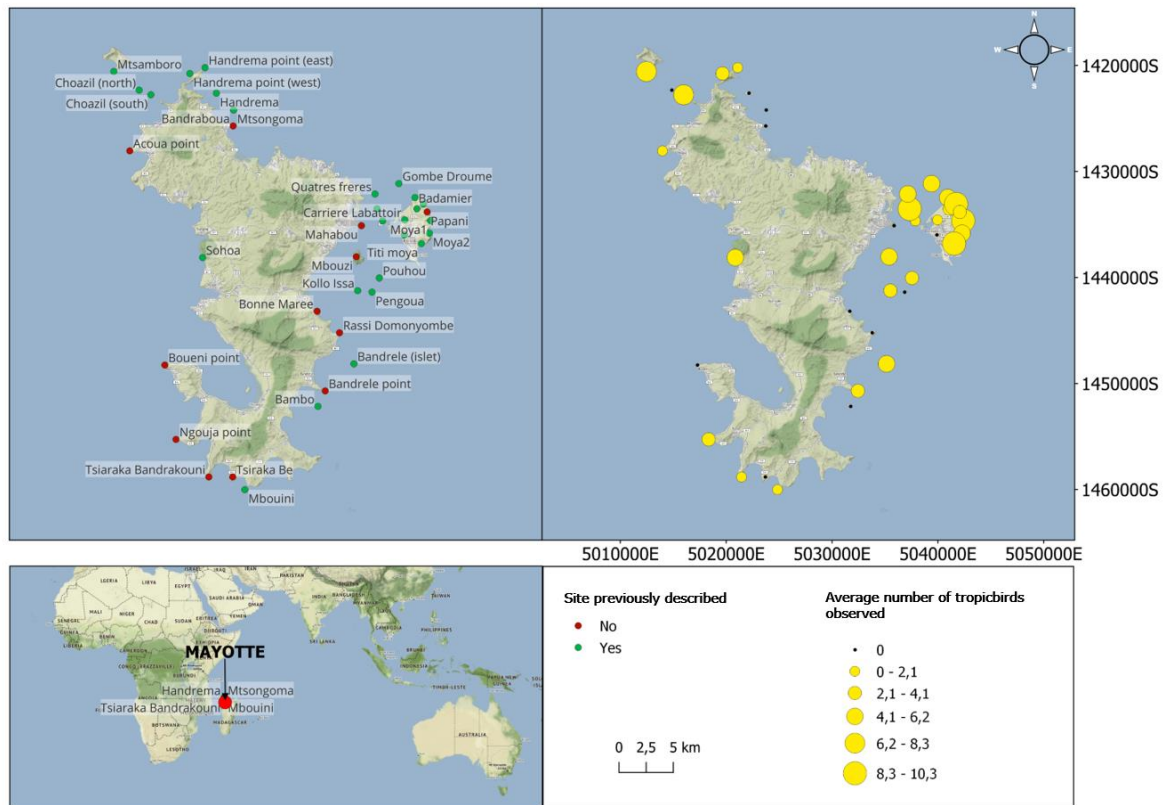


Figure 22 : Spatial distribution of the white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) observed in fly during 40 minutes in Mayotte. The number is averaged over the months when several missions have been carried out in different months on the same site.

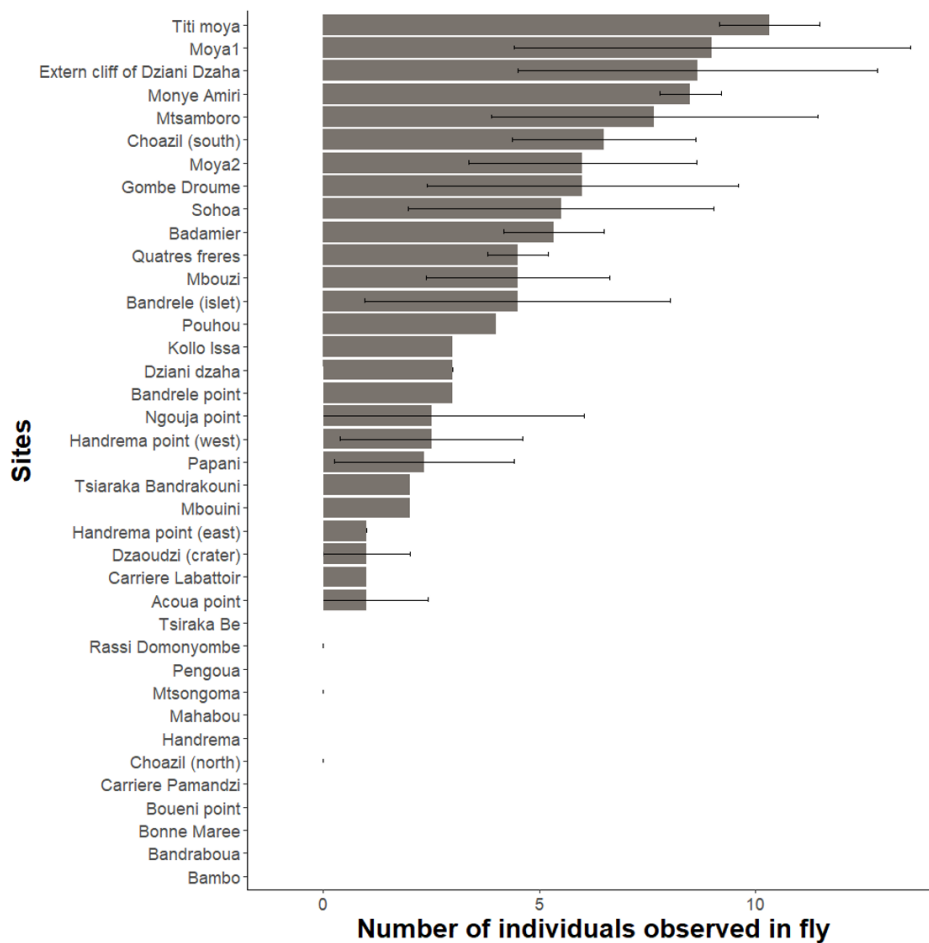


Figure 23 : Number of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) observed in fly during 40 minutes in different sites of Mayotte. Bar correspond to the number of individuals observed when only one monitoring was done or the mean if several monitoring were performed. The error bar corresponds to the standard deviation in the case of multiple monitoring

2.2.3.2. Monitoring of Pouhou islet

Between 2011 and 2020, 27.1 ± 5.1 active nests were observed (4 to 38 per session). The number of active nests does not appear to follow any specific pattern of increase or decrease (Figure 24).

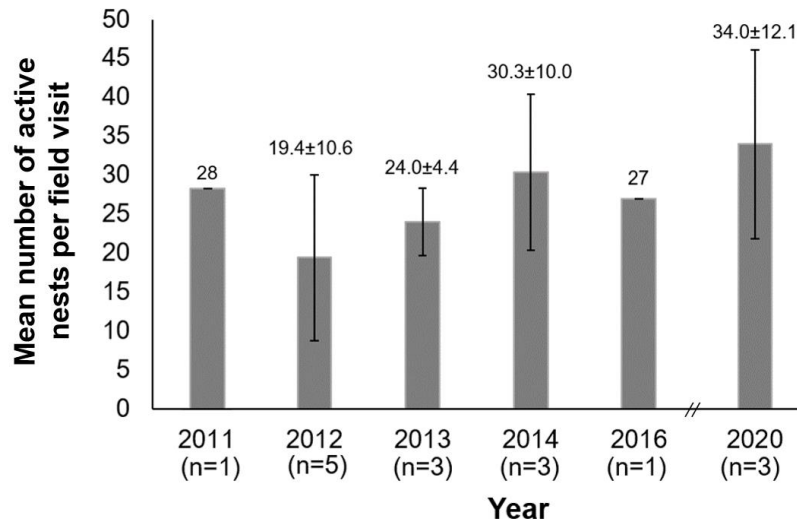


Figure 24 : Average number of white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) active nests observed per year. N correspond to the number of visits per year.

Here, we considered only the years 2012, 2013, 2014 and 2020, as at least 3 field missions took place during these years (5 in 2012 and 3 in the other years). A total of 206 adults were caught and banded during these sessions. 96 of them (46.6%) were subsequently controlled at least once (see Figure 25 for more detail).

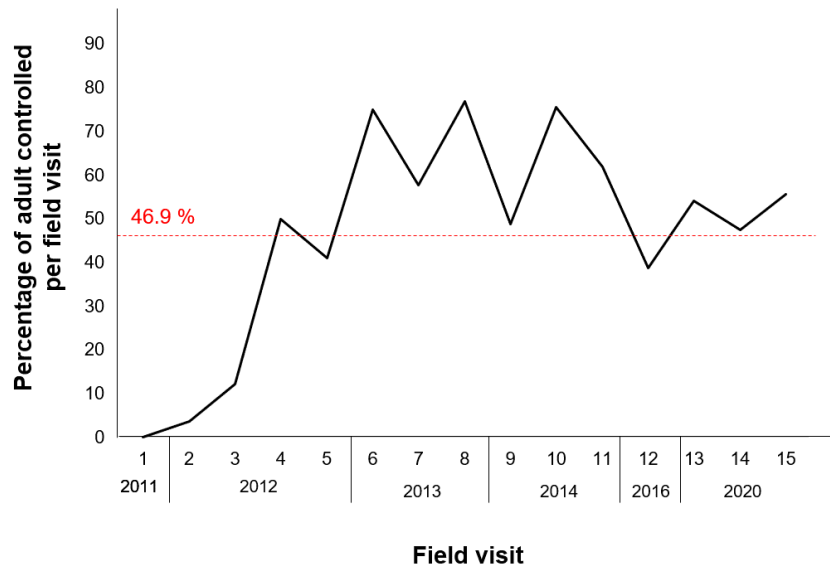


Figure 25 : Percentage of adult of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) resighted at least one time in Pouhou. The red line correspond to the mean over the years.

2.2.3.2.1. Breeding phenology

Using the calculated age of measured chicks, we estimated the laying dates of 78 breeding attempts which occurred in 2012 (31), 2013 (21) and 2014 (26). WTTB seem to breed all year round. Two egg-laying peaks were observed in April and October 2012, while few eggs were laid in September 2012 and 2014 (Figure 26a). The phenology demonstrated by the reproductive statuses of captured individuals is more contrasting and only highlights that individuals seem to lay all year round (Figure 26b).

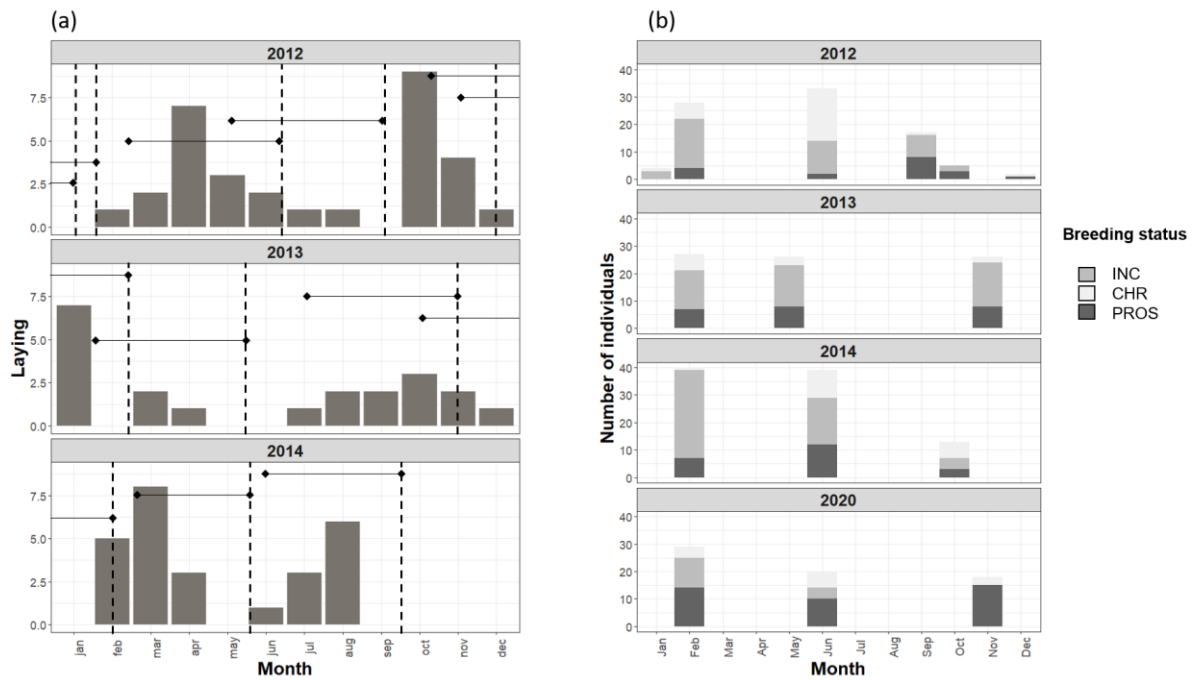


Figure 26 : Breeding phenology of the white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) at Pouhou islet. (a) Number of egg-laying estimated per month according to wing length of 78 chicks. The vertical dotted lines represent the missions. The horizontal black lines represent the scope of missions to detect egg laying (i.e. incubation duration + mean rearing duration (80days)). (b) Breeding status of captured individuals : INC = Incubation, CHR = Chick rearing, PROPS = Prospecting (non-breeder at the date of capture).

2.2.3.2.2. Survival rate and colony size

In order to estimate the adult survival and number of adults at Pouhou, we considered only the years 2012, 2013, 2014 and 2020, as at least 3 field missions took place these years (5 in 2012 and 3 in the other years), allowing us to perform a Robust Design analysis with the CR data. A total of 206 adults were caught and banded during these sessions. 96 of them (46.6%) were subsequently controlled at least once (see Appendix 8 for more detail). One of the best models considers survival, the probability of temporary emigration, and the probability that individuals remain outside the colony as constant. The capture probability varies over time for both primary and secondary occasions. The other selected model has the same configuration, except for the probability of remaining outside the colony, which varies over time (Appendix 2). The colony size and adult survival rate has been estimated for each of 4 years by averaging these two models. Estimated adult survival is 0.92 ± 0.04 . The colony size was 191 ± 22 individuals in 2012, 126 ± 14 individuals in 2013, 205 ± 23 in 2014 and 223 ± 59 in 2020 (Table 8).

Table 8 : Adult survival rate (ϕ) and number of adults (N) of the the white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) of Pouhou in 2012, 2013, 2014 and 2020 estimated by robust-design analyses and using model averaging. The temporary emigration is noted γ' , the probability of remaining outside the colony is γ , the capture probability during secondary occasions and during primary occasions is p. “(.)” means that the parameter is constant and “(t)” time varying. P(t/t) means that both primary and secondary occasions vary with time, p(t/.) means that only primary occasions vary with time.

Demographic rate	$\phi(\cdot)p(t/t) \gamma'(\cdot) \gamma(\cdot)$	$\phi(\cdot)p(t/t) \gamma'(\cdot) \gamma(t)$	Model Averaging
ϕ	0.92 0.04	0.92 0.04	0.92 0.04
N 2012	191 22	191 22	191 22
N 2013	126 14	124 14	126 14
N 2014	205 23	204 22	205 23
N 2020	223 59	221 57	223 59
AICc weight	0.72754	0.27246	

2.2.3.2.3. Preliminary estimates of age at first breeding and individual breeding frequency

Since 2011, 67 individuals were banded as chicks but only 4 of them (6%) have been subsequently observed as breeders on Pouhou. Two bred at around three and a half, one at six and a half and another at eight and a half (

Table 9). This suggests that, in Pouhou, WTTB breed for the first time at approximately three and a half years old.

A total of 38 adults were caught breeding several times and 53 successive breeding events were studied. Considering that for each time interval between two reproductions, an average, minimum, and maximum interval has been calculated, a total of 159 (53*3) intervals have been estimated.

Twenty-eight breeding events (18%) were detected less than 4 months apart. Given that a breeding season lasts approximately 4 months (incubation + rearing) and breeding adult need some time to restore their body condition between two breeding events, these observations

suggest that these breeders failed and did a replacement clutch. These replacement clutches were removed from the analyses. Similarly, when two clutches were estimated to be more than 20 months apart, we considered that this was due to missed capture(s) during one or two cycles. These data were therefore also deleted (n=32). The median interval between two breeding events varies between 9 and 10 months depending on the TIB (n=99; Figure 27).

Table 9 : Summary of age at first observed breeding for white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) in Pouhou. ¹ incubating since the day of banding as the nest was empty the previous day. ² early and late dates of laying were estimated by considering that the eggs have hatched just after the discovered (earliest date of laying) and that the eggs were lay the day of the discovery (latest date of laying) respectively. ³ date of laying was estimated by estimating the age of the chick through the measure of itse wing length.

Individual	Date of banding as a chick	Date of hatching	Date of first control as a breeder	Breeding status	Date of laying	Age at first observed breeding
GE46242	02/03/2011	05/01/2011	05/06/2014	Incubating	05/06/2014	42 months
GE53945	02/06/2014	07/05/2014	12/10/2017	Incubating	02/09/2017 - 12/10/2017 ²	40.5 to 41.8 months
GE41744	11/02/2014	08/01/2014	30/06/2020	Incubating	21/05/2020 - 30/06/2020 ²	75.5 to 78.8 months
GE46296	18/06/2012	12/04/2012	18/11/2020	Chick rearing	01/09/2020 ³	104.7 months

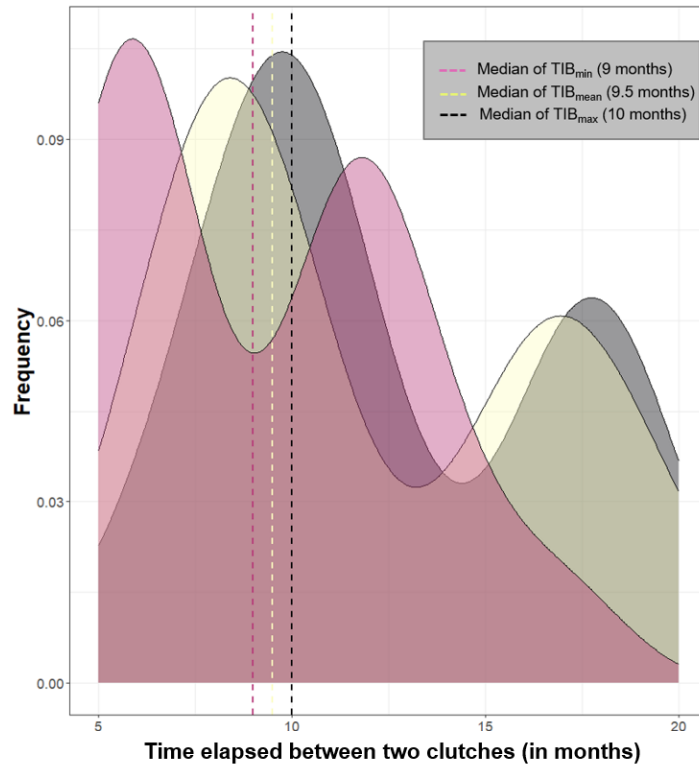


Figure 27 : Time elapsed between two clutches of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) estimates at Pouhou. Pink curve is the minimum time interval between two clutches, yellow the mean time interval and grey the maximum time interval.

Table 10 : Time elapsed between two clutches of white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) estimates at Pouhou.

Individual	Date of chick measurements	Wing length of chick	Age (days)	Date of hatching	Date of laying	Time elapsed between the two breeding events (months)
FS75918	03/03/2011	21.8	4.8	26/02/2011	16/01/2011	15.6
	19/06/2012	31.7	10.5	08/06/2012	28/04/2012	
FS77988	19/06/2012	34.8	12.3	06/06/2012	26/04/2012	8.5
	23/02/2013	22	4.9	18/02/2013	08/01/2013	
GE53864	18/06/2012	20.7	4.2	13/06/2012	03/05/2012	8.3
	22/02/2013	19.7	3.6	18/02/2013	08/01/2013	
GE53922	22/02/2013	268	74.0	10/12/2012	30/10/2012	17.8
	02/06/2014	22.4	5.2	27/05/2014	16/04/2014	

2.2.4. DISCUSSION

The methodology developed in this study has enabled us to localized white-tailed tropicbird breeding sites around Mayotte and has provided an abundance index for this species in the archipelago. The survey has to be conducted between 10 am and 2:30 pm and during 40 minutes to be efficient. However, the number of individuals observed in flight is significantly lower than the number of breeders, as detailed in the following part. Nevertheless, conducting this monitoring over the years would allow to study the temporal population trend of white-tailed tropicbirds on Mayotte. This method is efficient in terms of both time and money, as it identified 38 potential sites in just four months and with only two observers. This methodology is suitable for archipelagos and large islands and can be adapted for other study cases to enhance our knowledge of the species.

2.2.4.1. Distribution and abundance of the white-tailed tropicbirds in Mayotte archipelago

WTTB breed at a minimum of 25 sites all around Mayotte, but primarily in the eastern part of the archipelago. Over 40% of individuals observed in flight were observed along the cliffs of Petite-Terre. This highlights that these cliffs are particularly favorable for the breeding of the species, primarily due to the presence of numerous vertical cavities spanning over 50 meters in height. Furthermore, these cliffs are sparsely vegetated, making it easier to access the cavities (Appendix 9).

Population size estimates using counts on flying birds highly underestimate the actual number of individuals breeding at the studied sites. For comparison, in the year 2015, only 4 individuals were observed in flight on Pouhou, while 30 ± 10 active nests (equivalent to 60 ± 20 adult individuals) were observed in 2014, and 27 (equivalent to 54 individuals) in 2016 through field visits. Furthermore, in 2014, data analysis from capture-recapture studies suggested that 205 ± 23 adults visited the Pouhou colony during that year. The discrepancy can be explained by the fact that visual counting methods only account for a tiny poportion of the population since they do not consider breeding individuals that remain at the nest. In this study, the counts of flying individuals on Pouhou were conducted using a spotting scope from Petite-Terre, at a distance of more than 3.5 kilometers. Given the distance between the observation point and the colony, it is likely that not all seabirds that actually flew over Pouhou were observed.

The number of active nests observed during a field visit is lower than the number of breeders estimates via the Robust-Design method. This highlights the significant asynchrony of the individuals for breeding. WTTB are breeding all year round on Pouhou (as in other population in Seychelles Burt et al 2021) even if two laying peaks are observed in April and October, which still requires further detailed study. This implies that there is significantly more breeders during a whole year than can be observed during only one field visit.

2.2.4.2. White-tailed tropicbird demography on Pouhou islet

The time between two breeding attempts is 9 to 10 months, suggesting an individual breeding frequency of 1.20 to 1.33 breeding attempt per year, which is in line with the individual breeding frequency observed at Cousin (Phillips 1987). It is noteworthy that 19% of the estimated individual reproduction frequencies here exceed 20 months. Initially, we suggested that this was due to the mis-capture of individuals between the two observed reproductive events. However, it could also indicate that some individuals take a sabbatical year and do not exclusively reproduce every year as observed on several seabird (Kazama et al. 2013 ; Weimerskirch et al. 2015) but never on tropicbirds.

Two individuals banded as chicks, returned to breed at 40 and 42 months (eg 3.3 to 3.5 years old). The two other recruitment observations are late (at about 6 to 8 years old) and are likely explained by the fact that these individuals were not recaptured earlier, rather than by the fact that they are reproducing for the first time so late. At Aride, the youngest individual observed breeding was 32 months old (Catry et al. 2009). Only 6 individuals banded as chicks (7% of banded chicks) were identified as adults at Aride, and 4 at Pouhou (6% of banded chicks of banded chicks before 2020 knowing that the chicks banded in 2020 could'nt be captured after). There is thus insufficient robust data to definitively establish whether this recruitment occurs earlier at Aride. This low percentage of identified recruiting individuals can be explained by three main hypotheses, here presented by probability order. Firstly, the low observed recruitment could be explained by the few number of field visits and their short duration (1 to 5 days per field visitd and only 1 to 3 field visit per year, with some years without any field visit). Secondly, individuals may exhibit philopatry at the archipelago level rather than the island level. Since CR monitoring occurs at only one site, it may be possible that chicks banded on this island recruit on others and remain unobserved. Thirdly, this low recruitment rate could

result from unidentified threats at sea, which might reduce immature survival rate. This requires further investigation.

This study, along with Catry et al. (2009), represents one of the few attempts to estimate adult survival of WTTB. The estimated adult survival rate in Pouhou (0.92 ± 0.04) is notably higher than that of the Aride population (0.81 ± 0.02), where birds are threatened by *Pisonia* fruiting events leading to an important additive adult mortality (Catry et al. 2009). Adult survival estimate in this study is similar to the adult survival rate of red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) on Johnston Atoll (i.e., 0.92 in non-El Niño years), where local factors do not appear to threaten their survival (Doherty et al. 2004). This suggests that adult WTTB are not impacted by any threats in Pouhou. However, it is important to note that this result is specific to Pouhou and may not accurately represent other WTTB populations in Mayotte. Inhabited islands are potentially susceptible to threats to their breeding sites, such as infrastructure-related collisions near nesting sites, predation by cats, absent in Pouhou or nest site disturbance or poaching. Breeding locations on Petite Terre and Grande Terre are inaccessible, precluding the possibility of carrying out CR monitoring there.

2.2.4.3. Perspectives

WTTB are likely to be affected by the anthropogenic threats mentioned earlier. Therefore, it is crucial to establish long-term population monitoring to assess the demographic trends, whether they are increasing or decreasing, within the colonies. Counting individuals in flight can serve as a proxy for site occupancy, we suggest maintaining these counts over the years. Ideally, it could be relevant to continue linking the three types of monitoring used here (CMR, number of active nests, and count of individuals in flight) for several years to determine if there is a statistical relationship between these three proxies of population size. This relationship could be applied to all the other sites to estimate the number of WTTBs in Mayotte in order to estimate population sizes as a function of the number of individuals observed in flight.

Acknowledgment:

We would like to thank the partners and collaborators who supported and/or participated in this study: GEPOMAY, Conservatoire du Littoral Antenne Océan Indien, les Naturalistes de Mayotte et MBouzi Reserve, DEAL Mayotte, Parc Naturel Marin de Mayotte. We would also

like to thank B. Gineste (ENTROPIE) for his participation in field operations. The first missions to Pouhou (2011 and 2012) were financed by the Pew Environment Group (M. Le Corre's Pew Fellow in Marine Conservation). The missions in 2013 and 2014 were funded by the DEAL of Mayotte. Between 2017 and 2020, the missions were funded through the establishment of the Coastal Birds Observatory of Mayotte, led by GEPOMAY and subsidized by the French Office for Biodiversity (OFB) and the Directorate of Environment, Planning, and Housing (DEAL) of Mayotte. M. Saunier benefited from a PhD grant given by the Region Réunion and the European Social Fund, convention n° 219479, to conduct this study. This study is part of the personal banding program of M. Le Corre (PP616) approved by the Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRPBO). Field work and banding operations were also approved by the DEAL of Mayotte and the Marine Nature Park of Mayotte.

Appendix 8: Modelling adult survival (ϕ), detection probabilities (p), temporary emigration (γ'') and probability of remaining outside the colony (γ') for white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) in Pouhou with Robust-Design model. “t” means time effect and “.” denotes a constant parameter. P(t/t) means that both primary and secondary occasions vary with time, p(t/.) means that only primary occasions vary with time.

Model	AICc	Δ AIC	AICc weight	Number of parameters	Deviance
$\phi(.) p(t/t) \gamma''(.) \gamma'(.)$	1486.75	0.00	0.317	17	1995.70
$\phi(.) p(t/t) \gamma''(.) \gamma'(t)$	1488.71	1.96	0.23	18	1995.45
$\phi(.) p(t/.) \gamma''(.) \gamma'(.)$	1531.90	45.15	0.09	7	2062.32
$\phi(.) p(t/.) \gamma''(t) \gamma'(.)$	1535.36	48.61	0.06	9	2061.58
$\phi(.) p(t/.) \gamma''(.) \gamma'(t)$	1535.36	48.61	0.00	9	2061.58
$\phi(.) p(t/.) \gamma''(t) \gamma'(t)$	1536.21	49.47	0.00	10	2060.32
$\phi(.) p(.) \gamma''(t) \gamma'(.)$	1537.14	50.40	0.00	6	2069.64
$\phi(.) p(.) \gamma''(.) \gamma'(t)$	1538.19	51.44	0.00	5	2072.76
$\phi(.) p(.) \gamma''(t) \gamma'(t)$	1539.22	52.48	0.00	7	2069.64
$\phi(.) p(.) \gamma''(.) \gamma'(.)$	1536.13	49.39	0.00	4	2072.76
$\phi(.) p(t/t) \gamma''(t) \gamma'(t)$	1491.51	4.76	0.00	20	1993.78
$\phi(.) p(t/t) \gamma''(t) \gamma'(.)$	1490.506	3.760	0.00	19	1995.02

Appendix 9 : Picture of the eastern cliff of Petite-Terre (Titi Moya) ©Y. Soulimana-Mattoir





CHAPITRE 3

DEMOGRAPHIE ET CONSERVATION DE TROIS ESPECES DE PROCELLARIDES MENACEES PAR LES PRÉDATEURS INTRODUIITS À LA REUNION

Les conséquences de l'introduction de prédateurs sur la démographie des oiseaux peuvent être dévastatrices, comme décrit dans le Chapitre 2. Les îles anthropisées sont souvent envahies par un cortège de prédateurs introduits, tels que les chats et les rats. À La Réunion, les facteurs anthropiques directs (braconnage, prélèvement des œufs) et l'introduction de prédateurs ont conduit à l'extinction d'au moins 22 espèces d'oiseaux dont 17 endémiques de l'île. Actuellement, six espèces d'oiseaux marins s'y reproduisent, et sont toutes potentiellement menacées par les prédateurs introduits, présents du littoral aux sommets les plus élevés de l'île (Faulquier et al. 2009; Chœur 2021). Dans ce chapitre, nous avons étudié la démographie de trois espèces d'oiseaux marins de La Réunion : les pétrels noirs de Bourbon (*Pseudobulweria aterrima*), les pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) et les puffins du Pacifique (*Ardenna pacifica*). Les deux premières espèces sont endémiques de La Réunion, le premier étant classé en danger critique d'extinction (CR) et le second en danger (EN). Étant donné la taille importante et l'anthropisation de l'île, il est impossible d'y éradiquer les prédateurs introduits. Par conséquent, en réponse à la menace que représentent les chats et les rats pour les oiseaux marins, des mesures de contrôle ont été mises en place sur les colonies de pétrels de Barau et de pétrels noirs de Bourbon. Des cages à chats ont également été déployées sur les colonies de pétrels noirs de Bourbon. Les colonies de puffins du Pacifique, étudiées dans le cadre de cette thèse, se situent dans des zones péri-urbaines, où des rats et de nombreux chats ont été observés (27 chats/km², Chœur et al 2022). Selon l'étude de télémétrie de Chœur et al. 2022, seuls les

chats sauvages visitent l'une des colonies de puffins du Pacifique. Les chats domestiques (c'est-à-dire appartenant à quelqu'un) ne s'éloignent pas de leurs maisons et ne fréquentent pas les colonies de puffins. Le contrôle des chats aux abords et au sein de cette colonie ne représente donc pas une menace pour les chats domestiques. Des opérations de contrôle ont donc pu être menées par l'AVE2M (Association pour la Valorisation de l'Entre-Deux Monde) durant trois saisons. Cependant, les chats abandonnés et issus de portées non désirées ont rapidement repeuplé la colonie, revenant environ trois mois après les opérations de contrôle (Chœur et al 2022).

Le premier objectif de ce chapitre était de quantifier l'impact des prédateurs introduits sur la viabilité des colonies de puffins du Pacifique en zone péri-urbaine, ainsi que de prédire l'effet du contrôle des chats sur leur viabilité. Le deuxième objectif visait à évaluer la réponse démographique des colonies de pétrels noirs de Bourbon durant le contrôle des rats (les chats n'ayant jamais été observés au sein des colonies). Leurs colonies de reproduction sont génétiquement isolées (Teixeira et al in prep) et de petite taille. Ceci pourrait entraîner de la dérive génétique, fragilisant la viabilité de la population du fait de l'effet Allee (Allee 1931; Stephens et al. 1999). De plus, le faible nombre d'individus et la forte philopatrie ont pour conséquences de regrouper sur une même colonie des individus fortement apparentés et ainsi d'augmenter les risques d'appariements consanguins. Ceci pourrait entraîner une dépression de consanguinité chez la descendance de ces couples. Des analyses génomiques ont donc été couplées à des analyses de dynamique des populations afin d'étudier la viabilité de ces colonies tout en prenant en considération le taux de consanguinité et la diversité génétique au sein de ces colonies. Le troisième objectif visait à évaluer la réponse démographique des pétrels de Barau face au contrôle des chats et des rats au sein et autour de leurs colonies.

RESULTATS PRINCIPAUX DU CHAPITRE 3

- Les colonies de puffins du Pacifique sont très sensibles à la prédation par les chats, car la survie moyenne des adultes n'est que de $0,78 \pm 0,02$. Cette très faible survie entraînera probablement l'extinction des colonies dans moins de 32 ans. Un contrôle régulier des chats pourrait permettre la reconstruction des colonies et éviter leur extinction.
- Les colonies de pétrels noirs de Bourbon sont composées de très peu d'individus reproducteurs (moins de 200 individus pour les deux colonies suivies). Leur survie est curieusement excellente ($0,94 \pm 0,04$ et $0,93 \pm 0,05$ selon les colonies).
- Le coefficient d'apparentement entre les individus est élevé et des preuves génétiques d'appariements consanguins ont été établies. Ceci pourrait être une conséquence de l'extrême rareté de cette espèce ainsi que de son comportement fortement philopatric. Les individus issus de parents fortement apparentés apparaissent particulièrement sensibles à la lumière artificielle.
- Le contrôle des rats au sein et aux abords des colonies des deux espèces de pétrels permet d'obtenir un bon succès reproducteur ($0,75 \pm 0,16$ et $0,44 \pm 0,20$ pour les pétrels noirs, et $0,62 \pm 0,10$ et $0,58 \pm 0,14$ pour les pétrels de Barau, selon les colonies). Ces mesures sont indispensables pour permettre aux colonies de pétrels noirs de Bourbon de se reconstruire, car sans contrôle des rats, le succès reproducteur est nul, ce qui entraînerait l'extinction des colonies dans une soixantaine d'années, dans le meilleur scénario.
- La survie des adultes de pétrels de Barau est anormalement faible, similaire à celle des puffins du Pacifique ($0,82 \pm 0,02$ et $0,83 \pm 0,03$ selon les colonies). Cependant, l'analyse du jeu de donnée CMR a montré des taux de transience et d'évitement de la capture significativement élevés, ce qui a pour effet de ne pas respecter les conditions d'analyses de ces données et de sous estimer les taux de survie. En raison de cette limite méthodologique, il est actuellement impossible de quantifier l'impact des chats et de leur contrôle sur la survie des adultes.

3.1. High extinction risk of seabird colonies in a periurban area on Réunion Island

Article en préparation pour être soumis dans *Biological invasion*

Merlène Saunier¹, Steeve Mathieu¹, Arthur Chœur¹, Sabine Orłowski¹, Lucie Faulquier¹,
David Ringler¹, Christophe Barbraud², Matthieu Le Corre¹

¹ UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, IRD, CNRS, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France.

² CEBC, UMR7372, CNRS/Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

ABSTRACT

The wedge-tailed shearwater (*Ardeanna pacifica*) is the only seabird species to breed in dense colonies in peri-urban areas on Réunion Island. The island is inhabited since the 16th century. When humans arrived, they introduced cats (*Felis catus*) and rats (*Rattus rattus* and *Rattus norvegicus*). These species are currently found throughout the island. Cats and rats are opportunistic and very efficient predators, responsible for many of seabird population declines worldwide. We studied the population dynamics of wedge-tailed shearwaters in order to quantify the impact of these predators on the demographic parameters and population viability of two monitored colonies (one colony named « Stagiaires » monitored from 2015 to 2022 and another colony named « Cordet » monitored from 2000 to 2022) using capture recapture (CR) data and nest monitoring. The impact of these predators on the viability of the two colonies was also studied using Population Viability Analyses (PVA). Breeding success was 0.66 ± 0.2 and 0.49 ± 0.2 at Cordet and Stagiaires, respectively. These results suggest that predators have moderate impact on eggs and chicks. Adult survival, on the other hand, was estimated at 0.82 ± 0.02 on both colonies, and this was explained by high cat predation on adults during the breeding period. With such a low adult survival, the annual growth is as low as 0.952 ± 0.001 at Stagiaires and 0.988 ± 0.001 at Cordet, resulting in the local extinction of the two colony is less than 50 years if no effective conservation action is implemented.

Key words: Cat predation, peri-urban area, extinction risk, wedge-tailed shearwater

RÉSUMÉ

Le puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*) est la seule espèce d'oiseaux marins à nicher en colonies denses dans les zones périurbaines de l'île de la Réunion. L'île est habitée depuis le XVI^e siècle. Lorsque les humains sont arrivés, ils ont introduit des chats (*Felis catus*) et des rats (*Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*). Ces espèces se trouvent actuellement dans toute l'île. Les chats et les rats sont des prédateurs redoutables, responsables de nombreux déclin des populations d'oiseaux marins dans le monde. Nous avons étudié la dynamique des populations de puffins du Pacifique afin de quantifier l'impact de ces prédateurs sur les paramètres démographiques et la viabilité des populations de deux colonies (une colonie nommée « Stagiaires », suivie de 2015 à 2022, et une autre colonie nommée « Cordet », suivie de 2000 à 2022) en utilisant des données de capture-marquage-recapture (CMR) et de suivi des nids. L'impact de ces prédateurs sur la viabilité des deux colonies a également été étudié à l'aide d'analyses de viabilité des populations (AVP). Le succès reproducteur à Cordet était de $0,66 \pm 0,2$ et à Stagiaires de $0,49 \pm 0,2$. Ces résultats suggèrent que les prédateurs ont un impact modéré sur les œufs et les poussins. En revanche, la survie des adultes a été estimée à $0,78 \pm 0,02$ dans les deux colonies, ce qui s'explique par la forte prédation des chats sur les adultes pendant la période de reproduction. Avec une survie adulte aussi faible, la croissance annuelle est de $0,91 \pm 0,001$ à Stagiaires et $0,90 \pm 0,001$ à Cordet, ce qui entraînera l'extinction locale des deux colonies en moins de 50 ans si aucune action de conservation efficace n'est mise en place.

Mots clés : Prédation par les chats, zone peri-urbain, risque d'extinction, puffin du Pacifique

3.1.1. INTRODUCTION

Rats (*Rattus rattus*, *Rattus norvegicus*, and *Rattus exulans*) have been accidentally introduced to over 80% of the world's islands (Atkinson 1985), followed by the deliberate introduction of cats (for rodent control and domestication), on at least 65 major island groups (Atkinson 1989). These exotic mammals represent the leading cause of extinctions and declines in island species (Moors and Atkinson 1984; Kier et al. 2009; Medina et al. 2011). Seabirds are particularly vulnerable to these introduced predators because they have often evolved in the absence of mammalian predators and have not developed defensive behaviors. Rats are particularly effective predators (Atkinson 1985; Jones et al. 2008; Dias et al. 2019), capable of drastically reducing the breeding success of seabirds and causing population extinctions (Saunier et al 2022). Cats can kill adult seabirds and large chicks on breeding colonies, leading to declines in

adult survival and reproductive success (Le Corre 2008), which can result in the extinction of certain populations (Bonnaud et al. 2012).

Rats are present on 95% of island groups in the southwest tropical Indian Ocean, and cats on 85% of them (Russell et al. 2016). However, the impact of these two predators on the viability of seabird populations has never been studied in the region. The wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) is a Procellariidae which breeds in tropical and subtropical island in the Pacific and Indian Oceans (Carboneras 1992). This species is classified as "least concerned". This favorable conservation status is linked to the abundance of the species. For example, around 177 059 breeding pairs on islands in the western tropical Indian Ocean (Kappes et al 2013). On Réunion Island (Western Indian Ocean), they breed in several small colonies, in inland canyons or on coastal cliffs (Faulquier et al. 2018). The current population of Réunion Island is difficult to estimate as numerous colonies are unreachable, but may be around 900 breeding pairs (Faulquier et al. 2018). The colonies of the south of Réunion Island are located in peri-urban areas and are potentially subject to the predation by rats (*Rattus rattus*) and cats (*Felis catus*) (Ringler 2013; Choer et al. 2022), both of which were introduced around the 16th century (Cheke 2010). Here, we monitored two breeding colonies named "Stagiaires" and "Cordet" (Figure 28). The Cordet colony is located opposite Petite île, to the east of Stagiaires, further away from anthropized areas such as the Grande Anse beach and restaurants. In 2015-16, 2018-19 and 2019-20, unowned cats were controlled from the Stagiaires colony (see details of this operation in Choer et al. 2022).

We here estimated the demographic parameters of wedge-tailed shearwaters in the south of Réunion Island. These estimates allowed us to investigate the viability of colonies, to evaluate the impact of cat control conducted in three different season on one of study colony and to propose appropriate actions to prevent the colony decline if needed.

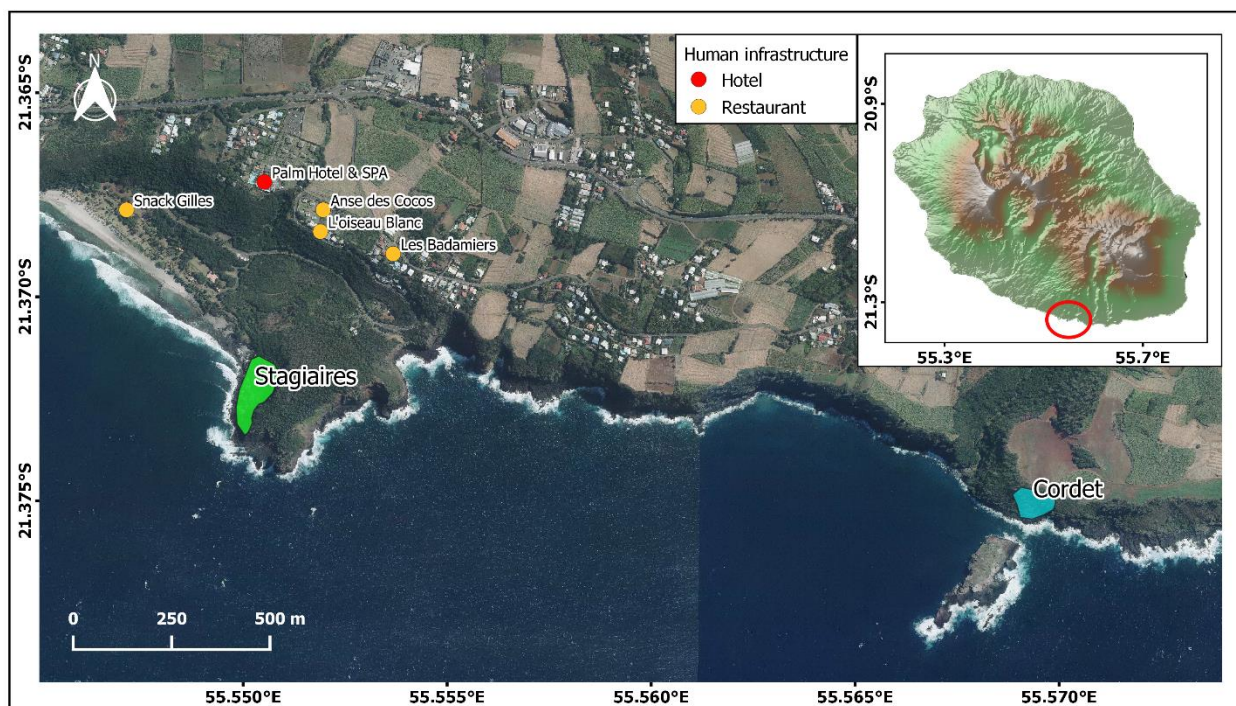


Figure 28: Localization of the wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) colonies studied in the south of Réunion Island

3.1.2. METHODS

3.1.2.1. Estimates adult survival

3.1.2.1.1. Field work

In Stagiaires and Cordet colonies, wedge-tailed shearwaters breed in rocky cavities, under the roots, in burrows dug in the ground or in rifts. Females lay one egg at the beginning of November and fledglings leave the colony on from mid April to mid May (Faulquier et al. 2018).

CR (capture-recapture) monitoring began in 2000 on Cordet and in 2015 on Stagiaires. The sessions were conducted in different timing intervals (see Appendix 10). One “session” lasted one to two days. During the first year of monitoring, all potential nests were surveyed during the first session. When the burrows contained an adult, it was ringed with metal rings, and the nests were georeferenced and identified with a label. The first session of the breeding season always took place between November and December, during the incubating period. During this first session, all previously georeferenced nests were surveyed, and any newly identified nests were georeferenced and tagged. When a nest referenced in previous years had become

unfavorable for breeding, for example if it had collapsed or been obstructed, it was removed from the survey. During the other sessions of the season, all the nests occupied at the first session were surveyed. In addition, during some sessions, all dead shearwaters were counted aged (chick or adult) and, when they were ringed, the ring was recovered. The observation of ringed dead individuals will be qualified as a "recovery". Between one and nine capture sessions were carried out per year.

3.1.2.1.2. Capture-recapture data analysis

Adult survival was estimated using a single dataset containing only the CR history of birds banded as adults. Each individual was assigned to a group corresponding to the colony (Cordet or Stagiaires). The dataset includes both recoveries (banded birds found dead at the colonies) and live controls. A Burnham model was therefore used (Burnham 1993). This model estimates adult survival (ϕ), fidelity to the study site (F), the probability of capture (p) and reported mortality (r). For each colony, when no captured session was carried out during a season, p and r were fixed at 0.

We tested the effect of the colony on survival rate and recaptured probability. We did not test for a time effect on adult survival because the time series was too short and too heterogeneous for such an analysis (Horswill et al. 2018). However, we did investigate a time effect for the estimation of p and r . In each model, F was fixed as the fidelity rate estimated with the CR data by dividing the number of individuals banded in a colony A and never recaptured in a colony B, by the total number of individuals banded in the colony A.

Model selection was performed with the MARK software (White and Burnham 1999) and using AICc (Burnham and Anderson 2002). The best model was the one with the lowest AICc. When the AICc difference between several best models was less than two, we performed model averaging to estimate the parameter (Akaike 1973).

The GoF of this dataset was estimated using the U-CARE program (Choquet et al. 2005) with a significant threshold set at 0.05. These analyses were carried out only on individuals caught alive according to a Cormack Jolly Seber model (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965).

3.1.2.1.3. Individual breeding frequency

Procellariidae species, with a strongly marked phenology, could skip breeding periods to favor their survival and replenish their energy reserves (Oro et al. 2004). We estimate whether wedge-tailed shearwaters bred every year or whether they tended to take a 'sabbatical' year and breed at a lower frequency. We considered the CR dataset for adults and estimated the median time interval between two observed egg layings as the individual breeding frequency.

3.1.2.1.4. Breeding success

During the field work previously described, the breeding status of all the nests was reported (adult on empty nest, adult on egg, adult on chick, chick alone, undetermined). Between 2015-16 and 2021-22 for Stagiaires and 2016-17 and 2021-22 for Cordet, nests containing an incubating adult during the first field session of the season were monitored to estimate breeding success. In 2015-16, in 2016-17 (for Stagiaires only) and in 2020-21 (for both colonies) (see Appendix 1), the nests were surveyed at the end of December in order to estimate hatching success. During all the seasons described above, all the nests were surveyed between the end of March and the beginning of April in order to determine whether reproduction had failed (empty nest) or was successful (presence of a large chick almost ready to fledge). Variation in breeding success between colonies and between seasons was tested using a binomial generalized linear model (glm) on R (R Core Team 2019). For the statistical analysis, we did not consider the seasons during which fewer than 10 nests were monitored at Cordet and fewer than 20 at Stagiaires because we arbitrarily assumed that the results were not sufficiently robust (see the colony sizes in the results).

3.1.2.1.5. Colony size

The number of adults in each colony was estimated using the Horvitz and Thomson index according to equations (7) for the number of adults and (8) for the standard error (Horvitz and Thompson 1952), in which N_i is the number of adults in the sampling population at the season i , n_i is the number of adults captured in the season i , and p_i is the recapture probability during the season i . The probability of recapture (p) was obtained with the selected models on MARK. In capture-recapture analysis, the probability of capture and survival in the last recapture occasion are not independently identifiable (Lebreton et al. 1992). Thus, the most recent number of breeding pairs that can be estimated is for the 2019 breeding season.

$$(7) \quad N_i = \frac{n_i}{p_i}$$

$$(8) \quad SE(N_i) = \left[\left(\frac{n_i}{p_i} \right)^2 \left(\frac{SE(p_i)}{p_i} \right)^2 \right]^{0.5}$$

3.1.2.1.6. Population viability and sensitivity analysis

To study the viability of each colony we built a female-only, age-classified and post-breeding census matrix population model (Figure 2). We considered four age class and assumed that 70% of the wedge-tailed shearwater started to breed at three years old and all the individuals are breeders at four (as for *Puffinus mauritanecus*; Oro et al. 2004). The immature survival rate of *Puffinus mauritanecus* (Oro et al. 2004) was also used in our matrix, as only eight ringed chicks of wedge-tailed shearwater were controlled as adults at the colony preventing any attempt to estimate immature survival. We imputed environmental stochasticity to survival rate and breeding success using a beta distribution including means and variances estimated in our analysis (Caswell 2001). These analyses were carried out on R (R Core Team 2019) using the package popbio (Stubben and Milligan 2007).

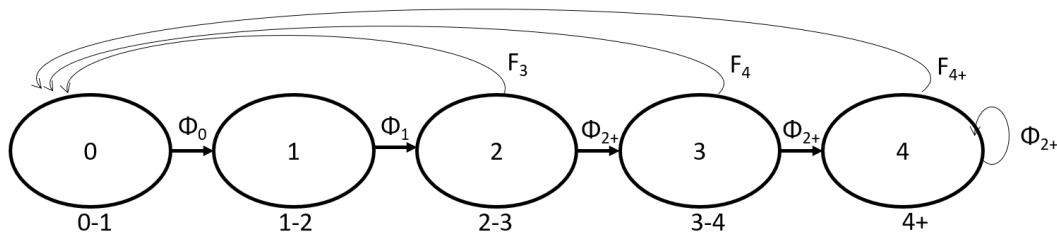


Figure 29 : Life cycle of the wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*). F_i is the fecundity at the age i ($F_i * \alpha * \beta_i * \phi_A * IBF$) where α is the sex-ratio set at 0.5, β_i the probability to breed at age i , IBF the individual breeding frequency, ϕ_i the survival rate at age i and A meaning adult.

To project the impact of effective cat control on the colonies in 2030, we constructed an identical model to the one described earlier. However, in this model, we considered adult survival in ten years to be the average of adult survivals observed for other shearwaters not subjected to any threats (i.e., 0.907 ± 0.06 , see Table).

We then estimated stochastic growth rate, the probability of extinction and the time to extinction for each colony in both scenarios by running 1000 Monte Carlo simulations for 100 years with extinction thresholds of 5, 10 and 20 pairs and an escape threshold of 100 pairs (following Ferrière et al. 1996). The initial population size is the number of adults estimated by equations (1) and (2). The stage structure population is here considered stable.

We also investigated the sensitivity of the annual population growth to variation of demographic parameters. We estimated population growth using different survival rates for adults and juveniles (from 0.60 to 0.99 with a step of 0.05) and breeding success (from 0 to 1, step: 0.05).

3.1.3. RESULTS

3.1.3.1. Survival rate

Between 2000 and 2022, 246 adults were ringed at Stagiaires and 163 at Cordet. Two hundred and two (202) of these were controlled at least once (124 at Stagiaires, 78 at Cordet). Of all these individuals, only one was ringed at Stagiaires and controlled as breeder at Cordet, suggesting high site fidelity ($F=0.996$ at Stagiaires and $F=1$ at Cordet). Seventeen banded adults were found dead at Cordet and 11 at Stagiaires. Two hundred and thirty-three (234; 114 at Cordet and 120 at Stagiaires) chicks were ringed but only eight were controlled as adults on the colony (three at Stagiaires and five at Cordet). The GoF tests were not significant, suggesting no transient and no trap dependency (Appendix 2).

The two best models were the ones which both include time variation in recapture probability and reported mortality. One includes constant survival (M1) and the other includes a change in survival depending on the colony (M2) (Appendix 3). Using an averaging model, we observe that adult survival at Stagiaires was 0.83 ± 0.03 and at Cordet 0.82 ± 0.02 . Reported mortality varies between 0 and 0.66 depending on the season and the two best models. The oldest individual observed was ringed in 2000 as breeder and recovered 2017, meaning that it was at least 20 years, as the age at first breeding is at least 3 years old (see Results).

3.1.3.2. Breeding success and individual breeding frequency

The average breeding success was significantly higher in Cordet than in Stagiaires (Table). It was about 0.66 ± 0.2 at Cordet and 0.49 ± 0.2 at Stagiaires (Table 12). It did not vary significantly between year (Table).

Table 11: Effect of year and colony on breeding success wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*)

	Estimate	Test statistic	P value
Year	-0.10497	0.05905	0.07545
Colony	-0.74591	0.2613	0.00431

Table 12: Breeding success of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) estimates in Cordet and Stagiaires (Réunion Isand). The "*" means that the number of nests surveys is to small and thus not considered for statistical analysis

Site	Season	Eggs	Hatching success	Fledging success	Breeding success
CORDET	2016-17	4	-	-	0% *
	2017-18	12	-	-	42%
	2018-19	27	-	-	89%
	2019-20	8	-	-	75% *
	2020-21	25	56%	100%	56%
	2021-22	25	=	=	76%
STAGIAIRES	2015-16	17	88%	86%	71% *
	2016-17	31	48%	80%	39%
	2017-18	37	-	-	30%
	2018-19	67	-	-	76%
	2019-20	34	-	-	67%
	2020-21	60	58%	71 %	42%
	2021-22	66	-	-	41%

Most individuals (49%) breed every year; however, a significant number of individuals (26%) were captured as breeders with a two-year interval (Figure 30). The longer intervals between two breeding events are probably due to a mis-captured during one of the breeding events.

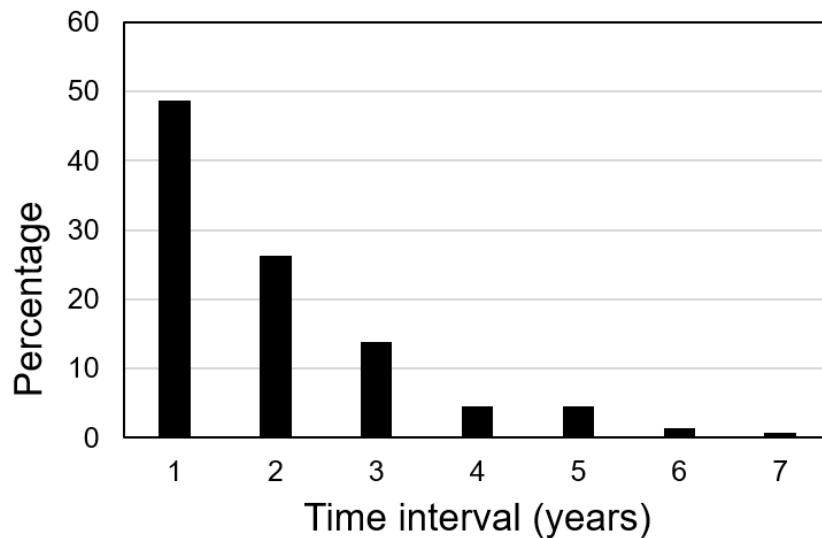


Figure 30: Time intervals between two controls of breeding wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) on the south Réunion Island

3.1.3.3. Population viability and elasticity analysis

We estimated that the Cordet colony consisted of 69 breeders in 2020-21 (34 pairs) and that of Stagiaires of 202 breeders (101 pairs). Considering the actual breeding success and adult survival rate, we estimated that the annual population growth was 0.952 ± 0.001 for Stagiaires and 0.988 ± 0.001 for Cordet (Figure 31a). Under current conditions, the colonies should disappear in 85 ± 0.36 to more than 100 years for the Cordet colony and 36 ± 0.20 to 65 ± 0.29 years to for the Stagiaires colony. We simulated the potential effect of cat control on these colonies. We hypothesised that cat control would lead to an increase in adult survival. We changed the adult survival from estimated adult survival for each colony to 0.907 ± 0.06 . These values are the average and standard deviation calculated from a compilation of demographic studies made on shearwaters colonies not impacted by cats or any other threats impacting adults (Table). With such an adult survival the annual population growth would be 1.024 ± 0.001 and 1.06 ± 0.001 for Stagaire and Cordet respectively. The dynamics of such a hypothetical control is presented in (Figure 31b and c).

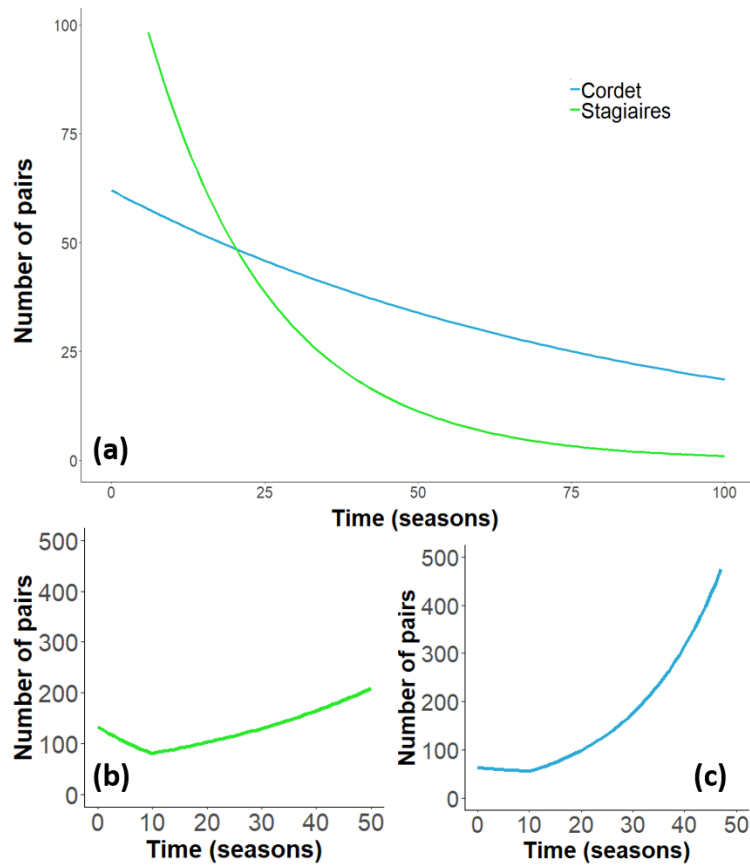


Figure 31: Number of breeding pairs of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) in Cordet and Stagiaires with current estimates demographic rates (a) and by modelling effective cat controle from year 10 onward (b and c). Green lines correspond to Stagiaires and blue ones to Cordet colony.

According to the elasticity analyses, adult survival alone explains 62% of the variance of the annual population growth. It is the most important parameter for population growth (Figure 32). By considering the average breeding success in recent years, and if the survival of immature individuals is close to that of the Balearic shearwater, the survival of adults must reach 0.90 for colonies to be maintained.

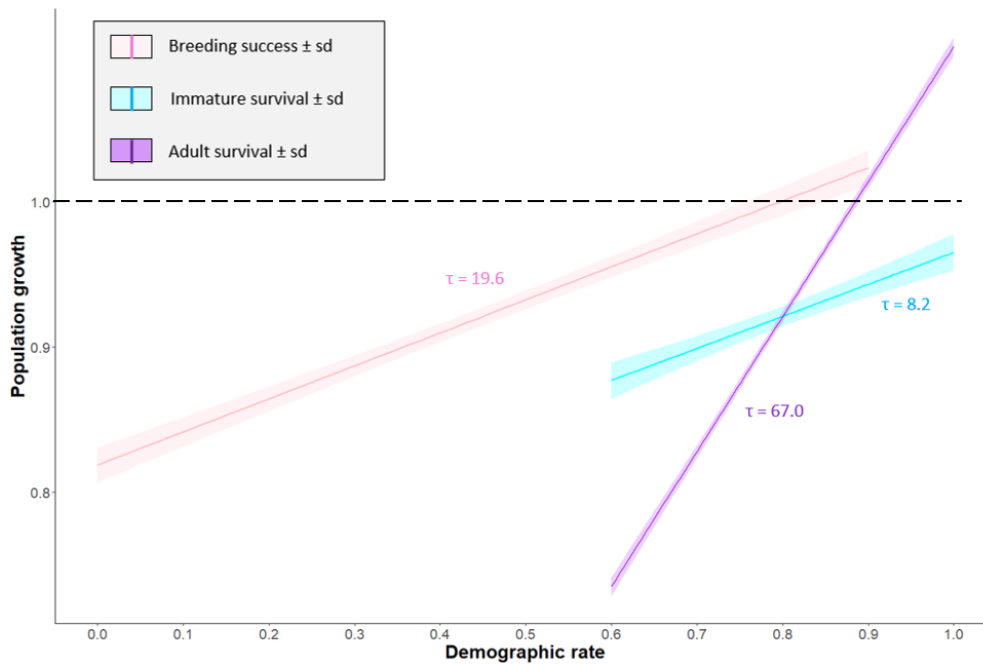


Figure 32 : Effect of a change of a demographic parameter on the population growth rate. Elasticity analysis of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) population according to the Figure 29. τ correspond to the coefficient of correlation between each demographic rate and population growth. All the p-value of the correlation tests are $< 2.2^{-16}$. For all the analysis, we considered that 70% of the wedge-tailed shearwater started to breed at three years old and all the individuals are breeders at four.

3.1.4. DISCUSSION

3.1.4.1. Colony viability and impact of threats

As far as we know study is the one to estimate the adult survival of wedge-tailed shearwaters. Most other shearwater species have a higher survival than the one that we found (Table), except for the Balearic and Yelkouan shearwaters which are both highly impacted by fishery bycatches (Oro et al. 2004; Oppedal et al. 2011). Tropical seabirds in the western Indian ocean are not, or only very slightly, affected by by-catch (Anderson 2009) because they do not seem to be attracted by fishing boats during their search for food. Furthermore, although artificial light is a major threat to some seabird species on Réunion Island, such as Barau's petrels (17,276 birds found stranded as a consequence of light pollution in 25 years) and tropical shearwaters (22,129 in 25 years), it has very little impact on wedge-tailed shearwaters with “only” 566 stranded birds over the last 25 years and most of them were fledglings (Chevillon et al. 2022). The

studied colonies are located on the coastline, so shearwaters are not threatened by light, as they do not fly over illuminated areas to reach the sea. Plastic pollution also seems to affect wedge-tailed shearwaters less than the other Procellariidae of Réunion Island, at least during the breeding season (Cartraud et al. 2019). It therefore appears that survival is not reduced by factors at sea.

The greatest threat to seabirds on land is introduced predators (Dias et al. 2019), whether rats, which can actually kill adults (Elst and Prÿs-Jones 1987; Jones et al. 2008), but more often chicks or eggs (Atkinson 1985; Thibault 1995; Raine et al. 2020; Saunier et al. 2022) or cats, which mainly prey upon adults and large chicks (Le Corre 2008). The Stagiaires colony is located in Grande Anse, a very popular beach. There are also several restaurants and picnic areas, which generates a lot of food waste. Whether thrown into bins or left on the ground, this waste is a major source of food for cats, which are extremely abundant (Choeur et al 2022). The Stagiaires colony is very close (< 1 km) to these picnic areas and restaurants (Figure 28) and unowned cats are often observed there (27 cats.km⁻²) (Choeur et al. 2022). The predation pressure of cats on shearwaters is very intense in this colony, as up to 46 dead adult birds have been observed on the Stagiaires and Cordet colonies during a single season (Faulquier et al. 2018).

Most of the dead shearwaters were observed at the beginning of the season, suggesting that the cats were mainly preying upon displaying adults (as in Bonnaud et al. 2012). Rats seem to have a limited impact on breeding success in view of the values obtained. However, the adult survival rate is very low for the genus (see Table for comparisons).

As detailed previously, the cats were controlled around the Stagiaires colony over three seasons (2015-16, 2018-19 and 2019-20). The estimated average survival on the Stagiaires colony, located in Grande-Anse, is the same as the one estimated at Cordet, where no cat control has ever been conducted. This suggests that cat control operations were not sufficiently effective in reducing the predation pressure of cats on wedge-tailed shearwater adults, resulting in low survival rates. This can be explained by the rapid recolonization of the environment by cats, approximately 3 months after the last control operation (Choeur 2021) as observed in other sites (Lazenby et al. 2014; Palmas et al. 2020). For example, Townsend's shearwaters (*Puffinus auricularis auricularis*) are also heavily affected by cat predation on the inhabited island of isla Socorro, to the point where they could become extinct (Martínez-Gómez and Jacobsen 2004).

3.1.4.2. Proposed conservation management

Demographic monitoring of these populations over recent years has provided vital information about the alarming conservation status of the last remaining seabird colonies in peri-urban areas of Réunion. It has shown that the colonies are likely to become extinct in less than one century if no conservation action is taken. The study also highlighted the dramatic effect that a decline in adult survival can have on the viability of populations (as in Oro et al. 2004). To prevent the extirpation of shearwater populations from peri-urban areas in the south of the island, it is essential to implement targeted and appropriate conservation measures to increase the survival rate here at, at-least 0.90, which seems unreachable with cat predation. In view of the threat posed by cats, actions to regulate feral cats in and around colonies should be implemented. Given that the majority of cadavers were observed at the beginning of the season, a larger effort to regulate cats must be made from courtship (September) to egg-laying (November). However, regulation must be maintained all year round to limit any other cat predation.

Another alternative would be to build anti-predator fence (Campbell-Hunt 2008) around colonies, accompanied by rat and cat control within these barriers. In order to limit expenditure, it would be appropriate to target a coastal sector, limiting the size of the fence given that the ocean would be a natural barrier. In addition, touristic sites such as the colonies very close to Grande Anse, should be avoided to prevent social conflicts between users and managers. The installation of these barriers could also be favorable for other emblematic species of the southern coast of Réunion Island, such as the brown noddis (*Anous stolidus*), the white-tailed tropicbirds (*Phaethon lepturus*) and the Manapany geckos (*Phelsuma inexpectata*, critically endangered). All these species are potentially threatened by cats and/or rats (Choeur et al. 2022; Choeur 2021). In addition, dogs (*Canis lupus familiaris*) and tenrec (*Tenrec ecaudatus*) were observed, trying to access to shearwater nests (Choeur 2021). Dogs have already been observed preying upon seabird (Schreiber and Schreiber 1986; Smith et al. 2002). Tenrec, have never been observed preying upon seabird but have an omnivorous an opportunistic diet (Eisenberg and Gould 1984) and could also feed on eggs. The deployment of a fence could also protect birds from these two potential predators.

Table 13 : Adult survival rates of *Puffinus spp* and *Ardenna spp* estimated using banded data

Species	Site	Adult survival rate (CI95) or \pm sd	Potential threats on land	Potential threats at-sea	Source
<i>Puffinus griseus</i>	Taiaroa Head (New Zealand)	0.92 (0.86-0.97)	Cats (<i>Felis catus</i>)	non recorded	Clucas et al. 2008
			Black rats (<i>Rattus rattus</i>)		
			Brushtailed possums (<i>Trichosurus vulpecula</i>)		
<i>Puffinus griseus</i>	The Snares (New Zealand)	0.96 (0.71-1.0)	none	non recorded	Clucas et al. 2008
<i>Puffinus griseus</i>	Whenua Hou (New Zealand)	0.97 (0.93-1.0)	none	non recorded	Clucas et al. 2008
<i>Ardenna tenuirostris</i>	Fisher island (Australia)	from 0.92 \pm 0.07 to 0.80 \pm 0.077 (age dependant)	none	non recorded	Bradley et al. 1989
<i>Puffinus mauretanicus</i>	Balearic archipelago (Mediterranean sea)	0.78 (0.74-0.82)	none	by-catch	Oro et al 2004
<i>Puffinus yelkouan</i>	Malta	0.74(0.69-0.80)	light pollution illegal shooting	by-catch	Oppel et al 2011
	Port Cros, Porquerolles, Hyeres archipelago (France)	0.82 (0.70-0.94) for breeders	none	by-catch	Oppel et al 2011
	Port Cros, Porquerolles, Hyeres archipelago (France)	0.85 (0.81-1.0) for non breeders	none	by-catch	Oppel et al 2011

Aknowlegment:

The study was supported by the FEDER SMAC (Seabird Multidisciplinary Applied Research for Conservation, grant RE0022954), co-funded by the European Union (European Regional Development Fund) and Region Réunion. M. Saunier and A. Choeur benefited from a PhD grant given by the Region Réunion (n°219479 and n°20171385 respectively) and the European Social Fund to conduct this field work and this study. We thank Jérôme Dubos, Yahaia Soulaïmana-Mattoir, Nais Avargues and Marie-Laure Chaurand for field assistance.

STAGIAIRES

	Laying (beginning of november)		Hatching (end of december)		Fledging (mid-may)		
	COURTSHIP AND MATING	INCUBATING PERIOD	CHICK-REARING PERIOD				
015-16		2 in december*	3 in january	1 in february	2 in march	1 in april	BS
016-17		2 in november	2 in december *	2 in january	2 in march		BS
017-18		1 in november	5 in december		1 in march		BS
018-19		3 in november	3 in december			1 in april	BS
019-20			1 in december			1 in april	BS
020-21			2 in december*	1 in february	1 in march		BS
021-22		1 in november	2 in december		1 in march		BS

CORDET

	Laying (beginning of november)		Hatching (end of december)		Fledging (mid-may)		
	COURTSHIP AND MATING	INCUBATING PERIOD	CHICK-REARING PERIOD				
2000-01			1 in december		1 in march		
2001-02							
2002-03						1 in april	
2003-04							
2004-05						2 in april	
2005-06				1 in january			
2006-07		1 in november					
2007-08					1 in march		
2008-09			1 in december				
2009-10			2 in december		1 in march		
2010-11	1 in october	2 in november	1 in december	1 in january	1 in march		
2011-12	1 in august //	1 in october	1 in november	2 in december	2 in january	1 in march	
2012-13	1 in september	1 in october	4 in december	1 in january		1 in april	
2013-14					1 in march		
2014-15	1 in october		2 in december			1 in april	
2015-16			2 in december	1 in january	1 in march		
2016-17			2 in december		1 in march		BS
2017-18		1 in november			1 in march	1 in april	BS
2018-19			2 in december	1 in january		1 in april	BS
2019-20			1 in december			2 in april	BS
2020-21			2 in december*		1 in march		BS
2021-22			2 in december			1 in april	BS

Appendix 10 : Field missions organised in the two colonies of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) of the south of Réunion Island. « BS » correspond to the year when breeding success has been estimated and « * » the missions estimated hatching success.

3.2. Integrating genomic and capture-recapture data to uncover population dynamics of a critically endangered seabird

Article en préparation pour Biology

Saunier Merlène¹, Teixeira Helena¹, Barbraud Christophe², Humeau Laurence³, Pinet Patrick¹, Dubos Jérôme¹, Soulaïmana-Mattoir Yahaïa¹, Avargues Naïs¹, Orłowski Sabine¹, Le Corre Matthieu¹

¹ UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, IRD, CNRS, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France.

² CEBC, UMR7372, CNRS/Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

³ UMR PVBMT, Université de La Réunion, CIRAD, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France

ABSTRACT

In this study, we investigated the population viability of the Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*), a critically endangered seabirds endemic to La Réunion. Currently, two colonies are known and have been monitored by capture-recapture (CR) since the 2016-17 and 2017-18 seasons respectively. Genomic data using SNPs and population dynamics analyses from CR monitoring were combined to address three questions: (1) what is the size of the known colonies? (2) Are there any evidences of genetics impacts of the low population size at these two colonies (loss of genetic diversity, reduced heterozygosity, high level of inbreeding,...) ? (3) are the actions taken to regulate rats in the colonies since 2017 sufficient to enable the colonies to increase ? Both genomics and CR data show that the current population size of these two colonies is less than 200 breeding adults (two colonies combined). Despite the small size of the populations and the several bottlenecks they have undergone, the observed heterozygosity was surprisingly high (0.183 and 0.190) and comparable to other widely distributed seabird species. However, this small number of individuals and their strong philopatry result in breeding between related individuals, resulting in high inbreeding rates > 0.23 . Adults found stranded due to artificial lighting have a higher inbreeding rate than birds found in the colony. This

suggests that high inbreeding may increase sensitivity to light pollution, although this requires further investigations. Breeder adult survival rate was very high (0.94 ± 0.04 and 0.93 ± 0.05 depending on the colony), suggesting that they are not impacted by cats or at breeding site. The breeding success was null when no rat control was implemented, and increased to 0.44 ± 0.20 and 0.75 ± 0.16 when rats were controlled, depending to the colony. Improving breeding success thank to rat regulation undoubtedly led to an increase in the Mascarene petrel population. Without these measures, both populations would disappear in less than a century.

Key words: Biological conservation; genetic health, genomique, population viability, critically endangered seabird

RÉSUMÉ

Dans cette étude, nous avons étudié la viabilité des colonies de pétrels noirs de Bourbon (*Pseudobulweria atterima*), oiseau marin endémique de La Réunion et en danger critique d'extinction. Actuellement, deux colonies sont connues (nommées RIR et RDC) et suivies par capture marquage recapture (CMR) depuis la saison 2016-17 et 2017-18 respectivement. Des données de génomiques utilisant des SNP et des analyses de dynamique des populations issues de ces suivis CMR ont été combinées afin de répondre à trois questions: (1) quelle est la taille des colonies connues? (2) existe-t-il des preuves de l'impact génétique de la faible taille de la population de ces deux colonies (perte de diversité génétique, réduction de l'hétérozygotie, niveau élevé de consanguinité...)? (3) les actions de régulation des rats au sein des colonies depuis 2017 sont elles suffisantes pour permettre aux colonies de croître? Les données de génomique et de CMR s'accordent sur le fait que moins de 200 individus se reproduisent au sein des deux colonies. Malgré la petite taille des populations et les différents bottleneck qu'elles ont subi, l'hétérozygotie observée (0.183 et 0.190) est comparable à d'autres espèces d'oiseaux marins largement répandues. Cependant, ce faible nombre d'individus et la forte philopatrie de l'espèce induisent de la reproduction entre des individus apparentés, entraînant des taux élevés de consanguinité allant jusqu'à 0.23. Les adultes retrouvés échoués à cause des lumières artificielles possèdent un plus fort taux de consanguinité que les individus sur colonie. Ceci laisse supposer qu'une forte consanguinité diminue la fitness adaptative des adultes et mérite d'être étudié plus en détail. Néanmoins, la survie des adultes reproducteurs estimée par les données de CMR est très bonne puisqu'elle est de 0.94 ± 0.04 à RIR 0.93 ± 0.05 à RDC, suggérant que les oiseaux ne sont pas impactés par la prédation par les chats. Grâce au contrôle des rats, le succès reproducteur est passé de zéro à 0.44 ± 0.20 sur RIR 0.75 ± 0.16 sur RDC. L'augmentation

du succès reproducteur, du fait des actions de conservation permet sans aucun doute aux populations de se maintenir. Sans ces actions, les populations seraient vouées à disparaître au cours du prochain siècle.

Mots clés: biologie de la conservation; état de santé génétique, génomique, viabilité des populations, oiseaux marins gravement menacés d'extinction

3.2.1. INTRODUCTION

Of a total of 8 million species, at least 1 million are currently threatened with extinction (IPBES 2019), as a consequence of habitat destruction, introduction of invasive species and overexploitation of natural resources (Diamond 1989). It is therefore essential to improve our knowledge on the primary causes of species population declines, to implement appropriate conservation plans. Conservation biology is a multidisciplinary field that aims to identify management needs and effective measures to maintain biodiversity, its ecological integrity and health (Callicott et al. 1999). In particular, Population Viability Analyses (PVA; Boyce 1992) enables us to understand the factors driving population dynamics, their role on population viability and to investigate the effect of demographic rate variations on population growth and viability (e.g., Beissinger and Westphal 1998; Beissinger and McCullough 2002).

Genetic processes are also known to impact species population dynamics. For instance, inbred individuals (i.e., offsprings of related parents) could have a lower breeding success (Hedrick and Kalinowski 2000) and/or a lower survival rate (Charlesworth and Willis 2009; Kardos et al. 2023) due to the accumulation of deleterious mutations (see Ellegren 2004). Small populations are particularly vulnerable to extinction (Spielman et al. 2004) due to mutational meltdown (Lynch et al. 1995) (i.e., extinction vortex due to population decline and genetic drift, Lynch et al. 1995). In parallel, the Allee effect is a demographic phenomenon that occurs when the survival, growth, or reproduction of a population of individuals positively depends on the population's density (Allee 1981; Stephens et al 1999). According to this phenomenon, the smaller the population, the higher the probability of mating with a closely related individual. This mating can result in the birth of inbred individuals, which may have reduced adaptive fitness. Additionally, according to the principle of the Allee effect, small populations are more vulnerable to extinction due to genetic drift.

According to the most recent IUCN assessment, 31 % of the seabird species are globally threatened (BirdLife International 2018). Among seabirds, species of the Genus *Pseudobulweria* are the rarest, least known and most threatened seabirds of the world (Warham 1990). The Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) is the only representative of the genus in the Indian Ocean. This critically endangered species is endemic to Réunion Island (21° 06' 52" S, 55° 31' 57" E) and was considered extinct during the 20th century, but rediscovered in 1970s with a dead grounded bird (Jouanin 1987). A first study based on sea counts in 1978 suggested that between 45 and 450 pairs may breed in Réunion Island (Attie et al. 1997), but no other studies were conducted to infer its demographic parameters (i.e., effective population size, breeding success, survival rate, etc.). Two colonies were recently discovered in 2016 and 2017 in the center (Rond des Chevrons; RDC) and south (Rivière des Remparts; RIR) of Réunion Island, on remote cliffs (Juhasz et al. 2022).

Although rats were observed on camera traps deployed at the colonies, no predation or other interaction was recorded. No other potential predators were observed within the colony (Juhasz et al. 2022). Since rats are known to prey upon eggs and chicks and even adults on other seabird species (Atkinson 1985; Thibault 1995; Pascal et al. 2008; Raine et al. 2020; Saunier et al. 2022), their presence at the Mascarene petrel colony is particularly worrying. The eradication of rats on an inhabited island as large as Réunion Island (2500 km²) is impossible, for logistic and financial reasons (Oppel et al. 2011; Glen et al. 2013; Russell et al. 2018). Therefore, since the discovery of the colonies, rats have been controlled (i.e, regulated) within and around the Mascarene petrel breeding sites. Mascarene petrel is also threatened by light pollution. A recent long-term study showed that urban lights have induced the grounding of up to five individuals per year over the last decade, of which 43% were fledglings and 57% were adults (Chevillon et al. 2022).

In this study, genomic data and PVA were combined to infer the population viability of the Mascarene petrel and to study the Allee effect on these populations. Genomic analyses were performed with a genome-wide SNPs dataset generated with DArTseq for 87 birds from the two Mascarene petrel colonies and light-grounded birds (Teixeira et al. in prep). PVA was estimated using demographic rates obtained with capture-recapture (CR) data from 2016-17 to 2021-22 breeding season and monitoring of nests on colonies. Specifically, we test whether the two colonies (i) exhibit a small effective population size, lower genetic diversity levels, and a high inbreeding rate; and (ii) whether rat control is essential to prevent the decline of the colonies. The latter hypothesis was tested by estimating demographic rates, such as breeding

success and survival rate, with and without rat control. The data generated under this study is essential to guide urgent conservation actions for the species.

3.2.2. MATERIAL AND METHODS

3.2.2.1. Study species and field sessions

Mascarene petrel breed in burrows in remote cliffs during the late winter and austral summer (from August to March). Fieldwork observations suggest differences in breeding phenology between the two known colonies. In RDC, breeding adults return from wintering around mid-August, with egg laying occurring from early November to early December. In RIR, adult birds return from wintering one month early (mid-July), with egg laying occurring in early October (Virion et al. 2019). Incubation lasts 49 to 53 days and chick-rearing 79 to 90 days (Virion et al. 2019). Both adults and fledglings leave the colonies between February and March (Juhasz et al. 2022).

CR monitoring began in October 2016 at RIR and in February 2017 at RDC by tagging active burrows during the breeding period and banding adults and chicks. During each field session, previously tagged burrows were inspected. When the burrow was occupied, the individuals were captured and banded with a metal ring. Birds age (i.e., adult or chick) and breeding status for adult birds (i.e., non-breeder, incubating or rearing) was noted. When new burrows were detected, they were tagged and monitored following the same protocol. Since the discovery of the colonies until 2021 – 2022, one to 12 field sessions were performed per year, resulting in a total of 35 sessions for RIR and 19 for RDC.

3.2.2.2. Rat control protocol and efficiency

Rats were controlled in the vicinity and within the colonies with self resetting traps (A24 devices, Good Nature Ltd, Wellington, New Zealand) (12 at RIR and 21 at RDC) baited with peanut butter and chocolate, with baits stations (30 g blocks of difenacoum necklace packed in a freezer bag and fixed on a tree about 15 – 20 cm from the ground) and with blocks spread by hand. Each year, 20 and 40 baits stations were set up on RIR and RDC, respectively. Each bait station contained 2 to 14 poisoned baits of 30 grams (rubi bloc of difenacoum 0,005% or jade bloc bromadiolone 0,005% from Lodi company) depending on the year. The baiting strategy was applied to a grid of bait stations across the colonies. However, due to the complex

topography of the colony, it was impossible to create a perfect grid of baits stations. Thus, some baits stations were deployed more randomly, depending on the accessibility to the areas. All devices were surveyed four to 22 times per year depending on logistical and weather constraints. Devices that were empty (i.e., no more baits or gas cartridge) were refitted.

To assess the effectiveness of predator control, the ratio of the kilogram of bait consumed to the total deployed each year at baits stations was estimated and considered as a proxy for rat activity (Robinson and Dick 2020). For each survey, the quantity of rat poison consumed on each bait station was registered.

3.2.2.3. Sample collection and genomic dataset

A total of 87 individuals were sampled and genotyped between 2008 and 2018. Blood samples (approx. 0.5 ml) were collected from 31 and 37 birds at the RDC and RIR respectively. Blood samples of 19 more birds found stranded as a consequence of light pollution were also collected. Samples were stored in 70% ethanol until DNA extraction. Genomic DNA was extracted using the QIAmp Blood & Tissue kit (Qiagen). A genome-wide Single Nucleotide Polymorphism (SNP) dataset was generated for the Mascarene petrel using the DArTseq™ protocol (DarT Pty Ltd, Canberra) described by (Georges et al. 2018). SNP loci were filtered for monomorphic sites, short-linkage disequilibrium (Dorey et al. 2021) and Hardy-Weinberg Equilibrium (Ewart et al. 2019) using the *dartR* v 2.1.4 (Mijangos et al. 2022) R package. Only locus with a call rate ≥ 0.90 and reproducibility ≥ 95 , a minimum read depth of $10\times$ (Nadachowska-Brzyska et al. 2016; Bagley et al. 2017; Meier et al. 2017; Garot et al. 2019) and a Minor Allele Frequency ≤ 0.01 (Feutry et al. 2020) were retained in our dataset. DArT library preparation and SNPs filtering for the Mascarene petrel are described in (Teixeira et al. in prep). Raw SNP genotypes are available from the Dryad Digital Repository. Two datasets were generated for the analyses, one including all birds (both colonies plus grounded birds; dataset 1) and other including only birds sampled at RIR and RDC colonies (dataset 2).

3.2.2.4. Genetic diversity and inbreeding

The filtered SNPs dataset including all birds (dataset 1; 87 individuals; 13,855 SNP loci) and excluding the grounded birds (dataset 2; 68 birds; 12,878 SNP loci) were converted to a VCF (Variant Call Format) file using the *gl2vcf* function implemented in *dartR* v 2.1.4 (Mijangos et al. 2022) R package. Individual inbreeding coefficients (F) (Vieira et al. 2013) were estimated from the VCF file including all birds (dataset 1) using the software *ngsRelateV2* (Hanghøj et

al. 2019) implemented in *ANGSD* framework (Korneliussen et al. 2014). Statistical significance of inbreeding differences among groups of birds (RIR, RDC and light-grounded birds) was tested using Pairwise Student's t-test. The p-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction method for multiple comparisons. Population-genomic diversity was evaluated for each colony based on observed heterozygosity (H_o). Genetic summary statistics were calculated with *dartR* v 2.1.4 (Mijangos et al. 2022) *R* package using the VCF file without grounded birds (dataset 2).

3.2.2.5. Population size estimation using genomic data and capture-recapture data

We used two complementary methods to estimate population size, one based on mark-recapture data obtained at breeding colonies and the other based on genetic diversity.

Contemporary effective population sizes were first estimated for the two breeding colonies using the linkage disequilibrium method (LDN_e) (Waples and Do 2008), implemented in NeEstimator 2.1 (Do et al. 2014). Since the computation of Confidence Intervals (CI) using a large number of loci is challenging (Jones et al. 2016a), analyses were performed using a subset of 1,000, 2,000 and 5,000 SNP loci randomly selected from the dataset without grounded birds (dataset 2). Analyses were performed using all loci ($P_{crit} = 0$ following (Do et al. 2014)). Although all procellariids species are known to be monogamous the analyses were performed considering both monogamous and random mating to account for the uncertainty on the Mascarene petrel mating system. The 95% Confidence Intervals were calculated with the jackknife-across-samples method.

Second, the number of individuals observed at least once as a breeder (here after called “breeder”) were estimated using the CR dataset during the 2018-19 breeding season, as the field work effort this season was the highest (i.e., 13 missions at RIR and 7 at RDC). The number of breeders per colony was estimated using the CAPTURE method (Huggins 1989). A total of six models were run considering that recapture probability (p and c) varied with time, is constant, different or equal between them. Model selection was performed using AICc (Akaike Information Criterion corrected for sample size; Burnham and Anderson 2002) with the MARK software (White and Burnham 1999a). When the AICc difference between the two best models was less than two, the parameters of interest were estimated by performing model averaging.

3.2.2.6. Demographic rates

3.2.2.6.1. Survival rates

Adult survival was estimated for each colony using banded dataset with the Cormack Jolly Seber (CJS) models (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965). Each individual of the dataset is associated with a colony (RIR or RDC) and a breeding status (non-breeder or breeder). Goodness Of Fit (GOF) of the dataset was first tested by running all four GOF tests (i.e., 3SR, 3SM, 2CT and 2CL) with the package R2ucare (Gimenez et al. 2018b). The 3SR and 3SM tests estimate the presence of transient individuals in the dataset, while the 2CR and 2CL tests are used to test for the presence of trap dependency. Each p-value of these models was less than 0.05, indicating a good fit of the dataset and : no transience and no trap-dependency (Appendix 11).

One could expect that individuals with a high inbreeding coefficient exhibited a lower survival rate (Charlesworth and Willis 2009). Therefore, the effect of inbreeding coefficient on breeder and non-breeder survival was tested by setting the inbreeding coefficient (F) estimated using genome-wide SNPs as covariate.

A two-step procedure was used to identify the best model structure firstly for p and then for survival rate φ . The best parameterization of p was first tested by varying it according to the time, the colony and/or the breeding statuses. The best model structure of p was selected and the best structure for φ was then examined by varying it according to the colony, breeding statuses and/or inbreeding coefficient (F). For the inbreeding coefficient set up, the following models were tested : same slope or different slope, same intercept or different intercept for breeding statuses ; as for colony. We didn't investigate temporal changes in survival because our study was too short in time for such an analysis.

Model selection was performed using the same principle as for the number of breeders.

No individual banded as a chick has been observed as an adult at the colony which is not surprising as we banded very few fledglings and the study was short compared to the age at first breeding. Therefore, our data did not allow to estimate the juvenile survival rate (φ_0) between fledging and one-year old individuals. The average juvenile survival rate of Round Island petrels equal to 0.70 ± 0.16 (Nicoll et al. 2017; 270 km from Réunion Island) was considered for φ_0 and the breeder survival rate estimates for Mascarene petrel was considered for the other stage φ_{1+} .

3.2.2.6.2. Breeding parameters

Breeding success was estimated by monitoring all georeferenced burrows within the colonies at the beginning of the season between the seasons 2016-17 and 2020-21. Burrows containing eggs during this first session of the season were checked in each mission (i.e. every month to every three months depending on the season) until fledging or failure.

Due to the small colonies size, very few nests were available and monitored (see results). It was thus not possible to performed robust statistical analysis to test the differences on breeding success between colonies, years, as well as to investigate the link between breeding success, rat activity and inbreeding coefficient.

The absence of banded chick controlled as breeding adults in each colony, also prevent the estimation of the age of first reproduction using CR data. We thus estimated this parameter using the formula (9) (Weimerskirch 2001).

$$(9) \quad \text{Log}(y) = 0.092 * \log(x) + 0.666$$

With y being the age of first reproduction and x the average weight of adults (i.e, 291.5 g).

3.2.2.7. Population Viability Analysis

3.2.2.7.1. Matrix design

To study the population dynamics of both colonies we built a female-only, age-classified and post-breeding census matrix population (Caswell 2001) model with four age-classes (Appendix 12), assuming that individuals starts to breed at an age of 3 years old (see Results).

Due to the small size of the colonies, population growth was estimated with demographic and environmental stochasticity. First, demographic stochasticity was modeled by calculating the breeding rate and the number of individuals surviving the first two years using binomial distributions (Caswell 2001). Environmental stochasticity was also implemented on yearly survival rates and breeding success using the beta function with mean and standard deviation of each parameter equal to those estimated in our analyses.

3.2.2.7.2. Management scenario and viability analysis

To assess the efficiency of rats control as a conservation measure for each colony, two different conservation strategies were simulated: (i) no rat control and (ii) rats controlled every year.

Assuming that rats mainly impact the breeding success (see **Results**), and to simulate the impact of the absence of rat control on the viability of the Mascarene petrel population, PVA using the breeding success estimated during the year of the discovery of the colonies were carried out (i.e., when not rat control were done). For the scenario assuming annual rat control, the average of the breeding success since the beginning of rat control were considered. The others vital rates remained the same for both scenarios.

For each colony, a total of 1,000 Monte-Carlo simulations were run for 100 years, with an escape threshold of 10 pairs and an extinction threshold of two and five pairs to estimate population growth and the probability of extinction under the two scenarios. Since juveniles remain at sea for several years (Weimerskirch 2001), it is not possible to estimate the number of juveniles or subadults on site. Therefore, the total number of individuals per colony (i.e., juveniles, subadults and adults) were projected through the stable age structure estimated by the population matrix model (Lebreton 2005) and considering the average number of adults previously estimated by CAPTURE.

3.2.2.7.3. Sensitivity analyses

Sensitivity analyses were also performed by plotting extinction probability and population growth as a function of breeding success, as this parameter is impacted by rat regulation. These analyses allowed to estimate the minimum breeding success to avoid population decline. All the viability and sensitivity analyses were performed with the Unified Life Models 6.0 software (Legendre and Clobert 1995).

3.2.3. RESULTS

3.2.3.1. Genetic health state of Mascarene petrel population

Mascarene petrel exhibited a relatively high inbreeding coefficients, with F ranging between 0 and 0.23 (Appendix 13). Pairwise Student's t-test revealed that grounded birds were significantly more inbred than birds sampled at RDC (p-value = 0.00030) and RIR colonies (p-value = 0.00021). No significant differences were observed between birds sampled at RDC and

RIR (p-value = 0.85349; Figure 33). Genome-wide observed heterozygosity was similar among the two colonies ($H_o = 0.183$ for RDC and 0.190 for RIR).

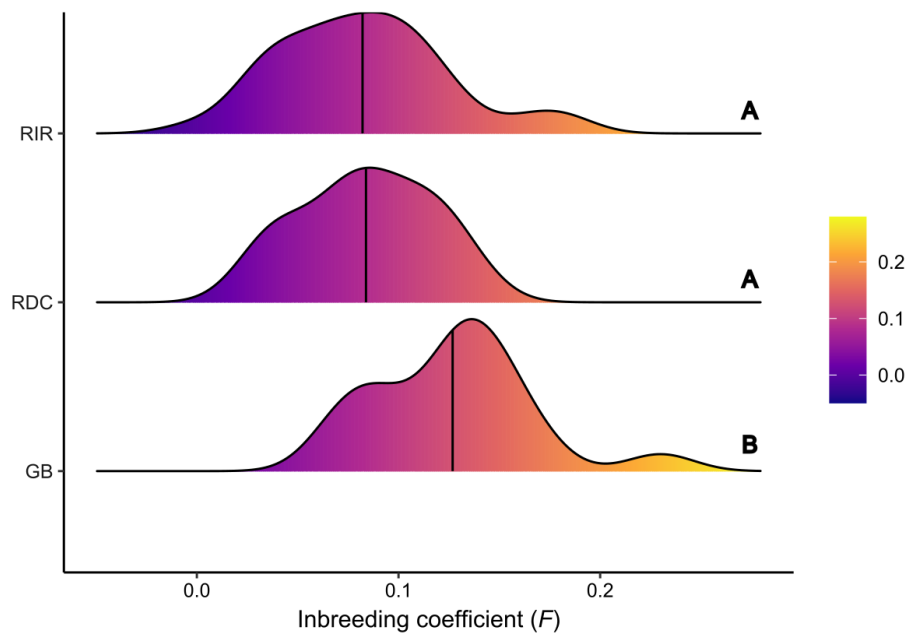


Figure 33 : Comparison of frequency of individual inbreeding coefficients (F) estimated for Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) light-grounded birds (n = 19) and birds from RIR (n = 37) and RDC (n = 31) colonies. F coefficients were estimated using 13,855 SNP loci. The vertical line represents the mean per group. Plots with the same letter are not significantly different (i.e., p-value > 0.05) according to the pairwise Student's t-tests with Benjamini-Hochberg correction. RDC = Rond Des Chevrons ; RIR = Rivière des Remparts ; GB = light-grounded birds.

3.2.3.2. Mascarene petrel population size

Regardless the mating system, effective population sizes estimated with genomic data confirmed that both colonies have a very small contemporary N_e . Results were congruent among the three SNP subsets (1,000, 2,000 and 5,000 SNP loci). Considering the largest subset, N_e was estimated to be as low as 48 [95% CI: 25 - 69] individuals for RDC and 28 [95% CI: 21 - 37] for RIR for random mating, and 89 [95% CI: 48 - 133] individuals for RDC and 63 [95% CI: 54 - 102] for RIR if assuming monogamy (Figure 34 and Appendix 14). As petrels are known to be monogamous and faithful to their mate, it is likely that these estimates are closer to reality.

Regarding the analysis of CR in the 2018-19 season, during which colony size was estimated using capture analyses, 31 adults were captured on RIR, and 25 on RDC. On RIR, 15 individuals were captured at least twice during this season, and 8 on RDC. The best model for CAPTURE analyses was the one with p and c equal and time varying for RDC (Appendix 15), resulting in a number of breeders of 37 ± 7 (Figure 34). For RIR, the model with p and c equal and time varying and the model with p constant and c time varying were not significantly different. The average number of breeders in these two models was 40 ± 7 in the RIR (Figure 34 and Appendix 14).

Considering a stable age structure, in 2018-19, the total population size for RIR is 70 individuals (all ages combined) and 67 for RD.

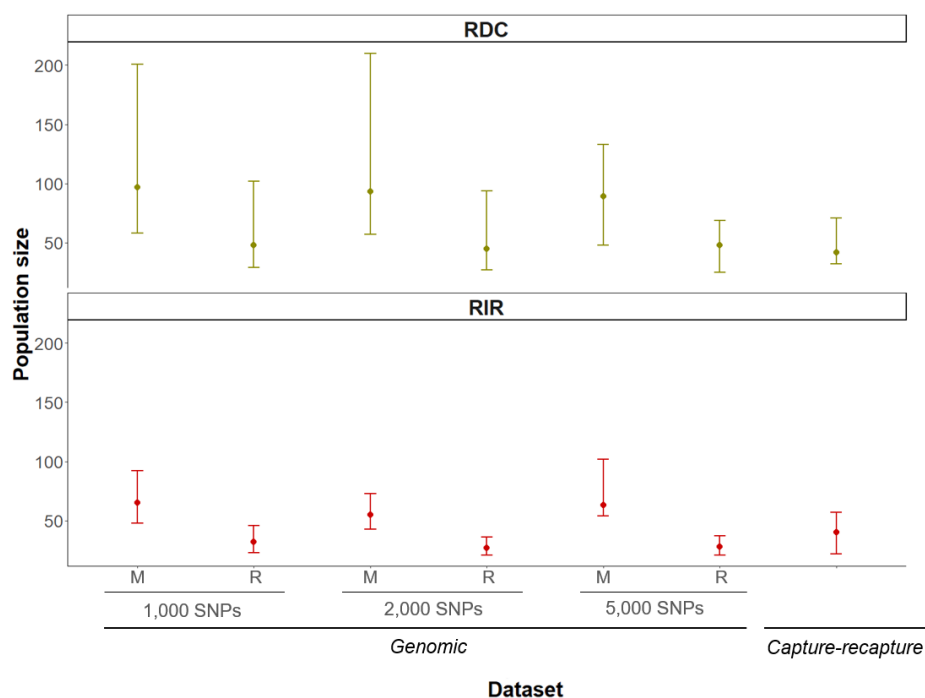


Figure 34 : Population size estimated for the Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) using the capture-recapture data from 2018-19 breeding season, and based on linkage disequilibrium method (LDN_e) estimated with the genome-wide SNPs. Population size are given in number of breeder for capture-recapture data and the number of individuals recently involved in reproduction for the Genomic data. Genomic analyses were performed using a subset of 1,000, 2,000 and 5,000 SNP loci considering both monogamous (M) and random (R) mating system. Confidence intervals (95% CI) were estimated with the jackknife method for the effective population size. RDC = Rond Des Chevrons ; RIR = Rivière des Remparts. For more details see Appendix 14.

3.2.3.3. Demographic rates of Mascarene petrel

In the 2016-17 breeding season (i.e., before rat control), only one downy chick and two eggs were found in October 2016 at RIR. However, no fledging was found at the end of the breeding season despite several visits of the colony conducted between November 2016 and February 2017, suggesting a breeding success of 0 without any control of rats. The average breeding success, since the 2017-18 season was 0.75 ± 0.16 at RDC and 0.44 ± 0.20 at RIR (Figure 35). At RIR, breeding success seems to increase while rat activity decreases over the years (Figure 35). The activity of rats appears to have decreased over time since the implementation of predator control measures (Figure 35)

The theoretical age of first reproduction estimated by equation (1) was three years old.

A total of 37 (20 breeders and 17 non-breeders) individuals were banded in RIR and 42 (24 breeders and 18 non-breeders) in RDC. The best model was $\phi(bs/col/.) p(t./col)$ and $\phi(bs./.) p(t./col)$ (Appendix 16), which accounted for variation in recapture probability with time and colony, variation in survival with breeding status, and uncertainty about the effect of colony on survival. Mascarene petrel model averaged adult survival was 0.94 ± 0.04 for RIR and 0.93 ± 0.05 for RDC when considering only breeders, and 0.71 ± 0.09 for RIR and 0.53 ± 0.12 for RDC if considering non breeders.

When adding the inbreeding coefficient as a covariate, all the models showed a limited statistical inference and a lack of model convergence, suggesting that individual adult survival was not related to inbreeding coefficient.

Additionally, none of the 79 adults banded in the colonies was controlled at the other colony, suggesting no or very limited exchanges between the two colonies.

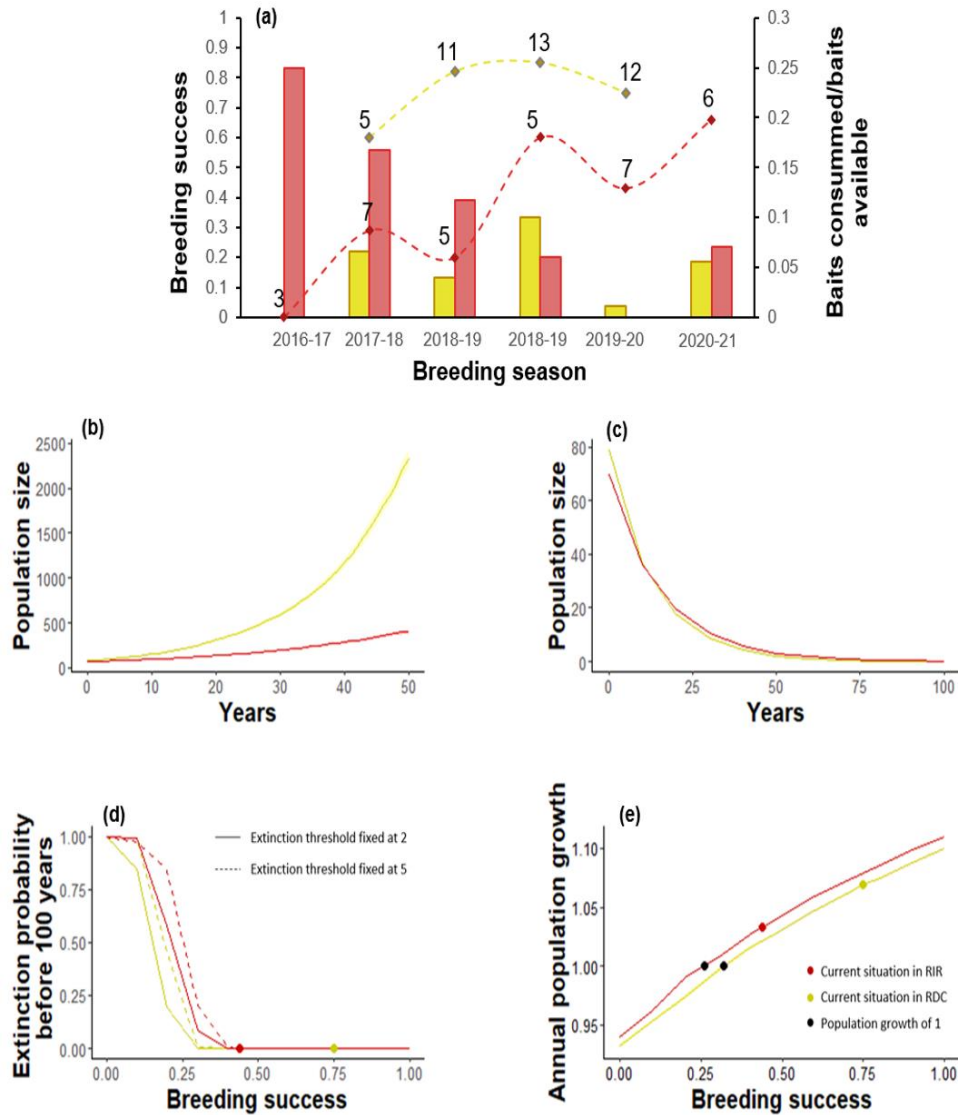


Figure 35 : Population dynamics analysis of Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) in the two colonies : Rivières des Remparts (RIR, red) and Rond Des Chevrons (RDC, yellow). (a) Breeding success of Mascarene petrel by breeding season is related to rat activity. The number above the dots correspond to the number of nests monitored since incubation per colony. Population viability analysis for Mascarene petrel (b) with rat control and (c) without rat control. (d) is the extinction probability before 100 years for each population depending on the breeding success and (e) the annual population growth for each population depending on the breeding success.

3.2.3.4. Impact of rat control

Assuming rat control every year during the entire breeding season, the 100-year extinction probability was null for both colonies. Models estimated an annual colony growth rate of

1.04±0.001 for RIR and 1.11±0.002 for RDC (Figure 35). Considering the adult survival estimated with CR, populations should be at least constant, if assuming a breeding success of at least 0.26 at RIR and 0.32 at RDC (Figure 35). In contrast, in the absence of rat control, both colonies were predicted to disappear in a few decades with a population growth of 0.94±0.001 at RIR and 0.93±0.002 at RDC. Specifically, RIR colony may disappear in 46±0.9 to 64±1.3 years and RDC in 20±0.11 to 33±0.13 years, depending of the extinction threshold (Figure 35).

3.2.4. DISCUSSION

Our study is a pioneering integration of genomic analysis and population dynamics analysis to assess the population dynamics and viability of a species. This innovative approach has addressed a significant knowledge gap related to the Mascarene petrel, encompassing the population size, conservation status (including extinction risk assessment), and the genetic diversity and inbreeding risk within this critically endangered endemic seabird.

The effective population size estimates using genomic and the number of breeders estimated by CR analyses are congruent, with a small contemporaneous population size (<200 individuals per colony) when considering monogamous mating system. Our results support the previous observation suggesting than few individuals breed on Réunion Island (between 45 and 400 pairs from 1978 to 1995 Attie et al. 1997). Previous coalescent modelling revealed that intense volcanic activity on Réunion Island may have triggered Mascarene petrel population declines, through elevated levels of mortality, breeding failure and loss of suitable breeding habitat (Teixeira et al. submitted). This situation was likely aggravated by the Human colonization of Réunion Island around 400 years ago (Maillard 1863). Genomic analyses suggest that the observed heterozygosity (H_o) in the Mascarene petrel was comparable to other threatened species, such as southern rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome*) and Fiordland crested penguin (*E. pachyrhynchus*) (Table 10). These results are also corroborated by a previous genetic study using microsatellites and the grounded birds' dataset (Lopez et al. 2021).

Genomic analyses further indicate that a substantial portion of the individuals studied here exhibit elevated levels of inbreeding beyond what would be expected through random mating. This suggests that within the two studied colony, birds tend to mate with closely-related partners and these mating produce viable but inbred individuals. This may be due to the very low population size and the strong philopatry (Teixeira et al. submitted). By definition, individuals displaying strong natal philopatry tend to breed in the areas of their birth (Pearce 2007). In some

cases, seabirds even return to their exact birth nests (Warham 1996; Bried and Jouventin 2002). Barau's petrel (*Pterodroma barau*), another seabird endemic to Réunion Island, does not exhibit notably high inbreeding coefficients despite its strong natal philopatry (Danckwerts et al. 2021), possibly due to a much larger number of breeders. Indeed, the Barau's petrel colonies gather thousands of breeders in a very limited area (Chevillon et al. 2022). In small populations of long-lived animals such as petrels, natal philopatry can thus potentially lead to repeated reproduction among related individuals over years, leading in a very high risk of inbreeding. To our knowledge, this phenomenon has not been shown in other studies. While philopatry is an adapted strategy that reduce the cost of finding a good place to breed, for a vulnerable and small population like the Mascarene petrels, it may act as an ecological trap that promotes significant inbreeding with associated fitness consequences. These long-term fitness consequences should be investigated in the future.

One of the most remarkable findings of our study is the high level of inbreeding observed among the grounded birds attracted by light pollution, in comparison to the birds sampled at RIR and RDC. However, this does not appear to have a drastic impact on adult survival since this rate remain very high in comparison to related species within the same phylogenetic category. These rates are comparable to other Procellariidae species, such as the black petrel (*Procellaria parkinsoni*) and the white-headed petrel (*Pterodroma lessonii*), both of which are not known to face significant threats (Bell et al. 2011; Barbraud et al. 2023) (Appendix 7). Estimates of the survival rate for non-breeding individuals are lower than those for breeders, likely due to the fact that these individuals prospect the colony without establishing themselves. However, confirmation of this hypothesis relies on the sustained continuation of CR monitoring and the implementation of more precise analytical methods in the future. Another explanation could be that the individuals found stranded may come from one or several other colonies closer to artificial lights and composed of individuals with a high inbreeding coefficient.

Inbreeding can also impact reproductive fitness in some bird species, such as the Hawaiian crows (*Corvus hawaiiensis*) (Hoeck et al. 2015) and robins (*Pteroica macrocephala chathamensis* and *P. australis*) (Briskie and Mackintosh 2004), resulting in early egg mortality. However, the breeding success at RDC surpasses that observed in other phylogenetically related species, such as *Pterodroma*. For this genus, breeding success varies depending on the presence or absence of predators or predator control. It reaches 0.60 for the black petrel (*Pterodroma macroptera*) during cat control (Cooper and Fourie 1991), 0.57 for the white-headed petrel in

predator-free conditions (Barbraud et al. 2023), and 0.38 for the Hawaiian petrel (*Pterodroma phaeopygia sandwichensis*) under cat and rat control (Raine et al. 2017a).

Conversely, breeding success is lower within the RIR colony. This could be attributed to more intense rat activity compared to RDC during the first three years of the monitoring or higher intra-specific competition for nests. For instance, during a single breeding season, up to seven individuals were captured within the same burrow at RIR, including the 2 breeders and 5 prospecting adults. Camera traps deployed at the colonies to study predator impacts have shown several agonistic behaviors between adults at the entrance of the burrows. We also found eggs outside the burrows, presumably ejected by adults competing with breeding birds (pers. obs).

In RIR, breeding success was nul in 2016-17, when rats were not regulated since the beginning of the season. This outcome can be attributed to both the limited number of active nests monitored during the first season (n=3) and the high level of rat activity (as inferred from the ratio consumed baits/available baits) when control measures were just started. Consequently, it appears highly probable that rats contributed to diminished breeding success through their predation on eggs and/or chicks, a phenomenon observed in many other burrow nesting or ground nesting seabirds (Carlile et al. 2003; Raine et al. 2020; Saunier et al 2022; Fayet al 2023). Colony predation is considered as the greatest threat to petrels worldwide, particularly in tropical and sub-tropical environments (Enticott and Tipling 1997), as they breed on the ground and are generally small in size, making them easy prey for predators such as rats. Rat control on breeding sites has led to a rapid increase in breeding success, as observed for several other petrel species breeding on sites where rats have been eradicated or controlled (Carlile et al. 2003; Jones 2010). This should lead to the recovery of the two Mascarene petrel colonies considered here, as observed in many other seabird population (Jones 2010; Buxton et al. 2014; Jones et al. 2016; Brooke et al. 2018). However, given the late age of first breeding (estimated at 3 years for Mascarene Petrels) and the low number of breeding events observed each year on the colonies (between 3 and 13), the increase in colony size due to auto-recruitment will take years to be observed (Jones 2010; Le Corre et al. 2015). If rat control is stopped within the colonies, this would lead to the disappearance of the RIR colony in 61 ± 0.41 years and the RDC colony in 54 ± 0.37 years, according to the most optimistic scenario (extinction threshold set at 2 pairs).

Altogether, our study suggests that despite the small population size and the high level of inbreeding, the species manages to maintain a relatively high level of genetic diversity. This diversity remains crucial for the viability of the species (Spielman et al. 2004). For long-term

population persistence to be observed, individuals must have the ability to adapt to environmental changes such as pollution, invasive species, and climate change. This adaptability can only be achieved if the population harbors adequate genetic diversity; otherwise, the species may lack the genetic diversity needed for local adaptation (Kardos et al. 2021). Effective conservation measures could still play a significant role for the conservation of the Mascarene petrel. According to our PVA, the yearly control of rats at breeding colony appears to be the most important measure to save these two colonies.

Finally, given the genetic isolation of each colony (Teixeira et al. submitted), each one must be regarded as a distinct gene pool warranting preservation. Eighteen other potential breeding sites have been identified recently (Juhász et al. 2022). Rat control should also be implemented at these sites to save the species from extinction.

Table 10 : Genome-wide observed heterozygosity (H_o) for *Pseudobulweria aterrima* and comparison with values reported for other seabird species using genomic datasets. DArTseq and RADseq = restriction site-associated DNA sequencing; ddRADseq= double-digest restriction site-associated DNA sequencing; GBS = genotyping-by-sequencing; UCEs = targeted sequencing of ultra-conserved Elements; WGS = whole genome sequences; SNP = Single Nucleotide Polymorphism.

Species	Vernacular name	method	# SNPs	n birds	H_o	IUCN status	Reference
<i>Pseudobulweria aterrima</i>	Mascarene Petrel	DArTseq	12,878	68	0.1834 - 0.1902	Critically Endangered	this study
<i>Eudyptes moseleyi</i>	Northern rockhopper penguin	DArTseq	4,654	8	0.237 - 0.245	Endangered	(Cole et al. 2019)
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	white-chinned petrel	GBS	60,709	89	0.22 - 0.30	Vulnerabe	(Rexer-Huber et al. 2019)
<i>Fratercula arctica</i>	Atlantic Puffins	WGS	1,116,341	77	0.0022 - 0.0026	Vulnerabe	(Leigh et al. 2023)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	southern rockhopper penguin	ddRADseq	4,705	209	0.183 - 0.202	Vulnerabe	(Lois et al. 2020)

<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Macaroni/ royal penguin	DArTseq	13,256	86	0.052 - 0.06	Vulnerabe	(Cole et al. 2019)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Western rockhopper penguin	DArTseq	7,575	26	0.152 - 0.17	Vulnerabe	(Cole et al. 2019)
<i>Aptenodytes forsteri</i>	emperor penguin	RADseq	4,596	110	0.107 - 0.119	Near Threatened	(Younger et al. 2017)
<i>Aptenodytes forsteri</i>	emperor penguin	RADseq	4,596	110	0.1071 - 0.1189	Near Threatened	(Younger et al. 2017)
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	Fiordland crested penguin	DArTseq	4,279	20	0.183 - 0.2	Near Threatened	(Cole et al. 2019)
<i>Eudyptes robustus</i>	Snares crested penguin	DArTseq	3,141	3	0.259	Near Threatened	(Cole et al. 2019)
<i>Sterna dougallii</i>	roseate terns	UCEs	1,522	76	0.15 - 0.30	Least Concern	(Byerly et al. 2022)
<i>Ardenna pacifica</i>	wedge-tailed shearwater	Sequence capture	20,780	50	0.033 - 0.091	Least Concern	(Herman et al. 2022)
<i>Uria lomvia</i>	thick-billed murre	ddRADseq	2,220	86	0.144 - 0.149	Least Concern	(Tigano et al. 2017)
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	King penguin	RADseq	5,154	16	0.1066 - 0.1151	Least Concern	(Clucas et al. 2016)

<i>Aptenodytes patagonicus</i>	King penguin	RADseq	5,154	64	0.107 - 0.115	Least Concern	(Younger et al. 2017)
<i>Pygoscelis antarctica</i>	Chinstrap penguin	RADseq	12,921	44	0.114 - 0.120	Least Concern	(Younger et al. 2017)
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Adélie penguin	RADseq	3,872	87	0.090 - 0.102	Least Concern	(Younger et al. 2017)
<i>Pygoscelis papua</i>	Gentoo penguin	RADseq	10,108	69	0.088 - 0.189	Least Concern	(Younger et al. 2017)
<i>Eudyptes filholi</i>	Eastern rockhopper penguin	DArTseq	8,835	71	0.098 - 0.108	Vulnerable	(Cole et al. 2019)
<i>Hydrobates spp.</i>	storm-petrels	ddRADseq	2,608	133	0.0005 - 0.0012	–	(Taylor et al. 2019)

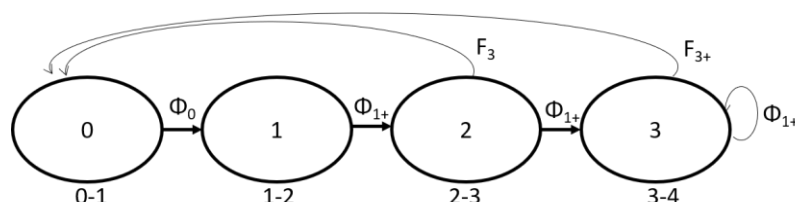
STATEMENTS & DECLARATIONS

Funding. This study was supported by the LIFE + Petrels (grant number: LIFE13 BIO/FR/000075) co-led by Le Parc national de La Réunion, l'Université de La Réunion, La Société d'Études Ornithologiques de La Réunion (SEOR) and l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, with financial support from the European Union, La Direction de l'Environnement l'Aménagement et du Logement (DEAL) and Le Conseil Départemental of Réunion Island. It was also supported by FEDER SMAC (2020-2022, N° RE0022954), co-funded by the European Union (European Regional Development Fund) and Region Réunion. The study was additionally funded by the Bertarelli Foundation as part of the Bertarelli Programme in Marine Science (Project 822916). M. Saunier was supported by Region Réunion (n°219479) and the European Social Fund PhD studentships.

Ethics approval. The samples used for the genomic analyses stemmed from wild birds collected in Réunion Island. Sampling was approved by the Parc national de La Réunion, and bird capture, handling and sample collection were equally approved and carried out in concordance with the ethical principles and approval of the Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (PP 609 and banding authorization 44 of MLC; CRBPO, National Museum of Natural History, Paris).

Appendix 11 : Results of the Goodness of Fit (GOF) tests for Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) obtained with R2UCARE

Groups		Goodness of fit tests			
Colony	Breeding status	3SM	2CL	2CT	3SR
			df=1 ;	df=1;	df=1;
RDC	Breeder	df=2 ; pvalue=1	pvalue=1	pvalue=0.551	pvalue=0.308
			df=0,		
RDC	Non breeder	df=1; pvalue=1	pvalue=1	df=2; pvalue=1	df=2; pvalue=1
		df=2;	df=1;	df=3;	
RIR	Breeder	pvalue=0.771	pvalue=1	pvalue=0.817	df=1; pvalue=1
			df=0;		df=2;
RIR	Non breeder	df=1, pvalue=0.4	pvalue=1	df=1; pvalue=1	pvalue=0.976



Appendix 12 : Life cycle of Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*). F corresponds to the fecundity of adults ($F = \phi_{1+} \cdot \alpha \cdot \beta \cdot BS$), Φ_i survival rate at age i , α is the sex ratio fixed to 0.5 and β is the breeding rate fixed to 1.

Appendix 13 : Individual inbreeding coefficients (F) estimated for the Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) ($n = 87$) based on 13,855 SNP loci. $F = 0$ reflects random mating (i.e., inbreeding avoidance) and $F = 1$ the absence of heterozygous genotypes (Vieira et al. 2013). RDC = *Rond Des Chevrons* colony; RIR = *Rivière des Remparts*; GB = light-grounded birds.

Individuals	dataset	<i>F</i>
PN1	GB	0.23
PN10	GB	0.17
PN11	GB	0.15
PN12	GB	0.12
PN13	GB	0.15
PN14	GB	0.1
PN15	GB	0.13
PN16	GB	0.09
PN17	GB	0.09
PN18	GB	0.07
PN19	GB	0.14
PN38	GB	0.13
PN40	GB	0.07
PN48	GB	0.08
PN6	GB	0.16
PN7	GB	0.13
PN70	GB	0.14
PN8	GB	0.14
PN9	GB	0.12
PN20	RIR	0.08
PN22	RIR	0.1
PN23	RIR	0.09
PN24	RIR	0.08

PN25	RIR	0.09
PN26	RIR	0
PN27	RIR	0.07
PN28	RIR	0.12
PN29	RIR	0.07
PN30	RIR	0.16
PN39	RIR	0.03
PN41	RIR	0.06
PN42	RIR	0.11
PN43	RIR	0.06
PN45	RIR	0.08
PN46	RIR	0.1
PN47	RIR	0.07
PN52	RIR	0.1
PN53	RIR	0.07
PN54	RIR	0.04
PN55	RIR	0.04
PN58	RIR	0.09
PN59	RIR	0.12
PN60	RIR	0.18
PN66	RIR	0.12
PN67	RIR	0.03
PN68	RIR	0.13
PN74	RIR	0.1

PN75	RIR	0.18
PN80	RIR	0.04
PN81	RIR	0.05
PN82	RIR	0.05
PN85	RIR	0.03
PN91	RIR	0.06
PN92	RIR	0.03
PN98	RIR	0.1
PN99	RIR	0.11
PN31	RDC	0.12
PN32	RDC	0.09
PN34	RDC	0.05
PN35	RDC	0.04
PN36	RDC	0.07
PN37	RDC	0.08
PN44	RDC	0.12
PN49	RDC	0.09
PN50	RDC	0.08
PN51	RDC	0.07
PN57	RDC	0.04
PN61	RDC	0.12
PN63	RDC	0.08
PN64	RDC	0.07
PN65	RDC	0.1

PN71	RDC	0.14
PN72	RDC	0.1
PN73	RDC	0.08
PN76	RDC	0.13
PN77	RDC	0.11
PN78	RDC	0.09
PN79	RDC	0.04
PN86	RDC	0.12
PN87	RDC	0.03
PN88	RDC	0.07
PN89	RDC	0.03
PN93	RDC	0.06
PN94	RDC	0.13
PN95	RDC	0.04
PN96	RDC	0.11
PN97	RDC	0.1

Appendix 14: Contemporary estimates of effective population of Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) size based on linkage disequilibrium method (LDN_e). Population size are given in number of individuals. The analyses were performed using a subset of 1,000, 2,000 and 5,000 SNP loci considering both monogamous and random mating system. Confidence Intervals (95% CI) were estimated with the jackknife method. Number of breeders is estimated with Capture-Recapture dataset using Cormack Jolly Seber model. RDC = Rond Des Chevrons colony; RIR = Rivière des Remparts.

		Effective population size (95% CI)						Number of breeders (95%CI)
		1,000 loci		2,000 loci		5,000 loci		Capture-recapture
Colony	N	Monogamy	Random	Monogamy	Random	Monogamy	Random	-
RDC	31	97 (58 - 201)	48 (29 - 102)	93 (57 - 210)	45 (27 - 94)	89 (48 - 133)	48 (25 - 69)	37 (29-62)
RIR	37	65 (48 - 92)	32 (23 - 46)	55 (43 - 73)	27 (21 - 36)	63 (54 - 102)	28 (21 - 37)	40 (22-57)

Appendix 15 : Results of the CAPTURE analyses for Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) in Rivière des Remparts (RIR) and Ronds Des Chevrons (RDC). “t” means that the parameter varies with time and “.” is constant. AICc is the Akaike Index Criteria corrected for small sample.

Colony	Model	AICc	Δ AICc	Number of parameters	Weight	Deviance
RDC	$p(t)=c(t)$	152.770	0.000	7	0.800	147.691
	$p(t) c(t)$	155.948	3.178	13	0.163	137.346
	$p(t)c(.)$	159.648	6.878	8	0.026	152.380
	$p(.)=c(t)$	161.901	9.131	7	0.008	156.822
	$p(.)=c(.)$	164.607	11.837	1	0.002	172.150
	$p(.)c(.)$	166.358	13.588	2	0.001	171.856
RIR	$p(t)=c(t)$	335.643	0.000	13	0.434	276.258
	$p(.)c(t)$	335.766	0.123	13	0.408	276.382
	$p(.)=c(.)$	338.887	3.244	1	0.086	304.428
	$p(.) c(.)$	340.229	4.586	2	0.044	303.750
	$p(t) c(t)$	341.069	5.426	21	0.029	264.195
	$p(t) c(.)$	353.095	17.452	14	0.000	291.563

Appendix 16: Results of the Cormack Jolly Seber analyses for Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*). “t” means that the parameter varies with time, “bs” with breeding statuses, “col” according to the colony and “.” that it is constant. ϕ is survival rate and p is the capture probability. AICc is the Akaike Index Criteria corrected for small sample

Model	AICc	Δ AICc	Weight	Number of parameter	Deviance
$\phi(\text{bs}/\text{col}) p(\text{t}/\text{./col})$	303.570	0.000	0.632	12	116.625
$\phi(\text{bs}/.) p(\text{t}/\text{./col})$	305.261	1.691	0.271	12	118.316
$\phi(.) p(\text{t}/\text{bs}/.)$	308.715	5.145	0.048	11	124.087
$\phi(\text{bs}/.) p(\text{t}/\text{bs}/\text{col})$	310.226	6.656	0.023	22	98.384
$\phi(./\text{col}) p(\text{t}/\text{./col})$	311.031	7.462	0.015	12	124.087
$\phi(\text{bs}/\text{col}) p(\text{t}/\text{bs}/\text{col})$	312.199	8.630	0.008	23	97.681
$\phi(.) p(\text{t}/\text{bs}/\text{col})$	315.613	12.043	0.002	21	106.413
$\phi(.) p(./\text{bs}/.)$	321.569	18.000	0.000	3	154.468
$\phi(.) p(\text{t}/\text{./col})$	329.489	25.919	0.000	11	144.860
$\phi(.) p(\text{t}/\text{./col})$	329.489	25.919	0.000	11	144.860

Appendix 17 : Adult survival rate for Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*) and comparison with values reported for other Procellariidae. All parameters were estimated with capture-recapture data.

Species	Site	Adult survival rate	Survey duration	Source
<i>Pseudobulweria aterrima</i>	Réunion Island	0.93±0.05 (RDC)	5 years	Present study
		0.94±0.04 (RIR)	6 years	
<i>Bulweria bulwerii</i>	Montaña Clara, Macaronesian archipelagos	0.69±0.05 (female)	8 years	(Cruz-Flores et al. 2022)
		0.77±0.03 (male)		
<i>Bulweria bulwerii</i>	Macaronesian archipelagos	0.75±0.03 (female)	9 years	(Ramos et al. 2015)
		0.81±0.03 (male)		
<i>Pterodroma macroptera gouldi</i>	Motuotau island (New Zealand)	0.89±0.01	17 years	(Jones et al. 2011)
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	Crozet (Southern Land)	0.89±0.02	20 years	(Barbraud et al. 2008)
<i>Pterodroma sandwichensis</i>	Hawaiï	0.93	3 years	(Simons 1984b)
<i>Procellaria parkinsoni</i>	New Zealand	0.94±0.02	9 years	(Bell et al. 2011)
<i>Pterodroma lessonii</i>	Kerguelen (Southern Land)	0.94±0.058	21 years	(Barbraud et al. 2023)
<i>Pterodroma arminjoniana</i>	Round Island (Mauritius)	0.96-0.97	20 years	(Nicoll et al. 2017b)
<i>Procellaria westlandica</i>	New Zealand	0.96±0.04	9 years	(Waugh et al. 2006)

3.3. Etudes préliminaires de la démographie des pétrels de Barau et de l'impact des pressions environnementales naturelles et anthropiques sur leur démographie

Cette partie concernant les pétrels de Barau est rédigée en français car elle ne représente pas actuellement un article en cours de préparation. Cette étude nécessite un approfondissement des analyses qui n'a pas pu être réalisé dans le cadre de cette thèse. Néanmoins, l'analyse de la démographie des pétrels de Barau devrait faire l'objet d'une publication scientifique ultérieurement.

ABSTRACT

The Barau's petrel (*Pterodroma barau*) is a seabird species endemic to Réunion Island, classified as endangered. It faces numerous threats, including light pollution, plastic pollution, and predation by black rats (*Rattus rattus*) and cats (*Felis catus*). Currently, three large breeding colonies are known, and two of them have been monitored for nearly 20 years using capture-recapture (CR) methods at Grand Benare and Piton des Neiges. Regular control measures are in place to manage cats and rats on these colonies. This study aims to estimate demographic parameters of Barau's petrels, for the first time, using CR data collected by capturing individuals at their burrows and annual burrow monitoring. The study aimed to address the knowledge gap regarding the species' demography and assess the impact of predator control actions on the species' demographics. The average breeding success was relatively high, with (0.62 ± 0.10 at Piton des Neiges and 0.58 ± 0.14 at Grand Bénare), indicating a moderate impact of rats on this demographic parameter. Adult survival varies between 0.50 ± 0.30 and 0.93 ± 0.04 per year on the two colonies. Low survival rates observed in some years may be associated with methodological biases or actual threats, such as predation by cats still present on the colonies or excessive plastic ingestion, which warrants further investigation.

Key words : petrels, demography, seabirds, predator regulation

RÉSUMÉ

Le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*) est un oiseau marin endémique de La Réunion et classé en danger d'extinction. Il est soumis à de nombreuses menaces telle que la pollution lumineuse, la pollution plastique, ainsi que la prédation par les rats noirs (*Rattus rattus*) et par les chats (*Felis catus*). Trois colonies de reproduction sont actuellement connues dont deux sont suivies depuis près de 20 ans par capture-marquage-recapture (CMR) : au Grand Bénare et au Piton des Neiges. Les chats et les rats y sont contrôlés régulièrement. Cette étude avait pour but d'estimer pour la première fois les paramètres démographiques des pétrels de Barau à l'aide de données de CMR obtenues en capturant les individus au terrier et de suivis annuels des terriers. Ceci nous a permis de combler un manque de connaissances sur la démographie de l'espèce et d'évaluer l'effet des actions de contrôle des prédateurs sur la démographie de l'espèce. Le succès reproducteur moyen est plutôt élevé puisqu'il est de 0.62 ± 0.10 au Piton des Neiges et 0.58 ± 0.14 au Grand Bénare, soulignant l'impact modéré des rats sur ce paramètre démographique. La survie des adultes reproducteur varie entre 0.50 ± 0.30 et 0.93 ± 0.04 par an sur les deux colonies. Cette faible survie obtenue certaines années pourrait être liée à des biais méthodologiques, ou à des menaces réelles telles que la prédation par les chats encore observés sur les colonies, ou l'ingestion de plastique en trop grande quantité. Ceci mérite d'être étudié plus en détail.

Mots clés : pétrels, démographie, oiseaux marins, régulation des prédateurs

3.3.1. INTRODUCTION

Le genre *Pterodroma* est représenté par 35 espèces réparties des zones équatoriales aux zones sub-polaires des trois océans (Annexe 18). Ces espèces figurent parmi les plus menacées et les moins connues au monde. La plupart des études récentes menées sur celles-ci se concentrent sur leur comportement alimentaire durant la reproduction et l'hivernage (Pinet et al. 2011, 2012; Rayner et al. 2012; Legrand et al. 2016; Clay et al. 2017; Ventura et al. 2020) tandis que la démographie des *Pterodroma* est très peu explorée (Annexe 18). La survie des adultes n'a, par exemple, été estimée que pour quatre espèces du genre. La survie des *Pterodroma lessoni* de Kerguelen est de $0,94 \pm 0,058$ (Barbraud et al. 2023). Elle se situe entre 0,96 et 0,97 pour les *Pterodroma arminjonia* de l'île Ronde, Maurice (Nicoll et al 2017), elle est de 0,93 pour les *Pterodroma sandwichensis* d'Hawaï (Simons 1984a) et de $0,89 \pm 0,01$ pour les *Pterodroma*

macroptera gouldi de l'île Motuotau en Nouvelle-Zélande (Jones et al. 2011). Le succès reproducteur a, quant à lui, été estimé pour près de la moitié des espèces (c'est-à-dire 17, Annexe 18). Il varie considérablement selon les sites, allant de zéro à 0,775 (Annexe 18).

Le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*) est une espèce endémique de La Réunion. La première colonie de reproduction a été découverte en 1995 sur le col du Taïbit (Probst et al. 2000). La seconde a été découverte en 2000, dans les falaises du Piton des Neiges, plus précisément à Bras des Étangs (Figure 37). Elle était alors composée d'environ 900 nids à l'époque. Plusieurs sites de reproduction éparses ont ensuite été identifiés. En 2006, une nouvelle grande colonie a été décrite au Grand Bénare (Pinet et al. 2009a). La dernière colonie recensée jusqu'à présent a été découverte en 2022, au Gros Morne, à environ 3 000 mètres d'altitude. Les pétrels de Barau sont présents à La Réunion entre septembre et avril, en partie durant la période cyclonique qui a lieu de novembre à avril dans la région. Ils se reproduisent dans des terriers creusés dans le sol, dans des failles au pied de falaises ou sous des rochers. Les individus arrivent le 10 septembre \pm 7 jours (Pinet et al. 2012) pour parader et s'accoupler. Ils quittent la colonie 11 \pm 6 jours plus tard pour effectuer un exode prépostial de 46 \pm 9 jours durant lequel ils s'alimentent au sud-ouest de La Réunion, jusqu'aux côtes est de l'Afrique du Sud et du sud du Mozambique (Pinet et al. 2012). La ponte a lieu en novembre. À chaque événement de reproduction, une femelle pond un œuf unique. L'incubation dure en moyenne 52 \pm 7 jours (Pinet et al. 2009, 2012; Figure 36). Durant la période d'incubation, le mâle et la femelle alternent pour couvrir l'œuf et s'alimenter. Les trajets alimentaires des mâles durent environ 12,1 \pm 2,3 jours et ceux des femelles 15 \pm 3,2 jours (Pinet et al. 2012). Une fois l'œuf éclos, les deux partenaires alternent entre des trajets courts de moins de trois jours (à l'ouest de La Réunion) et des trajets longs (au sud et au sud-ouest de La Réunion) de 10 \pm 5 jours afin de se nourrir et nourrir leur (Pinet et al. 2012). La période d'élevage dure 90 jours (Pinet et al. 2012). L'envol des jeunes a lieu de manière très synchronisée, en avril, période à laquelle plusieurs centaines de jeunes pétrels sont retrouvés chaque année, désorientés par les éclairages artificiels (Chevillon et al. 2022).

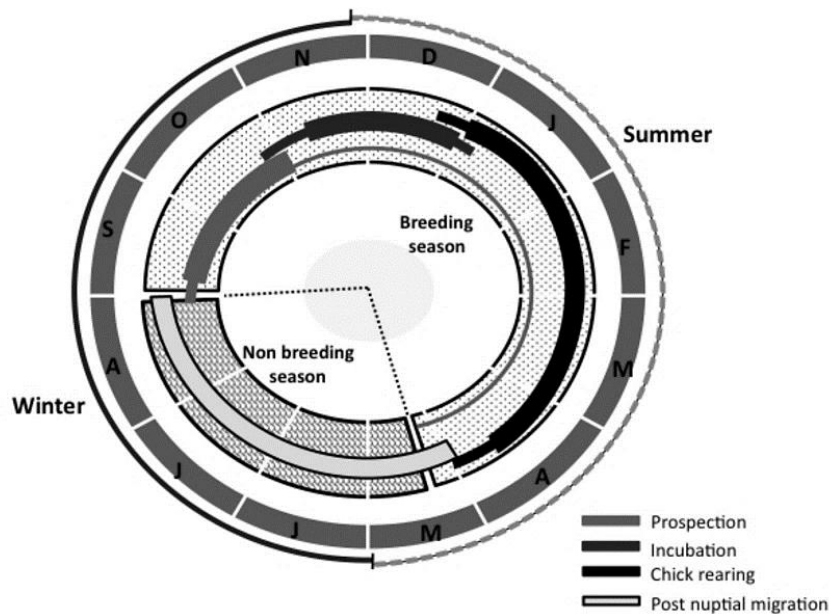


Figure 36 : Cycle de vie annuel des pétrels de Barau (*Pterodroma barau*). Pinet et al 2009.

Durant leur période de reproduction, les pétrels de Barau se nourrissent principalement de céphalopodes, en particulier de *Cranchiidae* (calamars de verre) et de *Ommastrephidae* (calamars volants) (Kojadinovic et al. 2007; Danckwerts et al. 2016), qu'ils pêchent, au moins en partie, en association avec de grands poissons pélagiques. Pendant la période inter-nuptiale, les individus migrent et hivernent dans une zone située entre les courants sud-équatorial et est-équatorial, caractérisée par une productivité relativement faible (Pinet et al. 2011; Legrand et al. 2016).

Les colonies actuellement étudiées au Grand Bénare et au Piton des Neiges sont génétiquement isolées l'une de l'autre, bien qu'elles soient séparées seulement d'environ 5 km, ce qui souligne une forte philopatrie et une forte fidélité au site de reproduction (Danckwerts et al. 2021). La démographie des pétrels de Barau reste peu connue. Les deux seules études antérieures sur ce sujet, outre les estimations de la taille des populations, visaient à examiner le système multi-spécifique entre les pétrels de Barau et leurs prédateurs (détaillées dans la section Méthode), en supposant des paramètres démographiques théoriques pour les pétrels, faute d'estimations à l'époque (Russell et al. 2009; Dumont et al. 2010).

L'estimation précise du nombre d'individus reproducteurs à La Réunion est difficile à établir, car la plupart des colonies de reproduction se trouvent dans des sites inaccessibles, rendant le dénombrement exhaustif sur le terrain impossible. Les pétrels se reproduisent dans des terriers sous des montagnes denses, ce qui complique le comptage des nids à distance, même avec des

méthodes modernes telles que l'utilisation de drones, couramment employée pour estimer les tailles de populations d'oiseaux marins sans avoir besoin d'accéder directement à leur site de reproduction (Albores-Barajas et al. 2018).

Cependant, diverses méthodes indirectes, présentées ci-dessous, ont été employées pour estimer le nombre d'individus reproducteurs. En 1990, à l'aide d'observations en mer, Stahl et Bartle (1991) ont estimé qu'entre 15 000 et 20 000 pétrels de Barau se reproduisaient à La Réunion. Dix ans plus tard, Le Corre et Saffort (2001) ont estimé qu'entre 4 000 et 6 500 couples se reproduisaient au sein d'une dizaine de colonies réparties sur l'île. Entre 2013 et 2016, des comptages d'oiseaux en vol ont été effectués à l'aide des radars disposés sur 23 sites situés le long de la côte. Cette méthode a permis d'estimer qu'environ 38 000 pétrels de Barau quittaient l'île en fin de nuit, suggérant que la population est probablement beaucoup plus importante que les estimations antérieures l'indiquaient (Gineste 2016). Enfin, en se basant sur des données de captures-marquages-recaptures obtenues sur de jeunes oiseaux bagués juste avant leur envol en colonies et retrouvés ultérieurement parmi les oiseaux échoués en raison des éclairages artificiels, Chevillon et al. (2022a) ont estimé une taille de population d'environ 33 000 couples (de 18 000 à 47 800).

Compte tenu des différents protocoles mis en place, il est impossible de dégager une tendance claire concernant les populations. Cette étude vise à estimer, pour la première fois, les paramètres démographiques (survie et paramètres reproducteurs) des pétrels de Barau, tout en explorant les liens entre ces paramètres et les conditions environnementales.

3.3.2. MÉTHODE

3.3.2.1. Menaces pesant sur le pétrel de Barau

Historiquement, les habitants de La Réunion chassaient les pétrels de Barau pour leur viande. Aujourd'hui, l'espèce est protégée, et la chasse est interdite depuis 1989. Cependant, elle reste actuellement menacée par trois principaux facteurs, classés ici par ordre d'impact décroissant : les mammifères introduits (Faulquier et al. 2009), la pollution lumineuse (Le Corre et al. 2002; Chevillon et al. 2022) et la pollution plastique (Cartraud et al. 2019); Thibault et al. en préparation).

Sur les sites de reproduction, les deux principales menaces sont la prédation par les rats noirs (*Rattus rattus*) et bruns (*Rattus norvegicus*) ainsi que par les chats (*Felis catus*) (Faulquier et al. 2009). Un chat peut tuer en moyenne $0,57 \pm 0,55$ pétrels par jour, principalement des adultes (Faulquier et al. 2009). Par conséquent, ils peuvent avoir un impact significatif sur la survie des adultes, un paramètre démographique particulièrement important pour la croissance des populations d'oiseaux marins (Jenouvrier et al. 2005). En outre, en tuant les adultes pendant la période de reproduction, ils contribuent indirectement à la réduction du succès reproducteur (Le Corre 2008). Les chats constituent donc une menace majeure pour la viabilité de l'espèce. Bien que moins fréquents sur les colonies en raison de la faible disponibilité de ressources alimentaires (Faulquier et al. 2009; Ringler 2013), la présence de rats peut également impacter le succès reproducteur. La fréquence élevée des chats sur les sites et leur fort taux de prédation sur les oiseaux ont motivé la mise en place d'un plan de conservation en faveur des pétrels de Barau, mettant l'accent sur la régulation des chats et des rats au sein des colonies (Salamolard et al. 2008). Les chats et les rats font l'objet d'un contrôle régulier dans les deux colonies de pétrels de Barau connues grâce au déploiement de pièges létaux à rats (A24, Good Nature) et à chats (TIMM's trap), ainsi qu'à la dispersion d'anticoagulants (difénacoum et brodifacoum).

De 1996 à 2021, 17 256 pétrels de Barau se sont échoués, désorientés par la lumière artificielle, soit en moyenne 690 par an (Chevillon et al. 2022). Parmi eux, 96,4 % étaient des juvéniles effectuant leur premier envol depuis les colonies. Cette menace touche particulièrement les pétrels de Barau, car ils se reproduisent dans des colonies situées au centre de La Réunion et doivent survoler le littoral, fortement urbanisé et illuminé, avant d'atteindre l'océan pour leurs premières années de migration (Le Corre et al. 2002; Chevillon et al. 2022). Par conséquent, l'éclairage artificiel a un impact direct sur la survie des juvéniles.

Parmi les juvéniles échoués et décédés, au moins un débris de plastique a été trouvé chez 92 d'entre eux (92/144 ; 64 %) (Thibault et al. en préparation). Les débris plastiques trouvés chez les juvéniles ont été ingérés accidentellement par les adultes et transmis aux poussins pendant l'alimentation. Ceci est particulièrement inquiétant, car l'ingestion de plastique peut entraîner l'obstruction du système digestif, provoquant la mort des individus (Roman et al. 2021).

3.3.2.2. Protocole de capture-marquage recapture

Les deux colonies suivies se situent au cœur du Parc National de La Réunion (Figure 37) et bénéficient d'un statut de conservation particulier et l'accès y est strictement interdit sauf exceptions liées aux missions scientifiques (CMR, déploiement de balises, étude des prédateurs

introduits etc..) et de gestion (contrôle des chats et des rats chaque année). Ces deux colonies ont été choisies pour effectuer un suivi démographique car elles sont relativement denses en nids et accessibles. La marche d'accès dure environ trois heures au Grand Bénare et quatre à cinq heures au Piton des Neiges.

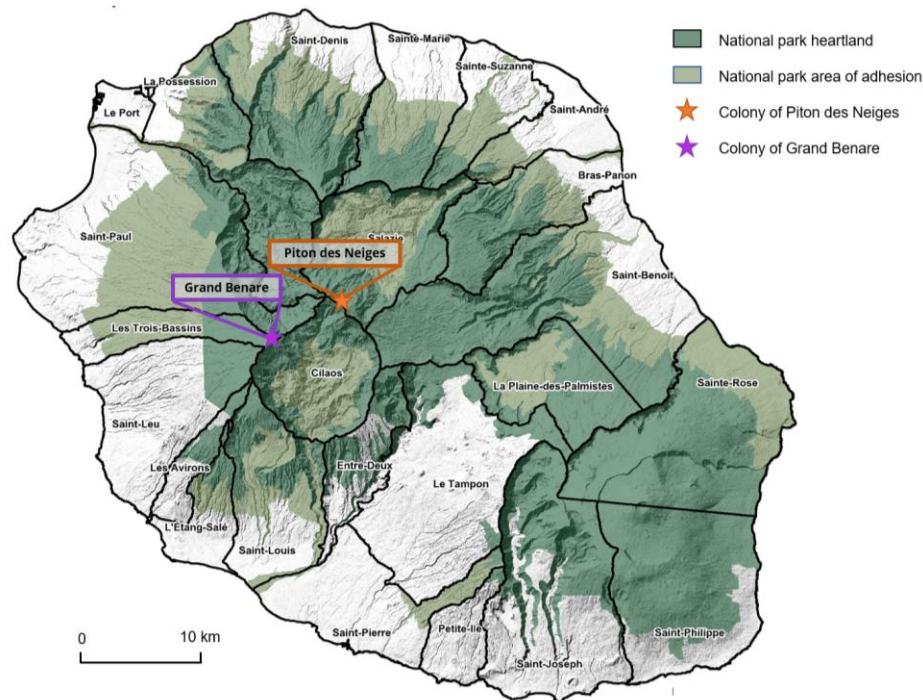


Figure 37 : Localisation des deux colonies de pétrels de Barau (*Pterodroma barau*), suivies par capture-marquage recapture, au cœur du parc national de La Réunion. Modifié de Parc national de La Réunion Décembre 2018, fond cartographique estompage BDAIlti © IGN

En 2002 et 2007, lors de la découverte des colonies, respectivement 180 et 140 nids actifs ont été étiquetés et géoréférencés au Piton des Neiges et au Grand Bénare.

Durant les deux premières années de suivi de la colonie du Piton des Neiges, les missions ont eu lieu entre mars et avril, à la fin de la saison de reproduction. À partir de 2004-05, des missions ont également été organisées au début de la reproduction, en décembre ou en novembre. Au fil des années, les connaissances sur la phénologie de l'espèce se sont améliorées, permettant d'établir un calendrier précis pour les missions de terrain, afin de capturer les adultes en début de reproduction et les poussins avant leur envol (Annexes 19 et 20). Les missions de terrain durent généralement deux à quatre jours.

Depuis 2008, idéalement, la première mission a lieu au milieu du mois de novembre et vise à capturer l'un des deux partenaires dans leur terrier. Pour cela, tous les nids précédemment étiquetés ont été prospectés. Les nids devenus inutilisables pour la reproduction (effondrés ou obstrués) ont été exclus du suivi. La seconde mission a lieu environ deux semaines plus tard, afin de capturer le deuxième partenaire, en considérant la durée des shifts d'incubation. Durant ces deux missions, tous les individus capturés sont bagués avec des bagues en métal ou contrôlés s'ils étaient déjà bagués. Les mesures biométriques usuelles ont été prises (longueur du tarse, longueur du bec, hauteur du crochet, longueur du crochet, longueur de l'aile pliée et poids pour les individus bagués, uniquement poids pour les individus contrôlés). Le statut reproducteur de ces nids a également été noté (adulte sur nid vide ou adulte(s) sur œuf).

Depuis 2008-09, les nids qui contenaient des individus en incubation en début de saison ont ensuite été visités durant la troisième et dernière mission au milieu du mois de mars afin de constater le succès (présence d'un gros poussin proche de l'envol), ou l'échec de la reproduction (nid vide, œuf ou poussin mort). Les poussins ont été bagués lors de cette mission. Lors de cette dernière mission, des poussins de nids non-suivis ont également parfois été bagués afin d'augmenter le nombre total de poussins bagués par colonie et ainsi améliorer la probabilité d'observer du recrutement dans les années suivantes.

3.3.2.3. Impact des facteurs environnementaux sur le succès reproducteur

Grâce aux sessions de terrain précédemment décrites, le succès reproducteur a été estimé sur les deux colonies à chaque saison depuis 2008, à l'exception de la saison 2019-20, où la situation sanitaire (confinement strict pendant l'épidémie de COVID-19) n'a pas permis de réaliser la mission de mars 2020.

Comme décrit précédemment, les pétrels de Barau sont présents à La Réunion en partie durant la période cyclonique. Nous avons donc voulu étudier l'impact des cyclones sur le succès reproducteur des individus. Les cyclones se caractérisent par des vents violents et/ou des pluies abondantes. Nous avons donc testé séparément l'effet de la pluie et du vent sur le succès reproducteur afin de décrire quel facteur influence ce paramètre démographique.

Les données de pluviométrie et d'anémométrie mensuelles (millimètres de pluies par mois et vitesse maximale du vent par mois en km/h) de Cilaos, ville située entre les deux colonies, ont été obtenues sur le site de MétéoFrance (Historique Météo de Cilaos : La météo jour par jour

depuis 2009 (historique-meteo.net)) pour les mois de novembre, décembre, janvier, février, mars et avril. Seuls ces mois ont été considérés car ce sont les mois pendant lesquels les nids sont actifs.

Nous avons testé l'influence des précipitations pendant la période d'incubation (somme de pluviométrie de novembre à décembre) puis pendant la période d'élevage (somme de pluviométrie de janvier à avril) entre 2009-2010 et 2020-21 car les données n'étaient pas disponibles pour les saisons 2008-2009, 2021-22 et 2022-2023. Nous avons testé l'influence du vent en considérant les plus fortes vitesses du vent enregistrées à Cilaos pendant la période de reproduction.

Nous avons réalisé des tests de corrélations de Pearson afin d'étudier l'influence du vent et de la pluie sur le succès reproducteur, ainsi que des tests de comparaison de moyennes (test de Student) afin de comparer le succès reproducteur de chaque colonie. Dans chaque cas, le seuil de significativité du test a été fixé à 0.05. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Corez Team 2022).

3.3.2.4. Analyses des données de Capture-Marquage-Recapture

3.3.2.4.1. Fidélité au partenaire et au site de reproduction

Les Procellariidae sont connus pour être fidèles à leur partenaire et à leur terrier de reproduction (Bried et al. 2003). Afin de vérifier cette hypothèse chez les pétrels de Barau, les données de CMR et d'occupation des terriers ont été utilisées. Chaque année, le terrier occupé par un adulte bagué et observé reproducteur, ainsi que son partenaire, a été pris en compte pour constater si les partenaires étaient fidèles entre eux et fidèles à leur site de reproduction.

Les échanges entre les deux populations ont également été quantifiés en notant le nombre d'individus (adultes et poussins) bagués dans une colonie et contrôlés au moins une fois dans l'autre.

3.3.2.4.2. Paramètres reproducteurs

Les données brutes de CMR ont également permis d'obtenir des informations sur la fréquence individuelle de reproduction et le taux de reproduction par classe d'âge. Comme précisé précédemment, les pétrels de Barau ont une reproduction fortement synchronisée. Cependant, certaines espèces de *Pterodroma* se reproduisent tous les ans et d'autres tous les deux ans

(exemple *Pterodroma lessoni* ; Barbraud et al. 2023). La médiane de l'intervalle de temps entre deux captures d'un même individu dans un terrier a donc été calculée afin d'estimer si les pétrels de Barau ont une reproduction annuelle ou bi-annuelle.

Les données disponibles n'ont pas permis d'estimer le taux de reproduction par classe d'âge précisément à l'aide d'un modèle multi-état (Brownie et al. 1993; Lebreton and Pradel 2002) car nous avons trop peu d'individus d'âge connu. Nous avons cependant estimé ce paramètre en prenant en compte tous les individus bagués poussins et en relevant leur âge de premier retour pour la reproduction. Nous avons ensuite calculé la fréquence cumulée des âges de première reproduction et considéré celle-ci comme étant le taux de reproduction par classe d'âge.

3.3.2.4.3. Survie des adultes

Nous avons premièrement estimé la survie de tous les individus adultes. Pour cela, nous avons regroupé les individus bagués adultes en deux groupes selon les colonies de captures.

Dix modèles Cormack-Jolly-Seber (CJS ; (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965)) ont été construits. Nous avons d'abord paramétré la probabilité de capture (p) en considérant une survie des adultes (φ) constante et en faisant varier p selon le temps, la colonie ou en le laissant constant. Nous avons également testé l'interaction entre la colonie et le temps (colonie*temps) ainsi que leur addition (colonie+temps). Nous avons ensuite retenu le meilleur paramétrage de p et défini le meilleur paramétrage de φ selon le même principe. Le modèle avec l'AICc le plus faible est considéré comme le meilleur modèle (Akaike 1973).

Nous avons également effectué ces mêmes analyses en considérant uniquement les individus s'étant reproduits au moins une fois afin de minimiser la probabilité de considérer des individus immatures en prospection. Les individus immatures d'oiseaux marins ont tendance à avoir une survie plus faible que les adultes car ils sont moins expérimentés. En considérant ces individus dans notre jeu de données, il est possible que la survie moyenne des « adultes » soit sous-estimée. Ces analyses ont été effectuées sur le logiciel MARK (White and Burnham 1999a).

Le Goodness of Fit (GoF) des deux jeux de données a été estimé pour vérifier qu'il n'existait pas de phénomène de transience ou de capture-dépendance (package R2UCARE (Gimenez et al. 2018a; R Core Team 2019)). Le seuil de représentativité pour les tests de GoF a été fixé à 0.05.

Nous avons ensuite voulu estimer la survie des individus par classe d'âge. Cependant, trop peu d'individus bagués poussins ont été contrôlés adultes dans les colonies par la suite, ce qui n'a pas permis d'effectuer ces analyses (voir partie résultat et discussion).

3.3.3. RÉSULTATS & DISCUSSION

Entre la saison 2002-03 et 2021-22, 43 missions de capture ont été réalisées au Piton des Neiges. Entre 2007-08 et 2021-22, 51 missions de capture ont été réalisées au Grand Bénare. Ces missions ont permis de baguer 652 et 537 adultes, ainsi que 1466 et 422 poussins au Piton des Neiges et au Grand Bénare respectivement. Parmi ces adultes, 555 ont été observés au moins une fois en reproduction au Piton des Neiges et 344 au Grand Bénare.

3.3.3.1. Fidélité au terrier et au partenaire

Sur la colonie du Piton des Neiges, 47 changements de partenaires ont été détectés parmi 559 couples. Au Grand Bénare, 19 changements de partenaires ont été observés parmi 372 couples. Les pétrels de Barau sont donc fidèles à environ 88% à leur partenaire au Piton des Neiges et à 81% au Grand Bénare. Les changements de partenaires observés sont irréversibles, c'est-à-dire que les individus ne se reproduisent jamais de nouveau avec leur premier partenaire, excepté pour deux observations. À vingt reprises, trois individus différents ont été considérés comme étant reproducteurs dans un même nid au cours d'une même saison. Nous ignorons si cela est dû à la venue d'un individu prospecteur dans un nid déjà occupé par un couple, à un échec précoce de la reproduction suivi de la ponte d'un nouveau couple, ou encore à des tentatives d'appariement extra-pair, comme cela semble se produire chez d'autres espèces de Procellariidae (Lorentsen et al. 2000).

Sur les 555 individus observés au moins une fois en reproduction au Piton des Neiges, 40 ont été observés se reproduisant dans deux nids différents et six dans trois nids différents. De même, parmi les 344 individus reproducteurs capturés au Grand Bénare, 35 ont été capturés en tant que reproducteurs dans deux nids différents et sept dans trois nids différents. Un seul individu a été observé en train de se reproduire au Piton des Neiges puis au Grand Bénare. Tous les autres individus ont été recapturés dans la colonie où ils ont été bagués. Parmi les 1888 oiseaux bagués en tant que poussins dans les deux colonies, 43 (2,3%) ont été contrôlés en tant qu'adultes, dont 42 dans leur colonie de naissance. Un individu bagué en tant que poussin au Grand Bénare a été contrôlé en incubation au Piton des Neiges. Cela indique une forte fidélité

à la colonie de reproduction, ainsi qu'une forte philopatrie, comme suggéré par des analyses génétiques (Danckwerts et al. 2021).

3.3.3.2. Paramètres reproducteurs

Entre la saison 2007-08 et 2021-22, 787 contrôles d'adultes ont eu lieu au Grand Bénare, dont 536 (68%) à un an d'intervalle. (Figure 38). Entre 2002-03 et 2021-22, sur les 1499 contrôles d'adultes effectués au Piton des Neiges, 1045 (70%) ont eu lieu à un an d'intervalle. La médiane de l'intervalle de temps entre deux observations au sein de la colonie est donc d'un an dans chaque colonie. Ceci laisse supposer que les individus se reproduisent de façon annuelle et que les intervalles de captures supérieurs à un an sont probablement liés au fait que les individus ne sont pas capturés durant toutes leurs saisons de reproduction.

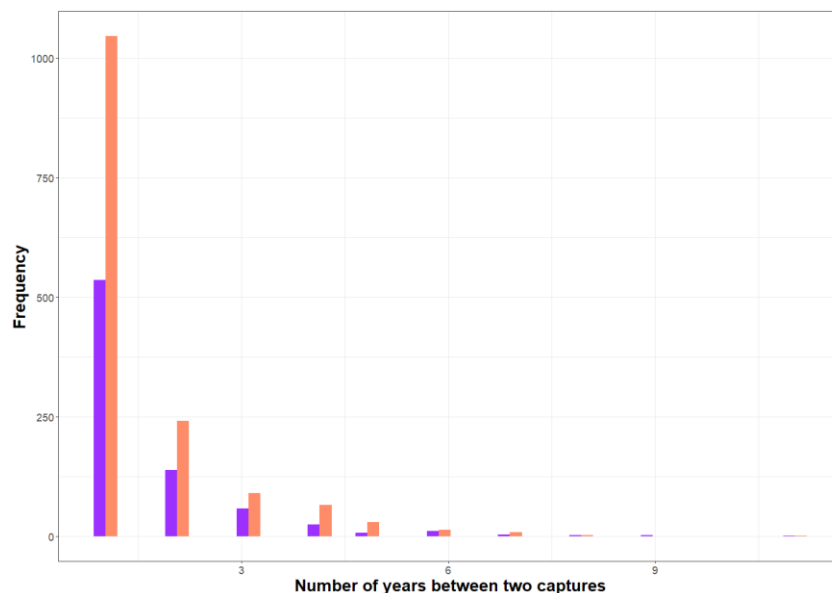


Figure 38 : Intervalle de temps entre deux captures de pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) en reproduction. Le violet correspond à la colonie du Grand Bénare et l'orange à celle du Piton des Neiges.

Le plus jeune individu bagué en tant que poussin et contrôlé en tant qu'adulte sur la colonie avait deux ans. Cet individu était déjà reproducteur car il a été observé en incubation. Cet âge de reproduction est relativement précoce, car les autres espèces du genre *Pterodroma* étudiées ne se reproduisent pas avant l'âge de trois ans (Annex 17). Cependant, la majorité des premiers retours sont observés à 4 ans. Au Piton des Neiges, la probabilité de revenir sur la colonie à un an (β_{1PN}) est de 0, $\beta_{2PN} = 0,04$, $\beta_{3PN} = 0,07$, $\beta_{4PN} = 0,33$, $\beta_{5PN} = 0,52$, $\beta_{6PN} = 0,63$, $\beta_{7PN} = 0,85$,

$\beta_{8\text{ PN}} = 0,93$, $\beta_{9\text{ PN}} = 0,96$ et $\beta_{10\text{ PN}} = 1$. A Grand Bénare, $\beta_{1\text{ GB}}$ and $\beta_{2\text{ GB}}$ sont 0, $\beta_{3\text{ GB}} = 0,17$, $\beta_{4\text{ GB}} = 0,25$, $\beta_{5\text{ GB}} = 0,33$, $\beta_{6\text{ GB}} = 0,67$, $\beta_{7\text{ GB}} = 0,75$, $\beta_{8\text{ GB}} = 0,91$, $\beta_{9\text{ GB}}$ et $\beta_{10\text{ GB}} = 1$ (Figure 39).

Étant donné que le statut reproducteur des individus est souvent incertain, pour les raisons expliquées précédemment, nous n'avons pas différencié ici les âges de retour et les âges de première reproduction.

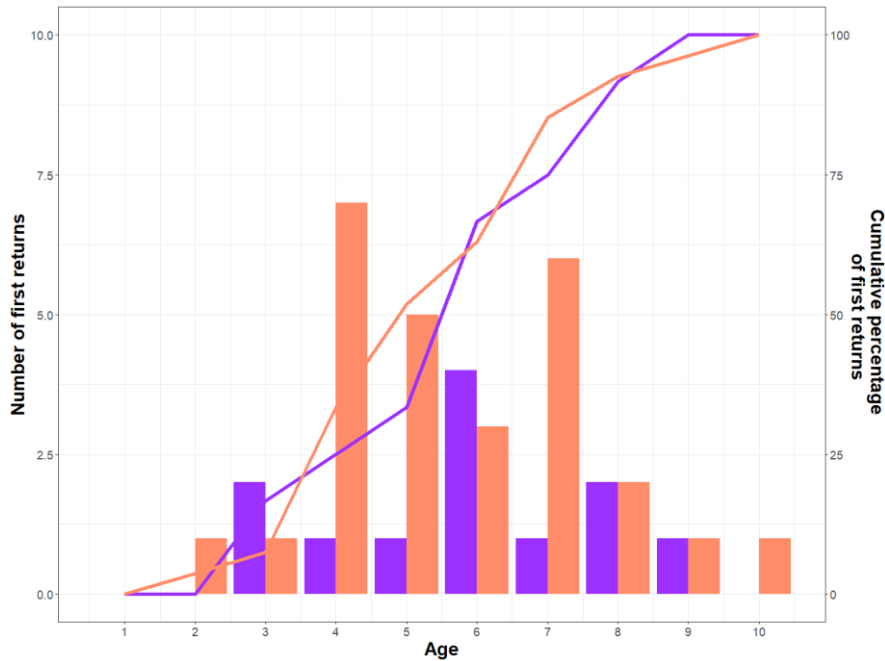


Figure 39 : Nombre de premiers retours de pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) observés à la colonie (barre) selon l'âge et fréquence cumulée (ligne). Le violet correspond à la colonie du Grand Bénare et l'orange à celle du Piton des Neiges.

Le succès reproducteur des pétrels de Barau varie entre 0,29 et 0,77. Il est plus élevé sur la colonie du Piton des Neiges ($0,62 \pm 0,10$) que sur la colonie du Grand Bénare ($0,58 \pm 0,14$) (test de Student, $t = 23,197$, $df = 22$, $p\text{-value} < 2,2e-16$). Le succès reproducteur observé sur les deux colonies est plutôt bon et supérieur aux autres estimations faites sur le genre *Pterodroma* (Annexe 18). Par exemple, sur l'île de Marion, envahie par les chats et les rats noirs, le succès reproducteur des *Pterodroma mollis* était de 0,07 (Schramm 1983). Ceci démontre que les chats et les rats peuvent avoir un impact très fort sur le succès reproducteur des Pterodromes. Cette comparaison avec les *Pterodroma mollis* suggère que les actions de régulation des prédateurs menées sur les colonies de pétrels de Barau sont la principale raison d'un bon succès reproducteur et souligne la nécessité de réguler les prédateurs sur les colonies pour éviter la baisse de ce paramètre.

Le succès reproducteur ne varie pas en fonction de la pluviométrie moyenne pendant la période d'incubation (test de Pearson, $t = 0,29884$, $df = 21$, $p\text{-value} = 0,768$) ni pendant la période d'élevage (test de Pearson, $t = 1,2912$, $df = 21$, $p\text{-value} = 0,2107$). Il varie significativement en fonction du vent (test de Pearson ; $t = -2,3481$, $df = 21$, $p\text{-value} = 0,02874$). Plus le vent est intense sur la colonie de reproduction, plus le succès reproducteur est mauvais. La vitesse et la direction du vent impactent le succès reproducteur des Manchots de Magellan (*Spheniscidae magellanicus*) en entraînant un stress hydrique sur le nid (Boersma and Rebstock 2014). Cependant, les nids des pétrels de Barau sont généralement très profonds (>1m) et donc protégés du vent. La diminution du succès reproducteur pourrait s'expliquer par le fait que les vents forts autour de la colonie augmentent le coût de la recherche alimentaire et réduisent la quantité de nourriture qui peut être délivrée au poussin (Dunn 1975; Finney et al. 1999; Ritz et al. 2005). Une autre hypothèse est qu'étant donné que la stratégie de vol des *Pterodroma* est particulièrement liée à la force et à la direction des vents (Pinet et al. 2011), des vents trop forts aux abords des colonies pourraient empêcher les individus d'atteindre leur nid ou de le quitter. Ceci pourrait perturber la durée des trajets alimentaires entre les partenaires et entraîner une désertion du nid pendant l'incubation, ou empêcher le nourrissage des poussins.

Ici, nous avons testé uniquement l'effet de la pluviométrie moyenne. Cependant, un facteur clé à prendre en compte est la variabilité de la pluie d'un jour à l'autre. Par exemple, en janvier 2014, la tempête tropicale intense Bejisa a touché La Réunion. Il est possible que la pluviométrie quotidienne ait été si intense qu'elle ait provoqué l'inondation des terriers et des glissements de terrain, ce qui peut avoir un impact négatif sur le succès reproducteur de l'espèce. La cause exacte de cette diminution du succès reproducteur mérite une étude approfondie, étant donné que le changement climatique en cours devrait induire des épisodes météorologiques extrêmes plus fréquents, augmentant ainsi la stochasticité environnementale agissant sur le succès reproducteur, ce qui pourrait affecter la croissance des colonies.

3.3.3.3. Survie des adultes

Parmi les adultes bagués, 395 ont été contrôlés au moins une fois au Piton des Neiges (60,6 %) et 287 (53,4 %) au Grand Bénare. Les tests de GoF CL ne sont pas significatifs au Grand Bénare pour les deux jeux de données (adultes de tous statuts reproducteurs confondus et adultes reproducteurs). Le test SM n'est pas significatif au Piton des Neiges pour les deux jeux de données. Tous les autres tests sont significatifs, ce qui montre un certain manque d'adéquation des jeux de données par rapport aux modèles mathématiques théoriques et ainsi l'existence de

phénomènes de « transience » et de « trap dependance » (Lebreton et al. 1992). Pour cette raison, les estimations de survie sont ici données à titre informatif mais sont potentiellement sous-estimées par rapport aux survies réelles.

Le meilleur modèle prenant en compte tous les adultes est le modèle selon lequel les interactions entre les colonies et le temps pour la survie et pour la probabilité de recapture sont considérées. ($\phi(c*t) p(c*t)$; Tableau 4).

Tableau 4 : Résultats des modèles de CMR issus du jeu de données des adultes de pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) de 2002-03 à 2021-2022. « c » signifie que le paramètre varie selon les colonies, « t » selon le temps et « . » que le paramètre est constant. « + » symbolise un modèle additif et « * » illustre l'interaction entre les deux composantes. Φ est la survie des adultes et p leur probabilité de capture.

Model (all adults)	AICc	Δ AIC	Weight	Number of parameters
$\phi(c*t) p(c*t)$	8084.9747	0.0000	0.9996	66
$\phi(c) p(c*t)$	8112.9271	27.9524	0.0004	40
$\phi(.) p(c*t)$	8120.0472	35.0725	0.0000	33
$\phi(t) p(c*t)$	8124.7636	39.7889	0.0000	57
$\phi(c+t) p(c*t)$	8135.9897	51.0150	0.0000	76
$\phi(.) p(c+t)$	8144.2599	59.2852	0.0000	39
$\phi(.) p(t)$	8194.0701	109.0954	0.0000	19
$\phi(t) p(c*t)$	8422.0168	337.0421	0.0000	17
$\phi(.) p(c)$	8494.4396	409.4649	0.0000	3
$\phi(.) p(.)$	8504.8172	419.8425	0.0000	2

D'après ces modèles, la survie des adultes au Grand Bénare varie entre 0.54 et 0.96 (0.78 ± 0.10), tandis que celle au Piton des Neiges varie entre 0.61 et 0.94 (0.83 ± 0.09) (Figure 40). Les probabilités de captures varient entre 0.19 et 0.90 au Grand Bénare (0.53 ± 0.17) et entre 0.03 et 0.76 au Piton des Neiges (0.47 ± 0.22) (Figure 40).

Nous avons ensuite effectué les mêmes analyses avec les individus uniquement observés une fois reproducteurs afin de ne pas considérer les individus prospecteurs. Les deux meilleurs modèles concernant ce jeu de données sont le modèle selon lequel la survie est constante et la probabilité de recapture varie selon les colonies et le temps, ainsi que le modèle selon lequel la

survie varie au cours du temps et la probabilité de recapture varie selon les colonies et le temps. ($\varphi(\cdot)p(c^*t)$ et $\varphi(t)p(c^*t)$; Tableau 6). La survie des reproducteurs est en moyenne de 0.88 ± 0.005 et varie de 0.50 ± 0.30 à 0.93 ± 0.04 selon les années. La probabilité de capture varie de 0.04 ± 0.03 à 0.75 ± 0.12 selon les années et les modèles (Figure 40).

Il est probable que les chats impactent encore la survie des adultes car plusieurs chats, et quelques cadavres de pétrels de Barau adultes, sont observés chaque année au sein de la colonie. Malheureusement, trop peu de données sont aujourd'hui disponibles pour pouvoir tester cette hypothèse. Par exemple, nous ignorons exactement combien de chats sont présents chaque année au sein des colonies ou encore combien de pétrels y sont tués à chaque saison.

Tableau 5 : Résultats des tests de Goodness Of Fit obtenus pour les pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) adultes (en haut) et les pétrels de Barau s'étant reproduits au moins une fois (en bas) entre 2002 et 2022

ALL ADULTS				
Colony	Goodness of fit tests			
	SM	CL	CT	SR
Grand	df=20 ;	df=22 ;	df=11; pvalue=0 ; sign	df=13; pvalue=0.00 ;
Bénare	pvalue=0.01	pvalue=0.227	test=-6.419	sign test=3.97
Piton des	df=22;	df=29,	df=17; pvalue=0 ; sign	df=17; pvalue=0 ; sign
Neiges	pvalue=0.217	pvalue=0	test=-7.138	test = 7.608
BREEDERS ONLY				
Colony	Goodness of fit tests			
	SM	CL	CT	SR
Grand	df=18 ;	df=19 ;	df=11; pvalue=0 ; sign	df=13; pvalue=0.01 ;
Bénare	pvalue=0.03	pvalue=0.188	test=-5.189	sign test=-0.54
Piton des	df=20;	df=29,	df=16; pvalue=0 ; sign	df=17; pvalue=0 ; sign
Neiges	pvalue=0.07	pvalue=0	test=-6.82	test = 3.46

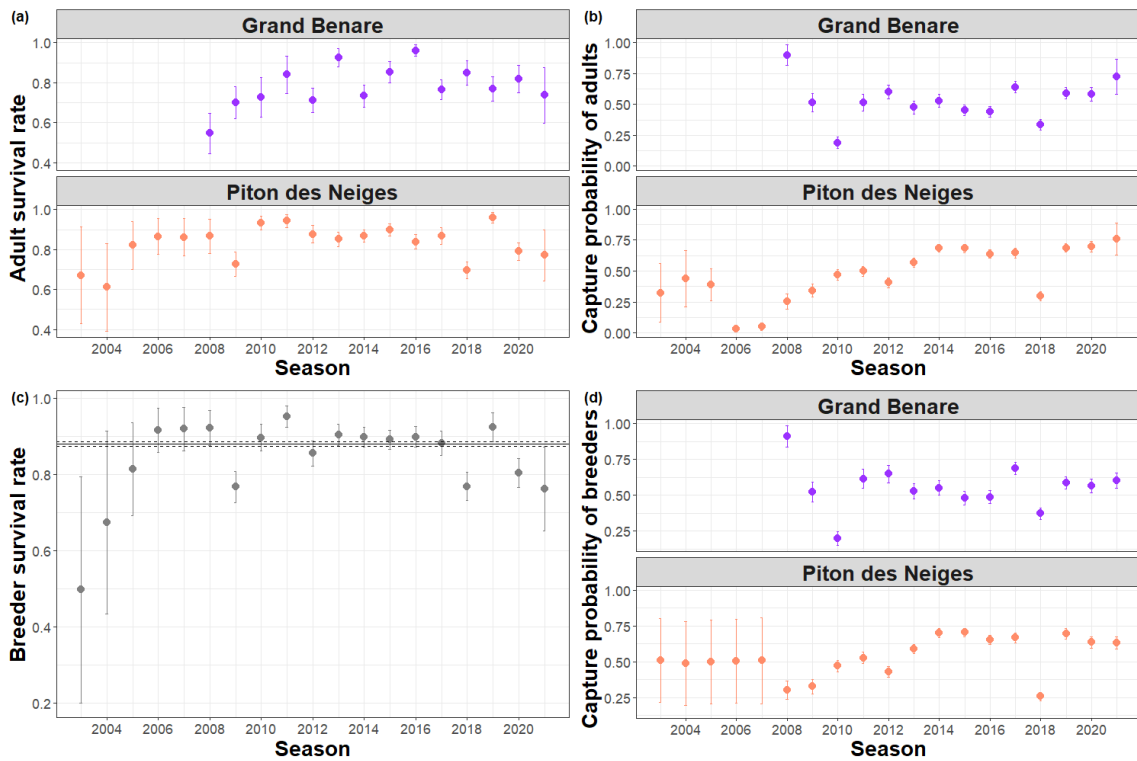


Figure 40 : Paramètres estimés à l'aide des meilleurs modèles CJS pour les pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) adultes (a et b) et uniquement ceux s'étant reproduit une fois (c et d). La ligne horizontale grise dans (c) correspond à la survie moyenne de toutes les années, étant donnée l'absence de différence significative entre le modèle considérant la survie constante et la survie variable au cours du temps. Les pointillés correspondent à l'erreur standard estimée.

Tableau 6 : Résultats des modèles de CMR concernant les pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) observés au moins une fois reproducteur de 2002 à 2022. « c » signifie que le paramètre varie selon les colonies, « t » selon le temps et « . » que le paramètre est constant. « + » symbolise un modèle additif et « * » illustre l'interaction entre les deux composantes. Φ est la survie des adultes et p leur probabilité de capture

Model (breeders only)	AICc	Δ AICc	Weight	Number of parameters
ϕ (.) p (c*t)	7368.9439	0.0000	0.6477	39
ϕ (t) p (c*t)	7370.1617	1.2178	0.3523	57
ϕ (.) p (c+t)	7407.7690	38.8251	0.0000	39
ϕ (c+t) p (c*t)	7415.6176	46.6737	0.0000	76
ϕ (.) p (t)	7425.7664	56.8225	0.0000	20
ϕ (.) p (.)	7717.8223	348.8784	0.0000	2
ϕ (.) p (c)	7718.4875	349.5436	0.0000	3
ϕ (t) p (c*t)	8428.0945	1059.1506	0.0000	20
ϕ (c) p (c*t)	15758.1257	8389.1818	0.0000	40
ϕ (c*t) p (c*t)	67691.7496	60322.8057	0.0000	76

3.3.3.4. Biais associés à l'étude

Les meilleurs modèles estimant la survie des adultes et des individus reproducteurs fournissent des valeurs de survie plutôt faibles comparées aux autres survies estimées pour les *Pterodroma* (Annexe 17). Ceci peut s'expliquer par l'impact des chats et/ou un manque d'adéquation de ces jeux de données par rapport aux modèles mathématiques. Il est peu probable que les survies estimées soient les survies réelles des adultes car les études de Chevillon et al 2022 démontrent que le nombre de pétrels de Barau ne semble pas avoir diminué ces dernières années. Or, une survie des adultes aussi faible que celle estimée ici entrainerait sans aucun doute le déclin des colonies (comme pour les puffins du Pacifique, Chapitre 3 – partie 1).

Le manque d'adéquation est expliqué par la présence d'individus transients et par un phénomène nommé "trap-shyness". La présence d'individus transients est commune chez les oiseaux marins, où des individus immatures peuvent prospecter plusieurs sites de reproduction avant de s'établir dans l'un d'entre eux, auquel ils deviennent généralement fidèles (Prévot-Julliard et al. 1998; Ratcliffe et al. 2008; Jones et al. 2011). Si un individu bagué prospecte au sein d'un nid suivi, c'est-à-dire un nid historiquement déjà occupé, il est peu probable que cet individu prospecteur soit de nouveau capturé dans ce même nid les années suivantes, sauf s'il choisit ce nid pour s'établir. La présence de ces individus dans notre jeu de données sous-estime la survie apparente des adultes dits "résidents", étant donné qu'il est impossible de différencier un individu mort et un individu transient (Pradel et al. 1997). Ce comportement de prospection entraîne une sous-estimation de la survie des adultes. En considérant uniquement les individus s'étant reproduits au moins une fois, ce même phénomène de transience est observé. Ceci peut être lié au fait que certains individus sont considérés reproducteurs car ils sont observés avec un œuf ou un poussin au nid alors qu'ils sont en réalité des immatures qui prospectent des nids déjà occupés. Ce phénomène a pu être observé chez les pétrels noirs de Bourbon en constatant un nombre d'individus considérés reproducteurs supérieur à deux au cours d'une même saison au sein d'un même terrier.

La "trap-shyness" se définit par le fait que, parmi les individus capturés à deux occasions successives, ceux rencontrés lors de la première occasion ont moins de probabilité d'être recapturés lors de la deuxième occasion (Lebreton et al. 1992). Ce phénomène peut s'expliquer par une modification de leur comportement (changement de nid) ou par une reproduction bisannuelle (Barbraud and Weimerskirch 2012). Cependant, la majorité des individus capturés reproducteurs l'ont été deux années de suite, ce qui réfute l'hypothèse d'une reproduction

bisannuelle. Les données de CMR démontrent un changement de nids pour 10% des pétrels de Barau. Ces données ne sont issues que des changements ayant lieu entre deux nids suivis par le protocole de CMR. Ainsi, la fidélité des pétrels de Barau à leur terrier est peut-être actuellement surestimée et peut entraîner de la "trap-shyness". Cependant, il est important de constater que moins de 0.1% des individus ont été capturés dans deux colonies différentes. Pour finir, la survie des adultes semble mal estimée durant les trois premières années de suivi au Piton des Neiges (Figure 40), probablement lié au fait que les protocoles de terrain n'étaient pas optimaux, notamment parce que les missions avaient principalement lieu en mars. Il serait donc intéressant, pour des analyses ultérieures, de ne pas considérer ces années (Annexes 18 et 19).

Aussi, le très faible nombre d'individus bagués poussins et capturés adultes reproducteurs sur les colonies d'étude est particulièrement étonnant. Ceci peut résulter d'une très faible survie des individus immatures lorsqu'ils sont en mer. Cependant, cette théorie est peu probable étant donné que, une nouvelle fois, les analyses de Chevillon et al (2022b) démontrent que le nombre de pétrels de Barau ne semble pas avoir diminué ces dernières années. Une autre hypothèse serait que les individus recrutent hors de la colonie, ce qui reste également peu probable étant donné le fort isolement génétique existant entre les populations étudiées (Danckwerts et al. 2021). La dernière hypothèse, qui apparaît la plus cohérente, serait liée au fait que le protocole de terrain, qui consiste à suivre exactement les mêmes nids au début de la période de reproduction, empêche la capture d'individus nés et bagués au sein de cette colonie mais ayant recruté dans un nouveau terrier non suivi.

3.3.3.5. Perspectives de suivis pour l'amélioration des estimations des paramètres démographiques

Nos résultats mettent en avant les limites du protocole de CMR mis en place sur le terrain. Premièrement, le fait que les mêmes nids soient suivis chaque année réduit la probabilité de capturer des individus qui recrutent nouvellement dans la colonie, ce qui explique le faible taux d'auto-recrutement constaté. Ce faible taux de recapture ne permet pas d'estimer précisément les survies par classe d'âge et le taux de recrutement par classe d'âge, même si des analyses préliminaires ont été effectuées pour ce dernier paramètre. Deuxièmement, ce protocole empêche la capture d'individus ayant changé de terrier, dans le cas où le terrier nouvellement sélectionné n'est pas suivi, pouvant entraîner une sous-estimation de la survie.

Pour ces raisons, nous proposons la mise en place d'un protocole de capture au filet durant la nuit (comme dans Barbraud et al. 2023), notamment sur la colonie du Grand Bénare où la

végétation y est beaucoup moins dense que celle du Piton des Neiges. Ceci pourrait également permettre d'estimer la taille des colonies à l'aide de la méthode de CAPTURE (Huggins 1989). Cependant, les captures au filet ne permettent pas d'obtenir d'informations concernant le statut reproducteur des individus. Afin de différencier les adultes reproducteurs des non-reproducteurs, les missions de captures devraient avoir lieu durant la période d'incubation. Durant cette période, les oiseaux reproducteurs possèdent une plaque incubatrice qui peut être détectée à l'œil nu durant les captures.

Une meilleure estimation de ces paramètres démographiques permettrait de réaliser des analyses de viabilité de population, analyses impossibles à réaliser en l'état car nous ignorons si la survie des adultes est effectivement encore impactée par la présence des chats ou non, et si la survie des immatures est effectivement anormalement faible, ou si ces résultats sont uniquement liés à des biais méthodologiques.

3.3.4. CONCLUSION

Cette étude a permis d'estimer, pour la première fois, les paramètres démographiques des pétrels de Barau. Les succès reproducteurs observés sont globalement bons, ce qui suggère que les mesures de contrôle des prédateurs introduits, notamment des rats, sont efficaces. En revanche, les estimations de survie et d'âge de premier retour sont imprécises en raison de la méthodologie utilisée. Étant donné l'importance d'étudier la dynamique de population de ces espèces vulnérables, telles que les pétrels de Barau, afin d'estimer si les populations sont viables ou non, il est indispensable de mettre en place des protocoles de suivi appropriés, tels que les captures au filet, pour estimer précisément tous les paramètres démographiques et établir des modèles de viabilité de population.

Annexe 18 : Paramètres démographiques estimés pour le genre *Pterodroma* depuis 1980

<i>Pterodroma macroptera gouldi</i> (Temperate, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Motuotau (New Zealand)	0.89±0.01	0.844±0.023 (during the first two years)								(Jones et al. 2011)
Mauao (New Zealand)	0.886±0.015	0.865±0.032 (during the first two years)		8-10 yo						(Jones et al. 2011)
Moutuhora (New Zealand)			0.10-0.35		30,000-40,000 pairs					(Imber 1976; Imber et al. 2000)
Moutuhora (New Zealand)					69,330 pairs					(Whitehead et al. 2014)
Ruamaahua Islands (New Zealand)					72,410 pairs					(Whitehead et al. 2014)
Northern North Island (New Zealand)					72,398-2,861,268 pairs					(Greene et al. 2015)

<i>Pterodroma macroptera</i> (Subpolar and Temperate, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Marion island (Subpolar)			0-0.205					<i>Felis catus</i>		(Cooper and Fourie 1991)
Marion island (Subpolar)			0.596		100,000-150,000 pairs			<i>Felis catus</i> but control	<i>Felis catus</i> control	(Cooper and Fourie 1991; Dilley et al. 2020)
New Zealand (Temperate)				5 yo						(Miskelly et al. 2009)
Tristan island (Subpolar)					3,000-4,000 pairs					(Flood and Zufelt 2018)

<i>Pterodroma lessoni</i> (Subpolar, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Mayes island, Kerguelen	0.941±0.058		0.574±0.048 ; 0.655±0.036	8.7±2.6			0.356±0.036	<i>Mus musculus</i> (no proofs)		(Barbraud et al. 2023)

<i>Pterodroma gouldi</i> (Temperate, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Motuora, Tiritiri, New Zealand			0.32±0.02					<i>Rattus rattus</i> but control	<i>Rattus rattus</i> control	(Russell et al. 2022)

<i>Pterodroma incerta</i> (Subpolar, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Gough island			0.2		1,800,000 pairs			<i>Mus musculus</i>		(Cuthbert 2004)
Gough island					900,000 pairs			<i>Mus musculus</i>		(Rexer-Huber et al. 2014)
Gough island			0.12					<i>Mus musculus</i>		(Dilley et al. 2015)
Gough island			0.33					<i>Mus musculus</i>		(Wanless et al. 2007)

<i>Pterodroma solandri</i> (Temperate, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Lord Howe Island (Australia)			0.298-0.544					<i>Gallirallus sylvestris</i> and burrow inundation		(Bester et al. 2007)

<i>Pterodroma magentae</i> (Temperate, CR)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Chatham island (New Zealand)				3 yo (first return)	15 individuals			<i>Rattus exulans</i> , <i>Rattus norvegicus</i> , <i>Felis catus</i> , <i>Trichosurus vulpecular</i> and <i>Ovis aries</i>		(Imber et al. 2005)

<i>Pterodroma ultima</i> (Temperate, NT)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Pitcairns islands			<0.20		250,000 pairs			<i>Rattus exulans</i>		(Brooke et al. 2010)

<i>Pterodroma mollis</i> (Subpolar, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Marion island			0.07					<i>Felis catus</i> , <i>Rattus rattus</i>		(Schramm 1983) (Cuthbert et al. 2013;
Gough island			0.45		400,000			<i>Mus musculus</i>		Dilley et al. 2015)

<i>Pterodroma madeira</i> (Temperate ,CR)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Madeira archipelago					30-40 pairs			<i>Felis catus</i> , <i>Rattus rattus</i> but control	<i>Felis catus</i> and <i>Rattus rattus</i> control	(Zino and Zino 1986)

<i>Pterodroma feae</i> (Temperate and Tropical , NT)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Cape Verde (Tropical)					500 pairs			<i>Larus cachinnans atlantis</i>		(Ratcliffe et al. 2000)

Maderia archipelago (Temperate)	150-200 pairs	<i>Larus cachinmans atlantis</i>	(Zino and Biscoito 1994)
---------------------------------------	---------------	--	--------------------------------

<i>Pterodroma desertae</i> (Temperate, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
none described										

<i>Pterodroma cahow</i> (Tropical, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Bermuda			0.48-0.84	4 yo	41-83					(Madeiros et al. 2012)

<i>Pterodroma hasitata</i> (Tropical, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Sierre de Bahoruci, Dominican Republic					500-1,000 pairs					(Satgé et al. 2018)

<i>Pterodroma externa</i> (Temperate, VU)										
---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Isla Alejandro Selkirk, Juan Fernandez Archipelago					1,000,000			<i>Felis catus</i> , <i>Rattus</i> spp		(Brooke 1987)

<i>Pterodroma neglecta jauna</i> (Temperate, NA)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
San Ambrosio island, Chile					22,886 pairs					(Marín et al. 2020)

<i>Pterodroma neglecta neglecta</i> (Temperate, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Phillip Island, Norfolk Group, Australia			0.34±0.15					<i>Rattus norvegicus</i> , <i>Porphyrio porphyrio</i>		(Carlile and O'Dwyer 2023)
Pitcairn islands			<0.20					<i>Rattus exulans</i>		(Brooke et al. 2008)

<i>Pterodroma heraldica</i> (Temperate, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source

Pitcairn islands	<0.20	27,000 pairs	(Brooke et al 2008 ; Brooke 1995)
------------------	-------	--------------	-----------------------------------

<i>Pterodroma arminjoniana</i> (Tropical, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Round island, Mauritius	0.946-0.983	0.578-0.812 (juvenile)								(Nicoll et al. 2017a)
Trinidad island					1,379±623 pairs			<i>Coenobita spp</i>		(Krüger et al. 2018)

<i>Pterodroma atrata</i> (Temperate, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Pitcairn islands			0.285		19,957 pairs			<i>Rattus exulans</i> <i>Coenobita spp</i>		(Oppel et al. 2017)
Pitcairn islands					18,668 pairs			<i>Rattus exulans</i> <i>Coenobita spp</i>		(Brooke 1995)

<i>Pterodroma barauui</i> (Tropical, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source

Réunion Island	33,000 pairs	(Chevillon et al. 2022)
-------------------	--------------	-------------------------

<i>Pterodroma sandwichensis</i> (Tropical, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Kaua'i, Hawaii, USA						0.94				(Raine et al. 2017b)

<i>Pterodroma phaeopygia sandwichensis</i> (Tropical, EN)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
UaU, Hawaii, USA			0.38±0.13					<i>Cunis familiaris</i> , <i>Felis cattus</i> , <i>Barn owl</i> , <i>Rattus exulans</i> , <i>Herpestidae sp</i> (limited)	Predator control	(Hodges and Nagata 2001)
			0.23±0.14					<i>Cunis familiaris</i> , <i>Felis cattus</i> , <i>Barn owl</i> , <i>Rattus exulans</i> , <i>Herpestidae sp</i>		(Hodges and Nagata 2001)

Hawaii, USA	0.93									(Simons 1984a)
-------------	------	--	--	--	--	--	--	--	--	----------------

<i>Pterodroma inexpectata</i> (Temperatel, NT)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Whenua Hou, New Zealand					123,000-197,000 pairs					(Scott et al. 2009)

<i>Pterodroma cervicalis</i> (Temperatel, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Macauley Island, Norfolk Group, Australia					50,000 pairs			<i>Rattus exulans</i>		(Tennyson and Scofield 1989)

<i>Pterodroma nigripennis</i> (Temperatel, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Lord Howe Island, Australia			0.025					<i>Rattus rattus</i>		(O'Dwyer et al. 2023)

Lord Howe Island, Australia		0.50-0.67						Eradication of <i>Rattus rattus</i>	(O'Dwyer et al. 2023)
Phillip Island, Norfolk Group, Australia		0.475							(O'Dwyer et al. 2023)

<i>Pterodroma axillaris</i> (Temperatel, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Rangatira, New Zealand			0.10-0.30					Competition with <i>Pachyptila vittata</i>		(Gummer et al. 2015)
Rangatira, New Zealand			0.775					Artificial entrances to exclude <i>Pachyptila vittata</i>		(Gummer et al. 2015)
New Zealand				3 yo						(Miskelly et al. 2009)

<i>Pterodroma leucoptera</i> (Temperatel, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Cabbage Tree Island, Australia			0.44±0.14			1.068		<i>Pisonia umbellifera</i> <i>Pied Currawongs</i> <i>Strepera graculina</i> and <i>Australien</i> <i>Raven Corvus</i> but control	<i>Pisonia umbellifera</i> eradication, <i>Pied Currawongs</i> <i>Strepera graculina</i> and <i>Australien</i> <i>Raven Corvus</i> control	(Priddel and Carlile 1997)
			0.78					<i>Pisonia umbellifera</i> <i>Pied Currawongs</i> <i>Strepera graculina</i> and <i>Australien</i> <i>Raven Corvus</i> but control	<i>Pisonia umbellifera</i> eradication, <i>Pied Currawongs</i> <i>Strepera graculina</i> and <i>Australien</i> <i>Raven Corvus</i> control	(Kim et al. 2014)

<i>Pterodroma brevipes</i> (Tropical, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
										none described

<i>Pterodroma cookii</i> (Temperate, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source

Hauturu (high altitude), New Zealand		0.38±0.30						<i>Rattus rattus</i>		(Imber and West 2003)
Hauturu (low altitude), New Zealand		0.68±0.09						<i>Rattus rattus</i>		(Imber and West 2003)
Codfish Island (New Zealand)					5,000-6,000 pairs				Predator eradication	(Rayner et al. 2008)

<i>Pterodroma defilippiana</i> (Temperate, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
none described										

<i>Pterodroma longirostris</i> (Temperate, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Isla Alejandro Selkirk, Juan Fernandez Archipelago					1,000,000 pairs			<i>Felis catus</i> , <i>Rattus sp</i>		(Brooke 1987)

<i>Pterodroma pycroftii</i> (Temperate, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source

Lady Alice Island, New Zealand	0.51±0.28	<i>Rattus exulans</i>	(Pierce 2002)
--------------------------------------	-----------	---------------------------	------------------

<i>Pterodroma alba</i> (Tropical, VU)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Hatuta's Island, Marquesas						200 pairs		<i>Rattus exulans</i>		(Gangloff et al. 2009)

<i>Pterodroma brevirostris</i> (Subpolar, LC)										
Breeding site	Adult survival	Pre-adult survival	Breeding success	Age at first breeding	Population size	Population growth	Annual breeding probability	Threats	Conservation action	Source
Marion island			0.53					<i>Felis cattus, Rattus rattus</i>		(Schramm 1983)

Annexe 19 : Nombre de missions de Capture-Marquage-Recapture organisées sur la colonie de pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) du Piton des Neiges par mois et par saison

Piton des Neiges	2002-03	2003-04	2004-05	2005-06	2006-07	2007-08	2008-09	2009-10	2010-11	2011-12	2012-13	2013-14	2014-15	2015-16	2016-17	2017-18	2018-19	2019-20	2020-21	2021-22
June																				
July																				
August																				
September																				
October																				
November								1		1	1	1	2	2	3	2		2		1
December			1	2			1	1	1	1	1	1					1		2	1
January																				
February				1																
March	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1
April		1				1	1													
May																				

Annexe 20 : Nombre de missions de Capture-Marquage-Recapture organisées sur la colonie de pétrels de Barau (*Pterodroma barau*) du Grand Bénare

Grand Bénare	2002-03	2003-04	2004-05	2005-06	2006-07	2007-08	2008-09	2009-10	2010-11	2011-12	2012-13	2013-14	2014-15	2015-16	2016-17	2017-18	2018-19	2019-20	2020-21	2021-22
June																				
July																				
August																				
September							2	3				1						1		
October							4	3	1											
November							4	2			2	2	2	2	2	2	1	2		1
December						1	3	1	1	2		1			1	1			2	1
January						1	2	3	2	1	1	2			2					
February						1	2	2		1										
March						1	3			1	1	1	1	1	1	1	1			1
April																				
May																				



CHAPITRE 4

REPONSES DEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS ET COMMUNAUTES D'OISEAUX MARINS APRES LA DERATISATION

En raison de l'impact négatifs des rats sur les populations d'oiseaux marins (chapitre 2- partie 1, chapitre 3- partie 2), de plus en plus de programmes d'éradication ont été menées ces dernières années, principalement sur de petites îles inhabitées (DIISE 2018). Après une opération de dératisation, il est nécessaire d'établir un suivi des populations d'oiseaux reproducteurs sur ces sites restaurés et d'étudier leur réponse démographique. Ces résultats permettent de comprendre les processus démographiques et écologiques impliqués dans la reconstruction des populations ou la recolonisation des sites. Ils peuvent également servir de support à la prise de décision dans d'autres sites où les rats impactent les populations d'oiseaux marins. Dans ce chapitre, nous avons étudié les oiseaux marins de Tromelin et Nosy Vé. Les rats bruns (*Rattus norvegicus*) et les rats noirs (*Rattus rattus*) ont été éradiqués respectivement de Tromelin en 2005 (Le Corre et al. 2015) et de Nosy Vé en 2000 (Rix 2003). Depuis, aucune action favorisant la recolonisation ou la reconstruction démographique des populations d'oiseaux marins (translocation, attraction sociale) n'a été réalisée. Ceci offre l'opportunité d'étudier les réponses démographiques naturelles des populations et des communautés d'oiseaux marins de ces deux îles. Plus spécifiquement, nous avons ici étudié la recolonisation des espèces d'oiseaux marins sur Tromelin afin de comprendre le processus d'établissement des colonies dans un contexte naturel. Nous avons également étudié la réponse démographique des populations de fous à pieds rouges (*Sula*

sula) et de fous masqués (*Sula dactylatra*), qui nichaient encore à Tromelin au moment de la dératisation (Le Corre et al. 2015) et celles des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) qui nichaient encore à Nosy Vé lorsque l'île a été dératisée (Langrand 1981).

RESULTATS PRINCIPAUX DU CHAPITRE 4

- La dératisation de Tromelin a permis de passer de deux espèces reproductrices (353 couples reproducteurs) en 2005 à sept espèces (4 758 couples reproducteurs) en 2021-22. Les espèces qui ont recolonisé l'île après la dératisation sont quatre espèces de sternes et un Procellariidé : sterne blanche (*Gygis alba*), noddin brun (*Anous stolidus*), sterne fuligineuse (*Onychoprion fuscatus*), noddin à bec grêle (*A. tenuirostris*) et le puffin du Pacifique (*Ardenna pacifica*).
- Le processus de recolonisation des oiseaux marins sur Tromelin est étroitement lié à l'attraction sociale inter et intraspécifique, ainsi qu'à la biologie et à l'écologie (philopatry, capacité de dispersion, etc.) des espèces.
- La structure par classe d'âge des populations de fous de Tromelin est encore impactée par la prédation passée des rats noirs, ce qui conduit à une phase de croissance démographique transitoire, légèrement différente de la croissance asymptotique théorique que ces populations devraient avoir compte tenu de leurs paramètres de survie et de reproduction.
- Les paramètres démographiques des fous à pieds rouges, des fous masqués et des pailles en queue à brins rouges sont bons et ont permis une forte augmentation de la taille des colonies. Le succès reproducteur des fous masqués est de $0,46 \pm 0,03$ et celui des fous à pieds rouges de $0,54 \pm 0,23$. La survie des pailles en queue à brins rouges adultes est de $0,90 \pm 0,01$, celle des adultes de fous à pieds rouges est de $0,90 \pm 0,04$. La survie adulte des fous masqués est très élevée, puisqu'elle est de $0,96 \pm 0,03$ pour les femelles et de $0,94 \pm 0,02$ pour les mâles.

- La croissance observée de la population de pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé entre 2004 (après le recrutement des individus nés grâce à l'éradication des rats) et 2022 est de 1.12. Elle est supérieure à la croissance modélisée qui est de 1.08 ± 0.01 . Ceci peut s'expliquer par une sous-estimation des paramètres démographique, le recrutement d'individus venus d'autres populations ou par le fait que la population se situe dans une phase de dynamique transitoire comme observée pour les fous de Tromelin.

4.1. Long-term monitoring highlights the positive responses of the seabird community to rat eradication at Tromelin Island, western Indian ocean

Article publié dans Conservation Science and Practice (2024)

Saunier Merlène¹, Amy Maxime², Baumann Michaël², Bignon Florent², Cartraud Audrey², d'Orchymont Quentin², Gazal Julien², Goguelat Antoine², Lemenager Marc², Marinesque Sophie², Orłowski Sabine², Manuelian Pierre Etienne², Le Corre Matthieu¹

¹ UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, IRD, CNRS, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France.

² Terres australes et antarctiques françaises (TAAF), Rue Gabriel Dejean, 97410 Saint-Pierre, île de La Réunion, France.

ABSTRACT

The eradication of rats (*Rattus norvegicus*, *R. exulans* and *R. rattus*) on islands is essential for the preservation of island ecosystems, including seabird populations, which are particularly vulnerable to rat predation. However, the long-term positive effects of rat eradication on seabird colonies and populations are often understudied. Brown rats (*R. norvegicus*) were eradicated from Tromelin Island in 2005. No other significant active restoration actions (such as artificial social attraction, translocation or habitat manipulations) have been implemented, which provides a unique opportunity to investigate natural seabird recolonization and recovery processes after rat eradication. We used seabird annual nest counts conducted from 2005 to 2022 and georeferenced data of occupied nests, to precisely describe the rebuilding of the seabird community of Tromelin Island. Despite the lack of any active restoration actions after the eradication of rats, and the remoteness of the island, 17 years after rat eradication, the seabird community increased from two to seven breeding species, and from 353 to 4758 breeding pairs (total for all species). The

recovery of masked and red-footed booby (*Sula dactylatra* and *S. sula*) populations was mostly due to the improved breeding success and *in fine* to auto-recruitment. Inter- and intraspecific social attraction accelerated the arrival of new species and boosted their population growth. On a finer spatial scale, recolonizing species showed different patterns of colony settlement linked to intra-specific attraction. The dynamics of the community of Tromelin Island after rat eradication can be regarded as a natural experiment that informs the processes of colony settlement, population dynamics and connectivity in tropical seabirds. Our results demonstrate the huge benefits of eradicating rats from seabird islands, even when no additional active restoration actions are feasible

Key words: Seabirds; Recolonization; Population Recovery; Passive Restoration; Effect of rat eradication

RÉSUMÉ

L'éradication des rats (*Rattus norvegicus*, *R. exulans* et *R. rattus*) sur les îles est essentielle pour la préservation des écosystèmes insulaires, y compris les populations d'oiseaux marins, qui sont particulièrement vulnérables à la prédation par les rats. Cependant, les effets positifs à long terme de l'éradication des rats sur les colonies et les populations d'oiseaux de mer sont souvent sous-étudiés. Le rat brun (*R. norvegicus*) a été éradiqué de l'île de Tromelin en 2005. Aucune autre action significative de restauration active (telle que l'attraction sociale artificielle, la translocation ou la manipulation de l'habitat) n'a été mise en œuvre, ce qui offre une occasion unique d'étudier les processus naturels de recolonisation et de rétablissement des oiseaux de mer après l'éradication des rats. Nous avons utilisé les comptages annuels de nids d'oiseaux marins effectués de 2005 à 2022 et les données géoréférencées des nids occupés, pour décrire précisément la reconstitution de la communauté d'oiseaux marins de l'île de Tromelin. Malgré l'absence d'actions de restauration actives et l'éloignement de l'île, 17 ans après l'éradication des rats, la communauté d'oiseaux marins est passée de 2 à 7 espèces reproductrices, et de 353 à 4 758 couples reproducteurs. Le rétablissement des deux populations de fous est principalement dû à l'amélioration du succès de la reproduction et, *in fine*, à l'auto-recrutement. L'attraction sociale inter- et intraspécifique a accéléré l'arrivée de nouvelles espèces et stimulé la croissance de leur population. À une échelle spatiale plus fine, les espèces recolonisatrices

ont montré différents modèles d'établissement de colonies liés à l'attraction intraspécifique. La dynamique de la communauté de l'île Tromelin après la dératisation peut être considérée comme une expérience naturelle qui renseigne sur les processus d'établissement des colonies, la dynamique des populations et la connectivité chez les oiseaux marins tropicaux. Nos résultats démontrent l'efficacité de la dératisation suivie d'une restauration passive et devraient servir d'exemple pour la mise en œuvre de ce type d'action de conservation dans d'autres îles où les populations d'oiseaux marins sont menacées.

Mots clés : Oiseaux marins ; Recolonisation ; Reconstruction des populations ; Restauration passive ; Effet de la dératisation.

4.1.1. INTRODUCTION

Introduced mammals have dramatic effects on island biodiversity (Campbell & Donlan, 2005; Clout & Russell, 2008; Nogales et al., 2004; Towns et al., 2006). Rats (*Rattus norvegicus*, *R. exulans* and *R. rattus*) are among the worst threats to island plants, insects, reptiles and birds (Towns et al., 2006). They reduce the breeding success of seabirds by preying upon eggs and chicks (Atkinson, 1985; Saunier et al., 2022; Thibault, 1995), and may even kill adults of small seabird species such as lesser noddies (*Anous tenuirostris*) and storm petrels (Hydrobatidae and Oceanitidae) (Elst & Prÿs-Jones, 1987; Jones et al., 2008). The eradication of rats from seabird islands generally transforms them into a “safe-haven” with two positive effects for seabirds: (1) the recovery of previously declining seabird populations that still existed when rats were present (as in Bried et al., 2009; Whitworth et al., 2013; Barbraud et al., 2021) and (2) the recolonization of locally extinct species, extirpated from the island as a consequence of rat predation (as in Amaral et al., 2010; Ratcliffe et al., 2010; Barbraud et al., 2021).

Seabirds are K-selected species with reduced reproductive rates, high adult survival and low population growth rates. Furthermore, many species are philopatric (they breed at their place of birth), which reduces the probability of a young adult from recruiting at a site that is not its natal colony (Friesen et al., 2007). Recolonization processes can be actively manipulated by human actions such as artificial social attraction with the use of decoys or

acoustic signals (Parker et al., 2007) and by translocating pre-fledging chicks to a predator-free island (Gummer, 2003). These active conservation strategies have led to well-documented seabird recoveries and recolonizations worldwide (Jones & Kress, 2012; Kappes & Jones, 2014). In the absence of active post-eradication conservation actions, the pace of recovery and recolonization highly depends on the life histories of the species involved: survival, age at maturity, reproductive outputs, coloniality, social behaviors, philopatry, nest site fidelity (the tendency to breed each year at the same place), and dispersal behaviors (Borrelle et al., 2018). In particular, philopatric species are less prone to recolonize islands where rats have been eradicated because of a lack of dispersive individuals.

Previous studies have shown the beneficial effects of rat eradication on seabird populations (Brooke et al., 2018; Jones, 2010). However, monitoring is generally limited in duration (but see Dunlop et al., 2015; Barbraud et al., 2021). It is thus particularly important to conduct long-term monitoring of seabird populations and assemblages at places where rats or other introduced predators have been eradicated. This is particularly true when no active post-eradication conservation actions are made, as it informs on natural population and colony settlement processes. These situations can be regarded as a “natural experiment” which informs the seabird population ecology and recovery potential.

Several theories have been proposed to explain the process of colony settlement by considering environmental and social factors (Danchin et al., 2008). Studying the recolonization patterns of seabirds following the eradication of a predator from an island provides a valuable opportunity to test these theories. First, in the absence of any form of social attraction, the pace of seabird settlement would remain constantly low, resulting in a linear and slow population growth (the “Neutral hypothesis” ; Figure 41.1 a). In most cases however, there is some level of social attraction. The “Inadvertent Island Scale Social Attraction Hypothesis” (Danchin et al., 2004) (Figure 41) suggests that birds are attracted on the island by conspecifics. They may settle anywhere on the island as soon as suitable habitats are available (“Island scale attraction only”; Figure 41.1.b). Some finer social attraction processes may drive the pattern of settlement at a smaller scale. The Inadvertent Social Information theory (Danchin et al., 2004) predicts that the density of breeding birds

would inadvertently influence the decision of conspecifics regarding their choice of breeding site. If many individuals breed successfully in an area, it means that this area is favorable, so new individuals will try to settle there. There are two distinct scenarios within this hypothesis. The first one predicts that new breeders would “copy” the habitat of experienced breeders by breeding in the same place despite the high density, until the environment is saturated (“Habitat copying hypothesis”; Wagner et al., 2000; Danchin et al., 2001). This is because this place is assumed to be favorable socially (for meeting partners or for obtaining information from other birds on foraging spot location—the information center hypothesis, Ward & Zahavi, 1973) or/and environmentally (favorable site for successful breeding) (Figure 41.1.c). Conversely, according to the “Ideal Free Distribution model”, competition can affect the choice of breeding sites of individuals before habitat saturation (Danchin et al., 2008; Kennedy & Gray, 1993) (Figure 41.1.d). Individuals may evaluate the intensity of competition in an occupied area and would prefer to move to a new area (away from the initial area or in the outskirts)

According to Dunlop (2005, 2009), once started, the recolonization of an island by seabirds typically has three stages: (1) a slow settlement of a few breeding pairs coming from other population(s), (2) an exponential growth of the population, mostly due to immigrants socially attracted by the first settlers, (3) a flattening of the growth due to a decrease in the importance of immigration in population growth and an increase of the auto-recruitment rate until auto-recruitment becomes the main factor of growth. The growth stops when populations reach carrying capacity, for example, when all breeding habitats are completely used (Figure 1.2). This dynamic can occur if no other factors limit population growth (no other predator on the island, no major cause of mortality at sea and no limiting food resources at sea). To our knowledge, since Dunlop's (2005, 2009) publications no other studies have tested if this dynamic is observed at places where rats have been eradicated.

Here, we study the recovery and recolonization processes of the seabird community of Tromelin Island (Western Indian Ocean, Figure 42) after brown rats (*Rattus norvegicus*) eradication. At the end of 18th century, at least eight seabird species bred on Tromelin. The presence of rats was first described in 1954 (Brygoo, 1955) but they were probably

introduced in 1761, as were mice (*Mus musculus*), when a ship wrecked on the island. Because of the impact of rats, the seabird species richness dropped to two breeding species in 1992 (Le Corre, 1996). In 2005, only 130 pairs of red-footed boobies (*Sula sula*) and 224 pairs of masked boobies (*Sula dactylatra*) were breeding on Tromelin (Le Corre et al., 2015). In view of the urgency of the situation, rats were successfully eradicated at the end of 2005 (Le Corre et al., 2015). Although the goal was to eradicate rats and mice at the same time, mouse eradication failed (Le Corre et al., 2015). Apart from this eradication, no other conservation action has been implemented to facilitate the return of seabirds. Eight years after rat eradication, in 2013, 855 pairs of red-footed boobies and 1090 pairs of masked boobies were breeding on the island, an apparent increase of 22 and 23% per year, respectively. Furthermore, in 2014, three white tern (*Gygis alba*) nests, one brown booby (*Sula leucogaster*) nest and 11 other non-breeding seabird species were recorded on Tromelin (Le Corre et al., 2015). The seabird community (breeding species and population sizes) has been monitored yearly since that time. The aim of this study is to precisely describe the natural recovery and recolonization of seabirds on Tromelin Island after rat eradication, without implementing any post-eradication interventions to aid community rebuilding. Furthermore, this study also aims to discuss the observed patterns, in light of the theoretical framework that elucidates colony settlement among seabirds.

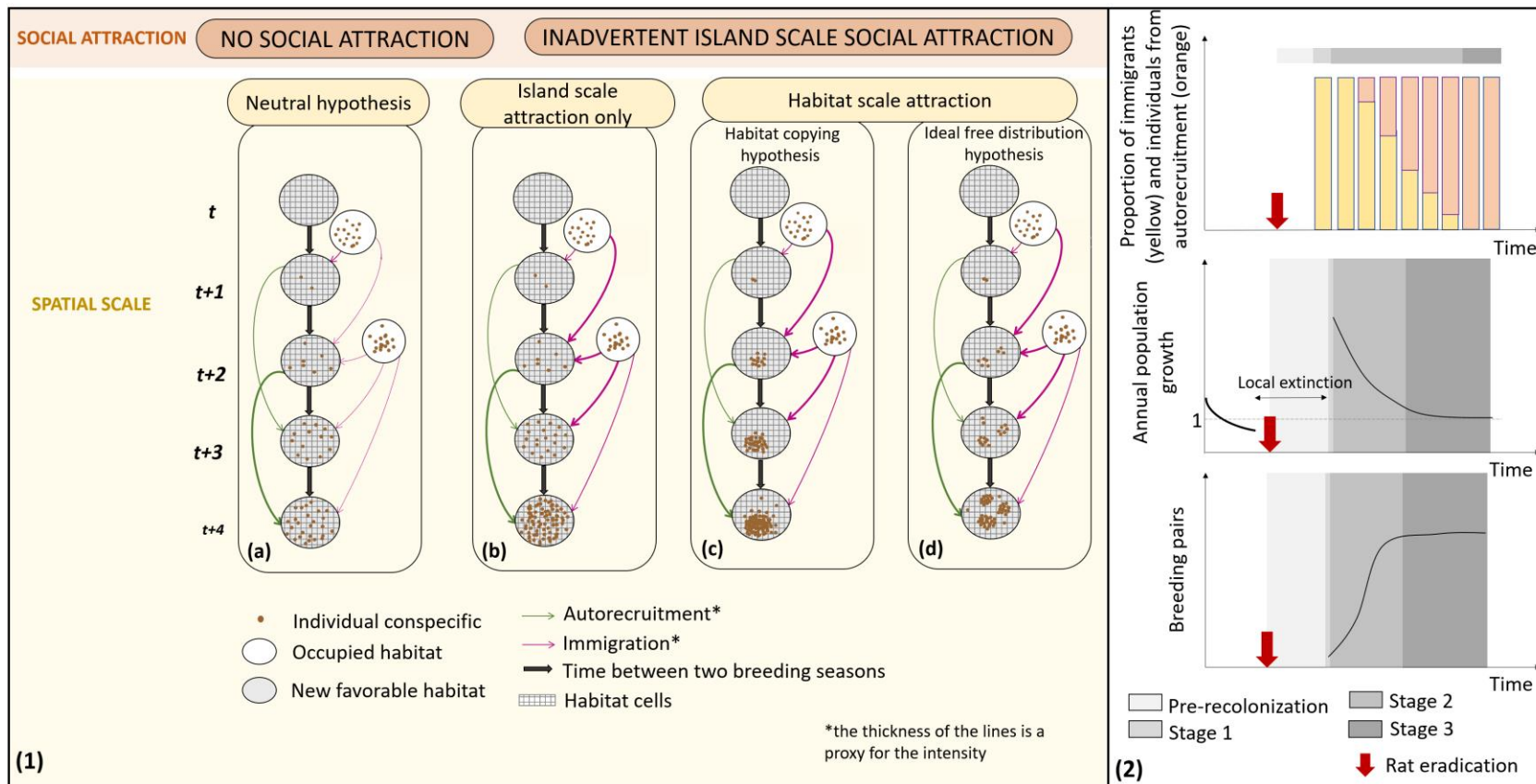


Figure 41 : Theoretical processes of seabird colony settlements. Inspired by Danchin (2008) and Dunlop (2005)

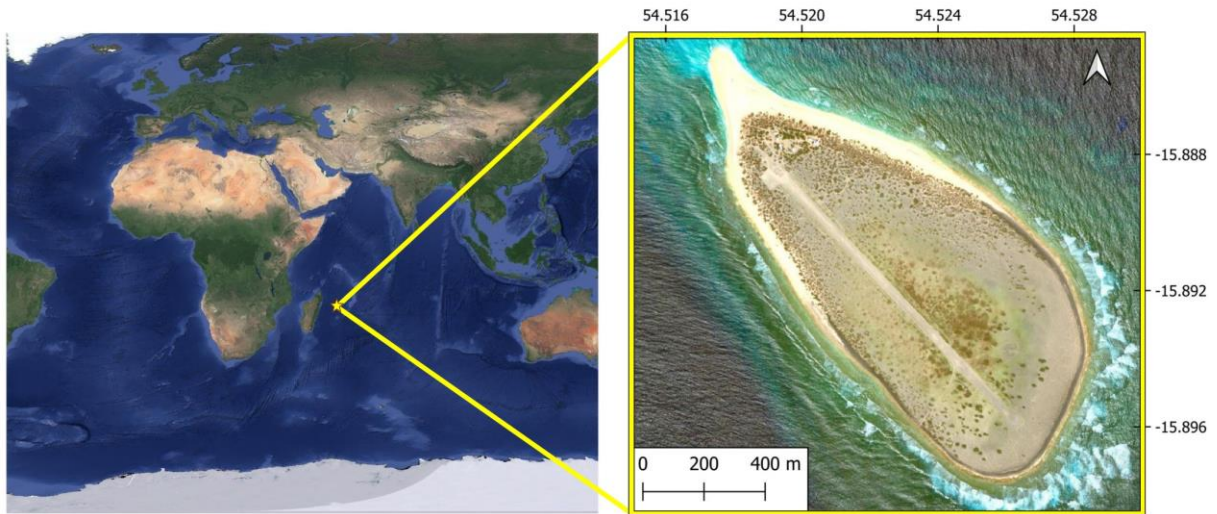


Figure 42 : Geographic situation of Tromelin Island

4.1.2. MATERIAL AND METHOD

4.1.2.1. Study area

Tromelin (15.52° S/ 54.25° E) is a small (1 km^2) coralline island on the north-east of Madagascar (Figure 42). The island is classified as a Nature Reserve since 1975 by prefectural decree (n°13/DG/IOI) and is managed by the French Southern and Antarctic Lands Administration (Terres australes et antarctiques françaises -TAAF) since 2007. Fishing is forbidden within 12 nautical miles of the coastline and the island has no human-modified habitats except the airstrip and a small scientific base occupied by three people who are relieved every three months. Mice are now the only introduced mammals present on the island. A recent study based on the deployment of camera traps revealed that at Tromelin Island mice very rarely interact with seabird chicks or adults (Manoury 2017). Although mice have been reported to prey upon seabirds at some locations (Wanless et al. 2007), their impact on seabirds at Tromelin is thus probably limited.

The maximum elevation of the island is ca. 6 m asl (Marriner et al., 2010). Its native vegetation is very simple and composed of only one species of native shrub, the beach

heliotrope (*Heliotropium foertherianum*), six native herbs, one cryptogenic and five introduced plants (Boulet & Hivert, 2023). The soil is composed of coral sand and debris. At the end of the 18th century the seabird breeding community was composed of at least eight species: the great frigatebird (*Fregata minor*), lesser frigatebird (*F. ariel*), sooty tern (*Onychoprion fuscatus*), white tern, red-footed booby, masked booby, brown noddy (*Anous stolidus*) and lesser noddy (Brooke, 1981). Archeological excavation confirmed the ancient presence of these species plus that of one or two species of tropicbirds (white-tailed tropicbird (*Phaethon lepturus*) and/or red-tailed tropicbird (*Phaethon rubricauda*) (Laroulandie & Lefèvre, 2014). This archeological study estimated that in the 18th century the island probably hosted hundreds of thousands pairs of seabirds, including a massive sooty tern colony of at least 350,000 pairs (Laroulandie & Lefèvre, 2014). Among the species that bred or are currently breeding on Tromelin, sooty terns, masked boobies and brown noddies are ground-nesting species. White terns, lesser noddies, frigatebirds, and red-footed boobies breed or bred on beach heliotrope.

4.1.2.2. Population size of breeding species and observation of non-breeding species

All pairs of masked boobies and red-footed boobies were counted annually from 2005 to 2020 and from 2005 to 2022, respectively (except in 2010, 2011, 2014 and 2015). Red-footed boobies breed all year round on Tromelin. Masked boobies breed seasonally from August to March. For logistical reasons, the first censuses (2005–2013) of these two species were done during different months over the years. From 2005 to 2008, the censuses took place in December and January. In 2009 and 2013, they were conducted in May, while in 2012, they occurred in August. Since 2014, censuses of red-footed boobies are done annually in June, whereas those of masked boobies are done between August and October, just after the laying peak.

Red-footed boobies are polymorphic, with plumage ranging from white to brown morphs with intermediate brown-dominated (considered brown morphs here) or white-dominated (considered white morphs here) individuals (Le Corre, 1999). Tromelin is the only island of the Indian Ocean where the two morphs are abundant with 1/3 brown and 2/3 white. In all other colonies of the Indian Ocean, the white morph is dominant, except at Europa

Island where most birds are of the white-tailed brown morph (Le Corre, 1999). The morph ratio observed at Tromelin Island remained stable between 1954 and 2014 (Brygoo, 1955; Le Corre, 1999; Le Corre et al., 2015; Staub, 1970), suggesting that the population growth observed after rat eradication was mostly due to autorecruitment and not to immigration (Le Corre et al., 2015). In 2012, 2013 and from 2016 to 2020 the morph of all the adults captured for banding operations was noted. The difference between the ratios across the years was tested using a chi-square test to see if it remained stable over time, which would indicate no (or low) immigration.

For the newly established species, all breeding pairs were counted at the first detection and then annually just after their laying peak until 2020, 2021 or 2022 (depending on the species). Counts occurred in July for white terns, in June for sooty terns and in May or June for brown noddies. Camera traps were also deployed opportunistically at putative burrows of shearwaters to increase our observation effort.

Since 2017, to detect new colonization as early as possible, the warden in charge of environmental observations on the island noted opportunistic observations of non-breeding seabird species. For each observation, the observer noted the species, the date, the number of birds and the behaviors (flight with no social interaction, flight with vocalizations, prospecting flights, landing on the island or courtships).

For all species, population size estimates were obtained through exhaustive nest counts by prospecting the entire island by walk, with one or two people and using GPS (Global Position System) in track mode, to avoid double counting and to ensure full coverage of the island. In very high nest density areas, temporary marks were also made on the ground (by adding line on the sand) to mark already counted nests, to avoid double counting. For all species, each adult or pair on an empty nest, incubating, rearing a chick or chick alone, was considered as a breeding pair.

4.1.2.3. Annual population growth

We first estimated the mean annual population growth rate between 2005 (t_0) and the last year of counts (t) for boobies and between the year of settlement (t_0) and the last years of counts (t) for other species with Equation (10). We also estimated the annual population

growth of all breeding species between each season t and the previous one ($t-1$) with Equation (11). For each equation, N_i is the number of breeding pair at season i .

$$(10) \quad \lambda = \left(\frac{N_t}{N_{t_0}} \right)^{\frac{1}{t-t_0}}$$

$$(11) \quad \lambda = \left(\frac{N_t}{N_{t-1}} \right)^{\frac{1}{t-(t-1)}}$$

Rats are known to prey upon eggs and chicks of seabirds including boobies (as suggested in Le Corre et al., 2015). We thus assumed that rat eradication, conducted in December 2005, has led to an increase of the breeding success of masked and red-footed boobies from 2006 onward. As a consequence of an increased breeding success, we expected an increase of the recruitment of new adults and thus an increase of the breeding population size 6 years after (6 years being the median age of first breeding for the two species of boobies on Tromelin, Saunier et al., in prep). In order to test this time lag process, we compared the population growth rate immediately after rat eradication (2006–2009), with the growth rate observed from 2012 onward, 2012 being the first year of possible recruitment of the chicks hatched after rat eradication, as in Brooke et al. (2018). To study population growth before the return of the birds that hatched in 2006 we used Equation (1), where N_{t_0} is the number of breeding pairs in 2006 and N_t is the number of pairs in 2009. To estimate the mean population growth rate after the return of these birds (hatched in 2006), we used Equation (10) with t_0 being the year 2012 and t the year 2020 for masked boobies and 2022 for red-footed boobies.

4.1.2.4. Spatial distribution and nests density

Seabird nests were georeferenced during the censuses, each year between 2017 and 2022 (but not all species in each year, see more details in results). We constructed a nest density map by species and year to study the spatial distribution of colonies over time. We first built a grid of 1934 cells of 20 m * 20 m across the island except on the beach where species present at Tromelin do not breed. The spatial analysis of nest distribution was performed with the software QGIS 3.24.1 (QGIS Development Team, 2021). We then estimated

whether the number of occupied cells and the nest density in occupied cells varied across time using two Kendall correlation tests (Kendall, 1938).

All statistical analysis was performed with R (R Core Team, 2021), with a significance threshold set at 0.05.

4.1.3. RESULTS

4.1.3.1. Seabird recovery: population growth of masked and red-footed boobies before and after 2012

Between 2005 and 2006 the red-footed and masked booby populations increased with an annual population growth rate of 2.9 and 1.6 respectively. Then, they decreased with an annual population growth rate of 0.96 for red-footed boobies and 0.95 for masked boobies from 2006 to 2009 (Table 15, Figure 43; Figure 44). The two populations experienced a rapid increase between 2009 and 2012. There was no field work in 2010 and 2011, so the exact starting point of the increase is unknown. The masked boobies reached 1261 pairs in 2020, while the red-footed boobies reached 1850 pairs in 2022 (Table 13, Figure 43). The average annual population growth rate between 2012 and the last count (2020 or 2022 depending on the species) was 1.09 for masked boobies and 1.11 for red-footed boobies. The annual growth rate between 2006 and the last count varied between 0.7 and 2.01 for the masked booby and between 0.6 and 1.5 for red-footed booby with no clear pattern (Figure 44). The morph-ratio of red-footed boobies remained stable over time ($\chi^2=4.64$, $df=6$, $p\text{-value}=0.591$; Appendix S1).

Table 11 : Evolution of the number of breeding pairs of seabirds on Tromelin island since rat eradication in 2005. Abbreviations: NA, means that no census was conducted this year for the concerned species

Year Species	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
<i>S. dactylatra</i>	224	237	214	102	205	NA	NA	641	1090	NA	NA	1100	1314	2018	1731	1261	NA	NA
<i>S. sula</i>	129	376	318	316	333	NA	NA	640	855	NA	NA	1049	1481	1390	1911	1047	NA	1850
<i>G. alba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	30	106	197	148	214	289	353	NA
<i>A. stolidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	33	144	294	481	603	328	910
<i>O. fuscatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	32	88	311	209	267	377
<i>A. pacifica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	NA	NA
<i>A. tenuirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7	NA

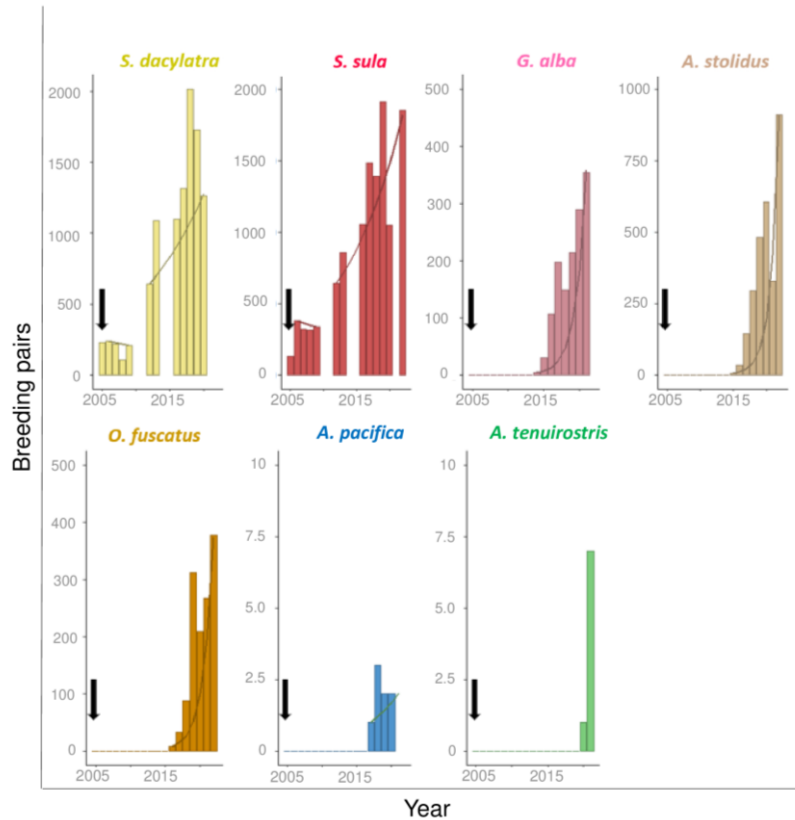


Figure 43 : Seabird population changes at Tromelin Island since 2005 for masked boobies (*Sula dactylatra*), red-footed boobies (*Sula sula*), white terns (*Gygis alba*), brown noddies (*Anous stolidus*), sooty terns (*Onychoprion fuscatus*), wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica*) and lesser noddies (*Anous tenuirostris*). The first curves on booby plots correspond to the mean annual population between 2006 and 2009, the second from 2012 to 2020. On the other plots the curves corresponds to the mean annual population growth between the year of recolonization and the last counts. Black arrows correspond to the date of rat eradication

4.1.3.2. Seabird recolonization

Seventeen years after the eradication of rats, five species of seabirds have successfully recolonized the island. White terns settled in 2014 (three pairs), followed by brown noddies in 2015 (four pairs), sooty terns in 2016 (seven pairs), wedge-tailed shearwaters in 2017 (one or two pairs, but no chick survived until 2020), and lesser noddies in 2020 (first fledgling observed in 2021) (Table 15, Figure 43). A sixth species, the brown booby, has

made only one breeding attempt, which failed in 2014, and no other breeding attempts of this species have been observed since. Thus, this species is not considered as a breeder at Tromelin.

In 2022, 353 pairs of white terns, 377 pairs of sooty terns and 910 pairs of brown noddies were breeding on Tromelin. Two pairs of wedge-tailed shearwaters and seven pairs of lesser noddies bred on the island in 2020 and 2021 respectively (Table 15, Figure 43).

The average annual population growth rates between the year of recolonization and the last counts were 1.98, 2.17 and 1.94 for the white tern, brown noddy and sooty tern respectively. For all newly established species the largest population growth occurred between the year of recolonization and the following year (Figure 44). Currently, all three populations continue to increase over time, but at a lower rate (Figure 43 and Figure 44).

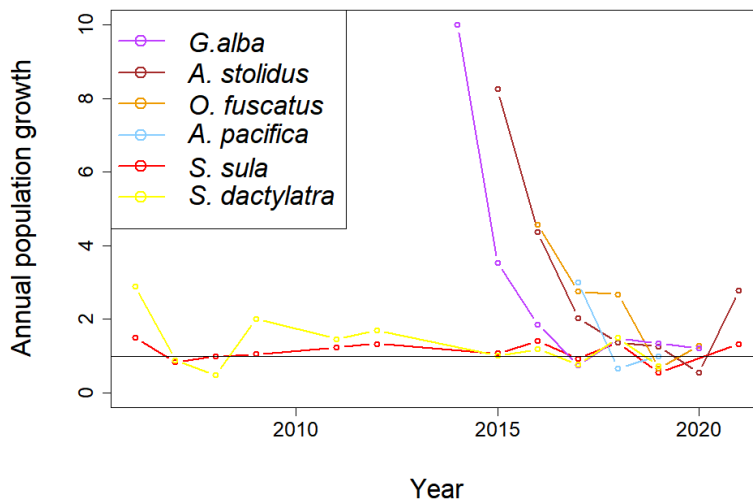


Figure 44 : Annual population growth by year since recolonization of white tern (*Gygis alba*), brown noddy (*Anous stolidus*), sooty tern (*Onychoprion fuscatus*) and wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) and since rat eradication for red-footed boobies (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*). The horizontal line represents a stable population (annual population growth rate of 1)

4.1.3.3. Breeding habitat and nest densities

Masked boobies breed on bare ground, in the central part of the island (Appendix S2). The average density was between 2.2 (SD: ± 1.5) and 3.3 (SD: ± 2.8) nests/400 m². In 2020, 29% of the cells of the island were occupied by this species. The density per cell and the number of occupied cells slightly decreased between 2018 and 2020 (Figure 45).

Red-footed boobies breed in high density (from 2.9 (SD: ± 2.7) to 5.0 (SD: ± 5.6) nests/400 m²) on mature beach heliotropes located mostly in the western and northern parts of the island, and in lower density in the southern part of the island (Appendix S3). Nest density decreased slightly between 2017 (4.2 (SD: ± 4.2) nests/400 m²) and 2022 (3.5 (SD: ± 3.1) nests/400 m²) (Figure 45) while the number of occupied cells increased from 343 in 2017 to 529 in 2022 (Figure 45). In 2022 red-footed boobies occupied 27% of the cells of the island.

Brown noddies breed on the ground in two expanding coastal areas (Appendix S4). The nest density increased between 2016 and 2022 from 2.7 (SD: ± 2.3) to 5.1 (SD: ± 4.6) nests/400 m² (Figure 45c) The number of occupied cells also increased tremendously from 28 in 2016 to 242 in 2021 (Figure 45 and Appendix S4).

In 2017, sooty terns only bred in the south-west of the island (Appendix S5) at a relatively low density (4 (SD: ± 5.8) nests/400 m² on average and a maximum of 16 nests/400 m²). In 2018, a second area was colonized to the east (Appendix S5). Since 2020, sooty terns bred only on the east, but in two separate areas. These areas were larger and denser across time, with an average density of 18 nests/400 m² (SD: ± 16) and a maximum of 64 nests/400 m² in 2022 and a maximum nest density of 153 nests/400 m². Nest density increased during the period as well as the number of occupied cells (Figure 45).

White terns breed on beach heliotropes, in low densities (1.3 (SD: ± 0.05) nests/400 m²) mostly on the northwestern coasts and in the center of the island (Appendix S6). The number of occupied cells significantly increased from 37 in 2016 to 249 in 2021 (Figure 5), while nest density increased very slightly (Figure 45).

The two-last species (wedge-tailed shearwater and lesser noddy) arrived very recently and are still too few (a maximum of three and seven pairs respectively) for quantitative analysis

of their distribution. Their current distribution and densities are given in Appendices S7 and S8 for information.

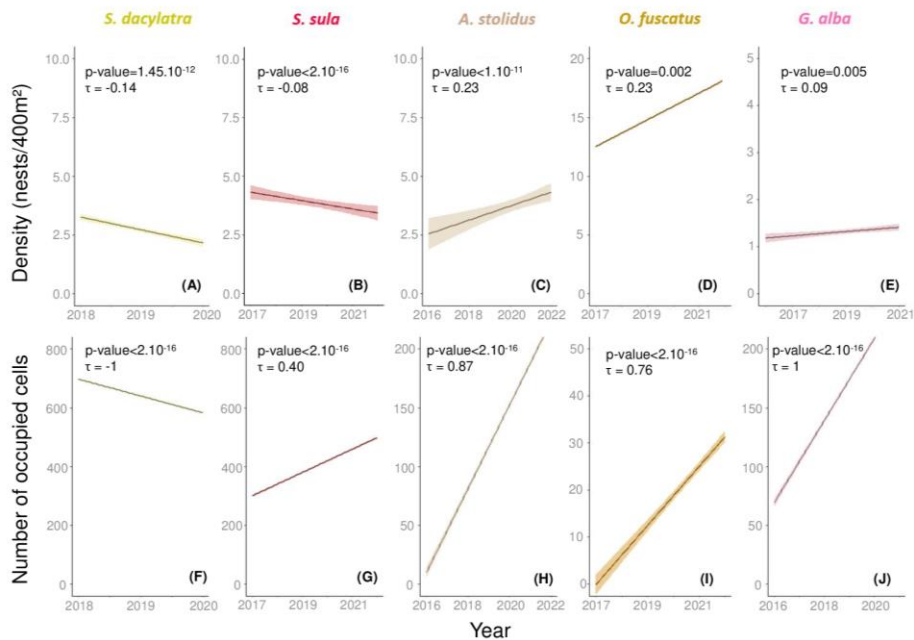


Figure 45 : Temporal changes in nest density and number of occupied cells for masked boobies (*Sula dactylatra*) (A and F), red-footed boobies (*Sula sula*) (B and G), brown noddies (*Anous stolidus*) (C and H), sooty terns (*Onychoprion fuscatus*) (D and I) and white-terns (*Gygis alba*) (E and J) on Tromelin island. The p-values and the coefficients τ stem from Kendall correlation tests.

4.1.3.4. Observations of non-breeding species

Eleven species of non-breeding seabirds were observed at Tromelin between 2017 and 2021 (roseate tern (*Sterna dougallii*), common tern (*Sterna hirundo*), Saunders's tern (*Sternula saundersi*), lesser crested tern (*Thalasseus bengalensis*), brown skua (*Stercorarius antarcticus*), brown booby, Mascarene petrel (*Pseudobulweria aterrima*), great frigatebird, lesser frigatebird, white-tailed tropicbird and red-tailed tropicbird) among which 2 were using the island as a regular roosting place (the great and lesser frigatebirds), and two occasionally landed or performed nuptial displays, suggesting a possible future

settlement (the white-tailed and the red-tailed tropicbird) (Appendix S9). The other species were migrant that visited the island only very occasionally. A Mascarene petrel was photographed in front of a cavity by one of our camera traps deployed for detecting shearwaters, which is very surprising as it is an endemic species of Reunion Island (see D'Orchymont et al., 2020 for more details on this observation).

4.1.4. DISCUSSION

The seabird community of Tromelin Island has changed tremendously since rats were eradicated in 2005. The number of breeding species has increased from two in 2005 to seven in 2021–2022. The number of pairs has increased by a factor of 13 in 17 years, going from 353 to 4758. Two major processes are of interest in this case study, (1) recovery of the two populations which were still breeding when the rats were eradicated and (2) recolonization of locally extinct species.

Direct anthropogenic threats are currently negligible on Tromelin and no actions such as artificial social attraction (with dummies or vocalizations) or translocation of chicks has been implemented after the eradication of rats. The dynamics of this seabird community after rat eradication can thus be regarded as a natural experiment that inform on the processes of colony settlement, on population dynamics and connectivity and on natural resilience of tropical seabirds.

4.1.4.1. Recovery process of the booby populations: a three phases process

Overall, both populations have increased significantly since rat eradication. The masked booby population has increased 6-fold in 15 years and the red-footed booby population 14-fold in 17 years. The apparent increase in both booby populations observed between 2005 and 2006 is due to the fact that before rat eradication, many breeding pairs were not censused because they failed early in the breeding season, which may have led to an underestimation of the actual number of breeding pairs before rat eradication (Le Corre et al., 2015). Then, the increase in breeding success, due to rat eradication, has induced a

population increase 6 years later. This time lag is due to the delayed age at maturity (Saunier et al., in prep; Cubaynes et al., 2011). This kind of time lag has also been suggested for the red-footed booby population of Surprise Island, New Caledonia after rat eradication (PhilippeLesaffre et al., 2023).

Sulids are known to be highly philopatric and thus little immigration is supposed to occur between populations (Huyvaert & Anderson, 2004; Parker et al., 2007; Steeves et al., 2005). The ratio of the two morphs of red-footed boobies has remained remarkably stable at Tromelin (Appendix S1), which suggests that no or very few birds originating from other colonies immigrated to Tromelin. Indeed, if a significant proportion of birds originating from other nearby colonies (Aldabra, Cosmoledo, Saint Brandon, Chagos) had migrated to Tromelin, the proportion of white birds would have increased, as these populations are composed predominantly of this morph (Le Corre, 1999). Conversely if a significant number of migrant birds had come from Europa Island (which is the only population in the Indian Ocean to be composed almost entirely of brown morph birds), the proportion of brown birds would have increased.

Thus, from 2012 onwards, the growth of the redfooted booby colony is very likely due mostly to autorecruitment.

The observed recovery can be summarized as a threephase process:

1. An apparent quick population growth during the first year after rat eradication, attributed to an underestimation of the number of breeders before rat eradication, because of early breeding failure at incubating stage due to rat predation (here between 2005 and 2006). See also Le Corre et al. (2015)

2. A decreasing phase during which the population continued to decrease at a rate probably similar to what it was before rat eradication, until the individuals that hatched at the time of eradication recruited as new breeders. This phase was globally observed from 2006 to 2009 but probably occurred until 2011 knowing the time lag between hatching and age at first breeding.

3. An observed increase of the population, since 2012, due to the recruitment of individuals that hatched at the time of eradication and after. It is suggested that this phase

will continue until the population reach the carrying capacity, which may be related to the amount of breeding habitat available on the island, or to limited food resources at sea (see Saunier et al., in prep).

The breeding areas of red-footed boobies did not vary during our study. However, in 1995, red-footed boobies were breeding mostly in the central part of the island and not on the northern and western coastline, like now (Le Corre, 1996). This may be explained by the distribution of beach heliotropes, the only breeding habitat of the species on Tromelin, which was denser in the central part of the island in 1993–1995 (Author, pers. commun.).

Masked boobies breed on fine sandy substrate in the center of the island. Although the breeding area has expanded as the population size has increased, it has remained broadly the same since 1968 (Le Corre, 1996; Staub, 1970)

4.1.4.2. Recolonization process

4.1.4.2.1. Time-space recolonization pattern

Five seabird species recolonized Tromelin between 2014 and 2022. It took 9 years before the first recolonization event was detected (pre-recolonization stage in Figure 1.2). This time lag is probably due to the geographical distance between Tromelin and the closest source populations (Saint Brandon and Round Island, Mauritius; Appendix S10; Borrelle et al., 2018). It is of interest that the three first species that recolonized the island are terns. Terns are known to occasionally change their breeding place and have a lower level of philopatry than other seabird species (Dunlop et al., 2015; Hughes, 2013; Appendix S10). They are also very mobile, giving them a great dispersal capacity (Appendix S10) and the three species that recolonized the island are globally abundant in the Western Indian Ocean (Appendix S10). As suggested by Borrelle et al. (2018) these three traits (low philopatry, high abundance and dispersal ability) probably favored the recolonization of Tromelin by terns. Within terns, the lesser noddy may be less prone to dispersion (compared to the brown noddies, sooty terns and fairy terns) as they took more time to resettle and they are still in very low number. This is not due to a lack of source populations in the region, as the lesser noddy is extremely abundant in the Western Indian Ocean (Appendix S10) but

may be due to a higher level of philopatry, which would require further investigations.

The recolonization process observed for white terns, sooty terns and brown noddies follows the three steps suggested by Dunlop (2005, 2009) (Figure 41.2). The year after the first settlement, the population growth was very strong due to immigration (stage 1 in Figure 41.2). Auto-recruitment is impossible the year after recolonization as brown noddies start breeding at three and sooty terns at 5 or 6 years old (Dunlop, 2005; Harrington, 1974). The population growth rate then slowly declined each year. This phase, is proposed in Dunlop (2005) (stage 2 in Figure 41.2). The white tern and sooty tern population growth rates seem to slowly reach a stable value (Stage 3 in Figure 41.2). This suggests that immigration plays a less significant role in population growth. In other words, if we assume that the number of immigrants remains constant over time, the proportion of immigrants in the populations decreases as the overall populations increase. The pattern is different for the brown noddy population which, surprisingly, increased greatly in 2022.

4.1.4.2.2. Effect of inter and intraspecific social attraction

4.1.4.2.2.1. Interspecific social attraction

The very high population growth in the first year after settlement is due to a strong social attraction. The presence of parents with their chicks informs prospecting birds about the quality of the breeding habitat and the absence of predators of chicks or eggs (Inadvertent Social Information hypothesis; Stamps, 1991; Forbes & Kaiser, 1994; Danchin et al., 2004). Furthermore, spatial and temporal patterns also suggest that fine scale interspecific social attraction also occurred. Indeed, during 9 years, no species recolonized Tromelin. Then it is remarkable to observe the succession of settlements: white terns settled first, brown noddies the year after and then sooty terns and lesser noddies. Brown noddies, sooty terns, wedge-tailed shearwaters and lesser noddies settled exactly in the same place, suggesting that brown noddies may have attracted sooty terns and both species then attracted wedge-tailed shearwaters and lesser noddies.

4.1.4.2.3. Intra-specific social attraction

Although favorable breeding habitats for ground-nesting terns are available throughout the island, sooty terns and brown noddies breed in well-defined clusters, suggesting strong intraspecific inadvertent social attraction at habitat scale. Over time, as both populations increased, they spread out more than they increased their nest density. This pattern of colony settlement is in accordance with the “Ideal Free Distribution” hypothesis (Fretwell and Lucas 1970, Figure 41.1.d).

On the other hand, the white terns breed at low-density throughout the island, as soon as there are favorable breeding habitats (beach heliotropes). The nest density at each occupied cell remained relatively the same since they settled although the total number of pairs sharply increased. This resulted in a great increase in the number of occupied cells. White terns do not seem to be attracted by conspecifics at habitat scale as they still breed at low density, but their rapid increase suggests that social attraction may occur at the scale of the entire island. It suggests that their settlement follows inadvertent social attraction hypothesis at the island scale only (Figure 41.1.b).

4.1.4.2.4. The case of the wedge-tailed shearwater

Four of the five species that recolonized the island had not been observed breeding there since 1856. The fifth species, the wedge-tailed shearwater, had never been observed on the island before. It is all the more surprising that no evidence of its previous presence has been historically evoked on the island (Laroulandie & Lefèvre, 2014). This suggests that the seabird community, after restoration, gradually moves towards the original ecosystem, even though it does not reach an exact replica of that ecosystem. While Procellariidae are assumed to be highly philopatric (Borg, 2002; Danckwerts et al., 2021; Thibault, 1995; Thibault & Bretagnolle, 1998; Warham, 1990), a recent study on the population genetics and connectivity of the wedge-tailed shearwater at the Indo-Pacific scale (Herman et al., 2022) suggests that the populations are not structured at the scale of an oceanic basin, assuming some gene flow, and thus reduced philopatry for this species. This could explain the colonization of Tromelin by some wedge-tailed shearwaters 12 years after rat eradication.

4.1.4.2.5. Implication for conservation and perspectives

The eradication of rats from Tromelin Island has resulted in a very positive response within the seabird community, with an increased in both species diversity and population size. Notably, four of the species that had previously disappeared from the island as a consequence of rat predation, have recolonized the island. Populations are still far from their carrying capacities on land and most of them are still increasing. Furthermore, some species such as tropicbirds and frigatebirds are commonly observed on Tromelin and may settle in the future.

Populations of seabirds that reproduce on islands invaded by rats typically experience a decline. For instance, in tropical environments, several seabird populations are currently diminishing due to predation by black rats (Appendix S11). However, it is worth noting that once these rodents are eradicated, seabird populations tend to recover significantly (Appendix S11). Our results demonstrate that natural recolonization by seabirds can occur without any active post-eradication measures. This emphasizes the importance of evaluating the need for implementing additional post-eradication management measures such as translocation or artificial social attraction. This result is crucial because post-eradication active measures are not always necessary to promote the recovery of seabird populations, and their implementation can result in significant expenses that could be avoided.

The response of the seabird community of Tromelin Island has been spectacular in terms of demographic recovery and recolonization. However, other local limiting factor (such as marine resources, interspecific competition, breeding habitat limitation, etc.) may hamper this recovery at other places. For instance, at Surprise Island (New-Caledonia) no new species settled after rat eradication, some already breeding species slightly increased while others remained stabled or decreased (Philippe-Lesaffre et al., 2023).

Rat eradication also had a positive effect on the island's vegetation (Le Corre et al., 2015) and indirectly on the nearby adjacent marine ecosystems by increasing the seabird biomass and thus the amount of nutrients discharged into the ocean via guano (Benkwitt et al., 2021). It will be of particular interest to continue documenting these changes and the

interactions with terrestrial and marine ecosystems to improve our understanding of the potential cascading effects that occur on a tropical island after the eradication of an introduced predator.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Merlène Saunier: Conceptualization, formal analysis, investigation (Field work), writing original draft. Michaël Baumann, Florent Bignon, Audrey Cartraud, Quentin d'Orchymont, Julien Gazal, Antoine Goguelat, Marc Lemenager, Manuelian Pierre Etienne and Orłowski Sabine: Investigation (Fieldwork), Writing Review & Editing. Maxime Amy: Supervision, Writing - Review & Editing. Sophie Marinesque: Project administration Writing - Review & Editing. Le Corre Matthieu: Conceptualization, Funding acquisition, field work, Writing - Review & Editing.

FUNDING INFORMATION

This paper is a contribution of the BEST 2.0 DY CIT project funded by the European Community. Some field expeditions were also conducted as part of other projects (MIRE, ECOMIE) funded by the Consortium Iles Eparses (TAAF, CNRS, IRD, IFREMER, University of La Reunion, CUFR of Mayotte). Merlène Saunier benefited from a PhD grant given by the Region Reunion and the European Social Fund to conduct this study.

CONFLICT OF INTEREST STATEMENT

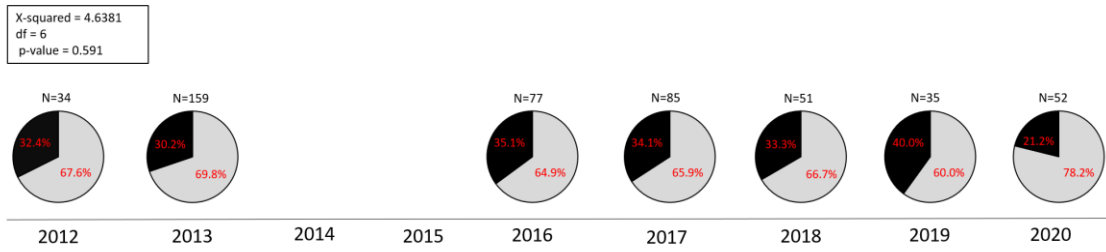
All the author declare no conflict of interest. This work is an original contribution carried out by the authors. All authors do agree to be listed and all agree with the content of the manuscript and its submission to the journal. No part of the study has been published in any form, nor is under consideration for publication elsewhere while being considered by Conservation Science and practice. All sources of funding are acknowledged in the manuscript, and authors have no direct financial benefits that could result from publication.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

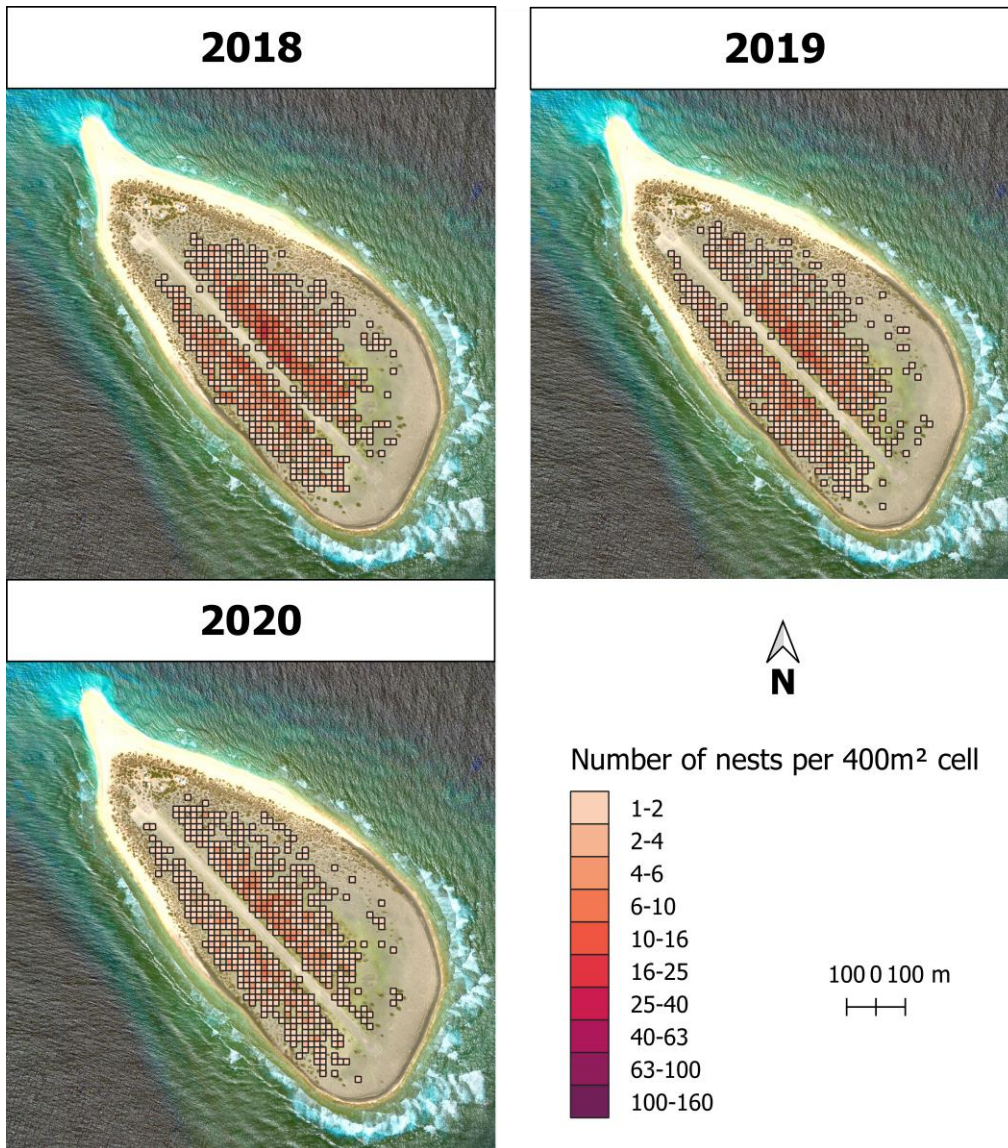
Data sharing is not applicable to this article as no new data were created or analyzed in this study.

AKNOWLEDGMENT

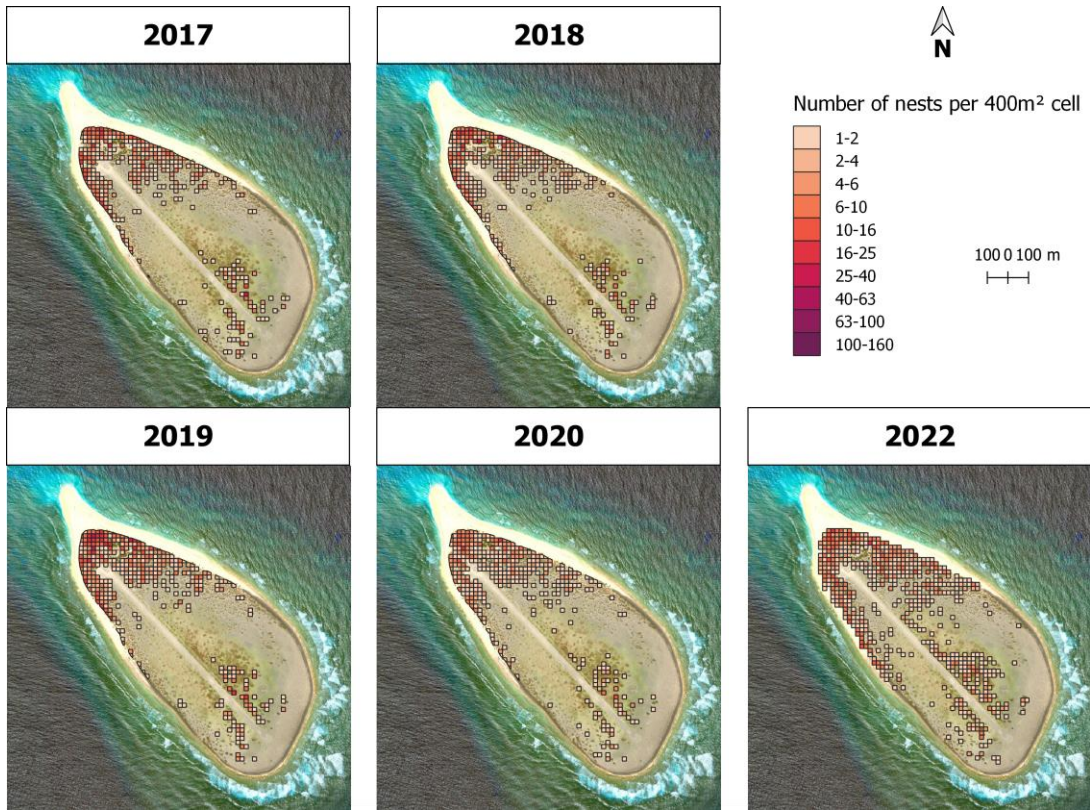
This paper is a contribution of the BEST 2.0 DYCID project funded by the European Community). Some field expeditions were also conducted as part of other projects (MIRE, ECOMIE) funded by the Consortium Iles Eparses (TAAF, CNRS, IRD, IFREMER, University of La Réunion, CUFR of Mayotte). M. Saunier benefited from a PhD grant given by the Region Réunion and the European Social Fund to conduct this study.



Appendix S1 : Ratio of brown (in black) and white (in grey) morph on the red-footed boobies (*Sula sula*) population on Tromelin island from 2012 to 2020 and associated results of χ^2 test



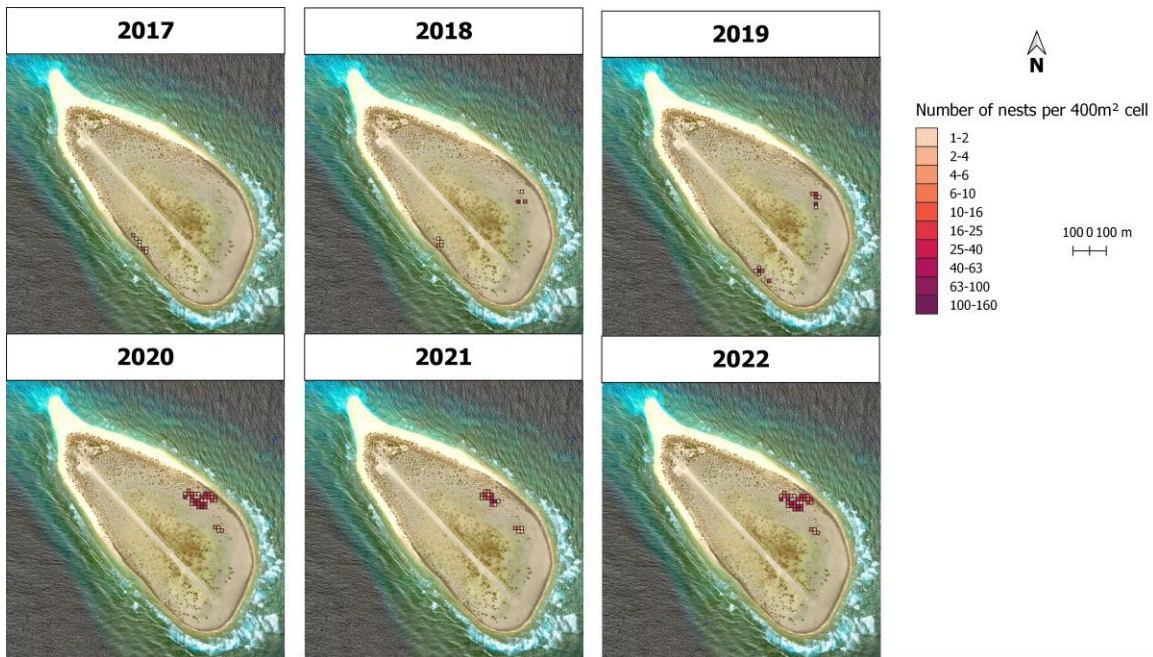
Appendix S2 : Distribution and nest density of masked boobies (*Sula dactylatra*) accross time in 20m x 20m cells



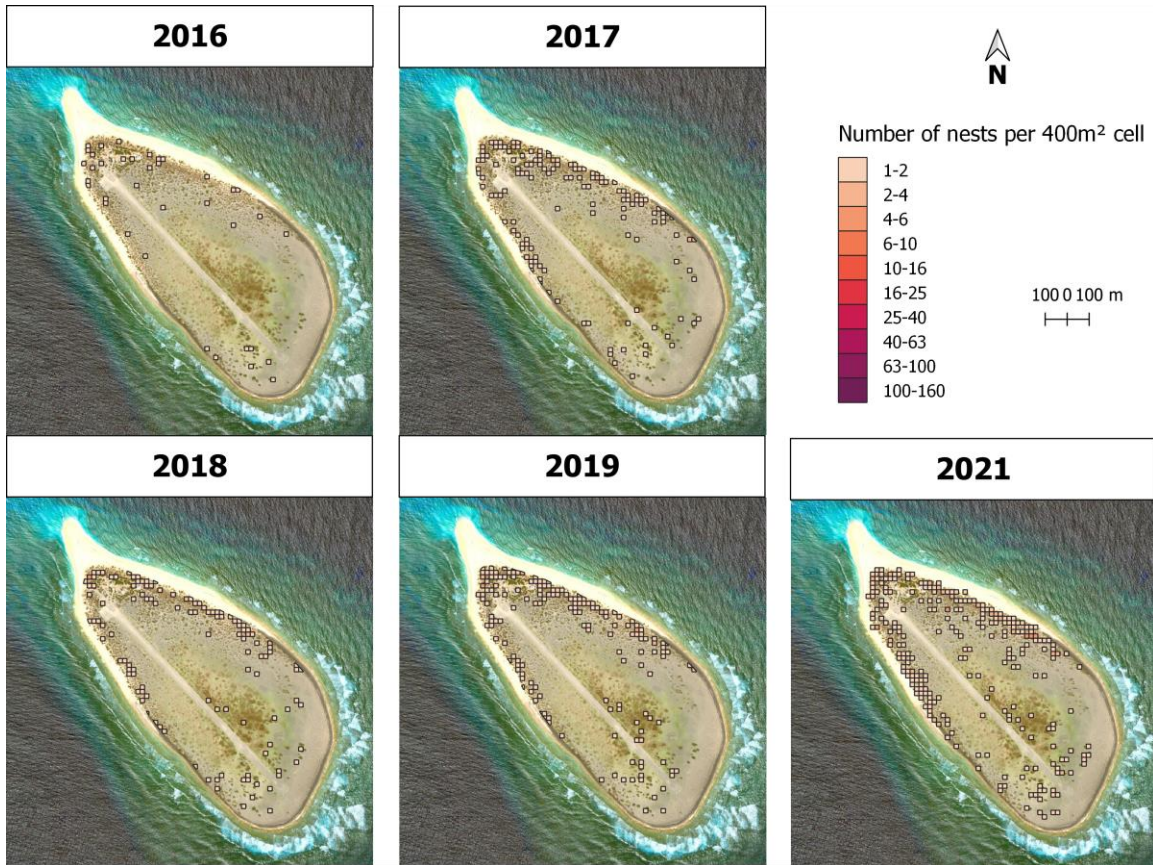
Appendix S3 : Distribution and nest density of red-footed boobies (*Sula sula*) across time in 20m x 20m cells



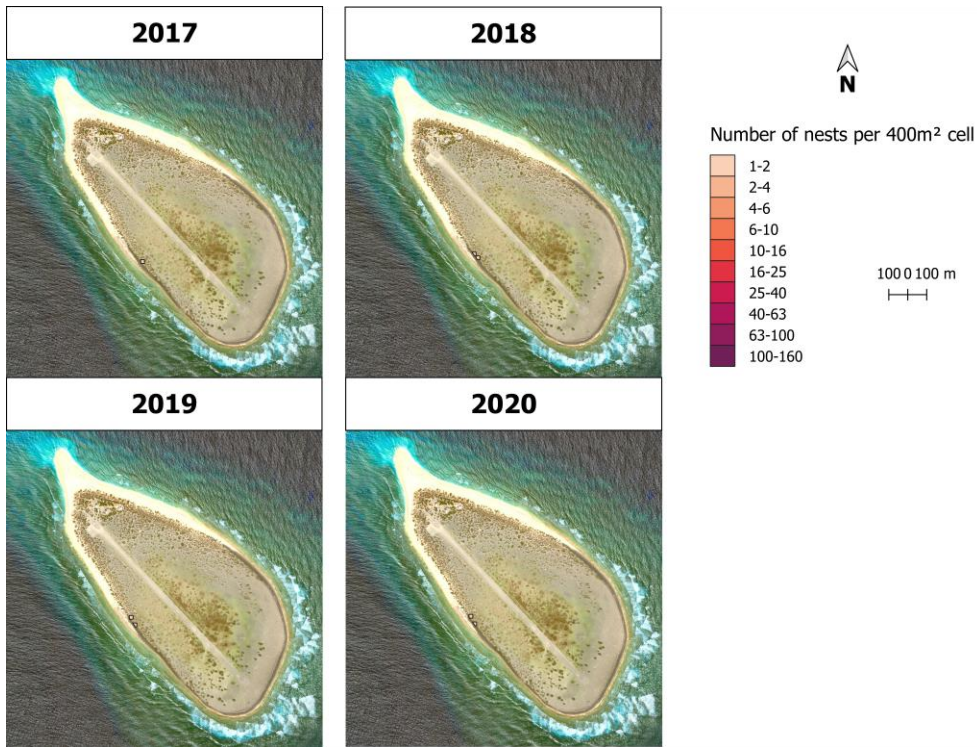
Appendix S4 : Distribution and nest density of brown noddies (*Anous stolidus*) across time in 20m x 20m cells



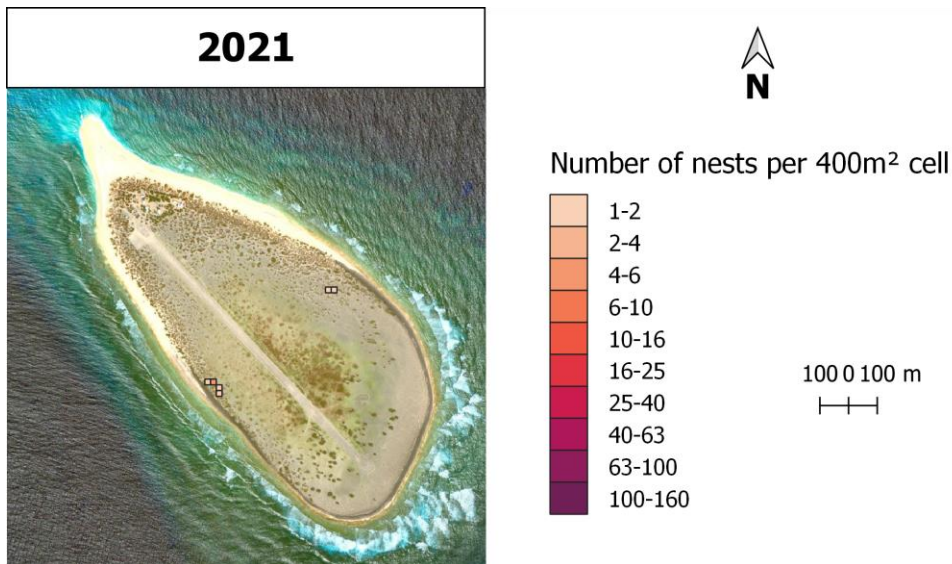
Appendix S5 : Distribution and nest density of sooty terns (*Onychoprion fuscatus*) across time in 20m x 20m cells



Appendix S6 : Distribution and nest density of white terns (*Gygis alba*) across time in 20m x 20m cells



Appendix S7 : Distribution and nest density of wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*) accross time in 20m x 20m cells



Appendix S8 : Distribution and nest density of lesser noddies (*Anous tenuirostris*) in 2021 in 20m x 20m cells

Appendix S9 : Behaviour of common non-breeding species observed in Tromelin

	2017	2018	2019	2020	2021
<i>Fregata minor</i>					
Flight	4	54	30	53	11
Flight and vocalization	0	0	0	0	0
Prospecting	0	0	4	0	0
Roosting	1	1	2	2	0
In courtship	0	0	0	0	0
<i>Fregata ariel</i>					
Flight	196	269	1037	439	53
Flight and vocalization	0	0	0	0	0
Prospecting	0	0	0	0	0
Roosting	89	16	204	122	0
In courtship	0	0	0	0	0
<i>Phaethon lepturus</i>					
Flight	29	33	106	154	26
Flight and vocalization	10	23	13	18	20
Prospecting	0	33	89	42	80
Landing	0	0	33	0	0
In courtship	3	0	3	0	0

<i>Phaethon rubricauda</i>					
Flight	20	33	94	62	25
Flight and vocalization	33	8	70	9	0
Prospecting	0	32	0	0	0
Landing	0	3	0	0	0
In courtship	13	38	10	0	2

Appendix S10 : Western Indian Ocean metapopulation size, ecology and nearest colony of seabirds observed on Tromelin island. ((1) Danckwerts et al. 2014, (2) Jaeger et al. 2017, (3) Surman et al. 2018, (4) Catry et al. 2009, (5) Kohno et al. 2019, (6) Le Corre et al. 2012, (7) Weimerskirch et al. 2006, (8) Danckwert in prep, (9) Jones and Kress 2012, (10) Herman et al 2022, (11) Gaston 1991, (12) Humeau et al. 2020, (13) Morris-Pocock et al. 2011, (14) Levin and Parker 2012, (15) Evans et al. 2016, (16) Gardner et al. 2008)

Species	Scientific name	Numer of individuals in WIO	Ability to disperse (maximum distance from the colony during non-breeding period)	Philopatry	Nearest source colony (distance)	Date of recolonisation (year after rat eradication)
Brown booby	<i>Sula leucogaster</i>	775 ¹	High (6 500 km) ²	High ⁷	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	2014 (failure)
White tern	<i>Gygis alba</i>	Unknown	Unknown	Probably low ⁸	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	2014 (8)
Brown noddy	<i>Anous stolidus</i>	350 000 ¹	Low (705 km) ³	Probably low ⁸	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	2015 (9)
Sooty tern	<i>Onychoprion fuscatus</i>	16 149 002 ¹	High (8 681 km) ⁴	Low ⁹	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	2016 (10)
Wedge-tailed tropicbird	<i>Ardenna pacifica</i>	246 075 ¹	High (3 500 km) ⁴	Probably low ¹⁰	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	2017 (11)
Lesser noddy	<i>Anous tenuirostris</i>	1 187 500 ¹	Low (no migration) ³	Probably low ⁸	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	2021 (16)
Red-tailed tropicbirds	<i>Phaethon rubricauda</i>	16 188 ¹	High ⁵	High ¹¹	Round island (563 km) ¹⁶	no recolonization yet
White-tailed tropicbirds	<i>Phaethon lepturus</i>	Unknown	Medium ⁵	High ¹²	Round island (563 km) ¹⁶	no recolonization yet

Great frigatebird	<i>Fregata minor</i>	Unknown	High (more than 5 000 km) ⁶	Low ¹³	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	no recolonization yet
Lesser frigatebird	<i>Fregata ariel</i>	Unknown	Unkwown	High ¹⁴	Saint Brandon (547 km) ¹⁵	no recolonization yet

Appendix S11 : Tropical seabird population trends on site invaded by rats and demographic response of seabird population after rat eradication

Site	Seabird species	Rats species	Conservation action	Population trend	Source
Europa Island, Western Indian ocean	<i>Phaethon lepturus europae</i>	<i>Rattus rattus</i>	none	Decrease	Saunier et al 2022
	<i>Phaethon rubricauda</i>			Decrease	
Kaua'i, Hawai'i, Pacific ocean	<i>Puffinus newelli</i>	<i>Rattus rattus</i>	none	Decrease	Raine et al 2017
	<i>Pterodroma sandwichensis</i>			Decrease	
Aride, Seychelles, Western Indian ocean	<i>Phaethon lepturus</i>	<i>Rattus rattus</i>	none	Decrease	Burt et al 2021
Grenadine islands, Atlantic ocean	<i>Onychoprion anaethetus</i>	<i>Rattus rattus</i>	none	Decrease	Smart et al 2020
	<i>Anous stolidus</i>			Decrease	
	<i>Leucophaeus atricilla</i>			Increase	
	<i>Phaethon aethereus</i>			Stable	
Nosy Ve, Western Indian ocean	<i>Sula leucogaster</i>	<i>Rattus rattus</i>	rat eradication	Recovery	Le Corre et al 2022
	<i>Phaethon rubricauda</i>			Recovery	
Surprise Island, Pacific ocean	<i>Fregata minor, F. ariel</i>	<i>Rattus rattus</i>	rat eradication	Recovery	Philippe-lesaffre et al 2023
	<i>Sula dactylatra</i>			Decrease	
	<i>Sula sula</i>			Recovery	
	<i>Anous minutus, A. solidus</i>			Recovery	
Ile du Nord, Seychelles, Western Indian ocean	<i>Phaethon lepturus</i>	<i>Rattus rattus</i>	rat eradication	Recolonization	Rocamora et Henriette, 2015
D'Arros, Seychelles, Western Indian ocean	<i>Ardenna pacifica</i>	<i>Rattus rattus</i>	rat eradication	Recolonization	
	<i>Phaethon lepturus</i>			Recolonization	
Grande Ile, Cosmoledo, Seychelles, Western Indian ocean	<i>Ardenna pacifica</i>	<i>Rattus rattus</i>	rat eradication	Recolonization	
	<i>Gygis alba</i>			Recolonization	
	<i>Sula dactylatra</i>			Recolonization	

4.2. Combining transient dynamics and logistic-asymptotic growth to study the recovery of two seabird populations after rat eradication

En révision dans *Population Ecology*

Merlène Saunier^{1*}, Christophe Barbraud², Maxime Amy³, Sabine Orłowski^{3,1}, Jean Hivert⁴, Gabrielle Dicque⁴, Matthieu Le Corre¹

¹ UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, IRD, CNRS, Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France.

² CEBC, UMR7372, CNRS/Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

³ Terres australes et antarctiques françaises (TAAF), Rue Gabriel Dejean, 97410 Saint-Pierre, île de La Réunion, France.

⁴ Conservation Botanique National de Mascarin (CBNM), 2, Rue Du Pere Georges, Saint-leu, Reunión, Saint-leu, Saint-paul 97436 .

ABSTRACT

Understanding how demographic processes govern population growth is important in ecology and conservation biology because it enables to assess how populations respond to variability in environmental pressures. Although demographic parameters generally respond to environmental disturbances, populations may remain in unstable age structures (i.e. transient dynamics) for a certain period following disturbance. However, transient dynamics are poorly understood and quantified in wild populations, although such dynamics can express unique demographic patterns that can attenuate or amplify population growth, and therefore move actual growth further away from the asymptotic growth estimated with stable age structures. In order to understand the demographic recovery of two seabird populations (masked boobies and red-footed boobies) on Tromelin Island 15 years after eradication of brown rats, we compared

observed growth, transient growth and asymptotic growth using count data and capture-mark-recapture data. In parallel, we coupled asymptotic growth with a density dependent model for the availability of breeding sites in order to project the most realistic population growth over time. Both populations had very good demographic rates, attesting their good health. Populations should grow until breeding sites are saturated in around a century's time. Comparison of asymptotic and transient growths suggests that population growth was linked to an intrinsic process and that both populations have undergone disruption in their age structure likely due to past predation by rats. The study of transient dynamics also allowed a better understanding of the differences observed between field counts and estimated asymptotic growth rates based on matrix population models.

Keywords: Density-dependent; Population dynamics; Recovery; Transient dynamics; Tropical seabirds

RÉSUMÉ

Il est important de comprendre comment les processus démographiques régissent la croissance des populations en écologie et en biologie de la conservation, car cela permet d'évaluer la façon dont les populations réagissent à la variabilité des pressions environnementales. Bien que les paramètres démographiques répondent généralement aux perturbations environnementales, les populations peuvent conserver des structures d'âge instables (c'est-à-dire une dynamique transitoire) pendant un certain temps après la perturbation. Cependant, la dynamique transitoire est mal comprise et quantifiée dans les populations naturelles, bien que cette dynamique puisse exprimer des modèles démographiques uniques qui peuvent atténuer ou amplifier la croissance de la population, et donc éloigner la croissance réelle de la croissance asymptotique estimée avec des structures d'âge stables. Afin de comprendre la reconstruction démographique de deux populations d'oiseaux marins (fous masqués et fous à pieds rouges) sur l'île de Tromelin 15 ans après l'éradication des rats bruns, nous avons comparé la croissance observée, la croissance transitoire et la croissance asymptotique en utilisant des données de comptage et des données de capture-marquage-recapture. En parallèle, nous avons couplé la croissance asymptotique avec un modèle densité dépendant lié à la disponibilité des sites de reproduction afin de projeter la croissance la plus réaliste de la population dans le temps. Les deux populations ont de très bons paramètres démographiques, attestant de leur bonne santé. Elles devraient ainsi croître jusqu'à ce que les sites de reproduction soient saturés dans un siècle environ. La comparaison

des croissances asymptotique et transitoire suggère que la croissance de la population est liée à un processus intrinsèque et que les deux populations ont subi une perturbation de leur structure d'âge probablement due à la prédation passée par les rats. L'étude de la dynamique transitoire a également permis de mieux comprendre les différences observées entre les comptages sur le terrain et les taux de croissance asymptotiques estimés sur la base de modèles de population matriciels.

Mots clés : Densité-dépendance ; Dynamique des populations ; Reconstruction ; Dynamique transitoire ; Oiseaux marins tropicaux

4.2.1. INTRODUCTION

Studying the dynamic processes governing the growth of wildlife populations has become one of the predominant goals in ecology, management, and biological conservation in recent decades. In the last 40 years, numerous studies based on population projections have been published in order to develop management policies adapted to long-term population growth rates (e.g. Beissinger and Westphal 1998, Williams et al. 2002, Kéry and Schaub 2012). The majority of these analyses are based on population projection matrices (PPMs) because they are relatively simple to use, well documented and can explicitly include environmental and demographic stochasticity to be more realistic (Caswell 2001). PPMs are useful for conservation practitioners because they help identify the best strategies for conserving species by targeting specific vital rates (Mills and Lindberg 2002). They are also useful to quantify the hypothetical or actual impact of management actions on asymptotic (i.e long term) population growth (Williams et al. 2002, Lyons et al. 2008). If the action is effective, the population is bound to grow as long as vital resources (e.g. food and space for breeding) remain available. When at least one of these two resources is limited, intraspecific competition limits population growth, the environment gradually becomes saturated, the maximal carrying capacity (K) is reached and the population growth stops according to the carrying capacity theory (Verhulst 1838b). By considering stochasticity and carrying capacity in the PPMs, long term population growth becomes even more realistic.

However, when studying populations under current or past threats, it is important to consider their age structure to project their short-term growth. For example, seabirds are subject to many threats including introduced predators such as rats (*Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*) which mostly prey upon eggs and chicks, reducing breeding success (Atkinson 1985; Thibault 1995; Saunier et al. 2022). This predation may result in an unbalanced age structure with a lower proportion of young and a higher proportion of adults, including old ones. Such an unstable age structure may persist for several years, as older individuals may have lower reproductive performance (Reed et al. 2008) and survival rate due to senescence (Finch et al. 1990). This induces a period of transient dynamics (Koons et al. 2007, 2016; Stott et al. 2011; Ellis and Crone 2013). The recent theoretical development and use of transient dynamics metrics allowed to study the population projection considering a non-stable stage or age structure (Stott et al. 2011, 2012; Koons et al. 2016). More precisely, the population inertia provides information on the relative difference in long-term abundance by considering populations with a stable and unstable stage or age structure (Koons et al. 2007). From a

conservation point of view, population inertia influences the time required for the population to reach an abundance goal, such as the maximum carrying capacity of the environment, or a goal *a priori* defined by managers (Koons et al. 2006). The principles of transient dynamics are more largely used to study plant ecology (Stott et al. 2010; Ellis and Crone 2013; Raventós et al. 2021) but remain underused in slow-life history species (but see Buhnerkempe et al. 2011; Gerber and Kendall 2016) such as seabirds.

Given the deleterious impact of rats on seabird populations (Atkinson 1985; Thibault 1995; Saunier et al. 2022), numerous conservation and restoration projects have implemented rat eradication actions during the last few decades (DIISE 2018), with global positive effects on seabird population growth (Brooke et al. 2018; Philippe-Lesaffre et al. 2023). While transient analysis appears increasingly important for understanding and predicting the consequences of management action, to our knowledge it has never been used in a population recovery context after a restoration process. However, transient dynamics can express unique demographic patterns that can attenuate or amplify population growth (Miller and Tenhumberg 2010; Ezard et al. 2010; Stott et al. 2012b; Tremblay et al. 2015). By using PPMs and ignoring transient dynamics, the projected population growth can be very different from the observed growth. However, it is important to establish models that are as close to reality as possible to reflect and understand the response of populations to disturbance, whether negative or positive. It is thus important to study the transient population dynamics in restoration contexts.

This paper focuses on the population dynamics of masked boobies (*Sula dactylatra*) and red-footed boobies (*Sula sula*) on Tromelin Island (Figure 1) following the eradication of Norway rat (*Rattus norvegicus*). The Norway rat was first documented on Tromelin in 1954 (Brygoo 1955) but was very likely introduced well before this date, as numerous shipwrecks have occurred on the island since the 18th century. Prior to 1761, 8-10 seabird species bred on Tromelin (Laroulandie and Lefèvre 2014; Le Corre et al. 2015). The predation by rats led to the extirpation of most of them and in 2005 only 2 species were breeding on the island, in low numbers: 224 pairs of masked booby and 130 pairs of red-footed booby (Le Corre et al. 2015). In 2005, rats were successfully eradicated from the island (Le Corre et al. 2015) and since then, masked booby and red-footed booby populations have drastically increased (Le Corre et al. 2015; Saunier et al. submitted).

In this context, our aims were 1) to study the impact of rat eradication on the short-term demographic processes underlying the dynamics of masked and red-footed booby populations by considering transient dynamics; 2) to predict the most realistic long-term growth of both

populations according to the carrying capacity theory (depending on available breeding habitat); 3) to compare results from 1) and 2) with the observed population counts in the field to better understand this demographic recovery.

4.2.2. METHOD

4.2.2.1. Study area and populations

Tromelin is a French coralline island of about 100 ha at the north east of Madagascar and classified as a National Nature Reserve since 1975. The island has a relatively simple ecosystem, composed mainly of beach heliotrope (*Heliotropium foertherianum*), seven other native plants, one cryptogen and 17 introduced plants (Boullet et al. 2018; Boullet and Hivert 2023). In 2021, seven species of seabirds were breeding on Tromelin including masked boobies and red-footed boobies (Saunier et al. submitted).

On Tromelin, masked boobies are seasonal breeders with a peak of laying between June and November (Le Corre 1996). They are monogamous (Nelson and Nelson 1978) and usually produce clutches of two eggs (Anderson 1990). They breed on the ground. They are known for their siblicid behavior: when two eggs are laid and when two chicks hatch, the older generally kills the younger (Anderson 1990). Thus, only one fledging per nest is generally observed. Adult individuals can be easily sexed according to their size (males are smaller than females) and their voice characteristics, males emit a high pitched whistle while females emit a lower tone (Nelson and Nelson 1978).

Red-footed boobies breed all year long on Tromelin (Le Corre 1996). They breed in nests built on trees. On Tromelin, they breed exclusively on beach heliotrope. They generally lay only one egg per breeding season and are also monogamous (Nelson and Nelson 1978). They present no clear sexual dimorphism. They are highly polymorphic. Some individuals are predominantly brown, while others are predominantly white (Le Corre 1999). On Tromelin, approximately 1/3 of the adults are brown and 2/3 are white. It is the only known island of the Indian Ocean where both morphs are abundant, and this ratio remained stable since at least 1954 (Brygoo 1955; Staub 1970; Le Corre 1999; Le Corre et al. 2015; Saunier et al. submitted).

4.2.2.2. Data collection

From 1997 to 2020, eight field sessions lasting from a few days to 3 months were conducted on Tromelin (seasons 1997-98, 2005-06, 2011-12, 2012-13, 2016-17, 2017-18, 2018-19 and 2019-20). During each session, adults and chicks of masked and red-footed boobies were captured by hand or with a hand net. At first capture, individuals were marked with a metal ring and sometimes also with a plastic color ring (Darvick ring) with an alphanumeric code. Ring reading occurred by recapture of the marked individuals or by reading Darvick rings using binoculars. Wing length of chicks was measured with a ruler (± 1 mm). The morph and the sex of each adult were noted respectively for red-footed and masked boobies. The breeding status could only be determined for individuals observed incubating eggs or brooding chicks during field sessions. For other individuals their breeding status could not be determined during field sessions because these individuals observed without eggs or chicks may become breeders later during the season after the end of field sessions or may have failed earlier before the start of field sessions. Moreover, at the end of the breeding season, adults are often away from the nest, which makes the identification of their breeding status uncertain. We thus could not compare survival between breeders and non-breeders as our sample size of individuals with known status was very small.

4.2.2.3. Modelling demographic parameters

4.2.2.3.1. Breeding success

Nests of red-footed boobies were monitored in 2016 (200 nests), 2017 (100) and 2018 (100). Nest monitoring was done every 40 days from egg laying to fledging or failure. We initially planned to use the same protocol for masked boobies. In 2016, 200 nests of masked boobies were labeled and monitored from incubation to chick rearing. However, we realized during the monitoring that chicks tend to move from their nests, which make the control of breeding success uncertain: an empty nest can equally be a failure or simply the fact that the chick moved away from its nest. We therefore counted the total number of incubating nests at the beginning of the breeding season and the total number of fledged chicks at the end for 2016, 2017 and 2018. Since masked boobies can lay more than one egg but only one chick survives, with a few exceptions, for both species we considered a breeding attempt as successful if at least one chick fledged from a nest.

4.2.2.3.2. Individual breeding frequency

As mentioned above, masked boobies are highly seasonal and the laying peak is observed at the same period every year (Le Corre 1996). We thus assumed that they breed every 12, 24 or maximum 36 months corresponding to an individual breeding frequency (IBF) of 1, 0.5 or 0.33. We looked at capture-mark-recapture (CMR) data for individuals captured several times between 2016 and 2019, as there were opportunities to capture in each season during this period. We only considered breeding individuals and looked whether they bred every season, both seasons or all three seasons. In contrast, the red-footed booby is a non-seasonal breeder and IBF may therefore be different from one breeding attempt per year. We thus determined the IBF of red-footed boobies by considering adults marked and observed with a chick in two consecutive years. The wing length of the chicks allowed us to estimate their age (according to a known growth curve obtained for the population of Tromelin, authors unpublished data) as well as the date of laying considering an incubation period of 45 days (Nelson and Nelson 1978). By estimating the laying date at least two years in a row we estimated the annual breeding frequency of individual red-footed boobies.

4.2.2.3.3. Age specific breeding probability

Our CMR data were not sufficient to estimate age-specific breeding probabilities using probabilistic CMR models due to low sample sizes (see Results). We thus estimated naïve age-specific breeding probabilities for both species by considering only individuals banded as chicks and examining their age at first return to the colony. The age-specific breeding probability was approximated as the cumulative frequency of the number of first returns by age.

4.2.2.3.4. Survival probability

To estimate annual survival probabilities, we used CMR data from the eight field sessions from September to February for masked boobies and from September to April for red-footed boobies. These periods were chosen as they contained homogeneous CMR data and verified the assumption that captured opportunities were relatively short compared to the life-span of the species (Lebreton et al. 1992).

Several bird populations exhibit a sexual variation of adult survival (e.g Aebischer and Coulson 1990; Tavecchia et al. 2001). We thus tested this hypothesis for masked boobies but not for red-

footed boobies as individuals were not sexed in the field due to little sexual dimorphism. Instead, for exploratory purposes, we tested the effect of colour morphs on adult survival.

We first constructed Cormack-Jolly-Seber (CJS) models (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965) to estimate adult survival probability. For this, we considered only individuals banded as adults and grouped red-footed boobies by morph and masked boobies by sex. These datasets were called “adult datasets”. For each species, seven CJS models were fitted to test for group and time effects on the recapture probability and for a group effect on survival probability. We did not test for a time effect on adult survival because preliminary modelling indicated that too many parameters were poorly estimated due to low sample sizes during some years.

Juvenile survival probability and recapture probability were estimated by considering individuals marked as chicks (called “young datasets”) as well as those marked as adults using a two-group model: (1) individuals banded as chicks and (2) individuals banded as adults. The effects of sex and morph on juvenile survival could not be tested since chicks were not sexed and there was no difference between morphs at the juvenile stage. For each species, we ran 23 CJS models to estimate juvenile survival and recapture probabilities. The umbrella model was a model with 6 age classes, considering that the survival and capture probability of the 6th age class was that of adults based on the best model obtained using the adult datasets. To select the most appropriate number of age classes to model age-specific survival and recapture probabilities, one age class was removed for juvenile survival and recapture probability for each competing model until one age class was left. No more than 6 age classes were tested for modelling juvenile survival variation because of a lack of model convergence for more than 6 age classes.

Model selection was performed with the MARK software (White and Burnham 1999b) and using AICc (Burnham and Anderson 2002). The best model was the one with the lowest AICc. When the AICc difference (Δ AICc) between the two best models was less than two, we estimated the parameters of interest by performing model averaging.

Goodness of fit tests (GOF) were performed with the package R2ucare (Gimenez et al. 2018b) on R (R Core Team 2021) with a significance threshold set at 0.05. For both species, we ran all four GOF tests (3SR, 3SM, 2CT, and 2CL) with the young datasets and with adult datasets with a group effect (morph for red-footed boobies and sex for masked boobies).

4.2.2.3.5. Estimating carrying capacity

We assumed that on a small island like Tromelin (1km²), habitat availability for breeding is likely more limiting than food resources because of intraspecific competition for access to breeding sites. Field observations suggest that the availability of breeding habitat for both species is closely related to the presence of beach heliotrope, as red-footed boobies breed exclusively on these shrubs, while masked boobies breed exclusively on the ground and avoid areas with beach heliotrope. The airstrip (figure 1) could be a favorable breeding area for masked boobies. However, although the human access to the island is now exclusively made by sea, for reasons of human safety, the airstrip must remain permanently usable. Consequently, masked boobies are regularly scared away from the airstrip to prevent them from breeding and when they do breed, the eggs are moved. So, the area of the airstrip was removed from the available breeding habitat of masked boobies when estimating the carrying capacity of this species.

We characterized the breeding habitat use by masked boobies according to the type of substrate (dune, foreshore, beach, beach-rock, micro-dune) and excluding anthropized and perturbed area. We considered a habitat as favorable if several nests were observed in this habitat (see more details on the method in Appendix A and results in Appendix B-2).

Beach heliotropes are not a homogeneous habitat for red-footed boobies as there is some heterogeneity in foliage cover and height. We investigated which shrub characteristics, including foliage cover (i.e. health status in percentage) and height (in centimeter), were preferentially selected by red-footed boobies for breeding. To do this, we defined homogenous patches of beach heliotropes, in terms of their foliage cover and height. For each of these patches, we counted all nests of red-footed boobies (see Appendix A for more details). This habitat study was done in 2018. We tested the effect of leaf cover and shrub height on the density of red-footed booby nests with a linear model (*lm*). We then projected the theoretical nest density on all the patches according to the results obtained from this *lm* (see Appendix B-1 for more details).

Each patch is also made up of 20 x 20m cells (defined in Saunier et al submitted), containing a density of red-footed booby nests. The maximum density observed in a cell is 0.16 nests.m⁻² in 2017. This cell will be called cell_{max}. This last density is assumed to be the maximum density tolerable for the species, depending on intra-specific competition. The cell_{max} was observed in a patch (called P_{max}) considered to be optimal according to the *lm* (Appendix A-2). Habitat

quality is homogeneous in this patch and therefore the maximum density observed in the $cell_{max}$ could be observed throughout this same patch. To apply the maximum density of the $cell_{max}$ to all the patches, we calculated a multiplier M according to the equation (12) with $D(cell_{max})$ is the maximal density observed in the cells and $D(lm_{pmax})$ is the density estimated by the lm for the patch where $cell_{max}$ is.

$$(12) \quad M = \frac{D(cell_{max})}{D(lm_{pmax})}$$

The density estimated by the lm for all the other patches was then multiplied by this M to transform it into a maximum theoretical density per patch. With these results of density, we finally calculated the maximum number of nests on the whole island (K).

The maximum number of masked booby nests was estimated by extrapolating the maximum observed density (0.06 nests.m⁻²; from Saunier et al under review) to the entire surface area of used habitats. This area was defined as habitats where nests were recorded minus the area with shrub (see Appendices A for more details).

The limitation of population growth due to carrying capacity was modelled by the Ricker equation (13) with N the number of individuals in year t or year $t+1$, r_0 the log of population growth under exponential conditions. The Ricker equation was not applied to the demographic rates in the matrix model because we don't know which rate would be affected first. It was therefore integrated into the resultant as describe in equation (13).

$$(13) \quad N_{t+1} = N_t e^{r_0 (1 - \frac{N_t}{K})}$$

4.2.2.4. Modelling population dynamics

To study the population dynamics of both species we built a female-only, age-classified and post-breeding census matrix population model (Caswell 2001) with 6 age-classes (Figure 46). We considered that masked boobies start breeding at 2 years old and red-footed boobies at 3 years old (see Results).

All populations are subject to environmental and demographic stochasticity. However, the effect of demographic stochasticity is negligible for a population larger than 100 individuals (Lande 1998). Thus, we used an environmental stochastic matrix population model that included variation in survival probabilities and breeding success. Environmental stochasticity

was included by sampling yearly values of adult survival, juvenile survival, and breeding success from a beta distribution with mean and variance equal to those estimated in our demographic analyses. For the red-footed booby matrix, as we found some slight differences in adult survival depending on the colour morph (see Results), we used a weighted mean of adult survival probability according to the ratio of each morph in the population (1/3 of brown and 2/3 of white).

The initial population size was 376 pairs for red-footed boobies and 237 for masked boobies, estimated in 2006 by counting all nests of the island (Le Corre et al 2015).

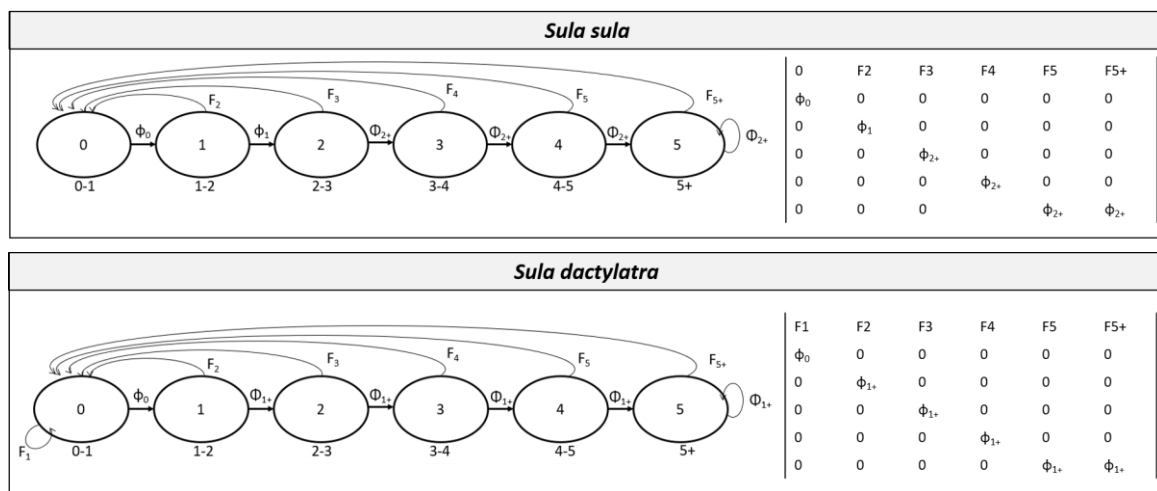


Figure 46 : Life cycle and corresponding transition matrix (A) for red-footed booby (*Sula sula*) (up) and masked booby (*Sula dactylatra*) (down) of Tromelin island. F_i corresponds to the fecundity at age $i+1$ calculated as $F_i = \phi_i \cdot \alpha \cdot \beta_{i+1} \cdot BS \cdot IBF$, with ϕ_i the survival probability at age i , α the sex ratio fixed to 0.5, β_i the breeding probability at age i , BS the mean breeding success, and IBF the individual breeding frequency

4.2.2.5. Transient dynamics

Before rat eradication, both populations were subject to extrinsic perturbations linked to rat predation on eggs and chicks, which likely induced modification of their age structure by reducing the proportion of fledglings and immatures. Indeed, as the main direct impact of rats was to reduce breeding success (Atkinson 1985; Thibault 1995; Saunier et al. 2022), potential demographic consequences include unbalanced age structures in favor of adults and relatively high proportions of old individuals. Transient dynamics highly depend on the age-structure of the population and on the magnitude of the disturbance (Townley et al. 2007; Townley and

Hodgson 2008; Stott et al. 2011). However, in our case the real demographic structure of the study populations was not known because we cannot access the immatures which often stay at sea for several years before coming back to breed on land. We thus used the transfer function analysis (*tfa*) (Hodgson and Townley 2004) which provides a relevant indication of the impact of disturbance on the population dynamics according to the magnitude disturbance and the theoretical stable age structure of the population. The upper inertias consider a population structure biased towards adults, as expected in our case. For both populations we ran *tfa* for upper inertia, with an effect of disturbance only on fecundity parameters and a magnitude disturbance ranging between -1 (null breeding success) and -0.10 (10% reduced breeding success). We then calculated the population growth with transient dynamics in the case of an unbalanced age structure in favor of adults with a magnitude of -1 and -0.10 using equation (14).

$$(14) \quad \lambda_{trans} = \frac{\lambda_{det}*(inertia+100)}{100}$$

Here, λ_{trans} is the transient population growth rate in percentage per year, and λ_{det} the population growth rate in percentage per year with asymptotic influences estimated with the matrix population model previously described, but without stochasticity because it cannot be implemented in transient analysis. Inertia is expressed as a percentage. For instance, an inertia of 0.40 (-40% in this equation) means that the transience effect decreases by 40% the population growth rate predicted by the asymptotic analysis. In the same way, an inertia of 1.50 (+50% in this equation) means that the transience increases by 50% the population growth rate predicted by the asymptotic analysis. To test how much transient dynamics could modify asymptotic population growth rates, we compared population sizes across 16 years according to asymptotic population growth rate (λ_{det}), to the transient dynamic (λ_{trans}) and to realized growth rate based on ground counts (λ_{counts}) from Saunier et al. (submitted). Finally, we compared population sizes over time obtained with PPM [$\lambda_{asymptot}$ (with environmental stochasticity) and λ_{det}], transient

dynamics (λ_{trans}) and with field counts (λ_{counts}) on the period 2006-2020. Transient parameters were estimated using the package *popdemo* (Stott et al. 2012a) on R (R Core Team 2021).

4.2.3. RESULTS

4.2.3.1. Breeding parameters

We estimated individual breeding frequency using data from three red-footed boobies. On average, individuals bred every 10.5 ± 2.6 months, corresponding to a mean individual breeding frequency of 1.14 ± 0.22 breeding event per year. The highest individual breeding frequency between two consecutive seasons was 1.35 (9 months) and the lowest 0.91 (13 months). The IBF of masked boobies appears to be one as out of 60 breeding events (out of 54 individuals) 50 occurred with a frequency of one and 10 with a frequency of two, which likely resulted from non-detection.

The mean breeding success was 0.46 ± 0.03 for red-footed boobies (0.46 in 2016, 0.42 in 2017 and 0.49 in 2018) and 0.54 ± 0.23 for masked boobies (0.81 in 2016, 0.37 in 2017 and 0.44 in 2018). A total of 33 red-footed boobies and 33 masked boobies banded as chicks were later observed as breeding adults on Tromelin. Masked boobies started breeding at two years old (mean age of first breeding: 5.3 ± 1.3 ; median=5) and red-footed boobies at three (4.8 ± 1.5 ; median=5). For both species all individuals were considered as a breeder at age six (Figure 47).

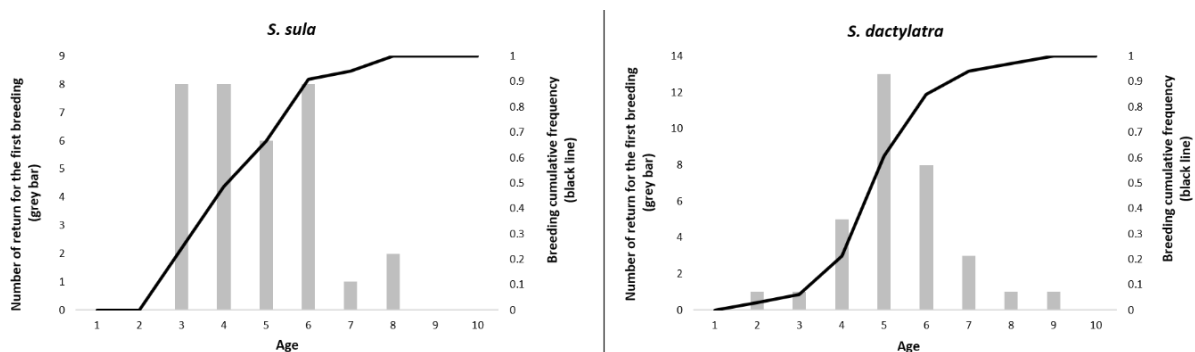


Figure 47: Cumulative frequency representing age-specific breeding proportions estimated for 33 red-footed boobies (*Sula sula*) and 33 masked boobies (*Sula dactylatra*) at Tromelin Island

4.2.3.2. Carrying capacity

Red-footed boobies could potentially breed on a favorable area of 91 827 to 148 338 m² at different density depending on the cover leaf (Appendix B-1, B-2 and C). Accordingly, we estimated that a maximum of 10 433 [9 002; 11 863] pairs of red-footed boobies could breed on Tromelin.

Except beaches and anthropized areas, every type of substrate seemed to be favorable for masked booby nests (Appendices B-1 , B-3 and C). Some substrates, such as storm leach, are not very well occupied at present, but nevertheless seem favorable and could be occupied when the more favorable areas will be saturated. By extrapolating the maximum density of 0.06 nests.m⁻² to the total favorable surface we estimated that a maximum of 32 344 to 35 735 masked boobies could breed at Tromelin.

4.2.3.3. Survival rates

During the field sessions, 222 masked boobies and 425 red-footed boobies were banded as chicks, and 320 masked boobies and 452 red-footed boobies were banded as adults. Of the adult masked boobies, 92 were females, 130 were males and 98 were not sexed. Of the adult red-footed boobies, 113 belonged to the brown morph, 222 to the white morph, and 117 were of unspecified morph.

GOF tests were not significant, indicating a good fit of the models for both species (Appendix D-1). For the young datasets, the best models for red-footed boobies suggested that survival and recapture probabilities varied according to one or two age classes, and the best models for masked boobies suggested that survival was constant and that recapture probability varied according to three to five age classes (Appendix D-2). Using young datasets, model averaged red-footed booby survival probability was 0.86 ± 0.06 between fledging and one year old and 0.90 ± 0.07 for older individuals. Model averaged masked booby survival probability was 0.85 ± 0.10 (Table 12).

For the red-footed booby adult dataset, the best models were $\phi(.) p(t)$ and $\phi(g) p(t)$, thus indicating time variation in recapture probability and uncertainty about a morph effect on survival. The best models for the masked booby adult dataset were $\phi(.) p(g*t)$, $\phi(.) p(t)$ and $\phi(g) p(g*t)$, indicating time variation in recapture probability and uncertainty about a sex effect on survival and recapture (Appendix D-2). Using adult datasets, masked booby model averaged adult survival probability was 0.96 ± 0.03 for females and 0.94 ± 0.02 for males. Model averaged

adult survival probability was similar between white (0.91 ± 0.04) and brown (0.90 ± 0.04) morphs in red-footed boobies. The weighted mean adult survival probability according to the ratio of each morph in the population was 0.907 ± 0.04 (Table 12).

Table 12 : Demographic parameters estimates for red-footed boobies (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin Island. Φ_i is the survival probability at age i for the groups in brackets, α the sex ratio fixed to 0.5, β_i the breeding probability at age i , BS the mean breeding success and IBF the individual breeding frequency.

Species	Survival probability	Breeding parameters
<i>S. sula</i>	$\Phi_0 = 0.86\pm 0.06$ $\Phi_1 = 0.90\pm 0.07$ $\Phi_{2+ \text{ (Brown)}} = 0.90\pm 0.04$ $\Phi_{2+ \text{ (White)}} = 0.91\pm 0.04$	BS = 0.46 ± 0.03 ; IBF = 1.14 ± 0.22 $\beta_1 = 0$; $\beta_2 = 0$; $\beta_3 = 0.24$; $\beta_4 = 0.49$; $\beta_5 = 0.67$; $\beta_6 = 1$
<i>S. dactylatra</i>	$\Phi_0 = 0.85\pm 0.10$ $\Phi_{1+(M)} = 0.94\pm 0.02$ $\Phi_{1+(F)} = 0.96\pm 0.03$	BS = 0.54 ± 0.23 IBF = 1 $\beta_1 = 0$; $\beta_2 = 0.03$; $\beta_3 = 0.06$; $\beta_4 = 0.21$; $\beta_5 = 0.61$; $\beta_6 = 1$

4.2.3.2. Population growth rates and transient dynamics

Populations were predicted to increase with an asymptotic population growth rate of 1.056 ± 0.001 for red-footed boobies and 1.105 ± 0.001 for masked boobies with environmental stochasticity. Based on these rates and the estimated maximum carrying capacity of Tromelin for red-footed boobies (10 433 [9 002; 11 863] pairs) and masked boobies (34 040 [32 344; 35 735] pairs), both populations would continue to increase during the next 70-100 years (Figure 48). The generation time obtained from the PPM was 17 years and 12 years for masked boobies and red-footed boobies, respectively.

The transient growth of the red-footed booby population with a demographic structure biased towards adults was 1.073 with a magnitude of disturbance of -1, and 1.107 with a magnitude of disturbance equal to -0.10, which is close to the observed population growth rate for red-footed boobies ($\lambda_{\text{counts}}=1.10$). For the masked booby population, the transient population growth when

adults were over-represented was 1.139 with a magnitude of -1, and 1.219 with a magnitude of -0.10, thus higher than the observed population growth ($\lambda_{\text{counts}}=1.11$) (Figure 49).

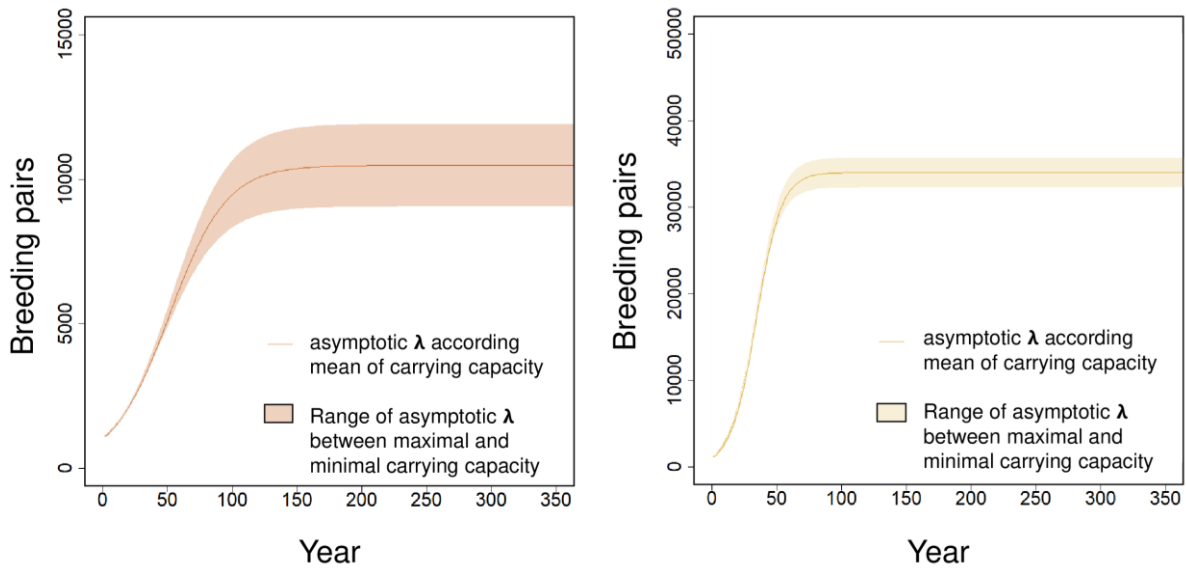


Figure 48 : Population growth of red-footed (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin Island considering the carrying capacity of the island.

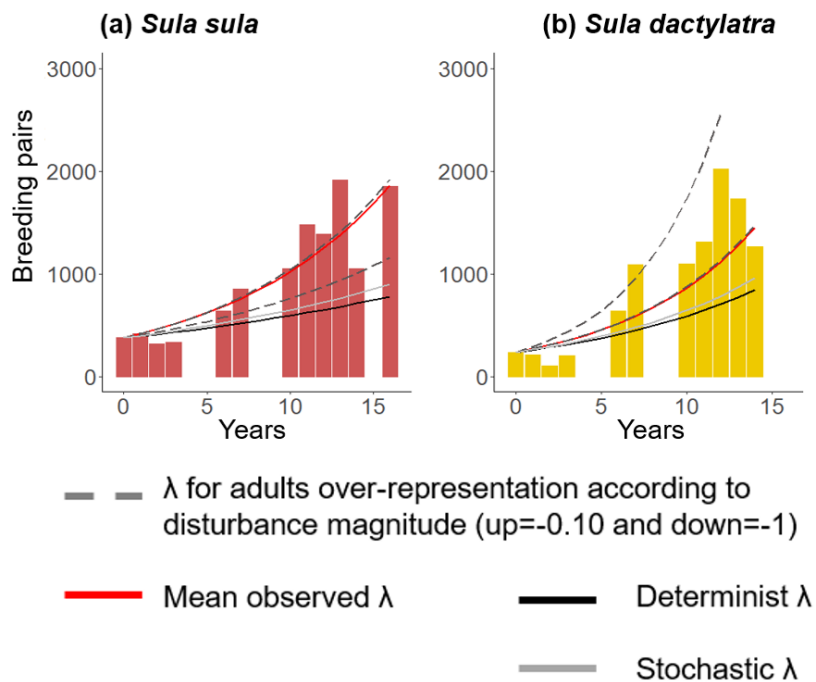


Figure 49 : Population dynamics of red-footed boobies (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin Island including transient (dotted lines), asymptotic (black line) and observed (red line) population growth

4.2.4. DISCUSSION

4.2.4.1. Demographic parameters suggest favorable environmental conditions

The populations of red-footed and masked boobies on Tromelin are the only ones in the Indian Ocean for which survival rates have been estimated. Survival rates appear particularly high compared to other Sulidae populations worldwide (Appendix E), but also compared to other seabird species (Schreiber and Burger 2002). This suggests that both populations are under little or no threat from anthropogenic factors on land and at sea that could increase mortality.

On Tromelin, masked boobies start breeding at 2 years while red-footed boobies start breeding at 3. However, the median breeding age was between 5 and 6 years for both species. In comparison, Nazca boobies start to breed at 4 years in the Galapagos (Tompkins et al. 2017) and red-footed boobies from Johnston Atoll at 2, depending on the climatic conditions related to El-Niño/La Niña (Cubaynes et al. 2011). However, our estimates of age at first breeding might be slightly underestimated compared to those of Tompkins et al. (2017) and Cubaynes et al. (2011) who estimated these values using CMR analyses accounting for the detectability of breeders and non-breeders, whereas we considered that when an individual returned as an adult to the island it was to breed.

Individual breeding frequency has never been estimated for red-footed boobies as far as we know. Despite our small sample size, results indicate that individuals are able to breed slightly more than one time in a year but also underlines a behavioral heterogeneity. Intermittent breeding events have already been demonstrated by Cubaynes et al. (2011), who suggested that this was due to El Niño related environmental conditions. Individuals would be more likely to skip breeding during El Niño events in order to prioritize survival over reproduction. On Tromelin, the oceanic conditions linked to the Indian Ocean Dipole (Saji and Yamagata 2003) could also cause the breeding frequency to fluctuate in the same way. Even if the population growth rate of red-footed booby is not very sensitive to variation in individual breeding frequency (Appendix F), it would be important to obtain more accurate and precise estimates of this parameter to better understand the demography and adaptive strategy of this population.

Breeding success varies greatly between Sulidae populations (Appendix E) but also between years, similarly to what we observed on Tromelin. This inter-annual variation may be due to

spatio-temporal changes in prey availability (Kepler 1969; Nelson and Nelson 1978; Schreiber and Schreiber 1984; Dorward 2008). It may also be linked to the cyclones that hit Tromelin between November and April each year. For instance, during breeding success study period, eight cyclones or tropical depression of different magnitude hit the island. In 2017, the tropical cyclone Ava hit Tromelin at the end of December, during the chick rearing period for masked boobies (Meteo France, Leroux pers comm). This may have reduced the breeding success. Indeed, Tromelin is a very flat island, its highest point being 8m above sea level (Marriner et al. 2010). The island is therefore particularly vulnerable to flooding when cyclones hit the area. Waves can flood the island and cause massive failures among breeding masked boobies. Red-footed booby nests can be destroyed by the strong winds during cyclones. Nevertheless, breeding success was particularly high for both species at Tromelin, and such values were only observed at sites without introduced predators (Appendix E).

4.2.4.2. Implication of transient dynamics for recovery studies

Regarding the dynamics of booby population observed since rat eradication on Tromelin, the growth of both populations is undoubtedly related to the absence of rats since 2006. On average, our asymptotic population models suggest that both populations could increase by 9.5% and 4.6% per year for masked boobies and red-footed boobies respectively, until their breeding habitat is saturated.

However, transient growth rates differed from asymptotic growth rates for both populations, suggesting that estimates of population growth rates based on transient dynamics are important in applied ecology. Indeed, without considering the transient dynamics, the difference between the observed and PPM growth rates could lead us to conclude that some demographic rates were strongly underestimated and/or that we have underestimated the potential role of immigration. However, as discussed above, the estimated vital rates were very high compared to other Sulidae populations and thus unlikely to be strongly underestimated. Moreover, Sulidae are known to be very philopatric (Huyvaert and Anderson 2004; Steeves et al. 2005; Parker et al. 2007), which suggests very limited migratory flow between populations. Interestingly, the observed growth of the masked booby population was very close to transient growth at magnitude -1, while the observed growth of the red-footed booby population was very close to transient growth with a magnitude of -0.10. This may suggest that masked boobies were more impacted by rats than red-footed boobies. This hypothesis is corroborated by the fact that brown

rats are less arboreal than other rat species such as black rats (*Rattus rattus*) and Polynesia rats (*Rattus exulans*) (Gracanin and Mikac 2022) and thus preferentially eat preys on the ground such as masked booby eggs and chicks. Red-footed booby nests, high up on shrub, were therefore probably less affected by rats. These results also suggest that the growth of both populations are still affected by the past impact of rats, likely through a long-term transient effect on their age structures.

To our knowledge, only one study specifically treats about the effect of transient dynamics on long-lived species (Gerber and Kendall 2016). Gerber and Kendall (2016) highlight that when a population age structure is unbalanced in favor of the juveniles the transient dynamics lead to a lower population growth that under asymptotic conditions and thus a lower resilience capacity. In contrast, our study shows that when the age structure is unbalanced in favor of the adults, due to a previous decline in breeding success, the transient dynamic leads to population growth that is greater than the asymptotic growth. This comparison brings to light the fact that, depending on the parameters affected and the species reproductive strategy, the response of populations to transient dynamics varies, and it is important to take this into account in order to better understand the population recoveries.

4.2.4.3. Modelling limitation

Our data allowed to accurately estimate several demographic rates for the two populations except for the individual breeding frequency of red-footed boobies, which was estimated from only three individuals and may be biased. However, population growth rate was not very sensitive to this parameter. It can therefore be assumed that the estimated transient population growths were relatively robust.

The study of transient dynamics could have been further developed if the age structures of the populations were known. However, due to their particular life cycle it is very difficult to estimate the age structure of seabird populations. It is therefore difficult to calculate the damping ratio, which would have allowed us to assess the duration of the transitional period before reaching asymptotic dynamics (Ezard et al. 2010).

Concerning the estimation of the carrying capacity of both populations, several biases may appear. Firstly, we considered the ecological state of the island to be constant in future years (shrub surface, type of substrate, total area of the island) for our analyses. As suggest in Saunier et al. (submitted) red-footed boobies breed on specific shrub patches during limited periods of

time. Over time, trampling and guano deposition destroy the shrubs, which die and become unsuitable for breeding. The birds therefore change breeding areas while the previously degraded area can regenerate. This likely creates a cyclic dynamic in the shrub area which can be a function of the abundance of red-footed boobies with feedback loops (Le Corre et al. 2019). We might have therefore overestimated the carrying capacity for red-footed boobies because a very large red-footed booby population may lead to an increase mortality of beach heliotropes which would reduce the availability of breeding habitats for the species. Secondly, as Tromelin is very flat, it is possible that part of the island will be temporarily or permanently submerged in future years due to the global rise in sea level (Warrick & Oerlemans, 1990), thereby reducing the area suitable for all seabird species.

Then, the maximum density observed in Tromelin may not be the maximum sustainable density for the species while the populations are still increasing. This could therefore underestimate carrying capacity. For masked boobies, the maximum density observed here is the same as that on Clipperton (Weimerskirch et al. 2009) which is the largest masked booby colony in the world. It suggests that the estimated maximum density could really be the maximum sustainable density for the species. However, no data on the density of red-footed boobies can be compared with our own. In addition, in our model, we did not consider inter-specific competition for breeding habitat, which may overestimate the maximum number of brooding boobies on the island. For example, masked boobies, brown noddies and sooty terns breed on the same habitat, as are red-footed boobies, white terns (*Gygis alba*) and lesser noddies (*Anous tenuirostris*) (Saunier et al. submitted).

Finally, the fate of the airstrip, is uncertain as it must remain usable in the event of an emergency. Although it is intended to remain in service, many masked boobies are trying to breed there, so the nests have been moved. In addition, shoots of beach heliotropes have already been observed and uprooted. This suggests that the airstrip could become a favorable breeding environment for both species of booby and that if that its total closure could increase the carrying capacity for both species. This large area (4.73ha) would represent an important increase of carrying capacity for both species of boobies if no human action were undertaken to keep it usable for plants.

4.2.5. CONCLUSION

This study is one of the few studies estimating demographic parameters of masked and red-footed boobies, and therefore fills a gap in our understanding of the demography of tropical seabirds, particularly in the Indian Ocean. Results highlight the good health of the masked and red-footed booby populations on Tromelin Island since rat eradication. The study of transient dynamics also allowed a better understanding of the differences observed between field counts and estimated asymptotic growth rates based on matrix population models. Population growth rates observed in the field were higher than asymptotic growth rates, likely because both populations are still in a transient dynamic due to the previous impact of rats on reproductive success and age structures. To end, this study demonstrates the value of combining demographic and breeding habitat studies in a multi-disciplinary approach in order to better predict future seabird population dynamics.

Acknowledgment

This paper is a contribution of the BEST 2.0 DYCID (Dynamique et Conservation de l'île de Tromelin) project funded by the European Community). Some field expeditions were also conducted as part of other projects (MIRE (“Mammifères Introduits et Restauration Ecologique”), ECOMIE (Ecologie des Oiseaux Marins des Iles Eparses) funded by the Consortium Iles Eparses (TAAF, CNRS, IRD, IFREMER, University of La Réunion, CUFR of Mayotte). We thank the TAAF agents (M. Baumann, F. Bignon, Q. d'Orchymont, A. Goguelat and M. Lemenager) who actively participated in the missions to acquire the data. We also thank to the numerous field workers involved in seabird monitoring between 2005 and 2022: M. Bastien, M. Berlincourt, D. Danckwerts, M. Manoury, D. Pinaud and C. Rubey Robio. We also to thank V. Bouillet (independent expert, Nesogenes company), L. Commagnac (IGN- Institut Geographique National), G.e Liegard (IGN) and L. Gigord (CBNM - Conservatoire Botanique National de Mascarin) who actively participated in the habitat maps building. J.Hivert (CBNM) set up the collaboration between the IGN and the CBNM, carried out the field surveys and analyzed the habitat maps. G. Dicque (CBNM) took part in the field survey and mapping of substrates. S. Orłowski (TAAF) took part in the monitoring of breeding success. M. Amy took part in setting up the DYCID project and coordinating the field work under the direction of S. Marinesque (TAAF) and D. Ringler (TAAF), whom we thank. M. Le Corre set up the DYCID project, took part in field work, demographic analyses and writing. Christophe Barbraud took

part in the demographic analyses and writing. M. Saunier took part in the demographic analyses and writing. M. Saunier benefited from a PhD grant given by the Region Réunion and the European Social Fund to conduct this study.

APPENDIX A

A-1 METHODOLOGY

A-1-1 Outlining and characterization of beach heliotrope (*Heliotropium foertherianum*) patches

The remote delineation of the shrub patches was done using a Pleiades satellite image background (20160530; provided by Surveillance de l'Environnement Assisté par Satellite pour l'Océan Indien, SEAS-OI, <http://www.seas-oi.fr/>) segmented by the IGN (Institut Géographique National). *In situ*, the delimitation of the polygons was verified using GPS points from remote segmentations. In total, 335 polygons of known size, representing an individual or an aggregate of isolated individuals, were identified. Three variables were measured by the Conservatoire Botanique National de Mascarin (Boullet et al. 2020a, Hivert et al 2017) within each patch:

- Health status (foliage cover) in percentage;
- Height of plants in centimeters (minimum, average and maximum);
- Density within the polygons in percentage.

The heights and densities obtained per plot were exact values. However, for reasons of understanding and to visualize the overall distribution of these indicators, they were mapped according to class intervals.

A -1- 2 Substrate mapping

A geomorphology map of the Tromelin terrain was made *in situ* in 2018 (Hivert et Dicque 2018, Boullet et al 2020b). Fifteen types of substrates were identified including natural (Figure A-1), anthropized (buildings and airstrip) and disturbed (20m on either side of the airstrip) areas (Figures A-4).



Figure A-1 : Illustration of the different types of natural substrates existing on Tromelin © National Botanical Conservatory of Mascarin, in french CBNM (Conservatoire Botanique National de Mascarin Dune larger than 100 cm of height and between 50 and 100 cm of height are not represented because no pictures are available.

A-2 RESULTS

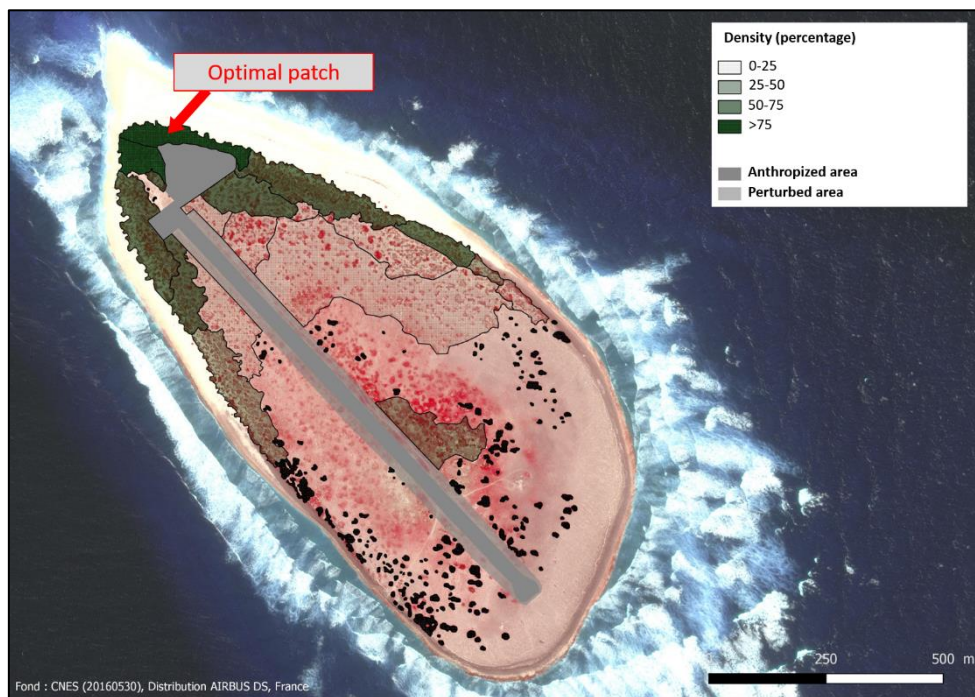


Figure A-2: Percentage of ground covered by shrub (*Heliotropium foertherianum*) on Tromelin. The red gradient represents the vegetation. The redder the area, the more vegetation there is

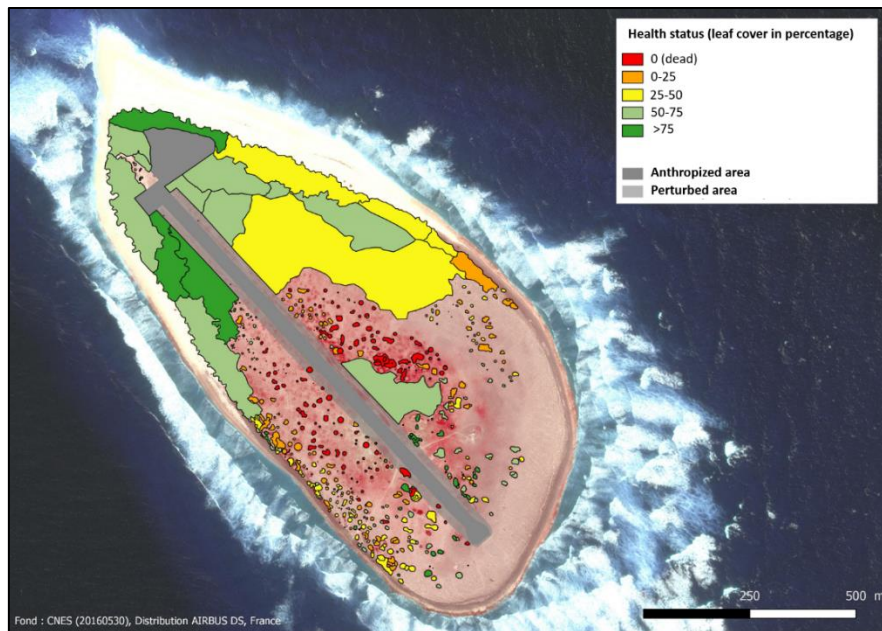


Figure A-3: Health status of the shrub (*Heliotropium foertherianum*) on Tromelin expressed by the percentage of foliage cover

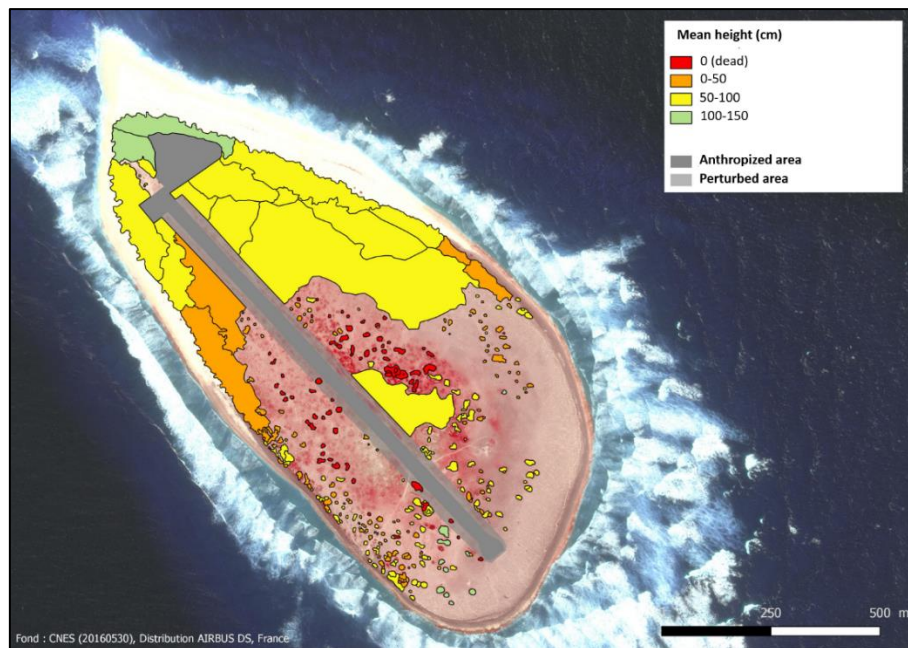


Figure A-4: Mean height of the shrub (*Heliotropium foertherianum*) on Tromelin

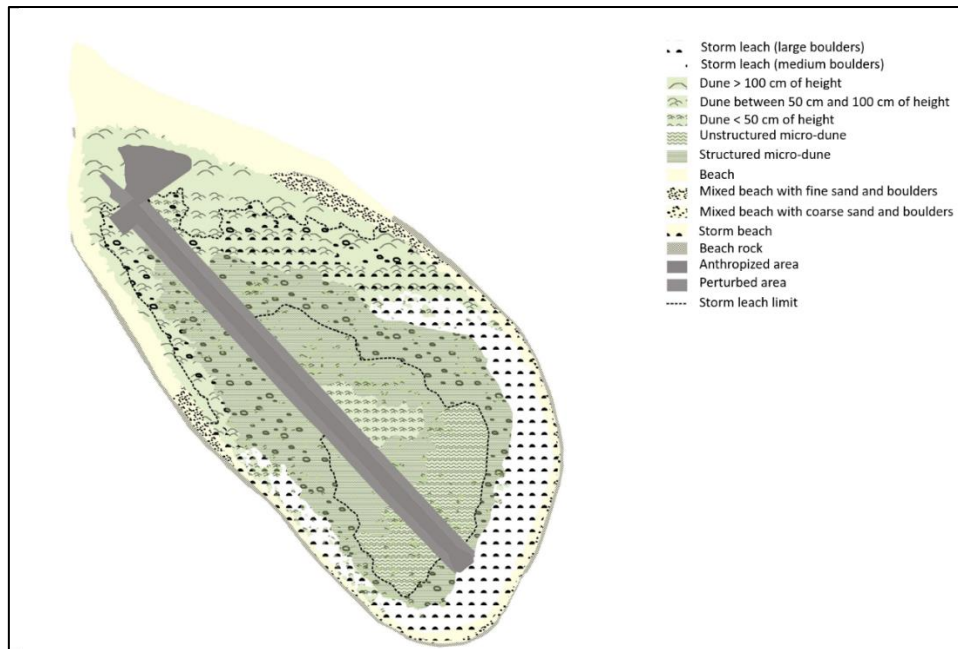


Figure A-5: Spatial distribution of the different kind of substrates on Tromelin

All these maps were produced by the CBNM. They have been translated and used with their agreement.

The original versions are available:

Figures A-2, A-3, A-4 : Boulet V., Hivert J., Gigord L., Commagnac L. & Liegard G. 2020a. Cartes du Veloutier (*Heliotropium foertherianum*) sur l'île Tromelin (îles Éparses). Conservatoire Botanique National de Mascarin, Institut National de l'Information Géographique et Forestière. Formats shapefile et JPG. <https://ileseparses.cbnm.org/index.php/component/jdownloads/send/29-carte-des-systemes-de-vegetation/341-cartesveloutiertromelin>

Figure A-5 : Boulet V., Hivert J., Dicque G., Commagnac L. & Liegard G. 2020b. Carte de la géomorphologie de l'île Tromelin (îles Éparses). Conservatoire Botanique National de Mascarin, Université de La Réunion, Institut National de l'Information Géographique et Forestière. Formats shapefile et JPG. <https://ileseparses.cbnm.org/index.php/component/jdownloads/send/29-carte-des-systemes-de-vegetation/340-cartegeomorphotromelin-fev2020>

APPENDIX B

B - Estimating maximum carrying capacity

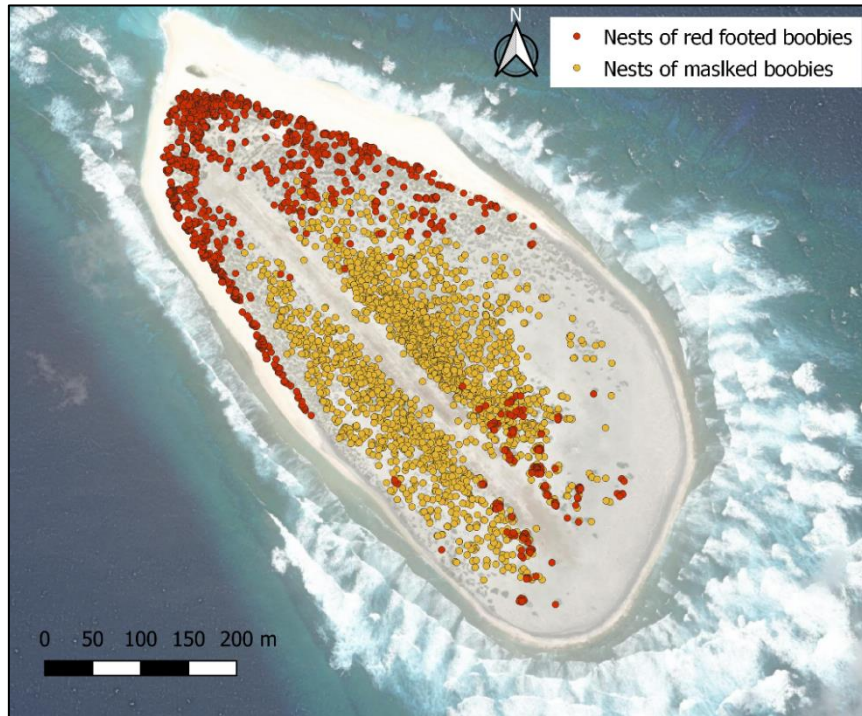


Figure B- 1 Distribution of red-footed booby (*Sula sula*) and masked booby (*Sula dactylatra*) nests in 2018 on Tromelin

- **Red-footed boobies**

For red-footed boobies we ran linear models with nest density as the dependent variable and mean height (in centimeter) and foliage cover (in percentage) as explicative variables. These variables were implemented as raster estimates with methods detailed in appendix A. We fixed the intercept to zero and removed the patches smaller than 100 m² to avoid zero inflation. Analysis were made on R with the *lm* function without link-function and with a Gaussian distribution.

Table B-2 : Linear model results for interaction between red-footed boobies (*Sula sula*) nests density and shrub parameters

Model	AICc	R ²	Beta estimates	p-value of beta
FC+MH	- 666.2087	0.34	$\beta_{FC} = 1.540e-04$	p-value (β_{FC})= 9.75e-05
			$\beta_{MH} = -2.686e-05$	p-value (β_{MH})= 0.326
FC	-667.2191	0.35	$\beta_{FC} = 0.0001203$	p-value (β_{FC})= 7.96e-11

The best model (selected by AICc) to explain the variation of nest density considered only foliage cover as an explanatory variable. We projected the following equation on Tromelin :

$$y = \beta_0 + \beta_{FC} V_{FC} + \varepsilon$$

β_0 represent the intercept here fixed to 0, V_{FC} the vector of foliage cover, ε the residuals and β_{FC} the regression coefficient of foliage cover.

- **Masked boobies**

Table B.2 : Masked boobies nests density by substrat type

Substrate	Size (m ²)	Number of masked booby nests	Density of nests	Status
Storm leach (large boulder)	155814	118	7.57E-04	Favorable
Storm leach (medium boulder)	56811	61	1.07E-03	Favorable
Dune > 100 cm of height	75517	1	1.32E-05	Favorable
Dune between 50 cm and 100 cm of height	92473	131	1.42E-03	Favorable
Dune < 50 cm of height	20701	267	1.29E-02	Favorable
Unstructured micro-dune	52206	102	1.95E-03	Favorable
Structured micro-dune	65394	755	1.15E-02	Favorable
Storm leach (medium boulder) & structured micro-dune	168496	894	5.31E-03	Favorable
Beach	89388	0	0	Non-favorable
Mixed beach with fine sand and boulders	18285	0	0	Non-favorable
Mixed beach with coarse sand and boulders	7389	0	0	Non-favorable
Storm beach	28166	0	0	Non-favorable
Beach rock	21561	0	0	Non-favorable
Antropized and perturbed area	98324	65	0	Non-favorable

Table B. 3 : Details of index used to calculate maximum carrying capacity for masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin. The parameter bounds come from the minimum and maximum shrub density of each patch estimated in Figure A-2

Shrub area (m ²)	Favorable natural substrate	Non-favorable natural substrate	Anthropized and perturbed substrate	Total exact area of Tromelin	Maximum density	Maximum number of nests
[91 827.3 ; 148 339]	687 412 m ²	164 789 m ²	98 324 m ²	950 525 m ²	0.06 nests.m ²	[32 344 ; 35 735]

APPENDIX C

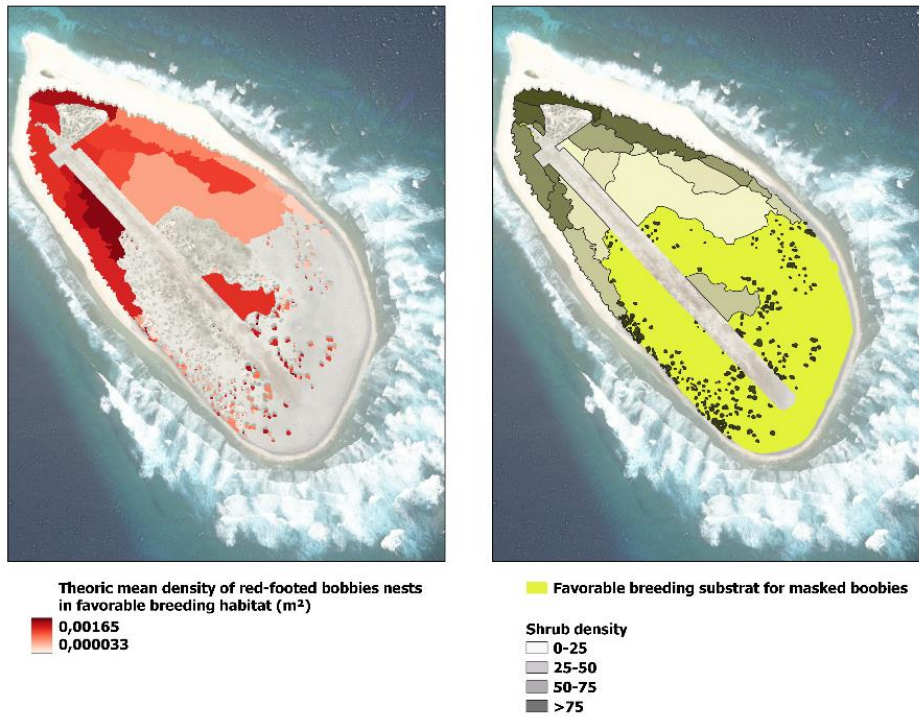


Figure C- 1 : Favorable breeding habitat of red-footed (*Sula sula*) with de theoric density estimated with the *lm* and of masked boobies (*Sula dactylatra*) estimated with occurrence of nests in each type of substrate. Note that shrubs are not favorable to masked boobies.

APPENDIX D

Table D-1 : Results of the Goodness of Fit (GOF) tests for adult and young datasets of red-footed boobies and masked boobies obtained with R2UCARE

GOF Tests	Red-footed booby		Masked booby	
	Young	Adult	Young	Adult
2CL	df=3; p-value=0.83; chi2=0.89	df=3; p-value=0.88; chi2=0.69	df=3; p-value=0.91; chi2=0.53	df=3; p-value=0.59; chi2=1.92
2CT	df=4; p-value=0.56; chi2=2.96	df=4; p-value=0.87; chi2=1.27	df=3; p-value=0.56; chi2=0.59	df=3; p-value=0.96; chi2=0.05
3SR	df=4; p-value=0.08; chi2=8.37	df=5; p-value=0.75; chi2=2.75	df=5; p-value=0.59; chi2=0.54	df=3; p-value=0.90; chi2=-0.12
3SM	df=2; p-value=0.44; chi2=1.67	df=4; p-value=0.99; chi2=3.33	df=3; p-value=0.60; chi2=1.89	df=2; p-value=0.27; chi2=2.65

Table D - 2 : Modelling adult and juvenile survival (ϕ) and detection (p) probabilities for red-footed (*Sula sula*) and masked boobies (*Sula dactylatra*) on Tromelin island. t = time effect, g = group effect (sex or morph), aX = age effect with X indicating the number of age classes, * denotes an interaction, + denotes an additive effect, . denotes a constant parameter

Adult models	Specie	AICc		Δ AICc		Weight AICc		Deviance		Number of parameters
		<i>S. sula</i>	<i>dactylatra</i>	<i>sula</i>	<i>dactylatra</i>	<i>sula</i>	<i>dactylatra</i>	<i>sula</i>	<i>dactylatra</i>	
$\phi(\cdot) p(t)$	s	617.80	490.70	0.00	0.04	0.64	0.31	95.20	89.80	8
$\phi(g) p(t)$		619.50	492.80	1.68	2.15	0.28	0.11	94.90	89.80	9
$\phi(\cdot) p(g*t)$		622.00	491.10	4.10	0.40	0.08	0.26	91.00	74.80	12
$\phi(g) p(g*t)$		629.30	490.70	11.50	0.00	0.00	0.32	90.00	72.20	16
$\phi(g) p(g+t)$		631.70	500.60	13.90	9.89	0.00	0.00	92.10	82.10	16
$\phi(g) p(\cdot)$		641.50	574.00	23.60	73.27	0.00	0.00	129.2	0	3
$\phi(g) p(g)$		652.20	555.80	24.40	65.07	0.00	0.00	127.9	0	4
Juvenile models		1210.0								
$\phi(a1) p(a1)$		8	780.94	0.00	33.90	0.34	0.00	95.08	116.59	10
$\phi(a1) p(a2)$		1211.7								
		0	763.54	1.61	16.50	0.15	0.00	94.65	97.12	11
$\phi(a1) p(a3)$		1213.6								
		5	748.70	3.57	1.67	0.06	0.16	94.56	80.20	12
$\phi(a1) p(a4)$		1215.1								
		2	750.67	5.04	3.64	0.03	0.06	93.97	80.09	13
$\phi(a1) p(a5)$		1217.1								
		3	747.04	7.05	0.00	0.01	0.36	93.92	74.36	14
$\phi(a2) p(a1)$		1211.5								
		7	782.89	1.49	35.85	0.16	0.00	94.53	116.47	11

	1213.4								
$\phi(a2) p(a2)$	7	765.41	3.39	18.37	0.06	0.00	94.37	96.91	12
	1215.5								
$\phi(a2) p(a3)$	1	750.17	5.43	3.13	0.02	0.08	94.36	79.58	13
	1217.1								
$\phi(a2) p(a4)$	3	751.70	7.05	4.66	0.01	0.04	93.92	79.02	14
	1219.1								
$\phi(a2) p(a5)$	7	749.12	9.09	2.09	0.00	0.13	93.90	74.34	15
	1213.3								
$\phi(a3) p(a1)$	3	784.97	3.25	37.93	0.07	0.00	94.23	116.47	12
	1215.1								
$\phi(a3) p(a2)$	5	767.42	5.07	20.38	0.03	0.00	93.99	96.83	13
	1217.1								
$\phi(a3) p(a3)$	7	751.91	7.09	4.88	0.01	0.03	93.96	79.23	14
	1219.0								
$\phi(a3) p(a4)$	4	752.34	8.96	5.30	0.00	0.03	93.76	77.55	15
	1221.1								
$\phi(a3) p(a5)$	1	751.20	11.03	4.16	0.00	0.05	93.76	74.31	16
	1215.3								
$\phi(a4) p(a1)$	8	787.06	5.30	40.02	0.02	0.00	94.23	116.47	13
	1217.2								
$\phi(a4) p(a2)$	0	769.36	7.12	22.32	0.01	0.00	93.99	96.68	14
	1219.2								
$\phi(a4) p(a3)$	3	754.01	9.15	6.97	0.00	0.01	93.96	79.23	15
	1220.4								
$\phi(a4) p(a4)$	7	753.74	10.39	6.70	0.00	0.01	93.13	76.85	16
	1220.9								
$\phi(a4) p(a5)$	7	753.03	10.89	5.99	0.00	0.02	91.56	74.03	17
	1217.4								
$\phi(a5) p(a1)$	4	788.82	7.36	41.78	0.01	0.00	94.23	116.14	14
	1219.2								
$\phi(a5) p(a2)$	7	769.60	9.19	22.56	0.00	0.00	93.99	94.82	15
	1221.3								
$\phi(a5) p(a3)$	0	753.06	11.22	6.02	0.00	0.02	93.96	76.17	16
	1220.5								
$\phi(a5) p(a4)$	2	754.38	10.44	7.34	0.00	0.01	91.10	75.38	17
	1222.5								
$\phi(a5) p(5)$	8	755.15	12.50	8.11	0.00	0.01	91.09	74.03	18

APPENDIX E

Table E-1 : Summary of the demographic rates estimated for boobies (*Sula spp*) worldwide

References	Species	Localization	Potential threat	Temporal data	Numbers monitored	Vital rate
Cubaynes et al. 2011	<i>Sula sula</i>	Jonhston Atoll	No	1983-2002 (19 years)	11 357 individuals	Adult survival : 0.92±0.003 Prebreeder survival : 0.85±0.05
Oro et al. 2010	<i>Sula nebouxi</i>	Isla Isabel, Nayarit, Mexico	unknown	1988-2004 (16 years)	6 243 individuals	Mean age at first breeding (males 4.32±0.09; females 3.80±0.08) Adult survival: 0.85±0.02 (Warm water) 0.89±0.02 (Cool water) Prebreeder survival: 0.53±0.25 (Warm water), 0.76±0.19 (Cool water)
Champagnon et al. 2018	<i>Sula granti</i>	Punta Cevallos, Isla Espanola, Ecuador	No	1984-2011 (27 years)	16 448 individuals	First year survival : 0.49±0.22 (Female) 0.52±0.22 (Male) After first year survival : 0.92±0.05 (Female) 0.93±0.05 (Male)
Beadell et al. 2003	<i>Sula leucogaster</i>	Jonhston Atoll	No	1984-2000 (16 years)	889 individuals	Adult survival : 0.90±0.01 [0.86;0.94]
Hamer et al. 2002	<i>Sula spp</i>	unknown		unknown	unknown	Adult survival : [0.83;0.96]
Tompkins, Towsend and Anderson 2017	<i>Sula granti</i>	Punta Cevallos, Isla Española, Galápagos Islands	No	1983-2012 except 1987–	33 937 individuals	Successfull breeder from 4 years old

				1991 (24 years) 1984–2014 except 1988 (29 years)	3 332 individuals	Female adult survival >0.90
Russell and Vanderwerf, 2010	<i>Sula sula</i>	Ulupa'u crater, Hawai	<i>Felis catus</i> , <i>Rattus rattus</i> and <i>Herpestes javanicus</i>	2009	50 nests	Breeding success : 0.85
Woodward 1972	<i>Sula sula</i>	Kure Atoll, Hawai	<i>Rattus exulans</i>	1978	96 nests	Breeding success: 0.66
Wildlife service unpublished data, Russell and Vanderwerf, 2010	<i>Sula sula</i>	French Frigate Shoals	unknown	1988-1993	unknown	Breeding success € [0.66;0.79]
Harrison 1990	<i>Sula sula</i> <i>Sula dactylatra</i>	Hawai	unknown	unknown	unknown	Breeding success € [0.66;0.76] Breeding success € [0.57;0.86]
Woodwar 1972	<i>Sula dactylatra</i>	Kure atoll	<i>Rattus exulans</i>	1964-1969	333 nests	Breeding success € [0.71;0.86]
Nelson 1969	<i>Sula dactylatra</i>	Tower island, Galapagos				Breeding success: 0.08
Ainsworth and Webber 2014	<i>Sula dactylatra</i>	Middle Cay, Jamaïca	unknwnown	2008	16 nests	Breeding success: 0.37
Priddel et al. 2005	<i>Sula dactylatra tasmani</i>	Lord Howe island, Australia	<i>Rattus rattus</i>	2001	200 nests	Breeding success: 0.51
Dorward 1962	<i>Sula sula</i>	Ascension	<i>Rattus rattus</i> , <i>Felis catus</i>	unknown	unknown	Breeding success: 0.39

APPENDIX F

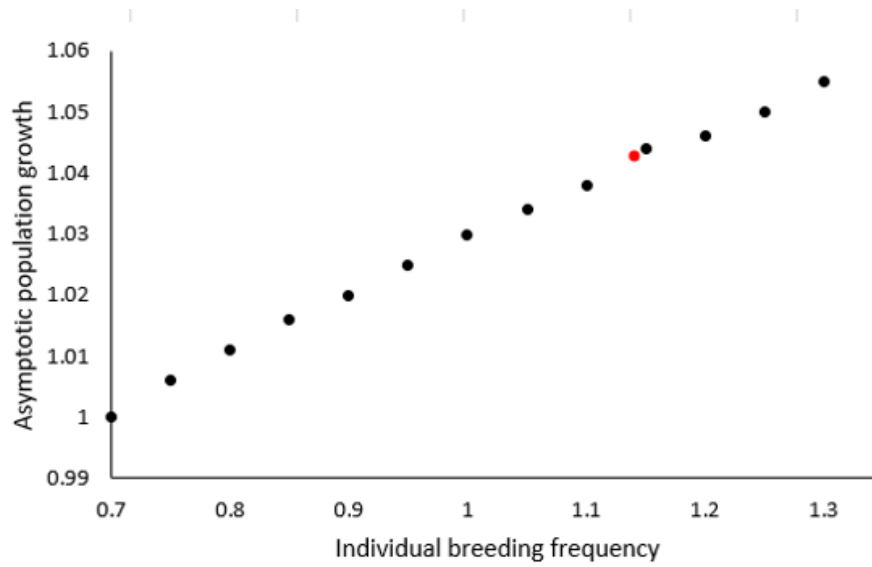


Figure F-1 : Asymptotic population growth by Individual breeding frequency for red-footed boobies (*Sula sula*) population in Tromelin. The red dot indicates the actual conditions.

References of Appendices:

- Ainsworth PJ, & Webber DFSG (2014). Breeding success of the masked booby (*Sula dactylatra dactylatra*, Pelecaniformes: Sulidae) at Middle Cay, Pedro Bank, Jamaica. *Revista de Biología Tropical*, 62, 408-417.
- Beadell JS, Schreiber EA, Schreiber RW, Schenk GA, Doherty PF (2003) Survival of Brown Boobies (*Sula Leucogaster*) at Johnston Atoll: A Long-Term Study. *The Auk* 120:811–817. <https://doi.org/10.1093/auk/120.3.811>
- Boullet V, Hivert J, Dicque G, Commagnac L & Liegard G (2020b). Carte de la géomorphologie de l'île Tromelin (îles Éparses). Conservatoire Botanique National de Mascarin, Université de La Réunion, Institut National de l'Information Géographique et Forestière. Formats shapefile et JPG.
<https://ileseparses.cbnm.org/index.php/component/jdownloads/send/29-carte-des-systemes-de-vegetation/340-cartegeomorphotromelin-fev2020>
- Boullet V, Hivert J, Gigord L, Commagnac L & Liegard G (2020a). Cartes du Veloutier (*Heliotropium foertherianum*) sur l'île Tromelin (îles Éparses). Conservatoire Botanique National de Mascarin, Institut National de l'Information Géographique et Forestière. Formats shapefile et JPG.
<https://ileseparses.cbnm.org/index.php/component/jdownloads/send/29-carte-des-systemes-de-vegetation/341-cartesveloutiertromelin>
- Champagnon J, Lebreton J, Drummond H, Anderson DJ (2018) Pacific Decadal and El Niño oscillations shape survival of a seabird. *Ecology* 99:1063–1072.
<https://doi.org/10.1002/ecy.2179>
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA, Gimenez O (2011) To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letter* 7:303–306.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0778>
- Dorward DF (2008) Comparative biology of the white booby and the brown booby *Sula* spp at Ascension. *Ibis* 103B:174–220. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1962.tb07244.x>

- Hamer KC, Schreiber EA, Burger J (2002) Breeding biology, life histories and life history-environment interactions in seabirds. In: *Biology of Marine Birds*, Schreiber, EA. & Burger, J. CRC Press, London, pp 217–261
- Harrison, C. S. (1990). *Seabirds of Hawaii: natural history and conservation*. Cornell University Press.
- Hivert J & Dicque G (2018). Compte-rendu scientifique et technique de mission de longue durée d'étude de la flore et des habitats de Tromelin (décembre 2017 - mars 2018). Rapport technique non publié, Conservatoire Botanique National et Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement de Mascarin, île de La Réunion, 62 p.
<https://ileseparse.cbnm.org/index.php/component/jdownloads/send/17-rapports-scientifiques-et-techniques/268-hivert-j-dicque-g-2018-compte-rendu-scientifique-et-technique-de-mission-de-longue-duree-d-etude-de-la-flore-et-des-habitats-de-tromelin-decembre-2017-mars-2018>
- Hivert J, Boulet V & Gigord L (2017). Compte-rendu scientifique et technique de mission de moyenne durée d'étude de la flore et des habitats de Tromelin (novembre 2017). Rapport technique non publié, Conservatoire Botanique National et Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement de Mascarin, île de La Réunion, 33 p.
<https://ileseparse.cbnm.org/index.php/component/jdownloads/send/17-rapports-scientifiques-et-techniques/270-hivert-j-boulet-v-gigord-l-2017-compte-rendu-scientifique-et-technique-de-mission-de-moyenne-duree-d-etude-de-la-flore-et-des-habitats-de-tromelin-novembre-2017>
- Nelson JB (1969) The Breeding Ecology of the Red-Footed Booby in the Galapagos. *The Journal of Animal Ecology* 38:181. <https://doi.org/10.2307/2745>
- Oro D, Torres R, Rodríguez C, Drummond H (2010) Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 91:1205–1214.
<https://doi.org/10.1890/09-0939.1>
- Priddel D, Hutton I, Olson S, Wheeler R (2005) Breeding biology of Masked Boobies (*Sula dactylatra tasmani*) on Lord Howe Island, Australia. *Emu - Austral Ornithology* 105:105–113. <https://doi.org/10.1071/MU04028>
- Russell TA, Vanderwerf EA (2010) red-footed booby *sula sula* breeding success at Ulupa'u crater, marine corps base Hawaii. *Marine Ornithology* 38: 129-131

Tompkins EM, Townsend HM, Anderson DJ (2017) Decadal-scale variation in diet forecasts persistently poor breeding under ocean warming in a tropical seabird. PLoS ONE 12:e0182545. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182545>

Woodward PW (1972) The natural history of Kure Atoll, Northwestern Hawaiian Islands. Atoll Research Bulletin 164:1–317. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.164.1>

4.3. Réponse démographique des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve, suite à l'éradication des rats noirs (*Rattus rattus*)

Cette étude est rédigée en français car il s'agit d'une première analyse de la démographie du paille en queue à brins rouges de Nosy Vé. Une analyse plus poussée sera menée ultérieurement et donnera lieu à une publication scientifique en anglais

ABSTRACT

Most of the seabird populations in Madagascar are threatened by egg collection, adult poaching, and introduced mammals. In this context, Nosy Vé island is an exception because its native flora and fauna are protected by local customs that prohibit any disturbances. Red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) are the only seabirds that breed on this island. In 1982, only two breeding pairs were observed and the island was invaded by black rats (*Rattus rattus*). In 2000, rats were eradicated. This rat eradication, along with the prohibition on poaching and egg collection, significantly reduce the threats to red-tailed tropicbirds at their breeding site. We studied the demographic response of this population to rat eradication and in the absence of other threats at the breeding site. We conducted population monitoring using capture-recapture method (CR) from 2004 to 2022, as well as counts of breeding pairs from 2000 to 2022. The CR data allowed us to estimate the demographic parameters of the population. We used these parameters to model the growth of the population using matrix population modelling. We considered intraspecific competition for access to breeding habitats as a limiting factor for this growth. The modeled population growth was then compared to the observed growth calculated based on the counts of breeding pairs. The results of the CR analyses suggest good survival rates for individuals between 0 and 1 year old (0.81 ± 0.06), individuals between 1 and 2 years old (0.86 ± 0.03) and for individuals older than 2 years old (0.90 ± 0.010). The individual breeding frequency is 1.03 ± 0.12 , which is particularly remarkable for this species. The modeled population

growth is 1.06 ± 0.01 . Thank to rat eradication and customary protection of the population, the latter is expected to continue growing for about two centuries before being limited by intraspecific competition. Additionally, between 2004 and 2022 the observed population growth was about 1.12, which is higher than the calculated population growth rate. Several factors acting together may explain this very high growth rate: very high autorecruitment due to high breeding success following rat eradication; transient dynamics due to a high proportion of adults in the population (a consequence of the past predation by rats); immigration from other colonies.

Keywords: rat eradication; restoration; red-tailed tropicbirds; demography

RÉSUMÉ

La majorité des populations d'oiseaux marins de Madagascar sont menacées par le prélèvement des œufs, le braconnage des adultes, et les mammifères introduits. L'île de Nosy Vé fait exception, puisque sa faune et sa flore indigène sont protégées par des coutumes locales interdisant tout type de dérangement. Les pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) sont les seuls oiseaux marins à se reproduire sur cette île. Au moment de sa découverte en 1982, la population était composée uniquement de deux couples et l'île était envahie par les rats noirs (*Rattus rattus*). En 2000, les rats ont été éradiqués. Cette dératisation, ainsi que l'interdiction du braconnage et du prélèvement d'œufs sur la population, limitent considérablement les menaces qui pèsent sur les pailles en queue sur leur site de reproduction. Nous avons ici étudié la réponse démographique de cette population, suite à la dératisation de l'île et en l'absence d'autres menaces sur leur site de reproduction. Pour cela, nous avons effectué des suivis démographiques de la population par capture-marquage-recapture (CMR) entre 2004 et 2022, ainsi que des dénombrements des couples reproducteurs entre 2000 et 2022. Les données de CMR ont permis d'estimer les paramètres démographiques de la population. Ceux-ci nous ont permis de modéliser la croissance de la population, en considérant la compétition intra-spécifique pour l'accès à l'habitat de reproduction comme étant un frein à la croissance. Cette dernière a ensuite été comparée à la croissance observée, calculée à l'aide des dénombrements. Les résultats des analyses de CMR suggèrent une bonne survie des individus entre 0 et 1 an ($0,81 \pm 0,06$), des individus entre 1 et 2 ans ($0,86 \pm 0,03$) et des individus de plus de deux ans ($0,90 \pm 0,010$). La fréquence individuelle de reproduction est de $1,03 \pm 0,12$, ce qui est particulièrement étonnant pour cette espèce. La croissance modélisée de la population est

de $1,084 \pm 0,01$. Grâce à l'éradication des rats et à la protection coutumière de la population, celle-ci est vouée à croître durant encore environ deux siècles, avant d'être limitée par la compétition intra-spécifique. Entre 2004 et 2022, la croissance de la population observée était de 1.12. Cette croissance observée, plus forte que la croissance modélisée, peut s'expliquer par différents facteurs : un très forte autorecrutement lié à un très fort succès reproducteur, une phase de dynamique transitoire due à la forte proportion d'adultes au sein de la population (lié à la prédation passée des rats sur les poussins et les oeufs) et/ou l'immigration depuis une autre colonie.

Mots clés : eradication des rats ; restauration ; pailles en queue à brins rouges ; démographie

4.3.1. INTRODUCTION

Madagascar, et ses îles et ilots inclus dans sa zone économique exclusive, sont les sites de reproduction de onze espèces d'oiseaux marins, totalisant 78 000 couples. Cet effectif ne représente que 3 % de l'abondance en oiseaux marins de la région (Dancwkert et al. 2014 ; Le Corre et al. 2022). Ceci est particulièrement étonnant au regard du nombre considérable d'îles qui l'entourent (290) (Mbelomanana in prep). Pendant la période de reproduction, la plupart de ces populations font face à des menaces telles que le braconnage des adultes et la collecte d'œufs (Le Corre et al. 2022). De plus, les rats noirs (*Rattus rattus*), sont probablement répandus sur la grande majorité des îles et ilots de Madagascar. Ces rongeurs peuvent avoir un impact dramatique sur la démographie des oiseaux, notamment en prédateur les œufs et les poussins, réduisant ainsi le succès reproducteur (Atkinson 1985, Thibault 1995, Pascal et al. 2008 ; Saunier et al. 2022 ; Fayet et al. 2023). Le braconnage, la collecte d'œufs et la prédation par les rats ont probablement contribué à l'extinction ainsi qu'au déclin passé et actuel de la plupart des populations d'oiseaux marins autour de Madagascar.

L'île de Nosy Vé fait cependant aujourd'hui exception. Cette île de 38 hectares, située au sud-ouest de Madagascar (Figure 50), est considérée comme sacrée ("fady") par les populations locales. Cette protection locale interdit tout dérangement de la faune indigène (Lillette 2006). En 1948, aucun oiseau marin n'avait été observé sur l'île (Milon 1948). Cependant, en 1980, une colonie de pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*), composée au moins de 2 couples, a été découverte (Langrand 1981). Nosy Vé est aujourd'hui le seul site de reproduction des pailles en queue à brins rouges à Madagascar, bien qu'un couple semble tenter de s'installer sur un autre îlot, au nord-est de Madagascar depuis quelques années (Mbelomanana et al in prep). Du fait du caractère sacré de l'île, le braconnage et la collecte d'œufs de pailles en queue à brins rouges y sont interdits.

Jusqu'en 2000, les rats noirs étaient présents sur l'île. Les pailles en queue à brins rouges se reproduisent au sol, à l'abri de la végétation, ce qui les rend particulièrement vulnérables à la prédation par les rats. A Aldabara, les œufs et les petits poussins sont continuellement protégés par les adultes, ce qui les rend finalement peu vulnérables à la prédation par les rats (Fayet et al. 2023). Cependant, sur d'autres îles, les adultes ont tendance à laisser les œufs ou les poussins âgés de quelques jours, seuls, pendant plusieurs heures, en particulier la nuit (Saunier et al. 2022). En l'absence de la protection de leurs parents, les œufs et les poussins deviennent des proies faciles pour les rats (Fleet 1972 ; Vanderwerf et Young 2014

; Saunier et al. 2022). Ce comportement conduit à une diminution significative du succès reproducteur sur les sites envahis par les rats, pouvant entraîner le déclin de la population (Saunier et al 2022). Par exemple, à Europa, le succès reproducteur des pailles en queue à brins rouges en l'absence de rats est de 0,79, tandis qu'il est de $0,081 \pm 0,071$ en présence de rats (Le Corre 1998 ; Saunier et al. 2022).

En 2000, l'île a été dératée avec succès par l'ONG Frontier Madagascar (Rix 2003). Dans le cadre de cette étude, nous nous intéressons à la dynamique de la population de pailles en queue à brins rouges au cours des 22 années qui ont suivi l'éradication des rats. Pour cela, nous avons estimé les paramètres démographiques de la population en utilisant des données de capture-marquage-recapture (CMR) de 2004 à 2022. Ces données nous ont permis de modéliser la croissance de la population en considérant la superficie d'habitat disponible comme facteur limitant cette croissance du fait de la compétition intra-spécifique. En considérant ce facteur de densité-dépendance, l'estimation de la croissance de la population sur le long terme sera plus réaliste car, si l'habitat de reproduction est saturé, les individus pourraient avoir tendance à émigrer, ou à ne plus se reproduire. Ceci freinerait ainsi la croissance de la population (May 1981, Verhulst 1838). Pour finir, nous avons comparé les estimations de la croissance de la population obtenues sur le terrain à l'aide des dénombrements avec celles issues du modèle afin d'établir si la croissance réelle observée est en adéquation avec la croissance modélisée.

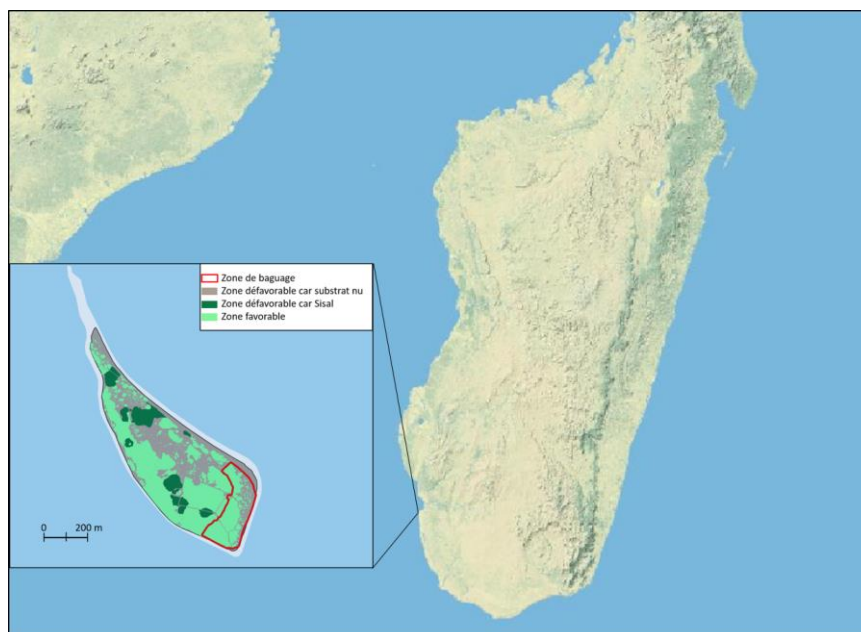


Figure 50 : Situation géographique de Nosy Vé, la zone de baguage des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) et les zones de reproduction favorables et défavorables

4.3.2. MÉTHODE

4.3.2.1. Dénombrement de la population et croissance observée

En 2000, au moment de l'éradication des rats, le nombre de couples actifs a été dénombré par l'ONG Frontier Madagascar (Rix 2003). Entre 2004 et 2022, les couples reproducteurs ont été dénombrés lors de 13 missions organisées par le laboratoire ENTROPIE au cours de différents mois (voir Annexe 21). Ces missions consistaient à parcourir l'île à pied, en groupe de deux à quatre personnes. Chaque nid observé était géoréférencé à l'aide d'un GPS et numéroté à l'aide d'une étiquette métallique. Le statut reproducteur des nids a été noté: adulte sur nid vide, adulte en incubation, adulte en élevage ou poussin seul. Les nids occupés par des adultes en incubation, en élevage ou par des poussins seuls ont été considérés comme étant un "couple reproducteur".

Le nombre de couples reproducteurs estimé entre 2000 et 2022 nous a permis de calculer la croissance annuelle moyenne observée durant cette période à l'aide de l'équation (15) pour laquelle N_t correspond au nombre de couples reproducteurs à t . t_0 correspond à l'année 2000 et t à l'année 2022.

$$(15) \quad \lambda = \left(\frac{N_t}{N_{t_0}} \right)^{\frac{1}{t-t_0}}$$

De plus, nous avons supposé que l'éradication des rats, réalisée en 2000, a conduit à une augmentation du succès reproducteur des pailles en queue à brins rouges dès l'année 2001. A l'image ce qui a été observé pour les populations de fous de l'île de Tromelin (Saunier et al. soumis), nous avons émis l'hypothèse selon laquelle la population a commencé à augmenter de manière significative trois ans plus tard, en 2004, une fois que les poussins s'étant envolé du fait de l'absence des rats ont commencé à recruter au sein de la population (trois ans correspondant à l'âge médian de première reproduction, voir Résultats). Pour tester cette hypothèse, nous avons comparé le taux de croissance de la population immédiatement après l'éradication des rats (de 2000 à 2004, avant l'autorecrutement) avec le taux de croissance observé entre 2004 et 2022 en utilisant l'équation (15). Pour calculer la croissance avant le début de l'autorecrutement, nous avons considéré t_0 comme étant l'année 2000 et t

comme étant l'année 2004. Pour calculer la croissance une fois que l'auto-recrutement a commencé, nous avons considéré t_0 comme étant l'année 2004 et t comme étant l'année 2022.

4.3.2.2. Etude de la phénologie de reproduction

La phénologie de reproduction a été décrite, dans un premier temps, en prenant en compte la proportion de chaque statut reproducteur lors de chaque mission. Dans un second temps, nous avons mesuré la longueur de l'aile pliée d'une partie des poussins trouvés sur l'île afin de calculer leur âge, en utilisant une courbe de croissance établie pour les pailles en queue à brins rouges d'Europa (Le Corre 1998). En connaissant l'âge des poussins, nous avons calculé la date de ponte en utilisant une durée d'incubation de 44 jours (Fleet 1974).

4.3.2.3. Estimations des paramètres démographiques

Chaque mission de dénombrement des nids a été associée à un protocole de CMR (Capture-Marquage-Recapture). Le baguage des individus a eu lieu essentiellement dans la partie sud de l'île, dans une zone de baguage définie, où les individus se reproduisent en forte densité

Durant chaque session, les adultes et les poussins ont été capturés au nid. Lors de la première capture, les individus ont été marqués à l'aide d'une bague métallique. Les mesures biométriques usuelles ont été prises pour tous les adultes et les poussins. Seule la longueur de l'aile pliée des poussins a été pris en compte dans cette étude, afin de déterminer l'âge des poussins.

4.3.2.3.1. Estimation du taux de survie par classe d'âge

Afin d'estimer la survie par classe d'âge, nous avons construit des modèles de Cormack-Jolly-Seber (CJS, Cormack 1964 ; Jolly 1965 ; Seber 1965) en regroupant les individus bagués adultes dans un groupe et les individus bagués poussins dans un autre groupe. Pour ces deux groupes, nous n'avons pris en compte que les missions effectuées entre 2010 et 2022. La mission de 2004 a été exclue pour conserver un jeu de donnée possédant une continuité temporelle homogène, étant donné qu'aucune mission incluant du baguage n'a eu lieu entre 2005 et 2009.

Nous avons estimé la survie par classe d'âge en deux étapes. Tout d'abord, nous avons estimé la survie des adultes. Pour cela, nous avons fixé les paramètres de survie et de probabilité

de recapture des individus bagués poussins constants. Ensuite, nous avons testé quatre configurations de modèles pour la survie φ_{AD} et la probabilité de recapture p_{AD} des individus bagués adultes. En considérant que "t" représente une variation temporelle du paramètre et "." indique que le paramètre est constant, nous avons testé les modèles suivants : $\varphi_{AD}(\cdot)$ $p_{AD}(\cdot)$, $\varphi_{AD}(t)$ $p_{AD}(\cdot)$, $\varphi_{AD}(t)$ $p_{AD}(t)$, et $\varphi_{AD}(\cdot)$ $p_{AD}(t)$. Nous avons ensuite estimé la survie par classe d'âge des individus bagués poussins en conservant le meilleur modèle pour le groupe d'individus bagués adultes. Nous avons testé 15 modèles selon lesquels la survie et la probabilité de recapture des individus bagués poussins variaient en fonction de l'âge (de 1 à 4). Au-delà de 4 ans, les résultats indiquaient un certain manque de convergence des modèles. La survie par classe d'âge des individus bagués poussins est relativement mal estimée en raison du faible nombre d'individus concernés. Dans tous ces modèles, nous avons donc contraint cette survie avec une fonction linéaire en considérant qu'elle augmente linéairement avec l'âge, jusqu'à atteindre la survie des individus bagués adultes, car ils deviennent plus expérimentés en vol et dans la recherche alimentaire avec l'âge.

Le meilleur modèle est celui présentant le plus faible AICc (Akaike 1973). Lorsque la différence d'AICc ($\Delta AICc$) entre les deux meilleurs modèles était inférieure à deux, nous avons calculé la moyenne des paramètres, pondérée par le poids de chaque modèle (Model averaging). Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel MARK (White and Burnham 1999).

La présence d'individus transients et de capture-dépendance a été testée à l'aide des tests de Goodness of Fit (GOF) effectués avec le package R2ucare sous R (Gimenez et al. 2018; R Core Team 2019) en fixant un seuil de représentativité à 0,05.

4.3.2.3.2. Estimation de la proportion d'individus reproducteurs par classe d'âge

Les données de CMR n'étaient pas suffisantes pour estimer la proportion d'individus reproducteurs par classe d'âge à l'aide de modèles de CMR multi-états étant donné que relativement peu d'individus bagués en tant que poussins ont été observés en train de se reproduire sur l'île (voir Résultats). Par conséquent, nous avons estimé la proportion d'individus reproducteurs par classe d'âge en considérant la fréquence cumulée des âges de premiers retours des individus pour la reproduction.

4.3.2.3.3. Estimation de la fréquence individuelle de reproduction

Des analyses préliminaires de la démographie de cette population ont révélé que les individus pouvaient présenter une fréquence individuelle de reproduction supérieure à 1. Par conséquent, nous avons estimé ce paramètre en utilisant deux méthodes: les données de CMR et les données de suivis télémétriques multiannuels avec des GLS (Global Location Sensor) déployés sur des individus plusieurs années.

En ce qui concerne les données de CMR, nous n'avons pris en compte que les individus capturés au moins deux années consécutives en élevage, avec un poussin pour lequel la longueur de l'aile pliée a été mesurée. La longueur de l'aile pliée nous a permis d'estimer l'âge des individus, comme mentionné dans l'étude de la phénologie. L'intervalle de temps entre deux pontes consécutives a été considéré comme la fréquence de reproduction de l'individu.

En 2010, 2012, 2015 et 2018, 55 GLS ont été fixés à l'aide de serflex sur la bague d'adultes. Initialement, ces dispositifs permettent d'estimer la position des individus grâce à des signaux lumineux et ont été déployés afin d'étudier leurs trajets migratoires. Ici, nous avons étudié les signaux lumineux bruts des GLS afin de reconstruire le cycle de reproduction des individus. Lorsque les GLS ne détectent aucun signal lumineux pendant plusieurs jours, cela indique que l'appareil est caché sous le corps de l'animal, ce qui signifie que l'animal est dans son nid. Lorsque les GLS détectent des signaux lumineux variant en fonction de la photopériode, cela indique que les individus se trouvent en mer.

Lorsque plus aucune période au nid n'est détectée durant plusieurs jours, nous avons considéré que l'individu avait quitté la colonie et donc terminé la reproduction. En soustrayant à la date de départ de la colonie, la durée de l'élevage (90 jours, Diamond 1975) et la durée de l'incubation (44 jours, VanderWerf et Young 2014), nous avons pu estimer la date de ponte des individus durant la saison dite t . Les données des GLS ont ensuite permis de détecter la date de la première période d'incubation à la saison $t+1$, considérée comme étant la date de ponte de cette saison. En obtenant la date de ponte pour la saison t et la saison $t+1$, nous avons ainsi pu estimer la fréquence individuelle de reproduction des individus suivis.

4.3.2.4. Estimation de la capacité de charge du milieu

Du fait de la petite taille de l'île, nous avons considéré que l'habitat de reproduction était une ressource limitante de la croissance de la population de pailles en queue à brins rouges du fait de la compétition intra-spécifique. Nous avons donc considéré que la disponibilité en habitat de reproduction était un frein à la croissance en utilisant l'équation de Ricker (16).

$$(16) \quad N_{t+1} = N_t e^{r_0 \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

N_t correspond au nombre de couples reproducteurs à un instant t , r_0 est le log de la croissance exponentielle de la population estimée grâce au modèle matriciel décrit ci-après et K représente le nombre maximum de couples que l'île peut supporter, c'est à dire la capacité de charge du milieu, estimée selon la méthode également décrite ci-après.

Afin d'estimer le nombre maximum d'individus de pailles en queue à brins rouges pouvant se reproduire sur Nosy Vé, nous avons créé des cellules de 100 m * 100 m, couvrant toute la surface de l'île. La densité maximale de nids observée au sein de ces cellules, en mai 2018, période durant laquelle beaucoup de nids sont observés (voir résultats de la phénologie), a été considérée comme étant la densité maximale supportable pour l'espèce. Nous avons ensuite extrapolé cette densité maximale à toutes les zones potentiellement favorables à la reproduction des pailles en queue, c'est-à-dire l'ensemble de l'île, à l'exception des plages, des chemins et abris fabriqués par l'Homme et des zones où pousse le sisal (*Agave angustifolia*). Le sisal est une espèce exotique envahissante introduite sur Nosy Vé pour l'exploitation de sa fibre (Koerner 1969). Il forme des buissons très denses et épineux où les pailles en queue ne peuvent pas se reproduire.

4.3.2.5. Croissance de la population observée et modélisée

Afin de modéliser la croissance de la population à l'aide des paramètres démographiques obtenus, nous avons construit un modèle de population matriciel (Caswell 2001) basé sur les femelles et comprenant 6 classes d'âge (Figure 51; voir les Résultats) en considérant que les individus commencent à se reproduire à l'âge de 1 an (voir les Résultats). Nous avons intégré de la stochasticité environnementale aux paramètres de survie en utilisant une

distribution bêta, en prenant en compte la moyenne et l'écart type estimés par les modèles de CMR (Lande 1988). Nous avons considéré des recensement après la reproduction (post-breeding census).

Dans ce modèle, la taille initiale de la population est de 40 couples reproducteurs, comme estimé en 2000 (Rix 2003). Nous avons considéré une structure d'âge stable, ce qui est une hypothèse que nous discuterons ultérieurement.

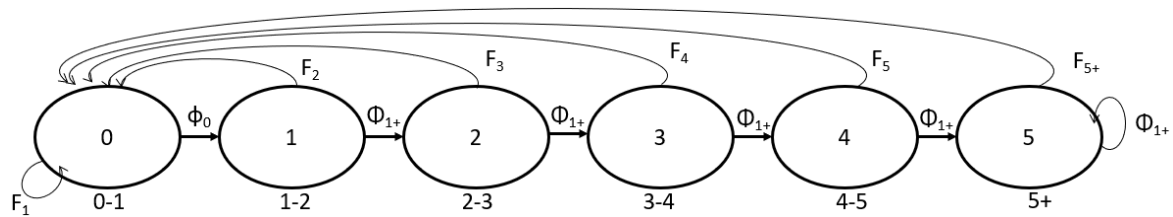


Figure 51 : Cycle de vie des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Vé. Φ correspond à la survie entre les deux classes d'âge. F_i correspond à la fécondité de la classe d'âge i , égale au produit du succès reproducteur, du sex-ratio (fixé à 0.5), de la survie des adultes et de la probabilité de se reproduire à cet âge i .

Les paramètres démographiques utilisés dans la matrice sont ceux estimés durant cette étude, à l'exception du succès reproducteur. Ce dernier n'a pas pu être estimé à Nosy Vé en raison de la crise sanitaire liée à la COVID-19 qui a limité les déplacements l'année où nous devions réaliser des suivis des nids afin d'estimer ce paramètre. Le succès reproducteur a donc été considéré comme étant le succès reproducteur des pailles en queue à brins rouges se reproduisant sur un îlot dératé dans le lagon d'Europa, situé à 370 km de Nosy Vé (soit 0.79; Le Corre 1998).

4.3.3. RESULTATS

4.3.3.2. Phénologie de reproduction

Les deux méthodes utilisées pour étudier la phénologie des pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé sont plutôt congruentes (Figure 52). Ceux-ci se reproduisent sur Nosy Vé durant toute l'année. Un pic de ponte est observé en mars, et peu d'individus reproducteurs sont observés entre juin et novembre (Figure 52).

4.3.3.4. Fréquence individuelle de reproduction

La fréquence individuelle de reproduction de neuf individus a pu être estimée à l'aide de la mesure de l'aile pliée de leurs poussins. En moyenne, ces individus se reproduisent tous les $11,3 \pm 0,8$ mois. Le cycle de reproduction le plus court dure 10,4 mois et le plus long 13,4 mois. Les analyses de GLS ont permis de définir 53 périodes de reproductions espacées d'en moyenne $11,7 \pm 1,5$ mois. Le cycle le plus court durait 8,7 mois et le cycle le plus long 15,9 mois. La fréquence individuelle de reproduction des individus étudiés ici est de $1,03 \pm 0,12$ reproduction par an.

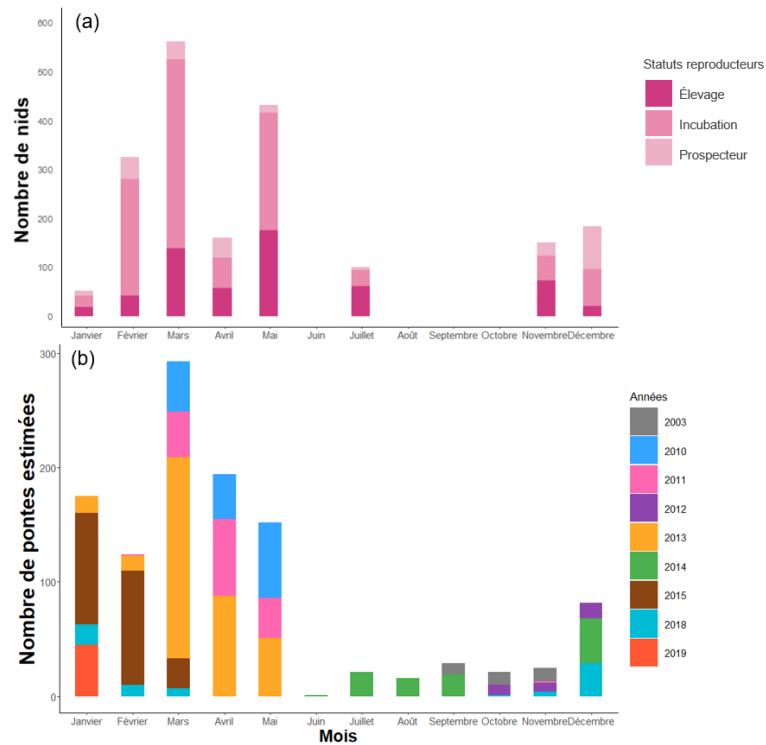


Figure 52 : Phénologie de reproduction des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Vé étudiée selon (a) le statut reproducteur des individus capturés durant les missions et (b) le nombre de pontes estimées pour chaque mois à l'aide de la mesure de l'aile pliée des poussins capturés.

4.3.3.5. Probabilité de reproduction par classe d'âge

Parmi les 285 individus bagués poussins, 51 (18%) ont été contrôlés adultes sur leur colonie de reproduction. Un individu est revenu se reproduire pour la première fois sur Nosy Vé à un an. Un pic de premiers retours est observé à trois ans (14 individus, 27%). Plus de 65% des individus suivis se sont reproduits entre 1 et 5 ans (Figure 53). Nous avons donc considéré qu'à partir de l'âge de 5 ans, tous les individus étaient reproducteurs et que les premiers retours observés à plus de 5 ans étaient dus à un manque de capture des individus plus tôt.

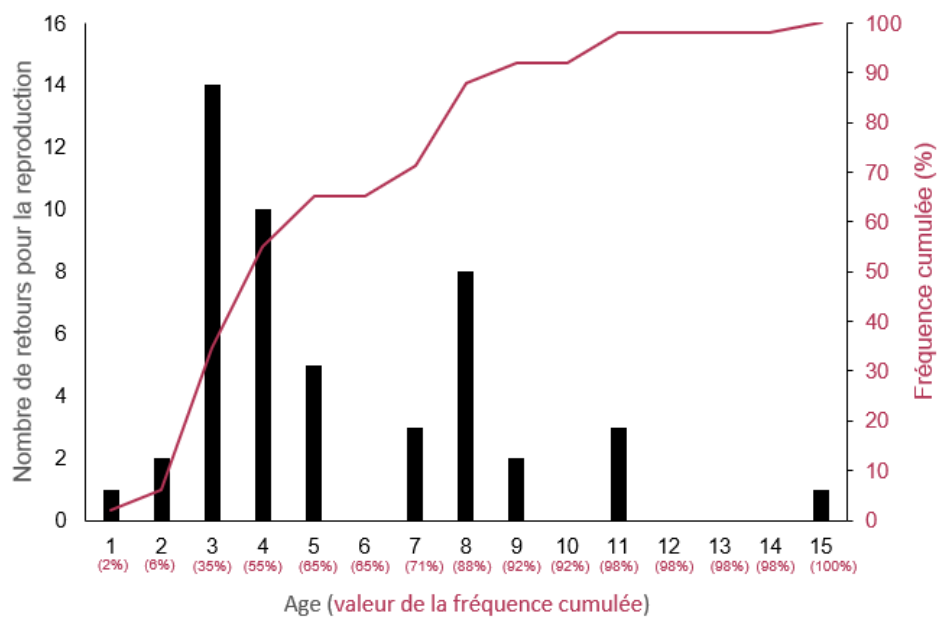


Figure 53 : Age de première reproduction des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve et fréquence cumulée associée

4.3.3.6. Paramètres de survie

Entre 2010 et 2022, 838 individus adultes et 285 poussins ont été bagués. Parmi ces individus, 351 individus bagués adultes (42 %) ont été recapturés au moins une fois sur la colonie de reproduction.

Aucun phénomène de capture-dépendance ni présence d'individus transitoires au sein de la population n'ont été détectés (tests de GOF non significatifs, Tableau 7)

Tableau 7: Résultats des tests de Goodness Of Fit (GOF) obtenus pour la population de pailles en queue à brins rouge (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Ve

Tests	df	p-value	chi2
2CL	4	0.73	2.01
2CT	5	0.66	36.38
3SR	6	0.74	2.23
3SM	4	0.1	7.86

Les meilleurs modèles sont ceux pour lesquels la survie des adultes est constante, la probabilité de recapture des adultes varie selon le temps, la survie des individus bagués poussins varie en fonction d'une ou deux classes d'âge et la probabilité de recapture varie en fonction de quatre classes d'âge (Tableau 8 ($\phi_{AD}(\cdot)$ $p_{AD}(t)$; $\phi_{PUL}(1)$ $p_{PUL}(4)$ ou $\phi_{PUL}(1)$ $p_{PUL}(2)$). Les analyses de « Model Averaging » ont permis de définir que la survie des individus entre 0 et 1 an était de $0,81 \pm 0,06$, celle des individus entre 1 et 2 ans était de $0,86 \pm 0,03$ et celle des individus de plus de deux ans était de $0,90 \pm 0,010$. Cette dernière survie est considérée ici comme étant la survie des adultes expérimentés.

4.3.3.7. Estimation de la capacité de charge du milieu

La zone favorable pour la reproduction des pailles en queue à brins rouges est de 16 ha. Il est important de noter que la zone à sisal recouvre 3 ha de l'île. La densité maximale de nids de pailles en queue observée en mai 2018 est de 0.1 nis.m^{-2} . Ces résultats impliquent que jusqu'à 16000 couples pourraient se reproduire sur Nosy Vé. En l'absence du sisal, qui est pour rappel une espèce exotique envahissante, jusqu'à 19000 couples pourraient s'y reproduire.

Tableau 8 : Résultats des modèles testés pour estimer la survie (ϕ) et la probabilité de recapturer (p) des pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Vé bagués adultes (AD) et poussins (PUL). Les modèles concernant les adultes ont été testés en considérant tous les paramètres des individus bagués poussins constants. Les modèles concernant les paramètres des individus bagués poussins ont été testés en considérant le meilleur modèle pour les individus bagués adultes. Les modèles en rouges sont les meilleurs modèles pour les individus bagués adultes et bagués poussins.

Modèle	AICc	Δ AICc	Poids de l'AICc	Vraisemblance	Nombre de paramètres
Individus bagués poussins					
$\phi_{AD(.)} p_{AD}(t)$	2973.7398	0	0.9709	1	11
$\phi_{AD}(t) p_{AD}(t)$	2980.755	7.0152	0.0291	0.03	18
$\phi_{AD}(t) p_{AD(.)}$	3134.8163	161.0765	0	0	11
$\phi_{AD(.)} p_{AD(.)}$	3241.7158	267.976	0	0	4
Individus bagués adultes					
$\phi_{PUL}(a1) p_{PUL}(a4)$	2923.96	0.00	0.35	1.00	14
$\phi_{PUL}(a2) p_{PUL}(a4)$	2925.04	1.08	0.21	0.58	15
$\phi_{PUL}(a1) p_{PUL}(a3)$	2925.99	2.03	0.13	0.36	13
$\phi_{PUL}(a3) p_{PUL}(a4)$	2926.26	2.30	0.11	0.32	16
$\phi_{PUL}(a4) p_{PUL}(a4)$	2926.81	2.85	0.09	0.24	17
$\phi_{PUL}(a2) p_{PUL}(a3)$	2927.31	3.35	0.07	0.19	14
$\phi_{PUL}(a3) p_{PUL}(a3)$	2928.43	4.47	0.04	0.11	15
$\phi_{PUL}(a3) p_{PUL}(a2)$	2931.35	7.39	0.01	0.02	14
$\phi_{PUL}(a4) p_{PUL}(a2)$	2940.48	16.52	0.00	0.00	15
$\phi_{PUL}(a1) p_{PUL}(a2)$	2941.22	17.26	0.00	0.00	12
$\phi_{PUL}(a2) p_{PUL}(a2)$	2942.46	18.49	0.00	0.00	13
$\phi_{PUL}(a2) p_{PUL}(a1)$	2953.10	29.14	0.00	0.00	12
$\phi_{PUL}(a3) p_{PUL}(a1)$	2954.66	30.69	0.00	0.00	13
$\phi_{PUL}(a4) p_{PUL}(a1)$	2956.68	32.72	0.00	0.00	14
$\phi_{PUL}(a1) p_{PUL}(a1)$	2971.71	47.75	0.00	0.00	10
$\phi_{PUL}(a4) p_{PUL}(a3)$	2983.21	59.25	0.00	0.00	16

4.3.3.8. Estimations de la croissance de la population

De 2000 à 2022, l'effectif de la population de pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé est passé de 145 couples à 540, ce qui équivaut à une croissance annuelle de 1,06. De 2000 à 2004, la population est passée de 145 à 53 couples, correspondant à une croissance annuelle de 0,77. De 2004 à 2022, la croissance annuelle observée a été de 1,12 (Figure 54). Les estimations des paramètres démographiques décrits précédemment ont permis d'estimer une croissance théorique de la population de 1.084 ± 0.01 . Selon cette estimation, la

population devrait saturer le milieu (avec le sisal) et ne plus pouvoir augmenter du fait du manque d'habitat de reproduction disponible dans environ deux siècles (Figure 54).

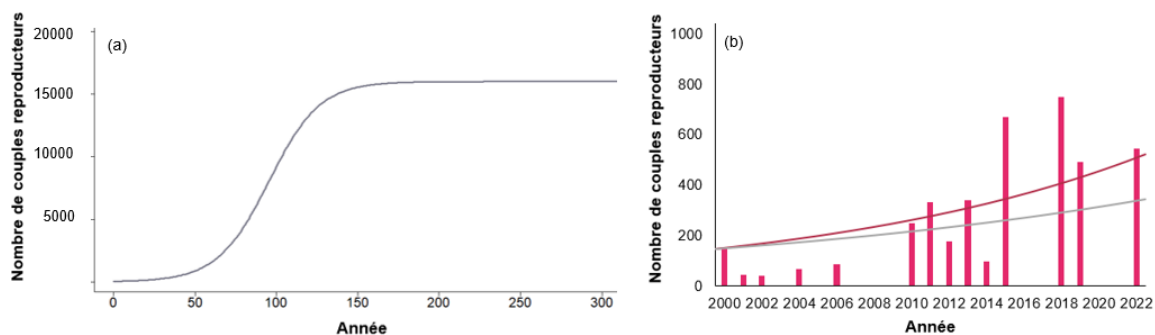


Figure 54 : Croissance de la population de pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) de Nosy Vé (a) En considérant l'effet de densité-dépendance, et (b) en comparant la croissance modélisée (en gris) à la croissance observée (les barres en rouge correspondent aux effectifs chaque année, et la ligne représente la moyenne entre 2000 et 2022). Pour les dates exactes des dénombrements, se référer à l'annexe 21.

4.3.4. DISCUSSION

Les estimations de survie et de probabilité de reproduction par classe d'âge sont relativement similaires à celles estimées sur la population de pailles en queue à brins rouges de l'atoll Johnstoll, dans le Pacifique (Doherty et al. 2004 ; Schreiber et Burger 2004). En revanche, une fréquence individuelle de reproduction supérieure à 1 n'a, à notre connaissance, jamais été observée au sein d'une population de pailles en queue à brins rouges. Ce phénomène est plus couramment observé chez les pailles en queue à brins blancs, espèce du même genre (Catry et al. 2009 ; Phillips 1984 ; Chapitre 2 - partie 2).

La phénologie de reproduction de la population de pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé est très différente de celle d'Europa, bien que ces deux îles ne soient séparées que de 370 km. Sur Europa, les pailles en queue à brins rouges se reproduisent de manière très synchrone, entre novembre et avril, avec un pic de ponte en novembre (Le Corre 2001), tandis qu'à Nosy Vé, ils se reproduisent toute l'année avec un pic de ponte en mars. Une telle différence de phénologie entre deux populations de pailles en queue à brins rouges a également été observée à Hawaï, où la population de Kīlauea Point se reproduit six semaines après celle d'O'ahu, bien que ces îles soient espacées de moins de 200 km l'une de l'autre

(Vanderwerf 2021). Cette différence peut s'expliquer par le fait que les deux colonies ne s'alimentent pas dans la même zone pendant la période de reproduction et que la disponibilité en proies peut varier temporellement entre ces deux zones (Adams et al. 2020 ; Vanderwerf 2021). Cette même hypothèse peut expliquer le décalage observé entre Europa et Nosy Vé, étant donné que les individus des deux populations ne se nourrissent pas dans la même zone pendant la reproduction (A. Jaeger données non publiées).

La taille de la population de pailles en queue à brins rouge de Nosy Vé décline fortement entre la date de dératisation et le retour pour la reproduction des poussins s'étant envolé grâce à l'absence de rats (croissance annuelle de 0,77). Le déclin observé est très important, et peut être liée à un biais méthodologique lié au dénombrement des nids sur le terrain en 2000. Cependant, il est probable que de 2000 à 2004 la population ait décliné jusqu'à ce que les individus nés grâce à la dératisation reviennent se reproduction (comme observé dans Saunier et al soumis).

Entre 2004 et 2022, la population de paille queue à brins rouges a fortement augmenté (croissance annuelle de 1,12). Ceci démontre que l'éradication des rats a permis d'augmenter le succès reproducteur et ainsi la taille de la population. Cette croissance est néanmoins est largement supérieure à la croissance estimée (1,06). Il est peu probable que cette différence soit due à une sous-estimation de la survie des adultes, car même en supposant une survie exceptionnelle de 0,99, ce qui est biologiquement improbable, une croissance de 1,12 serait à peine atteinte. De même, ni un succès reproducteur de 0,99, ni une survie de 0 à 1 an ou de 1 à 2 ans fixés à 0,99 ne permettrait d'atteindre ce taux de croissance. Il n'est cependant pas exclu que la sous-estimation de la croissance modélisée provienne de la sous-estimation de plusieurs de ces paramètres. Aussi, il se pourrait que la population soit actuellement dans une dynamique transitoire, tout comme le sont les fous de Tromelin 17 ans après la dératisation (Chapitre 4 – partie 2). Cependant, l'estimation de la croissance de la population entre 2000 et 2004 semble indiquer que les rats avaient finalement peu d'impact sur le succès reproducteur. Ceci impliquerait que les rats auraient induit un déséquilibre moindre dans la structure d'âge et donc une dynamique transitoire très peu différente de la dynamique asymptotique.

Une croissance de 1,12 (égale à la croissance moyenne de 2000 à 2022 sur Nosy Vé) a également été observée pour la population de pailles en queue à brins rouges sur O'ahu, Hawaï depuis que les prédateurs, y compris les rats, y sont contrôlés (Vanderwerf 2021).

Cette population se trouve au sein d'un archipel où de nombreuses autres colonies de pailles en queue à brins rouges sont présentes. Ces différentes colonies ne sont pas génétiquement isolées les unes des autres (Varela et al. 2021), suggérant que les individus peuvent migrer d'une colonie à une autre. De plus, un individu bagué en tant que poussin à Johnston Atoll (à 2 600 km) a été observé en reproduction à O'ahu, suggérant que des individus venus de l'extérieur contribuent à cette forte croissance population (Vanderwerf 2021). Bien que la colonie de Nosy Vé soit génétiquement isolée de celle d'Europa et de Maurice (Jaeger et al. en préparation), un individu bagué en Australie a été observé en reproduction sur Nosy Vé, suggérant que des individus venus de l'extérieur peuvent recruter à Nosy Vé et ainsi participer à la croissance de la population. Aucun phénomène d'immigration n'a été pris en compte dans notre modèle matriciel. Cette hypothèse peut donc expliquer la différence entre la croissance de la population observée et celle modélisée.

4.3.5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Pour conclure, le statut de protection particulier de Nosy Vé et la dératisation de l'île permettent aujourd'hui à la population de pailles en queue à brins rouges de croître de manière remarquable. Cette croissance est due à une augmentation de l'autorecrutement depuis la dératisation, mais également sans doute à des recrutements d'individus venus de l'extérieur. Cette population apparaît comme un atout éco-touristique majeur à Nosy Vé, et sa croissance est donc également positive pour l'économie locale.

En 2022, la présence de rats a été suspectée, mais non confirmée par des photographies ou des piègeages. Si cette réinvasion était confirmée, cela serait une très mauvaise nouvelle pour la reconstruction démographique de cette colonie. Des mesures d'éradication devraient alors être très rapidement mises en place pour stopper cette réinvasion. De plus, un événement de braconnage massif a été observé en 2022 (Mbelomanana et al in prep), entraînant une mortalité additive des adultes puisqu'au moins 80 adultes ont été tués. Il est indispensable de continuer le suivi démographique de cette population afin de quantifier l'impact de ces menaces naissantes mais surtout de les limiter rapidement.

Annexe 21 : Missions de de capture-marquage-recapture de pailles en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*) organisées sur Nosy Ve par le laboratoire ENTROPIE

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
2004	■											
2010							■					
2011							■					
2012		■										
2013		■					■					
2014											■	
2015				■								■
2016												
2017												
2018					■							■
2019		■										
2022					■							

DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES



Légende de l'illustration : coucher de soleil sur l'île de Tromelin et fous à pieds rouges (*Sula sula*) © A. Choeur

L'objectif général de cette thèse était de caractériser la démographie des oiseaux marins tropicaux de l'ouest de l'océan Indien, d'analyser l'influence des prédateurs sur ces populations, et de recommander des stratégies de conservation optimales pour permettre le maintien des populations menacées. Pour répondre à cela, nous avons étudié la démographie de neuf populations d'oiseaux marins situées sur les îles d'Europa, Tromelin, Nosy Vé, Pouhou, et à La Réunion. Ces populations présentent des états de conservation variés, dépendants des prédateurs présents et des actions de conservation réalisées.

Dans le Chapitre 2, nous avons étudié l'impact des rats sur la viabilité des populations de pailles en queue à brins blancs et de pailles en queue à brins rouges d'Europa. Cette étude a mis en évidence l'extrême vulnérabilité de ces populations face à la prédation par les rats. Ces populations sont vouées à s'éteindre si aucune action de conservation n'est entreprise. La dératisation, ou le contrôle des rats autour de nombreux nids, sont donc indispensables pour éviter l'extinction de ces populations, qui signifierait l'extinction globale de la sous-espèce endémique de pailles en queue à brins blancs d'Europa. Nous avons également étudié la démographie des pailles en queue à brins blancs de Pouhou. Étonnamment, malgré la présence des rats, la population ne montre aucun signe de déclin. La mise en parallèle de ces trois populations a mis en évidence le fait que les populations génétiquement isolées, comme celles d'Europa, sont plus à risque d'extinction, à moyen terme, que les populations situées au sein d'une méta-population (dans notre cas, à l'échelle d'un archipel) au sein de laquelle des individus venus d'autres îles peuvent recruter sur une île envahie par les rats.

Dans le Chapitre 3, nous avons étudié la démographie des colonies de puffins du Pacifique situées en zones périurbaines de La Réunion, ainsi que la démographie des pétrels noirs de Bourbon et des pétrels de Barau se reproduisant dans des sites isolés au cœur de La Réunion. Ces études ont révélé l'impact dramatique des chats sur la survie des puffins du Pacifique, augmentant ainsi le risque d'extinction des colonies périurbaines si aucune mesure de régulation de ces prédateurs n'est mise en place. L'étude démographique des pétrels de Barau suggèrent une faible survie des adultes, malgré le contrôle des chats sur les colonies. Ceci pourrait s'expliquer par des limites méthodologiques ou par un impact réel des chats sur les oiseaux, étant donné qu'ils sont encore observés sur les colonies. Les mesures de contrôle des rats sont très efficaces sur les colonies de pétrels noirs de Bourbon, permettant une forte augmentation du succès reproducteur des colonies ainsi que leur reconstruction démographique. Cependant, les études génétiques ont mis en évidence un fort taux de

consanguinité au sein des colonies, dû à l'isolement et au faible nombre d'individus reproducteurs, ce qui augmente la probabilité de se reproduire avec un individu apparenté et pourrait entraîner de la dépression de consanguinité, pouvant impacter la viabilité des populations.

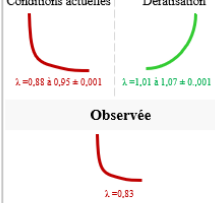


Dans le Chapitre 4, nous avons premièrement étudié l'impact de la dératisation sur la communauté d'oiseaux marins de Tromelin. Cinq espèces d'oiseaux marins ont recolonisé l'île depuis sa dératisation. Nous supposons que l'installation de ces nouvelles espèces est due à de l'attraction inter- et intra-spécifique. Parmi ces populations, celles des sternes blanches, des sternes fuligineuses et des noddis bruns augmentent de manière exponentielle. Les populations de fous masqués et de fous à pieds rouges se reconstruisent de façon remarquable suite à l'éradication des rats, même si elles semblent conserver des traces de l'impact des rats au sein de leur structure d'âge. Nous avons également étudié la réponse démographique des pailles en queue à brins rouge de Nosy Vé. Tout comme les fous de Tromelin, cette population augmente de manière remarquable depuis l'éradication des rats. Ces exemples mettent en lumière l'effet positif des actions d'éradication des prédateurs sur la démographie des oiseaux marins.


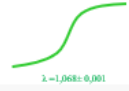


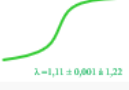












Les résultats obtenus dans ces chapitres sont synthétisés dans le Tableau 9.

Dans cette discussion, nous évoquerons ces cas d'études ainsi que d'autres études menées dans la zone du hotspot de biodiversité de Madagascar afin de caractériser l'état de conservation de ces populations dans la zone, d'identifier et de quantifier l'impact des menaces sur ces populations, et d'évaluer l'efficacité des actions de gestion qui y sont réalisées. Ces informations nous permettront de proposer des actions de conservation pour chacune des populations étudiées dans le cadre de cette thèse.

Cette thèse a également contribué à améliorer les connaissances fondamentales sur la démographie des oiseaux marins tropicaux. Ces données nous permettront de discuter des différences mais aussi des points communs entre leur démographie et celle des oiseaux marins des régions polaires ou tempérées.

Tableau 9 : Récapitulatif des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse. SR signifie succès reproducteur, FIR fréquence individuelle de reproduction, ϕ_i la survie entre la classe d'âge i et $i+1$, λ la croissance annuelle de la population. R regroupe les individus s'étant reproduit au moins une fois et NR les individus jamais observés reproducteurs. RDC correspond à la colonie de Ronds Des Cheverons, RIR à la colonie Rivière des Remparts, PN à la colonie de Piton des Neiges et GB à la colonie de Grand Bénare. K correspond au nombre maximum de couples pouvant se reproduire sur les sites de reproduction. N correspond aux nombres de colonies suivies.

Populations	Menaces (impacts)	Paramètres estimés	Tendance
<p>Chapitre 2</p>  <p>Paille en queue à brins blancs d'Europa</p> <p>EUROPA</p> <p>N = 1</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Chouettes effraies (faible) • Corbeaux pies (modéré) • Rats noirs (fort) 	<ul style="list-style-type: none"> • SR en présence de rats = $0,058 \pm 0,03$ • Taille des populations = 638 – 96 (entre 2009 et 2019) 	<p>Modélisée</p> <p>Conditions actuelles $\lambda = 0,88 \pm 0,95 \pm 0,001$ Dératisation $\lambda = 1,01 \pm 1,07 \pm 0,001$</p>  <p>Observée</p> <p>$\lambda = 0,83$</p>
<p>Chapitre 2</p>  <p>Paille en queue à brins rouges</p> <p>EUROPA</p> <p>N = 1</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Chouettes effraies (faible) • Corbeaux pies (modéré) • Rats noirs (fort) 	<ul style="list-style-type: none"> • SR en présence de rats = $0,081 \pm 0,071$ • SR en l'absence de rat = 0,79 • Taille de la population = 1 766 – 1 027 (entre 2009 et 2019) 	<p>Modélisée</p> <p>Conditions actuelles $\lambda = 0,88 \pm 0,94 \pm 0,001$ Dératisation $\lambda = 1,05 \pm 0,001$</p>  <p>Observée</p> <p>$\lambda = 0,95$</p>
<p>Chapitre 2</p>  <p>Paille en queue à brins blancs</p> <p>POUHOU</p> <p>N = 1</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Rats noirs (inconnu) 	<ul style="list-style-type: none"> • $\phi_{AD} = 0,92 \pm 0,04$ • Taille de la colonie = 126 à 223 adultes • FIR = 1,2 à 1,3 • Age de première reproduction = 3 ans 	<p>Observée</p>  <p>$\lambda = 0,94$</p>
<p>Chapitre 3</p>  <p>Puffin du Pacifique</p> <p>LA REUNION</p> <p>N = 2</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Rats (inconnu) • Chats (fort) 	<ul style="list-style-type: none"> • $SR_{(Cordet)} = 0,66 \pm 0,2$; $SR_{(Stagiaires)} = 0,49 \pm 0,2$ • $\phi_{AD} = 0,78 \pm 0,02$ • Taille des colonies = 69 adultes à Cordet ; 202 adultes à Stagiaires • FIR = 1 • Age de première reproduction = 4 ans 	<p>Modélisée</p> <p>Conditions actuelles $\lambda = 0,95 \pm 0,001$- à Stagiaires ; $\lambda = 0,99 \pm 0,001$ à Cordet Contrôle des chats $\lambda = 1,02 \pm 0,001$- à Stagiaires ; $\lambda = 1,06 \pm 0,001$ à Cordet</p> 
<p>Chapitre 3</p>  <p>Pétrel noir de Bourbon</p> <p>LA REUNION</p> <p>N = 2</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Rats noirs (fort) mais régulés • Pollution lumineuse (modéré) 	<ul style="list-style-type: none"> • Taille des colonies : 32-71 adultes à RDC ; 22 à 57 à RIR • $\phi_{R(RDC)} = 0,93 \pm 0,05$; $\phi_{R(RIR)} = 0,94 \pm 0,04$ à RIR • $\phi_{NR(RDC)} = 0,71 \pm 0,09$; $\phi_{NR(RIR)} = 0,53 \pm 0,12$ à RIR • SR sans action de régulation des rats = 0 à RIR • $SR_{(régulation rats - RDC)} = 0,75 \pm 0,16$; $SR_{(régulation rats - RIR)} = 0,44 \pm 0,20$ 	<p>Modélisée</p> <p>Sans régulation des rats $\lambda = 0,94 \pm 0,001$ à RIR ; $\lambda = 0,93 \pm 0,001$ à RDC Conditions actuelles $\lambda = 1,04 \pm 0,002$ à RIR ; $\lambda = 1,11 \pm 0,002$ à RDC</p> 
<p>Chapitre 3</p>  <p>Pétrel de Barau</p> <p>LA REUNION</p> <p>N = 2</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Rats noirs (faible à modéré) – mais régulés • Chats (fort) – mais régulés • Pollution lumineuse (fort) – mais régulée 	<ul style="list-style-type: none"> • $SR_{PN} = 0,62 \pm 0,10$; $SR_{GB} = 0,58 \pm 0,14$ • $\phi_{AD(GB)} = 0,78 \pm 0,10$; $\phi_{AD(PN)} = 0,83 \pm 0,09$ (mais biais) • FIR = 1 • $\beta_1_{PN} = 0$; $\beta_2_{PN} = 0,04$; $\beta_3_{PN} = 0,07$; $\beta_4_{PN} = 0,33$; $\beta_5_{PN} = 0,52$; $\beta_6_{PN} = 0,63$; $\beta_7_{PN} = 1$ • $\beta_1_{GB} = 0$; $\beta_2_{GB} = 0$; $\beta_3_{GB} = 0,17$; $\beta_4_{GB} = 0,25$ • $\beta_5_{GB} = 0,33$; $\beta_6_{GB} = 0,67$; $\beta_7_{GB} = 1$ 	

Populations	Menaces (impacts)	Paramètres estimés	Tendance
Chapitre 4  Paille en queue à becs rouges NOSY VE N = 1	<ul style="list-style-type: none"> Braconnage (très faible à faible) Eradication des rats noirs mais possible réinvasion 	<ul style="list-style-type: none"> $\Phi_0 = 0,81 \pm 0,06$; $\Phi_1 = 0,86 \pm 0,03$; $\Phi_{21} = 0,90 \pm 0,01$ K = 16 000 couples $\beta_1 = 0,0204$; $\beta_2 = 0,061$; $\beta_3 = 0,551$; $\beta_4 = 1$ FIR = $1,03 \pm 0,12$ 	Modélisée  $\lambda = 1,068 \pm 0,001$ Observée  $\lambda = 1,06$
Chapitre 4  Fou masqué TROMELIN N = 1	<ul style="list-style-type: none"> Souris (très faible) Eradication des rats bruns 	<ul style="list-style-type: none"> $\Phi_0 = 0,85 \pm 0,10$; $\Phi_{1(M)} = 0,94 \pm 0,02$; $\Phi_{1(F)} = 0,96 \pm 0,03$ K = 34 040 [32 344 ; 35 735] couples $\beta_1 = 0$; $\beta_2 = 0,03$; $\beta_3 = 0,06$; $\beta_4 = 0,21$; $\beta_5 = 0,61$; $\beta_6 = 1$ SR = $0,54 \pm 0,23$ 	Modélisée  $\lambda = 1,11 \pm 0,001 \text{ à } 1,22$ Observée  $\lambda = 1,09$
Chapitre 4  Fou à pieds rouges TROMELIN N = 1	<ul style="list-style-type: none"> Souris (non documenté) Eradication des rats bruns 	<ul style="list-style-type: none"> $\Phi_0 = 0,86 \pm 0,06$; $\Phi_1 = 0,90 \pm 0,07$ $\Phi_{21(\text{max})} = 0,90 \pm 0,04$; $\Phi_{21(\text{min})} = 0,91 \pm 0,04$ K = 10 433 [9 002 ; 11 863] couples $\beta_1 = 0$; $\beta_2 = 0$; $\beta_3 = 0,24$; $\beta_4 = 0,49$; $\beta_5 = 0,67$; $\beta_6 = 1$ SR = $0,46 \pm 0,03$ FIR = $1,14 \pm 0,22$ 	Modélisée  $\lambda = 1,06 \pm 0,001 \text{ à } 1,11$ Observée  $\lambda = 1,11$
RECOLONISATION DE TROMELIN			
Populations	Menaces (impacts)	Paramètres estimés	Tendance
Chapitre 4  Sterne blanche	<ul style="list-style-type: none"> Souris (non documenté) 	Taille de la population (2014-2021) = 3 à 353 couples	Observée  $\lambda = 1,98$
Chapitre 4  Noddi brun	<ul style="list-style-type: none"> Souris (non documenté) 	Taille de la population (2015-2022) = 4 à 910 couples	Observée  $\lambda = 2,7$
Chapitre 4  Sterne fuligineuse	<ul style="list-style-type: none"> Souris (non documenté) 	Taille de la population (2016-2022) = 7 à 377 couples	Observée  $\lambda = 1,94$
Chapitre 4  Puffin du Pacifique	<ul style="list-style-type: none"> Souris (non documenté) 	Taille de la population (2018-2020) = 1 à 3 couples	
Chapitre 4  Noddi à bec grêle	<ul style="list-style-type: none"> Souris (non documenté) 	Taille de la population en 2021 = 7 couples	

1. Etat des populations d'oiseaux marins du hotspot de Madagascar et menaces associées

1.1. Des populations menacées par divers facteurs liés à la présence humaine

L'arrivée des Hommes dans les îles du hotspot de Madagascar a largement perturbé les écosystèmes entiers (Thébaud et al 2009). Elle a notamment conduit au déclin de nombreuses populations d'oiseaux marins (Feare 1978; Le Corre 1996; Cheke 2001; Bowler et al. 2002; Feare et al. 2007). Le déclin de ces populations est lié à plusieurs facteurs anthropiques, directs et indirects agissant, parfois en synergie, sur la viabilité des populations d'oiseaux marins.

1.1.1. Impacts du braconnage et du prélèvement d'œufs

Les Hommes ont agi directement sur la survie des oiseaux marins en pratiquant la chasse et la collecte d'œufs, parfois de manière intensive, notamment aux Seychelles, à Madagascar (Ridley and Percy 1958; Feare 1978; Warman and Todd 1984b; Le Corre and Bemanaja 2009; Skerrett 2021). La chasse des oiseaux marins est aujourd'hui de plus en plus réglementée dans le monde, notamment dans la région où la chasse et le prélèvement des oiseaux marins sont interdits dans les territoires français comprenant Mayotte, La Réunion et les îles éparses. Cependant, dans certaines îles, notamment à Madagascar, les oiseaux marins apparaissent comme une ressource alimentaire non négligeable, et leur chasse y est tolérée, sauf sur certaines îles où les coutumes locales interdisent leur dérangement (Le Corre et al. 2022).

1.1.2. Impact de la destruction des habitats & dérangement

En arrivant dans la région, les Hommes ont également détruit des habitats naturels favorables à la reproduction des oiseaux marins pour l'exploitation du guano, notamment sur des îles des Seychelles (Feare 1978) et pour cultiver des plantes utiles à l'économie, telles que les cocotiers sur la Grande Glorieuses, îles éparses (Benson et al 1975). Cette destruction d'habitat a entraîné la désertion de nombreuses colonies, notamment de fous à pieds rouges et de sternes fuligineuses (Feare 1978). Heureusement, les exploitations de guano ont été interdites aux Seychelles dans les années 1970, permettant aux populations

d'oiseaux marins de se réinstaller progressivement (Feare et al 2007). L'arrivée des Hommes a également entraîné l'abandon de certaines colonies à cause du dérangement causé. On suppose par exemple que les Frégate ariel et les Frégate du Pacifique historiquement présentes à Tromelin ont déserté la colonie en raison de l'arrivée des Hommes sur l'île, car ces espèces sont connues pour être très farouches.

1.1.3. Impact de la pollution lumineuse

L'impact de la pollution lumineuse sur les populations d'oiseaux marins de la région a particulièrement été étudié à La Réunion, qui fait partie des îles les plus anthropisées du sud ouest de l'océan Indien tropical. Entre 1996 et 2021, 40 036 oiseaux y ont été retrouvés échoués, désorientés par la lumière artificielle. Ces individus sont majoritairement des puffins tropicaux et des juvéniles de pétrels de Barau (Chevillon et al 2022). Chevillon et al (2022) ont estimé que 3.93% des juvéniles de pétrels de Barau seraient affectés par la pollution lors de leur premier envol. Malheureusement, les données disponibles (Chapitre 3 – partie 2) ne nous ont pas permis de quantifier l'impact de cette menace sur la survie des juvéniles et sur la viabilité des populations.

1.1.4. Impact du changement climatique

L'anthropocène s'accompagne d'un changement climatique remarquable, avec une augmentation des températures globales, une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques majeurs (cyclones, inondations, sécheresses) (IPCC 2023). La démographie des oiseaux marins est étroitement liée aux conditions environnementales naturelles (Weimerskirch 2001 ; chapitre 3 – partie 3). Dans les milieux tropicaux, le changement climatique se traduit par une augmentation de la température de surface de la mer (SST) et une augmentation de la fréquence des cyclones (IPCC 2023). L'impact de l'augmentation de la SST sur la démographie des oiseaux marins n'a jamais été étudié dans la région. Dans les Caraïbes, la survie des adultes de puffins d'Audubon (*Puffinus lherminieri*) est corrélée à l'augmentation de la température de surface de la mer (SST), probablement en raison de l'augmentation de la productivité, favorisant ainsi la survie par un processus "bottom-up" (Precheur et al. 2016). De plus, des SST plus élevées aux Galapagos ont induit un changement de régime alimentaire des fous de Nazca (*Sula granti*), potentiellement lié à la disponibilité en proies, entraînant une diminution de leur succès reproducteur (Tompkins et al 2017). L'augmentation de la SST liée au changement

climatique pourrait ainsi impacter la démographie des oiseaux marins sur le long terme. Les cyclones, associés à des vents violents peuvent induire une diminution du succès reproducteur des oiseaux marins à l'image des pétrels de Barau (Chapitre 3 – partie 3). Aussi, dans la région, la survie des juvéniles de pétrels de l'île ronde (*Pterodroma arminjona*) est négativement corrélée à l'intensité des cyclones dans la région (Nicoll et al. 2017). Dans cette thèse, le succès reproducteur des pétrels de Barau semble être réduit lors de forts épisodes cycloniques, pour des raisons encore à explorer (Chapitre 3 – partie 3). Etant donné que les prédictions climatiques prévoient une augmentation de la fréquence et de l'intensité des cyclones (IPCC 2023), l'impact des cyclones pourrait ainsi avoir des conséquences négatives sur la croissance des populations en augmentant la stochasticité environnementale agissant sur les paramètres touchés. Ceci nécessite des analyses approfondies propre à chaque espèce.

1.1.5. Impact des plantes exotiques

Les plantes exotiques envahissantes peuvent également représenter une menace pour la croissance des populations d'oiseaux marins. Par exemple, le sisal prend de plus en plus de place à Nosy Ve (pour comparaison Cooke et Randriamanindry 1996; Chapitre 4 – partie 3), ce qui nuit à la reproduction des pailles en queue à brins rouges. Ces oiseaux ne peuvent pas se reproduire dans les zones où pousse le sisal, car la plante est très rigide, piquante et forme des buissons très denses (Chapitre 4 – partie 3). À La Réunion, le littoral sud est envahi par de nombreuses espèces végétales exotiques, telles que le faux poivrier (*Schinus terebinthifolius*), le prunier malgache (*Flacourtia indica*) et le filao (*Casuarina equisetifolia*). Les puffins du Pacifique évitent les sols recouverts d'arbustes exotiques bas, rendant ces habitats inadaptés en bloquant l'accès aux nids (Chœur et al., en préparation). Ainsi, les plantes exotiques envahissantes réduisent la capacité des milieux à accueillir ces oiseaux pour leur reproduction (Chapitre 4 – partie 3). Même si elles ne représentent pas une menace directe pour la survie des individus, à long terme, en prenant de plus en plus de place, elles pourraient entraîner la désertion de sites de reproduction.

1.1.6. Impacts des rats et des chats

Les rats et les chats font partie des pires prédateurs des oiseaux marins (Dias et al 2019). Les rats sont présents dans 95% des groupes d'îles du hotspot de Madagascar. Les chats sont présents dans 85% d'entre eux (Russell 2016).

Les prédateurs ont actuellement un impact considérable sur la viabilité des populations d'oiseaux marins de la région (Saunier et al. 2022 ; Chapitre 3 – partie 1). Les rats y réduisent considérablement le succès reproducteur des oiseaux marins, tels que les pailles en queue à brins blancs et à brins rouges d'Europa (Saunier et al. 2022), les pailles en queue à brins blancs d'Aldabra (Fayet et al. 2023), les pailles en queue à brins rouges d'Europa (Saunier et al. 2022) et les pétrels noirs de Bourbon à La Réunion (Chapitre 3 – partie 2). L'impact des rats a entraîné le déclin des pailles en queue d'Europa, des pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé, des pétrels noirs de Bourbon, des fous à pieds rouges et des fous masqués de Tromelin. Il a également entraîné l'extinction locale de plusieurs populations d'oiseaux marins sur Tromelin (Brooke 1981 ; Le Corre 1996 ; Laroulandie et Lefèvre 2014). Leur impact est cependant parfois contrasté. Par exemple, alors que les pailles en queue d'Europa sont très sensibles à la prédation par les rats (Saunier et al. 2022), les populations de fous à pieds rouges, de frégates ariel et de frégates du Pacifique y sont stables (TAAF communication). Ceci peut s'expliquer par le fait que les pailles en queue à brins blancs ont tendance à laisser les petits poussins ou les œufs seuls sans surveillance, pendant plusieurs heures, pendant qu'ils partent s'alimenter (Saunier et al. 2022 ; Fayet et al. 2023). Sans la protection de leurs parents les œufs ou les poussins deviennent des proies faciles pour les rats. Ce manque de comportement « anti-prédateur » est typique des espèces ayant évolué dans des environnements dans des îles isolées, sans prédateurs efficaces (Blumstein and Daniel 2005).

Les chats représentent également une menace significative pour les oiseaux marins, tuant les adultes sur les colonies, réduisant considérablement la survie adulte moyenne, avec des conséquences dévastatrices pour la croissance de la population. Par exemple, la prédation des chats sur les adultes de puffins du Pacifique dans les colonies de reproduction du sud de La Réunion a entraîné une très faible survie des adultes ($0,82 \pm 0,02$; Chapitre 3 – partie 1). Dans la région, les chats ont également entraîné l'abandon de sites de reproduction de sternes fuligineuses à Cosmoledo, aux Seychelles (Rocamora et al. 2003). De plus, lorsque les colonies de pétrels de Barau ont été découvertes, de nombreux cadavres d'oiseaux adultes tués par les chats ont été observés. Depuis 2014, des mesures de contrôle des chats ont été mises en place aux abords et au sein des colonies, mais un nombre indéterminé de chats et de cadavres de pétrels sont toujours observés chaque année, laissant supposer que les chats ont encore un impact sur la survie des adultes.

L'impact des rats et des chats sur la croissance des populations à long terme est largement sous-étudié dans la région mais étant donné l'omniprésence de ces prédateurs, ceux-ci apparaissent comme la menace la plus importante pour les oiseaux marins du sud ouest de l'océan Indien tropical.

1.1.7. La viabilité des populations dépendantes des actions de conservation

Dans la région étudiée, les chats ont été éradiqués avec succès sur 13 îles, et les rats sur 20 (Russell et al. 2016). L'éradication des prédateurs a entraîné la recolonisation de plusieurs îles par les oiseaux marins. Depuis la dératisation, et sans la mise en place d'actions d'attraction sociale ou de translocation, cinq espèces d'oiseaux marins ont recolonisé Tromelin (Saunier et al. 2024, Chapitre 4 – partie 1), deux espèces ont recolonisé l'île du Lys, Archipel des Glorieuses, Iles Eparses (noddi à bec grèle et sterne huppée (*Thalasseus bergii*), TAAF communication), le noddi à bec grèle a recolonisé D'Arros, Seychelles, le paille en queue à brins blancs a recolonisé l'île du nord, Seychelles, la sterne blanche et le fou masqué ont recolonisé la Grande île de l'Atoll de Cosmoledo, Seychelles, et le puffin du Pacifique a recolonisé plusieurs îles dératisées de l'archipel Seychellois (Rocamora and Henriette 2015; Russell et al. 2016). À l'image de Tromelin, la recolonisation est un processus lent (9 ans après la dératisation, Saunier et al. 2024, Chapitre 4 – partie 1). Sa vitesse dépend de facteurs propres au site (éloignement géographique, disponibilité en habitat favorable), mais également de facteurs propres à l'espèce (capacité de dispersion, philopatrie), voire propres à la métapopulation de la région (nombre d'individus dans la région, tendance démographique de la métapopulation) (Buxton et al. 2014; Borrelle et al. 2018 ; Saunier et al. 2024). Ces exemples dans la région étudiée sont marquants. Cependant, un tel processus n'est pas forcément observé dans les tropiques. Par exemple, sur l'île Surprise en Nouvelle-Calédonie, les populations se sont reconstruites, mais aucune espèce n'a recolonisé l'île après sa dératisation (Philippe-Lesaffre et al. 2023). Même si le processus de recolonisation est de plus en plus étudié et compris (exemple Buxton et al. 2014; Borrelle et al. 2018), certains facteurs déterminants semblent encore inconnus.

L'éradication des prédateurs peut également entraîner la reconstruction des populations qui étaient encore présentes à ce moment (Chapitre 4 – parties 2 et 3 sur Tromelin et Nosy Vé). Ce phénomène se manifeste par l'augmentation d'un paramètre démographique précédemment touché par les prédateurs, en l'occurrence le succès reproducteur dans le cas

où les rats ont été éradiqués. Lorsque le succès reproducteur est le paramètre majoritairement touché, la reconstruction démographique se produit grâce à l'auto-recrutement des poussins nés et s'étant envolés grâce à la dératisation. Cela entraîne un délai entre la date d'éradication et la réponse démographique. Ce délai dépend de l'âge de première reproduction des espèces concernées (Brooke et al. 2018; Chapitre 4 – parties 1 et 3). Ainsi, l'intervalle de temps entre l'éradication et le début de la reconstruction est déterminé par ce trait d'histoire de vie. En outre, les prédateurs modifient également la structure d'âge des populations. Sur Tromelin et Nosy Vé, les rats se nourrissaient principalement des œufs et des poussins d'oiseaux, cela a donc créé un déséquilibre dans la structure d'âge, avec une proportion d'adultes supérieure à ce qu'elle devrait être selon la distribution d'âge stable (Lotka 1923). Cette modification de la structure d'âge a probablement induit une croissance transitoire des populations de fous de Tromelin. Ceci suggère que, 15 ans après l'éradication des rats, la structure d'âge des populations n'est pas encore stabilisée et que ces populations gardent encore des traces de l'impact passé des rats dans leur démographie. Nous pouvons supposer que la population de pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé se trouve également dans une dynamique transitoire. Cependant, ceci n'a pas pu être étudié.

Quand l'éradication est impossible, la régulation des prédateurs au sein des colonies d'oiseaux marins peut être efficace pour préserver ces oiseaux, mais elle doit être effectuée de manière très régulière. La régulation des rats sur certaines îles des Seychelles, par exemple, a entraîné la recolonisation des puffins du Pacifique (Rocamora et Henriette 2015). Cependant, ce phénomène est rare et n'a, à notre connaissance, pas été observé ailleurs dans les tropiques. La régulation des prédateurs est plutôt susceptible d'entraîner la reconstruction des populations d'oiseaux déjà présentes en améliorant les paramètres démographiques touchés par la prédation et en boostant leur croissance de manière intrinsèque. Par exemple, le succès reproducteur des pétrels noirs, avant la mise en place d'actions de contrôle des rats, était égal à zéro en raison de la prédation par ces rongeurs (Chapitre 3 – partie 2). Dès le début de la mise en place du contrôle des rats (pièges létaux et empoisonnement), le succès reproducteur des deux colonies a augmenté pour atteindre 0.75 ± 0.16 dans la colonie de Rond Des Chevrons et 0.44 ± 0.20 dans la colonie de la Rivière des Remparts, permettant leur reconstruction démographique. De même, au vu des succès reproducteurs, relativement bons, observés sur les colonies de pétrels de Barau (0.62 ± 0.10 au Piton des Neiges et 0.58

± 0.14), nous supposons que le contrôle des rats y est plutôt efficace ou que la prédation par les rats y est naturellement faible du fait de la faible densité de rongeurs observée sur ces colonies. Malheureusement, nous ne pouvons pas attester de l'efficacité du contrôle des chats sur les colonies de pétrels de Barau du fait du manque de données disponibles. Le contrôle des rats sur les colonies de pétrels noirs de Bourbon est réalisé toute l'année, y compris en dehors de la saison de reproduction des pétrels, ce qui permet de maintenir la population de rats au plus bas. Les effets positifs de la régulation des prédateurs sont dus au fait que les actions sont réalisées de façon continue et rigoureuse, contrairement aux mesures de régulation des prédateurs sur les colonies de puffins du Pacifique en zone littorale, qui sont trop sporadiques pour avoir un effet durable sur la démographie des oiseaux.

2. Démographie des oiseaux marins tropicaux

Les paramètres démographiques de neuf populations de sept espèces d'oiseaux marins du sud-ouest de l'océan Indien tropical, dont une divisée en deux sous-espèces, ont été estimés dans cette étude.

Nous avons estimé de manière fiable la survie des adultes pour six d'entre elles, à savoir les pailles en queue à brins blancs sur Pouhou (Chapitre 2 - partie 2), les puffins du Pacifique et les pétrels noirs de Bourbon à La Réunion (Chapitre 3 - parties 1 et 2), les fous masqués et les fous à pieds rouges sur Tromelin (Chapitre 4 - partie 2), ainsi que les pailles en queue à brins rouges sur Nosy Ve (Chapitre 4 - partie 3). Ces estimations de survie varient de 0.78 ± 0.02 (pour les puffins du Pacifique; Chapitre 2 - partie 1) à 0.96 ± 0.03 (pour les femelles de fous masqués; Chapitre 4 - partie 2).

Les contraintes environnementales varient d'une région à l'autre. Les régions tropicales connaissent une saisonnalité moins prononcée que les régions tempérées et polaires. De plus, elles sont exposées aux cyclones, et la disponibilité des ressources alimentaires y est généralement moindre. Selon Weimerskirch (2001), la démographie des oiseaux marins dépend, au moins en partie, des contraintes environnementales auxquelles les populations font face. Nous avons donc voulu comparer 255 estimations de survies d'adultes d'oiseaux marins selon les ordres et leurs régions de reproduction en émettant l'hypothèse selon

laquelle ce paramètre varie selon les region. Les résultats indiquent que la survie des adultes ne varient pas selon les regions (tests de Kruskal-Wallis, p-value > 0.05 ; Figure 55).

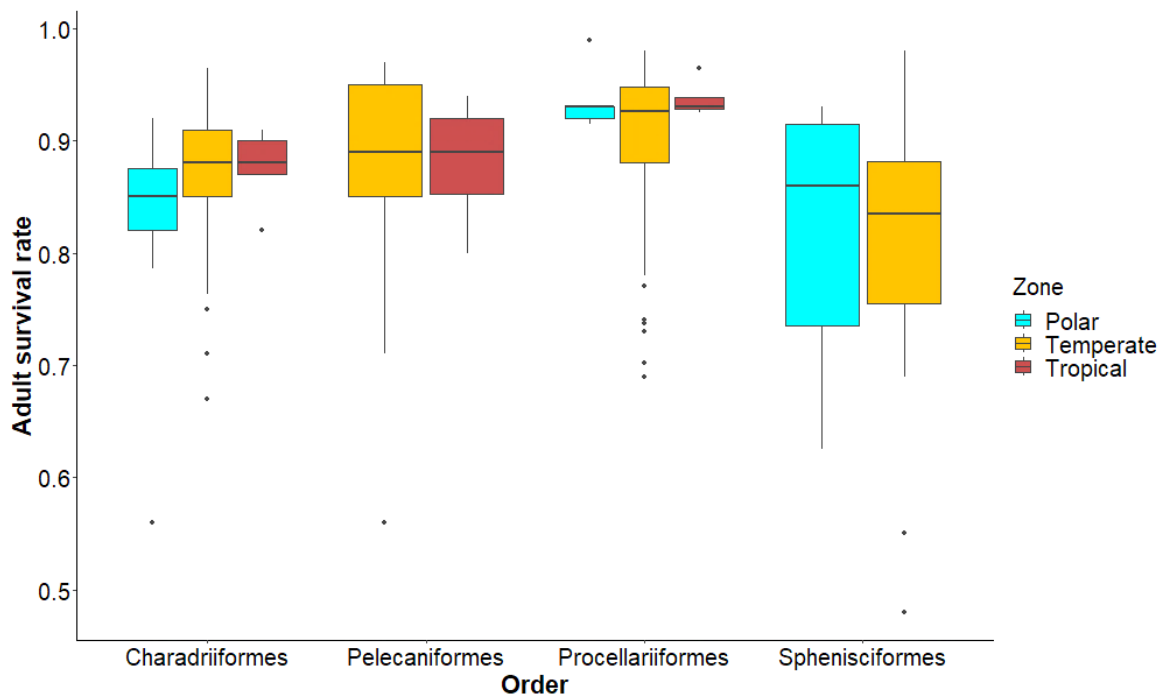


Figure 55 : Survies des adultes d’oiseaux marins estimées depuis 1980 selon les ordres et les régions. Réalisé à l’aide des 235 estimations de survie adultes en Annexe 22.

Les individus peuvent commencer à se reproduire à un âge précoce en milieu tropical, comme le montrent les pailles en queue à brins rouges, les fous à pieds rouges et les fous masqués, qui commencent à se reproduire dès l’âge de 2 ans (Doherty et al. 2004; Cubaynes et al. 2011 ; Chapitre 4 - parties 2). Les pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé peuvent même se reproduire à l’âge de un an (Chapitre 4 – partie 3). Cependant, cette précocité n’est pas une généralité, et, comme dans les autres régions, l’âge de première reproduction varie considérablement selon les espèces. Par exemple, en région tropicale, l’albatros des Galapagos (*Phoebastri irrorata*) ne se reproduit pour la première fois qu’à l’âge de 8 ans (Awkerman et al. 2007). En région tempérée à polaire, les pétrels de Magenta (*Pterodroma magentae*) peuvent commencer à se reproduire dès l’âge de 3 ans sur l’île Chatham en Nouvelle-Zélande, (Imber et al. 2005). Quant au pétrel à tête blanche (*Pterodroma lessoni*), il commence à se reproduire pour la première fois à l’âge de 8.7 ± 2.6 ans à Kerguelen (Barbraud et al. 2023). Aussi, la productivité des couples varie considérablement d’un site à

l'autre en raison de la présence de prédateurs, de compétiteurs ou de la disponibilité des ressources alimentaires. Ce paramètre démographique, très labile, est donc difficile à comparer au sein des ordres et/ou entre les régions.

La durée des cycles de reproduction en milieu tropical varie d'une espèce à l'autre. La majorité des espèces semblent se reproduire tous les 12 mois. Cependant, d'autres ont un cycle de reproduction plus court. Les pailles en queue à brins blancs, par exemple, se reproduisent tous les 9 à 10 mois dans les trois sites où ce paramètre a été estimé (à Aride, Seychelles, Catry et al. 2009 ; à Cousin, Seychelles, Phillips 1987; à Pouhou, Mayotte, Chapitre 2, partie 1). Ce cycle de reproduction peut également présenter des variations entre les populations. Par exemple, les sternes fuligineuses ont un cycle de reproduction de 9,6 mois sur l'île d'Ascension (Hughes 2013) et de 8,6 mois à Michaelmas Cay, en Australie (King et al. 1992). Les pailles en queue à brins rouges de l'atoll de Jonhston ont un cycle de reproduction annuel (Doherty et al 2004), tandis qu'il dure 11,04 mois sur Nosy Vé (Chapitre 4 – partie 3). La durée du cycle de reproduction des fous à pieds rouges est plus variable, car ils peuvent se reproduire tous les 9 mois, mais peuvent également sauter une saison de reproduction lorsque les conditions environnementales ne sont pas suffisamment favorables (Chapitre 4 – partie 2, Cubaynes et al 2011). À notre connaissance, aucun oiseau marin tropical ne se reproduit constamment de manière bisannuelle, tout comme aucun oiseau marin non tropical ne possède un cycle de reproduction inférieur à 12 mois. Les populations de pailles en queue à brins rouges de Nosy Vé, de pailles en queue à brins blancs, et de fous à pieds rouges ici étudiés présentent cycle de reproduction inférieur à un an ainsi qu'une saisonnalité peu marquée (Catry et al 2009 ; Chapitre 2 – partie 2 ; Chapitre 4 – parties 2 et 3). Cette saisonnalité peu marquée peut résulter du fait que, dans les zones tropicales, les conditions environnementales, en particulier celles qui influent sur la disponibilité en ressources alimentaires, varient moins au cours d'une année que dans les zones tempérées et polaires, qui connaissent une saisonnalité très marquée. Cette hypothèse nécessiterait des analyses focalisées sur l'étude de leur habitat à l'aide de SDM (Species Distribution Model ; Elith and Leathwick 2009) afin de comparer les habitats d'alimentation à des périodes différentes et de comprendre les raisons expliquant cette phénologie finalement particulière pour les oiseaux marins. Les cycles individuels courts et la désynchronisation des colonies de reproduction qui en découle parfois semble donc être une caractéristique des populations d'oiseaux marins tropicaux.

Ces comparaisons doivent être cependant nuancées en raison de la faible quantité de données disponibles en milieu tropical. Il est essentiel d'approfondir cette étude pour mieux comprendre la réponse démographique des oiseaux marins aux contraintes environnementales liées à leur région de reproduction. De plus, les paramètres démographiques comparés ici résultent de l'interaction entre les histoires de vie des espèces et l'influence des pressions anthropiques directes et indirectement provoquée par l'Homme, en particulier les invasions biologiques. Ils ne reflètent donc pas nécessairement les stratégies démographiques naturelles des populations.

3. Perspectives de recherche

Les oiseaux marins tropicaux représentent un domaine de recherche finalement peu exploré, caractérisé par un manque significatif de connaissances. Afin de combler ce manque, les sites abritant des populations d'oiseaux marins en bon état écologique (ici sur Tromelin et Nosy Vé) pourraient être considérés comme des laboratoires à ciel ouvert, offrant des opportunités uniques pour comprendre leur démographie mais également leur comportement alimentaire, leur phénologie et d'autres aspects de leur écologie. L'absence de prédateurs naturels et le faible niveau de perturbation humaine dans ces zones permettent d'étudier les oiseaux marins tropicaux avec un minimum d'interférence, offrant ainsi des perspectives précieuses pour la recherche.

Il est cependant crucial de trouver un équilibre entre la recherche et le dérangement des populations afin d'éviter de perturber excessivement ces populations. Trop de dérangement peut entraîner une alteration de l'habitat de reproduction (piétinement des nids) ou des dérives comportementales (abandons des nids pendant la reproduction, changement de sites), compromettant ainsi la fiabilité des données collectées et pouvant avoir des répercussions négatives sur la viabilité des populations étudiées. Par conséquent, il est impératif de développer des méthodes de recherche qui minimisent le dérangement tout en permettant d'acquérir des connaissances précieuses sur ces espèces. Cela peut impliquer l'utilisation de techniques non invasives, telles que l'observation à distance, ou l'utilisation de drones afin de suivre les effectifs des populations. Ceci pourrait être développé sur Tromelin, où la majorité des espèces, excepté les puffins du Pacifique, se reproduisent sur le sol ou sur la végétation. Cependant, les drones et les observations à distance permettent

uniquement d'estimer les effectifs des populations au cours du temps. Les paramètres démographiques restent impossible à estimer sans baguage et contrôle des individus ou prospection des nids.

4. Perspectives de gestion

Chacune des populations étudiées présente un statut de conservation unique, ce qui se traduit par des approches de gestion spécifiques. Dans le tableau 11, nous fournissons des propositions de gestion et leur priorité, à titre indicatif. Cette priorité est déterminée en fonction du statut de conservation de l'espèce et de l'intensité des menaces qui pèsent sur elle. Il est important de noter que ces propositions ne prennent pas en compte les contraintes logistiques potentielles qui pourraient se présenter lors de la mise en œuvre hypothétique de ces actions.

Pour chacune des populations soumies à l'impact des prédateurs introduits, il est évident que la meilleure solution en matière de conservation serait d'éradiquer ces prédateurs de l'île où elles se reproduisent. La dératisation de Pouhou et des îles situées à moins de 2km de distance, afin d'éviter une nouvelle recolonisation, apparait comme une solution appropriée car l'île n'est pas habitée et est relativement petite, ce qui limite les coûts et les contraintes sociales.

Sur Europa, la régulation autour des nids pourrait constituer une « solution d'attente » en attendant la mise en place de mesures de dératisation. Bien que la logistique soit actuellement contraignante, notamment en raison de la présence de la large mangrove, les avancées technologiques telles que l'utilisation de drones pour épandre les raticides et l'amélioration des connaissances sur la dératisation dans les zones de mangrove laissent entrevoir la possibilité d'une dératisation future. D'ici là, la régulation des rats autour d'un maximum de nids permettrait de maximiser, autant que possible, le succès reproducteur afin d'éviter un déclin trop fort des populations car cela pourrait entraîner un seuil critique en deçà duquel la population ne pourrait plus se reconstruire, même une fois l'île dératisée. Ceci pourrait être du par exemple à une augmentation de la fréquence des appariements consanguins, la dérive génétique ou la diminution de la probabilité de se trouver un partenaire (effet Allee; Stephens et al. 1999; Chapitre 3 - partie 2).

À La Réunion, la situation est complexe en raison de la présence humaines favorisant la présence de rats (introduits involontairement via les bateaux par exemple) et les chats (parfois abandonnés en nature). L'éradication totale d'une zone définie y est impossible car les chats et les rats peuvent recoloniser le milieu rapidement (Chœur et al. 2022). Cependant, la méthode des exclos émerge comme une solution prometteuse, comme suggéré par Chœur (2021) et dans le chapitre 3-partie 1. L'utilisation d'exclos combinée à la lutte contre les espèces envahissantes (animales et végétales) sur le littoral sud de La Réunion serait bénéfique pour de nombreuses espèces, telles que le gecko vert de Manapany (*Phelsuma inexpectata*), endémique et classé en danger critique d'extinction, la végétation indigène, les puffins du Pacifique très menacés par les chats, ainsi que les pailles en queue à brins blancs, emblématiques à La Réunion, peu étudiés, présents en grand nombre dans la zone de Grande Anse et exprimant un succès reproducteur plutôt faible dans ce site. Cependant, la mise en place de ces mesures nécessite des études approfondies, une étude de faisabilité et une acceptation sociale, notamment des pêcheurs fréquentant la zone, ainsi qu'une acceptation légale pour l'utilisation des terres.

Tableau 10 : Menaces et priorités de gestion des populations d'oiseaux marins étudiées dans le cadre de cette thèse

Espèce	Statut biogéographique	Statut IUCN	Site	Menace(s)	Action(s) de gestion réalisée(s)	Action(s) de gestion proposée(s)	Objectif(s) visé(s) pour les populations d'oiseaux marins	Priorité
Paille en queue à brins blancs d'Europa	Endémique	CR	Europa	Rats	Aucune	Contrôle des rats autour des nids jusqu'à possibilité d'éradication	Limiter le déclin	Très élevée
				Corbeaux pies	Aucune	Contrôle des corbeaux pies	Limiter le déclin	Elevée
				Chouettes effraies	Aucune	Aucune		
Paille en queue à brins rouges	Indigène	LC	Europa	Rats	Aucune	Contrôle des rats autour des nids jusqu'à possibilité d'éradication	Limiter le déclin	Elevée
				Corbeaux pies	Aucune	Contrôle des corbeaux pies	Limiter le déclin	Elevée
				Chouettes effraies	Aucune	Aucune		
Paille en queue à brins blancs	Indigène	LC	Mayotte		Dératisation mais échec	Dératisation de tous les îlots d'Hajangoua	Reconstruction démographique / refuge pour les oiseaux marins	Elevée
Puffin du Pacifique	Indigène	LC	La Réunion	Chats et rats		Régulation des chats et des rats aux abords et dans les colonies et sensibilisation à la gestion des déchets à Grande Anse, exclos		Elevée
Pétrel noir de Bourbon	Endémique	CR	La Réunion	Rats	Contrôle des chats et des rats aux abords et au sein des colonies	Maintien des actions déjà réalisées (régulation des prédateurs)	Reconstruction démographique	Très élevée

Pétrel de Barau	Endémique	EN	La Réunion	Chats et rats	Contrôle des chats et des rats aux abords et au sein des colonies	Maintien des actions déjà réalisées (régulation des prédateurs)	Reconstruction démographique	Elevée
Paille en queue à brins rouges	Indigène	LC	Nosy Ve	Nouvelle introduction des rats	Dératisation	Eradication du sizal, éradication rapide des rats	Maintien de la reconstruction et augmentation de la surface d'habitat favorable	Modérée & élevée
Fou masqué	Indigène	LC	Tromelin	Souris	Dératisation	Eradication des souris (en cours)	Maintien de la reconstruction	Faible
Fou à pieds rouges	Indigène	LC	Tromelin		Dératisation	Eradication des souris (en cours)	Maintien de la reconstruction	Faible

5. Conclusion générale

Les objectifs de cette thèse étaient d'améliorer les connaissances sur la démographie des oiseaux marins tropicaux, d'identifier les menaces, d'étudier leur impact sur la viabilité des populations de l'ouest de l'océan Indien tropical, et d'évaluer l'efficacité des actions de gestion entreprises. Les études de la démographie des populations d'oiseaux marins en présence de prédateurs introduits (chats et rats) ont démontré les effets dramatiques qu'ils peuvent avoir sur la viabilité des populations. En parallèle, les analyses démographiques effectuées pour les populations d'oiseaux marins où les prédateurs ont été éradiqués, ou sont régulièrement contrôlés, ont permis de comprendre les mécanismes sous-jacents contribuant à la reconstruction démographique des populations voire des communautés d'oiseaux marins. En synergie, ces deux objectifs permettent d'appuyer la nécessité de mettre en place des actions régulières de contrôle des prédateurs dans les îles anthropisées (La Réunion), et de dératiser totalement les îles non (ou peu) anthropisées (Europa et Pouhou) afin d'éviter l'extinction locale des populations aujourd'hui menacées. Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse représentent une contribution significative à l'amélioration des connaissances sur la démographie des oiseaux marins tropicaux, puisque les paramètres démographiques de sept espèces ont été estimés ici. Des analyses plus détaillées sur la comparaison entre la démographie des oiseaux marins tropicaux et tempérés à polaires, couplés à des études de l'écologie en mer sont à effectuer afin de mieux comprendre la phénologie parfois remarquable des oiseaux marins tropicaux et leur stratégie d'adaptation dans un milieu contraint par des cyclones fréquents et des ressources alimentaires moins riches et prévisible.

Annexe 22 : Estimations des survies des adultes d'oiseaux marins publiées entre 1980 et 2023

Espèce	Ordre	Site	Zone	Survie adulte	Source
<i>Aethia pusilla</i>	Charadriiformes	Aleutian islands, Alaska	Temperate	0.87	(Jones et al. 2002)
<i>Aethia pusilla</i>	Charadriiformes	Buldir, Aleutian islands, Alaska	Temperate	0.853	(Major et al. 2006)
<i>Aethia pusilla</i>	Charadriiformes	Kasatochi, Aleutian islands, Alaska	Temperate	0.893	(Major et al. 2006)
<i>Aethia pusilla</i>	Charadriiformes	Kiska, Aleutian islands, Alaska	Temperate	0.88	(Major et al. 2006)
<i>Aethia pusilla</i>	Charadriiformes	St Paul, Alaska	Temperate	0.75	(Jones 1992)
<i>Aptenodytes forsteri</i>	Sphenisciformes	Pointe Géologie Archipelago	Polar	0.91	(Abadi et al. 2017)
<i>Aptenodytes forsteri</i>	Sphenisciformes	Adelie	Polar	0.77	(Barbraud and Weimerskirch 2001)
<i>Aptenodytes forsteri</i>	Sphenisciformes	Adelie	Polar	0.93	(Jenouvrier et al. 2012)
<i>Aptenodytes forsteri</i>	Sphenisciformes	Adelie	Polar	0.96	(Jenouvrier et al. 2012)
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	Sphenisciformes	Crozet island	Temperate	0.89	(Le Bohec et al. 2008)
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	Sphenisciformes	Crozet island	Temperate	0.93	(Weimerskirch et al. 1992)
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	Sphenisciformes	South Georgia	Temperate	0.98	(Olsson and Van Der Jeugd 2002)
<i>Ardenna pacifica</i>	Procellariiformes	Réunoin Island	Tropical	0.78	phd M. Saunier
<i>Brachyramphus marmoratus</i>	Charadriiformes	California	Temperate	0.85	(Peery 2007)
<i>Brachyramphus marmoratus</i>	Charadriiformes	British Columbia	Temperate	0.85	(Beissinger 1995)
<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	Selvagem Grande, Portugal	Temperate	0.94	(Mougin et al. 2002)
<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	Selvagem Grande, Portugal	Temperate	0.85	(Mougin et al. 2002)
<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	Selvagem Grande, Portugal	Temperate	0.96	(Mougin et al. 1993)
<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	Selvagem Grande, Portugal	Temperate	0.92	(Mougin et al. 2000)
<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	Selvagem Grande, Portugal	Temperate	0.933	(Mougin et al. 2000)
<i>Catharacta maccormicki</i>	Charadriiformes	Bonaparte pointe, Anvers island, Antarctica	Temperate	0.95	(Pietz and Parmelee 1994)
<i>Catharacta maccormicki</i>	Charadriiformes	Cape Crozier, Ross island	Temperate	0.89	(Ainley et al. 1990)
<i>Catharacta skua</i>	Charadriiformes	Shetland islands, antarctica	Temperate	0.87	(Catry et al. 1998)
<i>Catharacta skua</i>	Charadriiformes	Shetland islands, antarctica	Temperate	0.89	(Ratcliffe et al. 2002)
<i>Cephus grylle</i>	Charadriiformes	Shetland	Temperate	0.94	(Ewins 1988)
<i>Cephus grylle</i>	Charadriiformes	Breiðaförður	Temperate	0.87	(Frederiksen and Petersen 1999)
<i>Cerorhinca monocerata</i>	Charadriiformes	British Columbia	Temperate	0.829	(Bertram 2000)
<i>Chlidonias niger</i>	Charadriiformes	Netherland	Temperate	0.85	(Van Der Winden and Van Horsen 2008)
<i>Phalacrocarax penicillatus</i>	Pelecaniformes	South Farallon island	Temperate	0.77	(Nur and Sydeman 1999)
<i>Phalacrocarax penicillatus</i>	Pelecaniformes	South Farallon island	Temperate	0.71	(Nur and Sydeman 1999)
<i>Daption capense</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.94	(Sagar et al. 1996)
<i>Diomedea amsterdamensis</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.96	(Weimerskirch et al. 1997)

<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	Macquarie island	Temperate	0.97	(De La Mare and Kerry 1994)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	Macquarie island	Temperate	0.87	(De La Mare and Kerry 1994)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	South Georgia	Temperate	0.92	(Croxall et al. 1999)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	Auckland islands	Temperate	0.97	(Walker and Elliott 2002)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	Marion island	Temperate	0.94	(Nel et al. 2003)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.922	(Moloney et al. 1994)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.92	(Weimerskirch and Jouventin 1987)
<i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	South Georgia	Temperate	0.94	(Croxall et al. 1990)
<i>Diomedea dabbenena</i>	Procellariiformes	Gough island	Temperate	0.926	(Cuthbert et al. 2003)
<i>Diomedea dabbenena</i>	Procellariiformes	Gough island	Temperate	0.91	(Wanless et al. 2007)
<i>Diomedea dabbenena</i>	Procellariiformes	Gough island	Temperate	0.95	(Oppel et al. 2022)
<i>Diomedea epomophora</i>	Procellariiformes	Taiaroa head, New Zealand	Temperate	0.95	(Robertson 1993)
<i>Diomedea sanfordi</i>	Procellariiformes	Taiaroa head, New Zealand	Temperate	0.95	(Richard et al. 2015)
<i>Diomedea sanfordi</i>	Procellariiformes	Taiaroa head, New Zealand	Temperate	0.98	(Richard et al. 2015)
<i>Diomedea antipodensis</i>	Procellariiformes	Antipodes island	Temperate	0.96	(Elliott and Walker 2005)
<i>Diomedea antipodensis</i>	Procellariiformes	Antipodes island	Temperate	0.96	(Elliott and Walker 2020)
<i>Diomedea antipodensis</i>	Procellariiformes	Antipodes island	Temperate	0.96	(Parker et al. 2023)
<i>Diomedea antipodensis</i>	Procellariiformes	Antipodes island	Temperate	0.88	(Walker et al. 2023)
<i>Diomedea antipodensis</i>	Procellariiformes	Antipodes island	Temperate	0.84	(Walker et al. 2023)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Sphenisciformes	Falkland islands, New Zealand	Temperate	0.90	(Dehnhardt et al. 2013)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Sphenisciformes	St Paul et Amsterdam	Temperate	0.84	(Guinard et al. 1998)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Sphenisciformes	St Paul et Amsterdam	Temperate	0.84	(Guinard et al. 1998)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Sphenisciformes	Franklin bay, Argentina	Temperate	0.8	(Raya Rey et al. 2007)
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Sphenisciformes	South Georgia	Temperate	0.77	(Croxall and Davis 1999)
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Sphenisciformes	South Georgia	Temperate	0.89	(Horswill et al. 2018)
<i>Eudyptes moseleyi</i>	Sphenisciformes	St Paul et Amsterdam	Temperate	0.84	(Guinard et al. 1998)
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	Sphenisciformes	South westland, South island	Temperate	0.89	(Otley et al. 2017)
<i>Eudyptes schlegeli</i>	Sphenisciformes	Macquarie island	Temperate	0.715	(Hindell et al. 1996)
<i>Eudyptula minor</i>	Sphenisciformes	Phillip island	Temperate	0.75	(Dann 1991)
<i>Eudyptula minor</i>	Sphenisciformes	Phillip island	Temperate	0.73	(Dann and Cullen 1990)
<i>Eudyptula minor</i>	Sphenisciformes	Phillip island, Australia	Temperate	0.83	(Sidhu et al. 2007)
<i>Fregata magnificiens</i>	Pelecaniformes	Isla Isabel, Mexico	Tropical	0.84	(González and De La Cueva 2007)
<i>Fulmarus glacialis</i>	Procellariiformes	Eynhallow, Scotland	Temperate	0.96	(Orzack et al. 2011)
<i>Fulmarus glacialis</i>	Procellariiformes	Eynhallow, Scotland	Temperate	0.97	(Orzack et al. 2011)
<i>Fulmarus glacialis</i>	Procellariiformes	Eynhallow, Scotland	Temperate	0.9355	(Grosbois and Thompson 2005)

<i>Fulmarus glacialis</i>	Procellariiformes	Eynhallow, Scotland	Temperate	0.87	(Grosbois and Thompson 2005)
<i>Halobaena caerulea</i>	Procellariiformes	Kerguelen	Temperate	0.86	(Bergès et al. 2019)
<i>Hydroprogne caspia</i>	Charadriiformes	California	Temperate	0.89	(Gill and Mewaldt 1983)
<i>Larus californicus</i>	Charadriiformes	Bamforth Lake, Albany Country	Temperate	0.88	(Pugesek et al. 1995)
<i>Larus dominicus</i>	Charadriiformes	Lambert's bay, South africa	Temperate	0.84	(Altwegg et al. 2007)
<i>Larus fuscus</i>	Charadriiformes	Bristol, England	Temperate	0.765	(Rock and Vaughan 2013)
<i>Larus fuscus</i>	Charadriiformes	Kelderhuispolder, Texel, Netherlands	Temperate	0.91	(Camphuysen and Gronert 2012)
<i>Larus fuscus</i>	Charadriiformes	Isle of May, Scotland	Temperate	0.91	(Wanless et al. 1996)
<i>Larus glaucescens</i>	Charadriiformes	Protection island, Washington	Temperate	0.85	(Reid 1988)
<i>Larus glaucescens</i>	Charadriiformes	Protection island, Washington	Temperate	0.79	(Reid 1987)
<i>Larus glaucoide thayeri</i>	Charadriiformes	Nunavut	Temperate	0.81	(Allard et al. 2010)
<i>Larus hyperboreus</i>	Charadriiformes	Nunavut	Temperate	0.84	(Gaston et al. 2009)
<i>Larus hyperboreus</i>	Charadriiformes	Nunavut	Temperate	0.86	(Allard et al. 2010)
<i>Larus melanocephalus</i>	Charadriiformes	Belgium/Netherland	Temperate	0.84	(Marvelde et al. 2009)
<i>Larus ridibundus</i>	Charadriiformes	La Ronze, Craintilleux, France	Temperate	0.9	(Prévot-Julliard et al. 1998)
<i>Larus scopulinus</i>	Charadriiformes	Kaikoura, New Zealand	Temperate	0.87	(Mills et al. 2018)
<i>Larus scopulinus</i>	Charadriiformes	Kaikoura, New Zealand	Temperate	0.81	(Mills et al. 2018)
<i>Macronectes giganteus</i>	Procellariiformes	South Georgia	Temperate	0.92	(Gianuca et al. 2019)
<i>Macronectes halli</i>	Procellariiformes	South Georgia	Temperate	0.91	(Gianuca et al. 2019)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Brittany, France	Temperate	0.97	(Warwick-Evans et al. 2016)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Brittany, France	Temperate	0.95	(Warwick-Evans et al. 2016)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Rouzie island, France	Temperate	0.93	Gremillet et al 2020
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Rouzie island, France	Temperate	0.56	(Grémillet et al. 2020)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Grassholm, UK	Temperate	0.88	(Deakin et al. 2019)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Grassholm, UK	Temperate	0.95	(Deakin et al. 2019)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Birtain and Ireland	Temperate	0.92	(Wanless et al. 2006)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Bass Rock, UK	Temperate	0.95	(Deakin et al. 2019)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Bass Rock, UK	Temperate	0.96	(Deakin et al. 2019)
<i>Morus bassanus</i>	Pelecaniformes	Bass Rock, UK	Temperate	0.916	(Wanless et al. 2006)
<i>Morus capensis</i>	Pelecaniformes	Malgas island, South Africa	Temperate	0.89	(Altwegg et al. 2008)
<i>Morus capensis</i>	Pelecaniformes	Malgas island, South Africa	Temperate	0.89	(Altwegg et al. 2008)
<i>Morus capensis</i>	Pelecaniformes	Lambert's Bay, South Africa	Temperate	0.890	(Altwegg et al. 2008)
<i>Morus capensis</i>	Pelecaniformes	Lambert's Bay, South Africa	Temperate	0.88	(Altwegg et al. 2008)
<i>Morus serrator</i>	Pelecaniformes	South of Australia	Temperate	0.97	(Bunce et al. 2002)
<i>Nannopterum harrisi</i>	Pelecaniformes	Galapagos, Ecuador	Tropical	0.89	(Tindle et al. 2013)

<i>Nannopterum harrisi</i>	Pelecaniformes	Galapagos, Ecuador	Tropical	0.93	(Tindle et al. 2013)
<i>Nannopterum harrisi</i>	Pelecaniformes	Galapagos, Ecuador	Tropical	0.89	(Valle 1995)
<i>Nannopterum harrisi</i>	Pelecaniformes	Galapagos, Ecuador	Tropical	0.94	(Valle 1995)
<i>Onychoprion fuscatus</i>	Charadriiformes	Bird islands, Seychelles	Tropical	0.91	(Feare and Doherty 2004)
<i>Pagodroma nivea</i>	Procellariiformes	Adelie	Polar	0.93	(Chastel et al. 1993)
<i>Pagodroma nivea</i>	Procellariiformes	Adelie	Polar	0.92	(Barbraud et al. 2000)
<i>Pagodroma nivea</i>	Procellariiformes	Adelie	Polar	0.99	(Barbraud et al. 2000)
<i>Pagophila eburnea</i>	Charadriiformes	Nunavut	Temperate	0.86	(Stenhouse et al. 2004)
<i>Pelecanus crispus</i>	Pelecaniformes	Amvrakikos, Greece	Temperate	0.95	(Doxa et al. 2010)
<i>Pelecanus onocrotalus</i>	Pelecaniformes	Colorado	Temperate	0.73	(Ryder 1981)
<i>Phaethon aethereus</i>	Pelecaniformes	Albrolhos, Brazil	Tropical	0.93	(Sarmiento et al 2014)
<i>Phaethon lepturus</i>	Pelecaniformes	Aride island, Seychelles	Tropical	0.81	(Catry et al 2009)
<i>Phaethon lepturus</i>	Pelecaniformes		Tropical	0.92	phd SAUNIER
<i>Phaethon rubricauda</i>	Pelecaniformes	Jonhston atoll	Tropical	0.92	(Doherty et al 2004)
<i>Phaethon rubricauda</i>	Pelecaniformes	Jonhston atoll	Tropical	0.86	(Schreiber et al 2004)
<i>Phaethon rubricauda</i>	Pelecaniformes		Tropical	0.9	phd M. Saunier
<i>Phalacrocorax bransfieldensis</i>	Pelecaniformes	South orkneys	Temperate	0.73	Shaw 1984
<i>Phalacrocorax carbo</i>	Pelecaniformes	Baltic north	Temperate	0.89	(Frederiksen et al. 2001)
<i>Phalacrocorax carbo</i>	Pelecaniformes	Vorso, Denmark	Temperate	0.9	(Hénaux et al. 2007)
<i>Phalacrocorax carbo</i>	Pelecaniformes	Vorso, Denmark	Temperate	0.88	(Frederiksen and Bregnballe 2000)
<i>Phalacrocorax neglectus</i>	Pelecaniformes	Namibia	Tropical	0.80	(Crawford et Shelton 1981)
<i>Phoebastria irrorata</i>	Procellariiformes	Galapagos, Ecuador	Tropical	0.925	(Anderson et al. 2008)
<i>Phoebtria fusca</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.96	(Jouventin and Weimerskirch 1984)
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.90	(Barbraud et al. 2008)
<i>Procellaria conspicillata</i>	Procellariiformes	Grassholm, UK	Temperate	0.84	(Ryan and Moloney 2000)
<i>Procellaria conspicillata</i>	Procellariiformes	Grassholm, UK	Temperate	0.821	(Ryan and Moloney 2000)
<i>Procellaria parkinsoni</i>	Procellariiformes	Great barrier island	Temperate	0.88	(Hunter et al. 2001)
<i>Procellaria parkinsoni</i>	Procellariiformes	Hauturu et Aotea, New Zealand	Temperate	0.87	(Imber et al. 2003)
<i>Procellaria parkinsoni</i>	Procellariiformes	Hauturu et Aotea, New Zealand	Temperate	0.87	(Imber et al. 2003)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.96	(Waugh et al. 2006)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.73	(Waugh et al. 2006)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.95	(Waugh et al. 2015)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.93	(Waugh et al. 2015)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.95	(Waugh et al. 2015)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.92	(Waugh et al. 2015)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.93	(Waugh et al. 2015)

<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.74	(Waugh et al. 2015)
<i>Procellaria westlandica</i>	Procellariiformes	Punakaiki, New Zealand	Temperate	0.93	(Waugh et al. 2015)
<i>Pseudobulweria aterrima</i>	Procellariiformes		Tropical	0.94	phd SAUNIER
<i>Pterodroma arminjoniana</i>	Procellariiformes	Round island, Mauritius	Tropical	0.96	(Nicoll et al. 2017b)
<i>Pterodroma atrata</i>	Procellariiformes	Henderson island, Pitcairn island	Tropical	0.93	(Brooke et al. 2010)
<i>Pterodroma lessoni</i>	Procellariiformes	island, Kerguelen	Temperate	0.94	(Barbraud et al 2023)
<i>Pterodroma macroptera gouldi</i>	Procellariiformes	Mauao, NZ	Temperate	0.89	(Jones et al. 2011)
<i>Pterodroma macroptera gouldi</i>	Procellariiformes	Motuotau, NZ	Temperate	0.89	(Jones et al. 2011)
<i>Pterodroma phaeopygia sandwichensis</i>	Procellariiformes	Hawai	Tropical	0.93	(Simons 1984a)
<i>Puffinus carneipes</i>	Procellariiformes	Lord Howe island, Australia	Temperate	0.94	(Barry Baker and Wise 2005)
<i>Puffinus carneipes</i>	Procellariiformes	Torbay, Western Australia	Temperate	0.93	(Lavers et al. 2019)
<i>Puffinus griseus</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.96	(Clucas et al. 2008)
<i>Puffinus griseus</i>	Procellariiformes	Whenua Hou, NZ	Temperate	0.97	(Clucas et al. 2008)
<i>Puffinus griseus</i>	Procellariiformes	Taiaroa head, NZ	Temperate	0.92	(Clucas et al. 2008)
<i>Puffinus huttoni</i>	Procellariiformes	Seaward Kaikoura Mountains, New zelands	Temperate	0.93	(Cuthbert and Davis 2002)
<i>Puffinus mauretanicus</i>	Procellariiformes	Mallorca	Temperate	0.78	(Oro et al. 2004)
<i>Puffinus navitatis</i>	Procellariiformes	Kure atoll, Hawai	Temperate	0.86	(Vanderwerf et al. 2015)
<i>Puffinus puffinus</i>	Procellariiformes	Skomer island	Temperate	0.94	Wood et al 2021
<i>Puffinus tenuirostris</i>	Procellariiformes	Fisher island, Bass Strait, Australia	Temperate	0.84	(Bradley et al. 1989)
<i>Puffinus Yelkouan</i>	Procellariiformes	Malta	Temperate	0.74	(Oppel et al. 2011)
<i>Puffinus Yelkouan</i>	Procellariiformes	Hyères archipelago	Temperate	0.95	(Oppel et al. 2011)
<i>Puffinus Yelkouan</i>	Procellariiformes	Hyères archipelago	Temperate	0.82	(Oppel et al. 2011)
<i>Pygoscelis adelia</i>	Sphenisciformes	Béchevraise island, Antarctica	Polar	0.70	(Emmerson and Southwell 2011)
<i>Pygoscelis adelia</i>	Sphenisciformes	Béchevraise island, Antarctica	Polar	0.86	(Clarke et al. 2003)
<i>Pygoscelis adelia</i>	Sphenisciformes	Shetland islands, antarctica	Temperate	0.48	(Hinke et al. 2014)
<i>Pygoscelis adelia</i>	Sphenisciformes	Cape Crozier, Ross island	Temperate	0.63	(Ainley and DeMaster 1980)
<i>Pygoscelis adelia</i>	Sphenisciformes	Cape Crozier, Ross island	Temperate	0.92	(Wilson et al. 2001)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	North Shields, Tyne & Wear, England	Temperate	0.90	(Coulson and Porter 1985)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	North Shields, Tyne & Wear, England	Temperate	0.83	(Coulson and Porter 1985)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	North Shields, Tyne & Wear, England	Temperate	0.76	(Coulson and Porter 1985)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	Middleton island	Temperate	0.93	(Hatch et al. 1993)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	Middleton island	Temperate	0.94	(Hatch et al. 1993)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	Hornoy, Norway	Temperate	0.56	(Jacobsen et al. 1995)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	Hornoy, Norway	Temperate	0.79	(Jacobsen et al. 1995)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	Hornoy, Norway	Temperate	0.92	(Jacobsen et al. 1995)
<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	Hornoy, Norway	Temperate	0.85	(Reiertsen et al. 2014)

<i>Spheniscus demersus</i>	Sphenisciformes	Robben and Dassen islands, South Africa	Temperate	0.86	(Crawford et al. 2006)
<i>Spheniscus demersus</i>	Sphenisciformes	Robben and Dassen islands, South Africa	Temperate	0.78	(Crawford et al. 1999)
<i>Spheniscus demersus</i>	Sphenisciformes	Marcus island, South Africa	Temperate	0.55	(La Cock et al. 1987)
<i>Spheniscus demersus</i>	Sphenisciformes	Dyer Island South Africa	Temperate	0.69	(La Cock et al. 1987)
<i>Spheniscus magellanicus</i>	Sphenisciformes	Punta Tombo, Argentina	Temperate	0.79	(Boersma and Rebstock 2010)
<i>Spheniscus magellanicus</i>	Sphenisciformes	Punta Tombo, Argentina	Temperate	0.87	(Boersma and Rebstock 2010)
<i>Stercorarius longicautus</i>	Charadriiformes	Nunavut	Temperate	0.91	(Julien et al. 2013)
<i>Stercorarius parasiticus</i>	Charadriiformes	Shetland islands, antarctica	Temperate	0.86	(Phillips et al. 1996)
<i>Stercorarius parasiticus</i>	Charadriiformes	Shetland islands, antarctica	Temperate	0.92	(Phillips and Furness 1998)
<i>Stercorarius parasiticus</i>	Charadriiformes	Shetland islands, antarctica	Temperate	0.90	Phillips and Furness 1998)
<i>Sterna balanaerum</i>	Charadriiformes	Namibia	Tropical	0.87	(Braby et al. 2011)
<i>Sterna balanaerum</i>	Charadriiformes	Namibia	Tropical	0.88	(Braby et al. 2012)
<i>Sterna dougallii</i>	Charadriiformes	Swain Reef, Australia	Tropical	0.90	(O'Neill et al. 2008)
<i>Sterna dougallii</i>	Charadriiformes	Swain Reef, Australia	Tropical	0.82	(O'Neill et al. 2008)
<i>Sterna hirunda</i>	Charadriiformes	New Jersey USA	Temperate	0.88	(Palestis and Hines 2015)
<i>Sterna hirunda</i>	Charadriiformes	New Jersey USA	Temperate	0.71	(Palestis and Hines 2015)
<i>Sterna paradisaea</i>	Charadriiformes	Gulf of Maine and Bay of Fundy	Temperate	0.80	(Devlin et al. 2008)
<i>Sterna paradisaea</i>	Charadriiformes	Gulf of Maine and Bay of Fundy	Temperate	0.94	(Devlin et al. 2008)
<i>Sterna paradisaea</i>	Charadriiformes	Gulf of Maine and Bay of Fundy	Temperate	0.94	(Devlin et al. 2008)
<i>Sterna paradisaea</i>	Charadriiformes	Gulf of Maine and Bay of Fundy	Temperate	0.90	(Devlin et al. 2008)
<i>Sterna paradisaea</i>	Charadriiformes	Breiðaförður	Temperate	0.95	(Petersen et al. 2020)
<i>Sterna paradisaea</i>	Charadriiformes	Breiðaförður	Temperate	0.85	(Petersen et al. 2020)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Birtain and Ireland	Temperate	0.82	(Green et al. 1990)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Birtain and Ireland	Temperate	0.9	(Robinson 2010)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Birtain and Ireland	Temperate	0.87	(Jiménez-Muñoz et al. 2019)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Netherland	Temperate	0.92	(van Bemmelen et al. 2022)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Griend, Dutch Wadden Sea	Temperate	0.80	(Brenninkmeijer and Stienen 1992)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Griend, Dutch Wadden Sea	Temperate	0.90	(Brenninkmeijer and Stienen 1992)
<i>Sterna sandvicensis</i>	Charadriiformes	Griend, Dutch Wadden Sea	Temperate	0.95	(Van Der Jeugd et al. 2014)
<i>Sterna vittata bethunei</i>	Charadriiformes	Snares Island	Temperate	0.91	(Sagar et al. 2007)
<i>Sula dactylatra</i>	Pelecaniformes	Tromelin Island	Tropical	0.95	phd M. Saunier (Beadell et al. 2003)
<i>Sula leucogaster</i>	Pelecaniformes	Jonhston atoll	Tropical	0.90	(Beadell et al. 2003)
<i>Sula neboxi</i>	Pelecaniformes	Isabel island Mexico	Tropical	0.85	(Oro et al. 2010)
<i>Sula neboxi</i>	Pelecaniformes	Isabel island Mexico	Tropical	0.89	(Oro et al. 2010)
<i>Sula sula</i>	Pelecaniformes	Jonhson atoll	Tropical	0.92	(Cubaynes et al. 2011)
<i>Synthliboramphus aleuticus</i>	Charadriiformes	British Columbia	Temperate	0.86	(Gaston 1992)

<i>Synthliboramphus aleuticus</i>	Charadriiformes	British Columbia	Temperate	0.67	(Bertram 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares Island	Temperate	0.90	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.69	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.90	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.89	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.9	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.702	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.94	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.86	(Sagar et al. 2000)
<i>Thalassarche bulleri</i>	Procellariiformes	Snares island	Temperate	0.95	(Francis and Sagar 2012)
<i>Thalassarche carteri</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.92	(Fay et al. 2015)
<i>Thalassarche carteri</i>	Procellariiformes	Crozet island	Temperate	0.98	(Fay et al. 2015)
<i>Thalassarche carteri</i>	Procellariiformes	St Paul et Amsterdam	Temperate	0.92	(Gamble et al. 2019)
<i>Thalassarche carteri</i>	Procellariiformes	St Paul et Amsterdam	Temperate	0.87	(Rolland et al. 2010)
<i>Thalassarche chlororhynchos</i>	Procellariiformes	Gough island	Temperate	0.92	(Cuthbert et al. 2003)
<i>Thalassarche chlororhynchos</i>	Procellariiformes	Gough island	Temperate	0.84	(Cuthbert et al. 2003)
<i>Thalasseus maximus</i>	Charadriiformes	Bolsa Chica and Pier	Temperate	0.95	(Collins 2006)
<i>Thalassoica antarctica</i>	Procellariiformes	Svarthamaten	Temperate	0.92	(Descamps et al. 2016)
<i>Thalassocia antarctica</i>	Procellariiformes	Svarthamaten	Temperate	0.93	(Franeker et al. 2001)
<i>Thalassarche chrysostoma</i>	Procellariiformes	Campbell island, New Zealand	Temperate	0.95	(Waugh et al. 1999)
<i>Thalassarche melanophris</i>	Procellariiformes	Falkland islands, New Zealand	Temperate	0.94	(Catry et al. 2011)
<i>Thalassarche melanophris</i>	Procellariiformes	Falkland islands, New Zealand	Temperate	0.94	(Ventura et al. 2023)
<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	Skomer island	Temperate	0.92	(Hatchwell and Birkhead 1991)
<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	Isle of May	Temperate	0.95	(Harris et al. 2000)
<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	Isle of May	Temperate	0.97	(Harris et al. 2007)
<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	Isle of May	Temperate	0.92	(Crespin et al. 2006)
<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	Isle of May	Temperate	0.95	(Reynolds et al. 2011)
<i>Xema sabini</i>	Charadriiformes	Nunavut	Temperate	0.83	(Stenhouse et al. 2004)

RÉFÉRENCES DU MANUSCRIT

- Abadi F, Barbraud C, Gimenez O (2017) Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. *Global Change Biology* 23:1353–1359. <https://doi.org/10.1111/gcb.13538>
- Aebischer NJ, Coulson JC (1990) Survival of the Kittiwake in Relation to Sex, Year, Breeding Experience and Position in the Colony. *The Journal of Animal Ecology* 59:1063. <https://doi.org/10.2307/5031>
- Ainley DG, demaster DP (1980) Survival and Mortality in a Population of Adelie Penguins. *Ecology* 61:522–530. <https://doi.org/10.2307/1937418>
- Ainley DG, Ribic CA, Wood RC (1990) A Demographic Study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier. *The Journal of Animal Ecology* 59:1. <https://doi.org/10.2307/5155>
- Ainsworth PJ, Weber DFSG (2014) Breeding success of the masked booby (*Sula dactylatra dactylatra*, Pelecaniformes:Sulidae) at Middle Cay, Pedro Bank, Jamaica. *Rev Biol Trop* 62:
- Akaike H (1973) Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika* 60:255–265. <https://doi.org/10.1093/biomet/60.2.255>
- Akaike H, Parzen E, Tanabe K, Kitagawa G (1998) Selected papers of hirotugu akaike. Springer Science and Business Media
- Albores-Barajas YV, Soldatini C, Ramos-Rodríguez A, et al (2018) A new use of technology to solve an old problem: Estimating the population size of a burrow nesting seabird. *Plos ONE* 13:e0202094. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202094>
- Allard KA, Gilchrist HG, Breton AR, et al (2010) Apparent Survival of Adult Thayer's and Glaucous Gulls Nesting Sympatrically in the Canadian High Arctic. *Ardea* 98:43–50. <https://doi.org/10.5253/078.098.0106>
- Allee WC (1931) Co-Operation Among Animals. *American Journal of Sociology* 37:386–398. <https://doi.org/10.1086/215731>
- Altwegg R, Crawford RJM, Underhill LG, et al (2007) Geographic variation in reproduction and survival of kelp gulls *Larus dominicanus vetula* in southern Africa. *J Avian Biology* 38:580–586. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2007.04017.x>

- Altwegg R, Crawford RJM, Underhill LG, Williams A (Tony) J (2008) Long-term survival of de-oiled Cape gannets *Morus capensis* after the Castillo de Bellver oil spill of 1983. *Biological Conservation* 141:1924–1929. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.030>
- Amaral J, Almeida S, Sequeira M, Neves V (2010) Black rat *Rattus rattus* eradication by trapping allows recovery of breeding roseate tern *Sterna dougallii* and common tern *S.hirundo* populations on Feno Islet, the Azores, Portugal. *Conservation Evidence* 16–20
- Anderson D, Huyvaert K, Awkerman J, et al (2008) Population status of the Critically Endangered waved albatross *Phoebastria irrorata*, 1999 to 2007. *Endang Species Res* 5:185–192. <https://doi.org/10.3354/esr00089>
- Anderson DJ (1990) Evolution of Obligate Siblicide in Boobies. 1. A Test of the Insurance-Egg Hypothesis. *The American Naturalist* 135:334–350. <https://doi.org/10.1086/285049>
- Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In: *Avian biology*. Pp 223–286
- Atkinson IA (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *Conservation of island birds Technical Publication 3 International Council for Bird Preservation* 3:35–81
- Atkinson IAE (1989) Introduced animals and extinctions. *Conservation for the twenty-first century* 56–75
- Attie C, Stahl J-C, Bretagnolle V (1997) New Data on the Endangered Mascarene Petrel *Pseudobulweria aterrima*: A Third Twentieth Century Specimen and Distribution. *Colonial Waterbirds* 20:406. <https://doi.org/10.2307/1521590>
- Atwood TC, Gese EM (2008) Coyotes and recolonizing wolves: social rank mediates risk-conditional behaviour at ungulate carcasses. *Animal Behaviour* 75:753–762. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.08.024>
- Au S, Swedberg G (1966) A progress report on the introduction of the barn owl (*Tyto alba pratincola*) to the island of Kauai. *Elepaio* 26:58–60
- Awkerman JA, Westbrock MA, Huyvaert KP, Anderson DJ (2007) Female-Biased Sex Ratio Arises After Parental Care in The Sexually Dimorphic Waved Albatross (*Phoebastria Irrorata*). *The Auk* 124:1336–1346. <https://doi.org/10.1093/auk/124.4.1336>
- Bagley RK, Sousa VC, Niemiller ML, Linnen CR (2017) History, geography and host use shape genomewide patterns of genetic variation in the redheaded pine sawfly (*Neodiprion lecontei*). *Molecular Ecology* 26:1022–1044. <https://doi.org/10.1111/mec.13972>
- Ballance LT, Pitman RL (1998) CETACEANS OF THE WESTERN TROPICAL INDIAN OCEAN: DISTRIBUTION, RELATIVE ABUNDANCE, AND

COMPARISONS WITH CETACEAN COMMUNITIES OF TWO OTHER TROPICAL ECOSYSTEMS. *Marine Mammal Sci* 14:429–459. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1998.tb00736.x>

Barbraud C, Delord K, Le Bouard F, et al (2021) Seabird population changes following mammal eradication at oceanic Saint-Paul Island, Indian Ocean. *Journal for Nature Conservation* 63:126049. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126049>

Barbraud C, Joubert D, Delord K (2023) The demography of the White-headed Petrel at Mayes Island, Kerguelen. *J Ornithol* 164:901–912. <https://doi.org/10.1007/s10336-023-02079-3>

Barbraud C, Marteau C, Ridoux V, et al (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology* 45:1460–1467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01537.x>

Barbraud C, Weimerskirch H (2012) Estimating survival and reproduction in a quasi-biennially breeding seabird with uncertain and unobservable states. *J Ornithol* 152:605–615. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0686-1>

Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183–186. <https://doi.org/10.1038/35075554>

Barbraud C, Weimerskirch H, Guinet C, Jouventin P (2000) Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 125:483–488. <https://doi.org/10.1007/s004420000481>

Barré N, Barau A, Jouanin C (1996) Oiseaux de La Réunion, Les éditions du Pacifique

Barré N, Servan J (1988) l'avifaune des Iles Eparses. ICBP, Monographie 5:209–224

Barry Baker G, Wise BS (2005) The impact of pelagic longline fishing on the flesh-footed shearwater *Puffinus carneipes* in Eastern Australia. *Biological Conservation* 126:306–316. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.001>

Bataille M, Saliba N (2022) Risque de collision du paille en queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*) avec les câbles aériens à La Réunion : impact et perspectives de conservation. Université de La Réunion (France)

Baxter PWJ, mccarthy MA, Possingham HP, et al (2006) Accounting for Management Costs in Sensitivity Analyses of Matrix Population Models. *Conservation Biology* 20:893–905. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00378.x>

Beadell JS, Schreiber EA, Schreiber RW, et al (2003) Survival of Brown Boobies (*Sula Leucogaster*) at Johnston Atoll: A Long-Term Study. *The Auk* 120:811–817. <https://doi.org/10.1093/auk/120.3.811>

Beardmore JA (1980) Genetical considerations in monitoring effects of pollution

- Beissinger SR (1995) Population Trends of the Marbled Murrelet Projected From Demographic Analyses. Ecology and conservation of the Marbled Murrelet USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-152 385–393
- Beissinger SR, McCullough DR (2002) Population viability analysis. University of Chicago Press
- Beissinger SR, Westphal MI (1998) On the Use of Demographic Models of Population Viability in Endangered Species Management. *The Journal of Wildlife Management* 62:821. <https://doi.org/10.2307/3802534>
- Bell EA, Sim JL, Scofield P, et al (2011) Population parameters of the black petrels (*Procellaria parkinsoni*) on Great Barrier Island (Aotea Island), 2009/10. Unpublished Project Report prepared for Conservation Services Programme Department of Conservation, Wellington
- Benkwitt CE, Gunn RL, Le Corre M, et al (2021) Rat eradication restores nutrient subsidies from seabirds across terrestrial and marine ecosystems. *Current Biology* S0960982221004772. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.104>
- Benson CW, Beamish HH, Jouanin C, et al (1975) The birds of the Iles Glorieuses. *Atoll Research Bulletin* 176:1–34. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.176.1>
- Berec L, Angulo E, Courchamp F (2007) Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution* 22:185–191. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.12.002>
- Bergès M, Choquet R, Bonadonna F (2019) Impact of long-term behavioural studies in the wild: the blue petrel, *Halobaena caerulea*, case at Kerguelen. *Animal Behaviour* 151:53–65. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.03.004>
- Berry L, Taisacan E (2008) Nest success and nest predation of the Endangered Rota White-eye (*Zosterops rotensis*). *The Wilson Journal of Ornithology* 120:618–619
- Bertram DF (2000) Survival Rates of Cassin's and Rhinoceros Auklets at Triangle Island, British Columbia. *The Condor* 155–162
- Bester AJ, Priddel D, Klomp NI, et al (2007) REPRODUCTIVE SUCCESS OF THE PROVIDENCE PETREL *PTERODROMA SOLANDRI* ON LORD HOWE ISLAND, AUSTRALIA
- Bierzychudek P (1999) LOOKING BACKWARDS: ASSESSING THE PROJECTIONS OF A TRANSITION MATRIX MODEL. *Ecological Applications* 9:1278–1287. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[1278:LBATPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[1278:LBATPO]2.0.CO;2)
- Birdlife International (2018) State of the world's birds: taking the pulse of the planet. Birdlife International, Cambridge, UK
- Birdlife International (2019) IUCN Red List for Birds [WWW Document]

- Blumstein DT, Daniel JC (2005) The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proc R Soc B* 272:1663–1668. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3147>
- Boeken M (2016) Breeding Success of Red-Billed Tropicbirds *Phaethon aethereus* on the Caribbean Island of Saba. *Ardea* 104:263–271. <https://doi.org/10.5253/arde.v104i3.a8>
- Boersma PD, Rebstock GA (2014) Climate Change Increases Reproductive Failure in Magellanic Penguins. *Plos ONE* 9:e85602. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085602>
- Boersma PD, Rebstock GA (2010) Effects of double bands on Magellanic Penguins: Double Bands on Magellanic Penguins. *Journal of Field Ornithology* 81:195–205. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2010.00277.x>
- 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: Shearwaters threatened by cats. *Ibis* 154:566–577. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2012.01228.x>
- Borg JJ (2002) Philopatry in Cory's shearwater *Cawnectris diomedea* in Malta. 5
- Borrelle SB, Boersch-Supan PH, Gaskin CP, Towns DR (2018) Influences on recovery of seabirds on islands where invasive predators have been eradicated, with a focus on Procellariiformes. *Oryx* 52:346–358
- Boullet V, Hivert J (2023) Index des Trachéophytes des îles Eparses
- Boullet V, Hivert J, Gigord LDB (2018) An Updated Account of the Vascular Flora of the Iles Eparses (Southwest Indian Ocean). *Atoll Research Bulletin* 1–64. <https://doi.org/10.5479/si.0077-5630.614>
- Boullet V, Hivert J, Laubin A, et al (2020) Carte des systèmes de végétation de l'île Europa (îles Eparses).
- Bowman RI, Billeb SL (1966) Migrants in the Galápagos Area. *The Condor* 68:81–101. <https://doi.org/10.2307/1365177>
- Boyce MS (1992) Population Viability Analysis. 27
- Braby J, Braby SJ, Braby RJ, Altwegg R (2011) Immature Survival and Age at First Breeding of Damara Terns: Conservation from a Non-Breeding Perspective. *Ardea* 99:185–190. <https://doi.org/10.5253/078.099.0208>
- Braby J, Braby SJ, Braby RJ, Altwegg R (2012) Annual survival and breeding dispersal of a seabird adapted to a stable environment: implications for conservation. *J Ornithol* 153:809–816. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0798-7>
- Bradley JS, Wooller RD, Skira IJ, Serventy DL (1989) Age-Dependent Survival of Breeding Short-Tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *The Journal of Animal Ecology* 58:175. <https://doi.org/10.2307/4993>

- Braun M (1978) *Differential Equations and Their Applications*. Springer US, New York, NY
- Brenninkmeijer A, Stienen EWM (1992) Ecologisch profiel van de grote stern *Sterna sandvicensis*. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Bried J, Jouventin P (2002) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. In: *Biology of marine birds*. Pp 263–305
- Bried J, Magalhaes MC, Bolton M, et al (2009) Seabird Habitat Restoration on Praia Islet, Azores Archipelago. *Ecological Restoration* 27:27–36. <https://doi.org/10.3368/er.27.1.27>
- Briskie JV, Mackintosh M (2004) Hatching failure increases with severity of population bottlenecks in birds. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:558–561. <https://doi.org/10.1073/pnas.0305103101>
- Brooke M de L, Bonnaud E, Dilley BJ, et al (2018) Seabird population changes following mammal eradications on islands. *Animal Conservation* 21:3–12. <https://doi.org/doi:10.1111/acv.12344>
- Brooke M, O’Connell T, Wingate D, et al (2010) Potential for rat predation to cause decline of the globally threatened Henderson petrel *Pterodroma atrata*: evidence from the field, stable isotopes and population modelling. *Endang Species Res* 11:47–59. <https://doi.org/10.3354/esr00249>
- Brooke MDL (1995) The breeding biology of the gadfly petrels *Pterodroma* spp. Of the Pitcairn Islands: characteristics, population sizes and controls. *Biological Journal of the Linnean Society* 56:213–231. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1995.tb01086.x>
- Brooke RK (1981) Layard’s bird hunting visit to Tromelin or Sandy island in Decembre 1956. *Atoll Research Bulletin*
- Brothers N, Gales R, Reid T (1999) The influence of environmental variables and mitigation measures on seabird catch rates in the Japanese tuna longline fishery within the Australian Fishing Zone, 1991–1995. *Biological Conservation* 88:85–101. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00085-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00085-8)
- Brownie C, Hines JE, Nichols JD, et al (1993) Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics* 1173–1187
- Brygoo E (1955) Observations sur les oiseaux de Tromelin. *Le Naturaliste Malgache* 7:209–214
- Buhnerkempe MG, Burch N, Hamilton S, et al (2011) The utility of transient sensitivity for wildlife management and conservation: Bison as a case study. *Biological Conservation* 144:1808–1815. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.012>
- Bunce A, Norman FI, Borthers N, Gales R (2002) Long-term trends in the Australasian gannet (*Morus serrator*) population in Australia: the effect of climate change and

- commercial fisheries. *Marine Biology* 141:263–269.
<https://doi.org/10.1007/s00227-002-0838-1>
- Burnham KP (1993) A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. In: *Marked Individuals in the Study of Bird Populations*, JD Lebreton and PM North (eds). Pp 199–213
- Burnham KP, Anderson DJ (2002) Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretical approach
- Burt AJ, Cagua F, Sanchez C, et al (2021a) Combining monitoring data from multiple sites to assess population status and trends of White-tailed Tropicbirds (*Phaethon lepturus*) in the Seychelles. *ACE* 16:art28. <https://doi.org/10.5751/ACE-01858-160228>
- Burt AJ, Cagua F, Sanchez C, et al (2021b) Combining monitoring data from multiple sites to assess population status and trends of White-tailed Tropicbirds (*Phaethon lepturus*) in the Seychelles. *ACE* 16:art28. <https://doi.org/10.5751/ACE-01858-160228>
- Butchart SHM, Stattersfield AJ, Bennun LA, et al (2004) Measuring Global Trends in the Status of Biodiversity: Red List Indices for Birds. *Plos Biol* 2:e383.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020383>
- Buxton RT, Jones C, Moller H, Towns DR (2014) Drivers of Seabird Population Recovery on New Zealand Islands after Predator Eradication: Restoration after Predator Eradication. *Conservation Biology* 28:333–344.
<https://doi.org/10.1111/cobi.12228>
- Byerly PA, Chesser RT, Fleischer RC, et al (2023) Conservation genomics reveals low connectivity among populations of threatened roseate terns (*Sterna dougallii*) in the Atlantic Basin. *Conserv Genet* 24:331–345. <https://doi.org/10.1007/s10592-023-01505-6>
- Byerly PA, Chesser RT, Fleischer RC, et al (2022) Museum Genomics Provide Evidence for Persistent Genetic Differentiation in a Threatened Seabird Species in the Western Atlantic. *Integrative and Comparative Biology* 62:1838–1848.
<https://doi.org/10.1093/icb/icac107>
- Byrd GV, Moriarty DI, Brady BG (1983) Breeding Biology of Wedge-Tailed Shearwaters at Kilauea Point, Hawaii. *The Condor* 85:292. <https://doi.org/10.2307/1367063>
- Cadet T (1977) *La végétation de l'île de La Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique*. Aix-Marseille
- Callicott JB, Crowder LB, Mumford K (1999) Current Normative Concepts in Conservation. *Conservation Biology* 13:22–35. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97333.x>

- Cam E, Monnat J-Y (2000) Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *J Anim Ecology* 69:380–394. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00400.x>
- Campbell K, Donlan CJ (2005) Feral Goat Eradications on Islands. *Conservation Biology* 19:1362–1374. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00228.x>
- Campbell-Hunt D (2008) Community-driven ecological restoration in New Zealand
- Camphuysen CJ, Gronert A (2012) Apparent Survival and Fecundity of Sympatric Lesser Black-Backed Gulls and Herring Gulls with Contrasting Population Trends. *Ardea* 100:113–122. <https://doi.org/10.5253/078.100.0202>
- Carboneras C (1992) Family Procellariidae (petrels and shearwater). In: *Handbook of the Birds of the World*. Pp 216–257
- Carlile N, O’Dwyer T (2023) Conservation of the surface-nesting Kermadec Petrel *Pterodroma neglecta neglecta* in the South Pacific: clarifying breeding ecology and the threat of avian ground predators. *Bird Conservation International* 33:e44. <https://doi.org/10.1017/S0959270922000491>
- Carlile N, Priddel D, Zino F, et al (2003) A REVIEW OF FOUR SUCCESSFUL RECOVERY PROGRAMMES FOR THREATENED SUB-TROPICAL PETRELS
- Cartraud AE, Le Corre M, Turquet J, Tourmetz J (2019) Plastic ingestion in seabirds of the western Indian Ocean. *Marine Pollution Bulletin* 140:308–314. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.01.065>
- Caswell H (2001) *Matrix population models*. Sinauer Sunderland, MA, USA
- Catry P, Forcada J, Almeida A (2011) Demographic parameters of black-browed albatrosses *Thalassarche melanophris* from the Falkland Islands. *Polar Biol* 34:1221–1229. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-0984-3>
- Catry P, Phillips RA, Hamer KC, et al (1998) The Incidence of Nonbreeding by Adult Great Skuas and Parasitic Jaegers from Foula, Shetland. *The Condor* 100:448–455. <https://doi.org/10.2307/1369710>
- Catry T, Ramos JA, Monticelli D, et al (2009) Demography and conservation of the White-tailed Tropicbird *Phaethon lepturus* on Aride Island, Western Indian Ocean. *J Ornithol* 150:661–669. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0389-z>
- Chan SCY, 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>
- Charlesworth D, Willis JH (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nat Rev Genet* 10:783–796. <https://doi.org/10.1038/nrg2664>

- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*: A 27-year study. *Oecologia* 94:278–285. <https://doi.org/10.1007/BF00341328>
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Body Condition and Seabird Reproductive Performance: A Study of Three Petrel Species. *Ecology* 76:2240–2246. <https://doi.org/10.2307/1941698>
- Cheke A (2001) Booby **Sula** colonies in the Mascarene area (Indian Ocean): extinctions, myths, and colour morphs
- Cheke A (2010) The timing of arrival of humans and their commensal animals on Western Indian Ocean oceanic islands. 32
- Chevillon L, Tourmetz J, Dubos J, et al (2022) 25 years of light-induced petrel groundings in Reunion Island: Retrospective analysis and predicted trends. *Global Ecology and Conservation* 38:e02232. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02232>
- Choeur A (2021) CONSERVATION DU GECKO VERT DE MANAPANY (PHELSUMA INEXPECTATA) ET DU PUFFIN DU PACIFIQUE (ARDENNA PACIFICA) Approche multispécifique pour la conservation des falaises littorales de l'île de La Réunion. Université de la Réunion
- Choeur A, Faulquier L, Orłowki S, et al (2022) Impacts and management of unowned and owned cats at a seabird colony on Reunion Island (Western Indian Ocean). *Biological Invasion* 24:2365–2382
- Choeur A, Faulquier L, Orłowki S, et al (soumis) Impacts and Management of Unowned and Domestic Cats at a Seabird Colony
- Choquet R, Reboulet A-M, Lebreton JD, et al (2005) U-CARE 2.2 user's manual. CEFE, Montpellier, France 53:
- Christensen KM, Whitham TG (1993) Impact of Insect Herbivores on Competition Between Birds and Mammals for Pinyon Pine Seeds. *Ecology* 74:2270–2278. <https://doi.org/10.2307/1939580>
- Clarke J, Emmerson LM, Townsend A, Kerry KR (2003) DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF THE ADÉLIE PENGUIN POPULATION ON BÉCHERVAISE ISLAND AFTER 12 YEARS OF STUDY. *CCAMLR Science*, 10:53–74
- Clay T, Phillips R, Manica A, et al (2017) Escaping the oligotrophic gyre? The year-round movements, foraging behaviour and habitat preferences of Murphy's petrels. *Mar Ecol Prog Ser* 579:139–155. <https://doi.org/10.3354/meps12244>
- Clément M, de Grissac P, Rolland R (2008) Les oiseaux de Mayotte. Guide naturaliste, Les Naturalistes de Mayotte
- Clout MN, Russell JC (2008) The invasion ecology of mammals: a global perspective. *Wildl Res* 35:180. <https://doi.org/10.1071/WR07091>

- Clucas RJ, Fletcher DJ, Moller H (2008) Estimates of adult survival rate for three colonies of Sooty Shearwater (*Puffinus griseus*) in New Zealand. *Emu - Austral Ornithology* 108:237–250. <https://doi.org/10.1071/MU07069>
- Clucas G V., Younger JL, Kao D, et al (2016) Dispersal in the sub-Antarctic: king penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range. *BMC Evolutionary Biology* 16:1–14. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0784-z>
- Cole TL, Dutoit L, Dussex N, et al (2019) Receding ice drove parallel expansions in Southern Ocean penguins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116:26690–26696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904048116>
- Collins C (2006) Banding studies of Elegant Terns in souther California. *National American Bird Bander* 31:14–22
- Cooke A, Randriamanindry JJ (1996) Red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda* colony, Nosy Be, Toliara. *Working Group Birds Madagascar Newsletter* 6:2–6
- Cooper J, Fourie A (1991) Improved breeding success of Great-winged Petrels *Pterodroma macroptera* following control of feral cats *Felis catus* at subantarctic Marion Island. *Bird Conservation International* 1:171–175. <https://doi.org/10.1017/S0959270900002033>
- Cormack RM (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429–438
- Coulson JC, Porter JM (1985) Reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis* 127:450–466. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1985.tb04841.x>
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G (2000) Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology* 69:154–164
- Cout, Cooke A (1994) Toliara Coral Reef Expedition, Madagascar 1993. 206
- Crawford RJM, Barham PJ, Underhill LG, et al (2006) The influence of food availability on breeding success of African penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. *Biological Conservation* 132:119–125. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.019>
- Crawford RJM, Shannon LJ, Whittington PA (1999) POPULATION DYNAMICS OF THE AFRICAN PENGUIN SPHENISCUS DEMERSUS AT ROBBEN ISLAND, SOUTH AFRICA
- Crespin L, Harris MP, Lebreton J, Wanless S (2006) Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *Journal of Avian Biology* 37:273–282. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2006.03495.x>

- Croxall JP, Black AD, Wood AG (1999) Age, sex and status of wandering albatrosses *Diomedea exulans* L. In Falkland Islands waters. *Antarctic science* 11:150–156.
<https://doi.org/10.1017/S0954102099000218>
- Croxall JP, Butchart SHM, Lascelles B, et al (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* 22:1–34.
<https://doi.org/10.1017/S0959270912000020>
- Croxall JP, Davis LS (1999) PENGUINS: PARADOXES AND PATTERNS
- Croxall JP, Rothery P, Pickering SPC, Prince PA (1990) Reproductive Performance, Recruitment and Survival of Wandering Albatrosses *Diomedea exulans* at Bird Island, South Georgia. *The Journal of Animal Ecology* 59:775.
<https://doi.org/10.2307/4895>
- Crutzen PJ (2002) The “anthropocene.” *Journal de Pyisique IV (Proceedings)* 12:1–5
- Cruz-Flores M, Pradel R, Bried J, et al (2022) Will climate change affect the survival of tropical and subtropical species? Predictions based on Bulwer’s petrel populations in the NE Atlantic Ocean. *Science of The Total Environment* 847:157352.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157352>
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA, Gimenez O (2011) To breed or not to breed: a seabird’s response to extreme climatic events. *Biology Letter* 7:303–306.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0778>
- Cuthbert R (2004) Breeding biology of the Atlantic Petrel, *Pterodroma incerta*, and a population estimate of this and other burrowing petrels on Gough Island, South Atlantic Ocean. *Emu - Austral Ornithology* 104:221–228.
<https://doi.org/10.1071/MU03037>
- Cuthbert R, Davis LS (2002) Adult survival and productivity of Hutton’s Shearwaters. *Ibis* 144:423–432. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00071.x>
- Cuthbert R, Ryan PG, Cooper J (2003) Demography and Population Trends of the Atlantic Yellow-Nosed Albatross. *Aul* 105:439–452
- Cuthbert RJ, Louw H, Lurling J, et al (2013) Low burrow occupancy and breeding success of burrowing petrels at Gough Island: a consequence of mouse predation. *Bird Conservation International* 23:113–124.
<https://doi.org/10.1017/S0959270912000494>
- Danchin E, Giraldeau L-A, Cézilly F (2008) *Behavioural Ecology*, Oxford University Press
- Danchin É, Giraldeau L-A, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* 305:487–491.
<https://doi.org/10.1126/science.1098254>
- Danchin E, Heg D, Doligez B (2001) Public information and breeding habitat selection. *Incollection* 243–258

- Danckwerts DK, Humeau L, Pinet P, et al (2021) Extreme philopatry and genetic diversification at unprecedented scales in a seabird. *Sci Rep* 11:6834. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86406-9>
- Danckwerts DK, mcquaid CD, Connan M, et al (2016) Intra-annual variation in the foraging ecology of the endangered endemic Barau's Petrel (*Pterodroma barau*) from Réunion Island, south-western Indian Ocean: insights from a multifaceted approach. *Mar Biol* 163:18. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2810-x>
- Danckwerts DK, mcquaid CD, Jaeger A, et al (2014) Biomass consumption by breeding seabirds in the western Indian Ocean: indirect interactions with fisheries and implications for management. *ICES Journal of Marine Science* 71:2589–2598. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu093>
- Dann P (1991) Distribution, Population Trends and Factors Influencing the Population Size of Little Penguins *Eudyptula minor* on Phillip Island, Victoria. *Emu - Austral Ornithology* 91:263–272. <https://doi.org/10.1071/MU9910263>
- Dann P, Cullen J (1990) Survival, patterns of reproduction, and lifetime reproductive output in Little Blue Penguins (*Eudyptula minor*) on Phillip Island, Victoria, Australia. *Penguin biology* 63–84
- De Kroon H, Plaisier A, Van Groenendael J, Caswell H (1986) Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology* 67:1427–1431. <https://doi.org/10.2307/1938700>
- De L. Brooke M (1987) Population Estimates and Breeding Biology of the Petrels *Pterodroma externa* and *P. Longirostris* on Isla Alejandro Selkirk, Juan Fernandez Archipelago. *The Condor* 89:581. <https://doi.org/10.2307/1368646>
- De La Mare WK, Kerry KR (1994) Population dynamics of the wandering albatross (*Diomedea exulans*) on Macquarie Island and the effects of mortality from longline fishing. *Polar Biol* 14:231–241. <https://doi.org/10.1007/BF00239171>
- Deakin Z, Hamer K, Sherley R, et al (2019) Sex differences in migration and demography of a wide-ranging seabird, the northern gannet. *Mar Ecol Prog Ser* 622:191–201. <https://doi.org/10.3354/meps12986>
- Dearborn DC, Anders AD, Flint EN (2001) Trends in reproductive success of Hawaiian seabirds: is guild membership a good criterion for choosing indicator species? *Biological Conservation* 101:97–103. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00030-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00030-1)
- Dehnhard N, Poisbleau M, Demongin L, et al (2013) Survival of rockhopper penguins in times of global climate change. *Aquatic Conservation* 23:777–789. <https://doi.org/10.1002/aqc.2331>
- Del Hoyo J, Willott A, Sargatal J (1994) Handbook of the birds of the world. 2: New World Vultures to Guineafowl. Lynx Eds, Barcelona

- Delany S (2010) Guidance on waterbird monitoring methodology: field protocol for waterbird counting. 25:4–5
- Delord J (2010) l'extinction d'espèce : histoire d'un concept et enjeux éthiques
- Derraik JGB (2002) The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Marine Pollution Bulletin* 44:842–852. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00220-5](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00220-5)
- Descamps S, Tarroux A, Lorentsen S, et al (2016) Large-scale oceanographic fluctuations drive Antarctic petrel survival and reproduction. *Ecography* 39:496–505. <https://doi.org/10.1111/ecog.01659>
- Devlin CM, Diamond AW, Kress SW, et al (2008) BREEDING DISPERSAL AND SURVIVAL OF ARCTIC TERNS (*STERNA PARADISAEA*) NESTING IN THE GULF OF MAINE. *Auk* 125:850–858. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07060>
- Diamond JM (1989) The present, past and future of human-caused extinctions. *Phil Trans R Soc Lond B* 325:469–477. <https://doi.org/10.1098/rstb.1989.0100>
- 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>
- DIISE (2018) Database of Island Invasive Species Eradications. In: Database of Island Invasive Species Eradications. <http://diise.islandconservation.org/>. Accessed 20 Jul 2021
- Dilley BJ, Davies D, Bond AL, Ryan PG (2015) Effects of mouse predation on burrowing petrel chicks at Gough Island. *Antarctic science* 27:543–553. <https://doi.org/10.1017/S0954102015000279>
- Dilley BJ, Hedding DW, Schoombie S, Ryan PG (2020) A survey of Great-winged Petrels *Pterodroma macroptera* breeding at sub-Antarctic Marion Island and a revised global population estimate. *Ostrich* 91:101–106. <https://doi.org/10.2989/00306525.2020.1721587>
- Do C, Waples RS, Peel D, et al (2014) neestimator v2: Re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14:209–214. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- Dobson ALF, Madeiros J (2009) THREATS FACING BERMUDA'S BREEDING SEABIRDS: MEASURES TO ASSIST FUTURE BREEDING SUCCESS. Proceedings of the Fourth International Partners in Flight Conference
- Doherty PF, Schreiber EA, Nichols JD, et al (2004) Testing life history predictions in a long-lived seabird: a population matrix approach with improved parameter estimation. *Oikos* 105:606–618. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13119.x>

- D'Orchymont Q, Gazal J, Le Corre M, Amy M (2020) Latest news from Tromelin Island: first successful breeding of the Wedge-tailed Shearwater, first breeding attempt for the Lesser Noddy and first observation of a Mascarene petrel on land. *Indian Ocean Seabird Group* 6
- Dorey JB, Groom SVC, Velasco-Castrillón A, et al (2021) Holocene population expansion of a tropical bee coincides with early human colonization of Fiji rather than climate change. *Molecular Ecology* 30:4005–4022. <https://doi.org/10.1111/mec.16034>
- Dorward DF (2008) Comparative biology of the white booby and the brown booby *Sula* spp at Ascension. *Ibis* 103B:174–220. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1962.tb07244.x>
- Doxa A, Theodorou K, Hatzilacou D, et al (2010) Joint effects of inverse density-dependence and extreme environmental variation on the viability of a social bird species. *Écoscience* 17:203–215. <https://doi.org/10.2980/17-2-3304>
- 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: CONSERVATION OF ENDANGERED ENDEMIC SEABIRDS. *Natural Resource Modeling* 23:381–436. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2010.00068.x>
- Dunlop JN (2005) The demography of a new Common Noddy (*Anous stolidus*) colony during the establishment period. *Emu - Austral Ornithology* 105:99–104. <https://doi.org/10.1071/MU04041>
- Dunlop JN (2009) The population dynamics of tropical seabird establishing frontier colonies on islands off south-western Australia. 99–105
- Dunlop JN, Rippey E, Bradshaw LE, Burbidge AA (2015) Recovery of seabird colonies on Rat Island (Houtman Abrolhos) following the eradication of introduced predators. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 29–36
- Dunn EK (1975) The role of environmental factors in the growth of tern chicks. *The Journal of Animal Ecology* 743–754
- Ehrlich PR, Wilson EO (1991) *Biodiversity Studies: Science and Policy*. : American Association for the Advancement of Science
- Eisenberg JF, Gould E (1984) The insectivores. *Key Environments : Madagascar* 155–66
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ellegren H (2004) Inbreeding and Relatedness in Scandinavian Grey Wolves *Canis Lupus*. *Hereditas* 130:239–244. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00239.x>

- Elliott G, Walker K (2005) Detecting population trends of Gibson's and Antipodean wandering albatrosses. *The Ornithological Society of New Zealand* 52:215–222
- Elliott G, Walker K (2020) Antipodean wandering albatross: satellite tracking and population study Antipodes Island 2020
- Ellis EC (2011) Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Phil Trans R Soc A* 369:1010–1035. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0331>
- Ellis MM, Crone EE (2013) The role of transient dynamics in stochastic population growth for nine perennial plants. *Ecology* 94:1681–1686. <https://doi.org/10.1890/13-0028.1>
- Elst RV der, Prÿs-Jones RP (1987) Mass killing by rats of roosting common noddies. *Oryx* 21:219–222. <https://doi.org/10.1017/S0030605300027149>
- Emmerson L, Southwell C (2011) Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *Oecologia* 167:951–965. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2044-7>
- Enticott J, Tipling D (1997) *Seabirds of the world: the complete reference*, Stackpole Books
- Ewart KM, Johnson RN, Ogden R, et al (2019) Museum specimens provide reliable SNP data for population genomic analysis of a widely distributed but threatened cockatoo species. *Molecular Ecology Resources* 19:1578–1592. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13082>
- Ewins PJ (1988) An analysis of ringing recoveries of Black Guillemots *Cephus grylle* in Britain and Ireland. *Ringing & Migration* 9:95–102. <https://doi.org/10.1080/03078698.1988.9673932>
- Ezard THG, Bullock JM, Dalglish HJ, et al (2010) Matrix models for a changeable world: the importance of transient dynamics in population management: Transient dynamics and population management. *Journal of Applied Ecology* 47:515–523. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01801.x>
- Faulquier, Francier-Xavier Couzi, Marc Saliman, Matthieu Le Corre (2018) Plan de conservation en faveur des puffins de l'île de La Réunion, puffin du Pacifique et Puffin tropical, 2018-2017. UMR ENTROPIE, Université de La Réunion / Société d'Etudes Ornithologiques de La Réunion
- 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. <https://doi.org/10.1675/063.032.0213>
- Fay R, Weimerskirch H, Delord K, Barbraud C (2015) Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J Anim Ecol* 84:1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390>

- Fayet AL, Sanchez C, Appoo J, et al (2023) Marked differences in foraging area use and susceptibility to predation between two closely-related tropical seabirds. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05459-x>
- Feare CJ (1978) The decline of booby (Sulidae) populations in the western Indian Ocean. *Biological Conservation* 14:295–305. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(78\)90046-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(78)90046-0)
- Feare CJ, Doherty PF (2004) Survival estimates of adult Sooty Terns *Sterna fuscata* from Bird Island, Seychelles: Survival estimates of adult Sooty Terns. *Ibis* 146:475–480. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00288.x>
- Feare CJ, Doherty PF (2011) AGE AT FIRST BREEDING AND PRE-BREEDING SURVIVAL IN SEYCHELLES SOOTY TERNS *ONYCHOPRION FUSCATUS*
- Feare CJ, Gill EL, Carty P, et al (1997) Habitat use by Seychelles sooty terns *Sterna fuscata* and implications for colony management. *Biological Conservation* 81:69–76. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00114-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00114-0)
- Feare CJ, Jaquemet S, Le Corre M (2007) An inventory of Sooty Terns (*Sterna fuscata*) in the western Indian Ocean with special reference to threats and trends. *Ostrich* 78:423–434. <https://doi.org/10.2989/OSTRICH.2007.78.2.49.129>
- Ferraro PJ, Pattanayak SK (2006) Money for Nothing? A Call for Empirical Evaluation of Biodiversity Conservation Investments. *Plos Biol* 4:e105. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040105>
- Ferrière R, Sarrazin F, Legendre S, Baron JP (1996) Matrix population models applied to viability analysis and conservation: theory and practice using ULM software. *Acta oecologica* 17:639–656
- Ferrière R, Tran VC (2009) Stochastic and deterministic models for age-structured populations with genetically variable traits. *ESAIM: Proc* 27:289–310. <https://doi.org/10.1051/proc/2009033>
- Feutry P, Devloo-Delva F, Tran Lu Y A, et al (2020) One panel to rule them all: darcap genotyping for population structure, historical demography, and kinship analyses, and its application to a threatened shark. *Molecular Ecology Resources* 20:1470–1485. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13204>
- Finch CE, Pike MC, Witten M (1990) Slow Mortality Rate Accelerations During Aging in Some Animals Approximate That of Humans. *Science* 249:902–905. <https://doi.org/10.1126/science.2392680>
- Finney SK, Wanless S, Harris MP (1999) The Effect of Weather Conditions on the Feeding Behaviour of a Diving Bird, the Common Guillemot *Uria aalge*. *Journal of Avian Biology* 30:23. <https://doi.org/10.2307/3677239>
- Firmino VC, Keppler RLF, Gomes ES, Martins RT (2022) Effects of inter- and intraspecific competition and food availability on shredder invertebrates from an Amazonian stream. *Aquat Sci* 84:39. <https://doi.org/10.1007/s00027-022-00874-3>

- Fleet RR (1974) The Red-Tailed Tropicbird on Kure Atoll. *Ornithological Monographs* iii–64. <https://doi.org/10.2307/40166698>
- Flood RL, Zufelt K (2018) NEW ESTIMATE OF THE NUMBER OF BREEDING PAIRS OF GREAT-WINGED PETREL *PTERODROMA MACROPTERA* ON TRISTAN ISLAND, SOUTH ATLANTIC
- Floyd RB, Swanson NM (1983) Wedge-Tailed Shearwaters on Muttonbird Island: An Estimate of the Breeding Success and the Breeding Population. *Emu - Austral Ornithology* 82:244–250. <https://doi.org/10.1071/MU9820244s>
- Forbes LS, Kaiser GW (1994) Habitat Choice in Breeding Seabirds: When to Cross the Information Barrier. *Oikos* 70:377–384
- Fox GA, Gurevitch J (2000) Population Numbers Count: Tools for Near-Term Demographic Analysis. *The American Naturalist* 156:242–256. <https://doi.org/10.1086/303387>
- Francis R, Sagar P (2012) Modelling the effect of fishing on southern Buller's albatross using a 60-year dataset. *New Zealand Journal of Zoology* 39:3–17. <https://doi.org/10.1080/03014223.2011.600766>
- Franeker JAV, Creuwels JCS, Veer WVD, et al (2001) Unexpected effects of climate change on the predation of Antarctic petrels. *Antarctic science* 13:430–439. <https://doi.org/10.1017/S0954102001000591>
- Frazier J (1975) Marine turtles of the western Indian Ocean. *Oryx* 13:164–175
- Frederiksen M, Bregnballe T (2000) Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resightings. *Journal of Animal Ecology* 69:737–752. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00435.x>
- Frederiksen M, Daunt F, Harris MP, Wanless S (2008) The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 77:1020–1029. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01422.x>
- Frederiksen M, Lebreton J -D., Bregnballe T (2001) The interplay between culling and density-dependence in the great cormorant: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 38:617–627. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00620.x>
- Frederiksen M, Petersen A (1999) Adult Survival of the Black Guillemot in Iceland. *The Condor* 101:589–597. <https://doi.org/10.2307/1370188>
- Fretwell SD, Lucas HL (1970) On territorial behaviour an other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:16-36
- Friesen VL, Burg TM, mccoys KD (2007) Mechanisms of population differentiation in seabirds: population differentiation in seabirds. *Molecular Ecology* 16:1765–1785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03197.x>

- Fry DM, Swenson J, Addiego LA, et al (1986) Reduced reproduction of wedge-tailed shearwaters exposed to weathered Santa Barbara crude oil. *Arch Environ Contam Toxicol* 15:453–463. <https://doi.org/10.1007/BF01066414>
- Gabriel PO, Golightly RT (2014) Aversive conditioning of Steller’s Jays to improve marbled murrelet nest survival: Aversive Conditioning of Steller’s Jays. *Jour Wild Mgmt* 78:894–903. <https://doi.org/10.1002/jwmg.725>
- Gadgil M, Solbrig OT (1972) The Concept of r- and K-Selection: Evidence from Wild Flowers and Some Theoretical Considerations. *The American Naturalist* 106:14–31. <https://doi.org/10.1086/282748>
- Gaillard J -M., Yoccoz NG, Lebreton J -D., et al (2005) Generation Time: A Reliable Metric to Measure Life-History Variation among Mammalian Populations. *The American Naturalist* 166:119–123. <https://doi.org/10.1086/430330>
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Delorme D, Jorgenson J (2000) Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc R Soc Lond B* 267:471–477. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1024>
- Gaillard J-M, Pontier D, Allainé D, et al (1989) An Analysis of Demographic Tactics in Birds and Mammals. *Oikos* 56:59. <https://doi.org/10.2307/3566088>
- Gamble A, Garnier R, Jaeger A, et al (2019) Exposure of breeding albatrosses to the agent of avian cholera: dynamics of antibody levels and ecological implications. *Oecologia* 189:939–949. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04369-1>
- Gangloff B, Raust P, Thibault J-C, Bretagnolle V (2009) Notes on the Phoenix Petrel (*Pterodroma alba*) from Hatuta’a Island, Marquesas. *Waterbirds* 32:453–458. <https://doi.org/10.1675/063.032.0312>
- Garot E, Joët T, Combes MC, et al (2019) Plant population dynamics on oceanic islands during the Late Quaternary climate changes: genetic evidence from a tree species (*Coffea mauritiana*) in Reunion Island. *New Phytologist* 224:974–986. <https://doi.org/10.1111/nph.16052>
- Garstang W (1900) The impoverishment of the sea. A critical summary of the experimental and statistical evidence bearing upon the alleged depletion of the trawling grounds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 6:1–69
- Gaston AJ (1992) Annual Survival of Breeding Cassin’s Auklets in the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *The Condor* 94:1019–1021. <https://doi.org/10.2307/1369303>
- Gaston AJ, Bertram DF, Boyne AW, et al (2009) Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. *Environ Rev* 17:267–286. <https://doi.org/10.1139/A09-013>
- Genevois F, Barbraud C (2020) Oiseaux marins: Entre ciel et mers. *Quae*

- Georges A, Gruber B, Pauly GB, et al (2018) Genomewide SNP markers breathe new life into phylogeography and species delimitation for the problematic short-necked turtles (Chelidae: Emydura) of eastern Australia. *Molecular Ecology* 27:5195–5213. <https://doi.org/10.1111/mec.14925>
- Gerber BD, Kendall WL (2016) Considering transient population dynamics in the conservation of slow life-history species: An application to the sandhill crane. *Biological Conservation* 200:228–239. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.014>
- Gianuca D, Votier SC, Pardo D, et al (2019) Sex-specific effects of fisheries and climate on the demography of sexually dimorphic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 88:1366–1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13009>
- Gill RE, Mewaldt LR (1983) Pacific Coast Caspian Terns: Dynamics of an Expanding Population. *The Auk* 100:369–381. <https://doi.org/10.1093/auk/100.2.369>
- Gilman E, Chaloupka M, Peschon J, Ellgen S (2016) Risk Factors for Seabird Bycatch in a Pelagic Longline Tuna Fishery. *Plos ONE* 11:e0155477. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155477>
- Gimenez O, Lebreton J, Choquet R, Pradel R (2018) r2ucare: An R package to perform goodness-of-fit tests for capture–recapture models. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1749–1754. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13014>
- Gineste B (2016) Étude de la biologie et de la vulnérabilité au développement anthropique des oiseaux marins nocturnes à La Réunion. Doctoral dissertation, Université de la Réunion
- Glen AS, Atkinson R, Campbell KJ, et al (2013) Eradicating multiple invasive species on inhabited islands: the next big step in island restoration? *Biol Invasions* 15:2589–2603. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0495-y>
- González M, De La Cueva H (2007) Apparent Survival of Adult Magnificent Frigatebirds in the Breeding Colony of Isla Isabel, Mexico. *Waterbirds* 30:73–79. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030\[0073:ASOAMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030[0073:ASOAMF]2.0.CO;2)
- Gracanin A, Mikac KM (2022) Camera traps reveal overlap and seasonal variation in the diel activity of arboreal and semi-arboreal mammals. *Mammalian Biology* 102:341–355. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00218-y>
- Green RE, Bailey SR, Avery MI (1990) Can ringing recoveries help to explain the population dynamics of British terns ? *The Ring* 13:133–137
- Greene BS, Taylor GA, Earl R (2015) Distribution, population status and trends of grey-faced petrel (*Pterodroma macroptera gouldi*) in the northern North Island, New Zealand. *The Ornithological Society of New Zealand* 143–161
- Greenwood PJ, Harvey PH (1982) The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annu Rev Ecol Syst* 13:1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>

- Grémillet D, Péron C, Lescroël A, et al (2020) No way home: collapse in northern gannet survival rates point to critical marine ecosystem perturbation. *Mar Biol* 167:189. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03801-y>
- Griffiths R, Brown D, Tershy B, et al (2019) Successes and failures of rat eradications on tropical islands: a comparative review of eight recent projects
- Griffiths R, Miller A, Climo G (2011) Addressing the impact of land crabs on rodenteradications on islands. *Pac Conserv Biol* 17:347. <https://doi.org/10.1071/PC110347>
- Grosbois V, Thompson PM (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos* 109:273–290. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13774.x>
- Guinard E, Weimerskirch H, Jouventin P (1998) Population Changes and Demography of the Northern Rockhopper Penguin on Amsterdam and Saint Paul Islands. *Colonial Waterbirds* 21:222. <https://doi.org/10.2307/1521909>
- Gummer H (2003) Chick translocation as a method of establishing new surface-nesting seabird colonies: a review. 39
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.12.006>
- Hamilton WD (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295–311. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(71\)90189-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90189-5)
- Hanghøj K, Moltke I, Andersen PA, et al (2019) Fast and accurate relatedness estimation from high-throughput sequencing data in the presence of inbreeding. *Gigascience* 8:1–9. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giz034>
- Harper GA, van Dinther M, Russell JC, Bunbury N (2015) The response of black rats (*Rattus rattus*) to evergreen and seasonally arid habitats: informing eradication planning on a tropical island. *Biological Conservation* 185:66–74
- Harrington BA (1974) Colony Visitation Behavior and Breeding Ages of Sooty Terns (*Sterna fuscata*). *Wiley* 45:31
- Harris MP, Frederiksen M, Wanless S (2007) Within- and between-year variation in the juvenile survival of Common Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 149:472–481. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00667.x>
- Harris MP, Tasker ML (1999) Conservation value of ringing seabirds in Britain and Ireland. *Ringling & Migration* 19:95–106. <https://doi.org/10.1080/03078698.1999.9674215>

- Harris MP, Wanless S, Rothery P, et al (2000) Survival of adult Common Guillemots *Uria aalge* at three Scottish colonies. *Bird Study* 47:1–7.
<https://doi.org/10.1080/00063650009461154>
- Harrison CS (1990) *Seabirds of Hawaii : natural history and consevation*, Cornell University Press
- Hastings A (2004) Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution* 19:39–45. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.007>
- Hatch SA, Roberts BD, Fadely BS (1993) Adult survival of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony. *Ibis* 135:247–254.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1993.tb02841.x>
- Hatchwell BJ, Birkhead TR (1991) Population Dynamics of Common Guillemots *Uria aalge* on Skomer Island, Wales. *Ornis Scandinavica* 22:55.
<https://doi.org/10.2307/3676621>
- Hays C (1984) The Humboldt penguin in Peru. *Oryx* 18:92–95.
<https://doi.org/10.1017/S0030605300018767>
- Hedrick PW, Kalinowski ST (2000) Inbreeding Depression in Conservation Biology. *Annu Rev Ecol Syst* 31:139–162.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.139>
- Hénaux V, Bregnballe T, Lebreton J (2007) Dispersal and recruitment during population growth in a colonial bird, the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology* 38:44–57. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03712.x>
- Herman RW, Winger BM, Dittmann DL, Harvey MG (2022) Fine-scale population genetic structure and barriers to gene flow in a widespread seabird (*Ardenna pacifica*). *Biological Journal of the Linnean Society* 137:125–136.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac091>
- Hill GJE, Dyer PK, Carter JL, Barnes T (1996) Nesting activity, breeding success and colony size for the Wedge-tailed Shearwater *Puffinus pacificus* on Heron Island. *Australian Journal of Ecology* 21:316–323. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1996.tb00614.x>
- Hindell MA, Lea M, Hull CL (1996) The effects of flipper bands on adult survival rate and reproduction in the Royal Penguin, *Eudyptes schlegeli*. *Ibis* 138:557–560.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1996.tb08080.x>
- Hinke JT, Trivelpiece SG, Trivelpiece WZ (2014) Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) survival rates and their relationship to environmental indices in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol* 37:1797–1809. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1562-2>

- Hodges CSN, Nagata RJ (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
- Hodgson DJ, Townley S (2004) METHODOLOGICAL INSIGHT: Linking management changes to population dynamic responses: the transfer function of a projection matrix perturbation: Transfer function of a population projection matrix. *Journal of Applied Ecology* 41:1155–1161. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00959.x>
- Hoeck PEA, Wolak ME, Switzer RA, et al (2015) Effects of inbreeding and parental incubation on captive breeding success in Hawaiian crows. *Biological Conservation* 184:357–364. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.02.011>
- Hölker F, Wolter C, Perkin EK, Tockner K (2010) Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution* 25:681–682. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007>
- Horswill C, Humphreys EM, Robinson RA (2018) When is enough ... enough? Effective sampling protocols for estimating the survival rates of seabirds with mark-recapture techniques. *Bird Study* 65:290–298. <https://doi.org/10.1080/00063657.2018.1516191>
- Horvitz DG, Thompson DJ (1952) A Generalization of Sampling Without Replacement From a Finite Universe. *Journal of the American Statistical Association* 47:663–685
- Huggins RM (1989) On the Statistical Analysis of Capture Experiments
- Hughes BJ (2013) Breeding and population ecology of sooty terns on Ascension Island. 265
- Humeau L, Corre ML, Reynolds SJ, et al (2020) Genetic structuring among colonies of a pantropical seabird: Implication for subspecies validation and conservation. *Ecology and Evolution* 20. <https://doi.org/10.1002/ece3.6635>
- Hunter C, Fletcher D, Scofield P (2001) Preliminary modelling of black petrels (*Procellaria parkinsoni*) to assess population status. *Doc science internal series* 2
- Hunter ML, Gibbs JP (2006) *Fundamentals of conservation biology*. John Wiley & Sons
- Huyvaert KP, Anderson DJ (2004) Limited dispersal by Nazca boobies *Sula granti*. *Journal of Avian Biology* 46–53
- Idle JL, Wilhite CJ, Harmon KC, et al (2021) Wedge-tailed Shearwater (*Ardenna pacifica*) nesting success in human-dominated coastal environments. *Peerj* 9:e12096. <https://doi.org/10.7717/peerj.12096>
- Imber M, Harrison M, Harrison J (2000) Interactions between petrels, rats and rabbits on Whale Island, and effects of rat and rabbit eradication. *New Zealand Journal of Ecology* 24:153–160

- Imber MJ (1976) BREEDING BIOLOGY OF THE GREY-FACED PETREL
 PTERODROMA MACROPTERA GOVLDI. *Ibis* 118:51–64.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1976.tb02010.x>
- Imber MJ, mcfadden I, Bell E, Scofield P (2003) Post-fledging migration, age of first return and recruitment, and results of inter-colony translocation of black petrels. *The Ornithological Society of New Zealand* 50:183–210
- Imber MJ, Taylor GA, Tennyson AJD, et al (2005) Non-breeding behaviour of Magenta Petrels *Pterodroma magentae* at Chatham Island, New Zealand. *Ibis* 758–763
- Imber MJ, West JA (2003) Cook’s petrel (*Pterodroma cooki*) : historic distribution, breeding biology and effects of predators. *The Ornithological Society of New Zealand* 50:221–330
- INSEE Dossier complet, département de La Réunion
- IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. Zenodo. URL <https://zenodo.org/record/3553579>
- IPCC (2023) Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st edn. Cambridge University Press
- IUCN (2018a) *Pachyptila desolata*: birdlife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22698114A132626218
- IUCN (2018b) *Diomedea amsterdamensis*: birdlife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22698310A132397831
- IUCN (2018c) *Pseudobulweria aterrima*: birdlife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22697896A132611797
- IUCN (2018d) *Pterodroma baraui*: birdlife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22698035A132621225
- IUCN (2019a) *Phaethon rubricauda*: birdlife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T22696641A163889221
- IUCN (2019b) *Phaethon lepturus*: birdlife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T22696645A163887639
- Jacobsen K-O, Erikstad KE, Saether B-E (1995) An Experimental Study of the Costs of Reproduction in the Kittiwake *Rissa Tridactyla*. *Ecology* 76:1636–1642.
<https://doi.org/10.2307/1938164>
- Jaquemet S (2005) Rôle des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de l’océan Indien
- Jenouvrier S, Barbraud C, Cazelles B, Weimerskirch H (2005) Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding

- proportions. *Oikos* 108:511–522. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13351.x>
- Jenouvrier S, Garnier J, Patout F, Desvillettes L (2017) Influence of dispersal processes on the global dynamics of Emperor penguin, a species threatened by climate change. *Biological Conservation* 212:63–73. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.017>
- Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, et al (2012) Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. *Global Change Biology* 18:2756–2770. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02744.x>
- Jiménez-Muñoz M, Cole DJ, Freeman SN, et al (2019) Estimating age-dependent survival from age-aggregated ringing data—extending the use of historical records. *Ecology and Evolution* 9:769–779. <https://doi.org/10.1002/ece3.4820>
- Jolly GM (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225–247
- Jones AT, Ovenden JR, Wang YG (2016a) Improved confidence intervals for the linkage disequilibrium method for estimating effective population size. *Heredity* 117:217–223. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.19>
- Jones CJ, Clifford H, Fletcher D (2011) Survival and age-at-first-return estimates for grey-faced petrels (*Pterodroma macroptera gouldi*) breeding on Mauao and Motuotau Island in the Bay of Plenty, New Zealand. *Notornis* 58:71–80
- Jones HP (2010) Seabird islands take mere decades to recover following rat eradication. *Ecological Applications* 20:2075–2080. <https://doi.org/10.1890/10-0118.1>
- Jones HP, Holmes ND, Butchart SHM, et al (2016b) Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:4033–4038. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521179113>
- Jones HP, Kress SW (2012) A review of the world’s active seabird restoration projects. *The Journal of Wildlife Management* 76:2–9. <https://doi.org/10.1002/jwmg.240>
- Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, et al (2008) Severity of the Effects of Invasive Rats on Seabirds: A Global Review: *Effects of Rats on Seabirds*. *Conservation Biology* 22:16–26. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00859.x>
- Jones IL (1992) Factors Affecting Survival of Adult Least Auklets (*Aethia pusilla*) at St. Paul Island, Alaska. *The Auk*
- Jones IL, Hunter FM, Robertson GJ (2002) Annual adult survival of Least Auklets (Aves, Alcidae) varies with large-scale climatic conditions of the North Pacific Ocean. *Oecologia* 133:38–44. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0991-8>
- Jouanin C (1987) Notes on the nesting Procellariiformes in Réunion. In: *Studies of Mascarene Island birds*. Cambridge university press, pp 359–363

- Jouventin P, Weimerskirch H (1984) L'Albatros fuligineux à dos sombre *Phoebastria fusca*, exemple de stratégie d'adaptation extrême à la vie pélagique. *Revec* 39:401–429. <https://doi.org/10.3406/revec.1984.5267>
- Juhasz C-C, Dubos J, Pinet P, et al (2022) Discovery of the breeding colonies of a critically endangered and elusive seabird, the Mascarene Petrel (*Pseudobulweria aterrima*). *JFO* 93:art11. <https://doi.org/10.5751/JFO-00160-930411>
- Julien JR, Gauthier G, Morrison RIG, Bêty J (2013) Survival Rate of the Long-tailed Jaeger at Alert, Ellesmere Island, Nunavut. *The Condor* 115:543–550. <https://doi.org/10.1525/cond.2013.120153>
- Kappes PJ, Jones HP (2014) Integrating seabird restoration and mammal eradication programs on islands to maximize conservation gains. *Biodivers Conserv* 23:503–509. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0608-z>
- Kardos M, Armstrong EE, Fitzpatrick SW, et al (2021) The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *Proc Natl Acad Sci USA* 118:e2104642118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104642118>
- Kardos M, Zhang Y, Parsons KM, et al (2023) Inbreeding depression explains killer whale population dynamics. *Nat Ecol Evol* 7:675–686. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-01995-0>
- Keitt B, Griffiths R, Boudjelas S, et al (2015) Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. *Biological Conservation* 185:17–26. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.10.014>
- Kendall MG (1938) A New Measure of Rank Correlation. *Biometrika* 10:81–93
- Kennedy M, Gray RD (1993) Can Ecological Theory Predict the Distribution of Foraging Animals? A Critical Analysis of Experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos* 10. <https://doi.org/10.2307/3545322>
- Kepler CB (1969) The breeding biology of the blue-faced booby (*Sula dactylatra personata*) on greend island, Kure Atoll. 4894–4894
- Kier G, Kreft H, Lee TM, et al (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:9322–9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Kim Y, Priddel D, Carlile N, et al (2014) DO TRACKING TAGS IMPEDE BREEDING PERFORMANCE IN THE THREATENED GOULD'S PETREL *PTERODROMA LEUCOPTERA*?
- King BR, Hicks JT, Cornelius J (1992) Population Changes, Breeding Cycles and Breeding Success over Six Years in a Seabird Colony at Michaelmas Cay, Queensland. *Emu - Austral Ornithology* 92:1–10. <https://doi.org/10.1071/MU9920001>

- Koerner F (1969) Décolonisation et économie de plantations. Situation des propriétés européennes à Madagascar. *Geo* 78:654–679. <https://doi.org/10.3406/geo.1969.15950>
- Kojadinovic J, Bustamante P, Churlaud C, et al (2007) Mercury in seabird feathers: Insight on dietary habits and evidence for exposure levels in the western Indian Ocean. *Science of The Total Environment* 384:194–204. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.05.018>
- Koons DN, Gunnarsson G, Schmutz JA, Rotella JJ (2014) Drivers of waterfowl population dynamics: from teal to swans
- Koons DN, Holmes RR, Grand JB (2007) POPULATION INERTIA AND ITS SENSITIVITY TO CHANGES IN VITAL RATES AND POPULATION STRUCTURE. *Ecology* 88:2857–2867. <https://doi.org/10.1890/06-1801.1>
- Koons DN, Iles DT, Schaub M, Caswell H (2016) A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecol Lett* 19:1023–1031. <https://doi.org/10.1111/ele.12628>
- Koons DN, Rockwell RF, Grand JB (2006) Population Momentum: Implications for Wildlife Management. *Journal of Wildlife Management* 70:19–26. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[19:PMIFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[19:PMIFWM]2.0.CO;2)
- Korneliussen TS, Albrechtsen A, Nielsen R (2014) ANGSD: Analysis of Next Generation Sequencing Data. *BMC Bioinformatics* 15:1–13. <https://doi.org/10.1186/s12859-014-0356-4>
- Krüger L, Paiva VH, Petry MV, et al (2018) Population estimate of Trindade Petrel *Pterodroma arminjoniana* by the use of Predictive Nest Habitat Modelling. *Bird Conservation International* 28:197–207. <https://doi.org/10.1017/S0959270916000289>
- Kuussaari M, Saccheri I, Camara M, Hanski I (1998) Allee Effect and Population Dynamics in the Glanville Fritillary Butterfly. *Oikos* 82:384. <https://doi.org/10.2307/3546980>
- La Cock GD, Cameron Duffy D, Cooper J (1987) Population dynamics of the African penguin *Spheniscus demersus* at Marcus Island in the Benguela upwelling ecosystem: 1979–1985. *Biological Conservation* 40:117–126. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(87\)90062-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(87)90062-0)
- Laake J (2013) rmark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. Alaska Fisheries Science Center Processed Reports, NOAA, National marine fishery service
- Lack D (1968) Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London
- Lande R (1993) Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *The American Naturalist* 142:911–927

- Lande R (1998a) Demographic Stochasticity and Allee Effect on a Scale with Isotropic Noise. *Oikos* 83:353–358
- Lande R (1998b) Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Population Ecology* 40:259–269
- Langrand O (1990) *Guide to the Birds of Madagascar*. Yale University Press
- Laroulandie V, Lefèvre C (2014) The Use of Avian Resources by the Forgotten Slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *International Journal of Osteoarchaeology* 24:407–416. <https://doi.org/10.1002/oa.2380>
- Lavers JL, Lisovski S, Bond AL (2019) Preliminary survival and movement data for a declining population of Flesh-footed Shearwater *Ardenna carneipes* in Western Australia provides insights into marine threats. *Bird Conservation International* 29:327–337. <https://doi.org/10.1017/S0959270918000084>
- Lazenby BT, Mooney NJ, Dickman CR (2014) Effects of low-level culling of feral cats in open populations: a case study from the forests of southern Tasmania. *Wildl Res* 41:407. <https://doi.org/10.1071/WR14030>
- Le Bohec C, Durant JM, Gauthier-Clerc M, et al (2008) King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:2493–2497. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712031105>
- Le Corre M (2008) Cats, rats and seabirds. *Nature* 451:2
- Le Corre M (1996) The breeding seabirds of Tromelin island (Western Indian Ocean): population sizes, trends and breeding phenology. *Ostrich* 67:155–159. <https://doi.org/10.1080/00306525.1996.9639704>
- Le Corre M (1998) Relations entre les oiseaux marins pélagiques tropicaux et l'environnement océanique : le cas de l'île Europa (Canal du Mozambique). University of Paris 6
- Le Corre M (2001) Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *J Zoology* 254:239–249. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000759>
- Le Corre M (1999) Plumage polymorphism of red-footed boobies (*Sula sula*) in the western Indian Ocean: an indicator of biogeographic isolation. *Journal of Zoology* 249:411–415. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01210.x>
- Le Corre M, Bemanaja E (2009) Discovery of two major seabird colonies in Madagascar. *Marine Ornithology*
- Le Corre M, Bemanaja E, Mbelomanana A, et al (2022) The seabirds of Madagascar: Population status, threats, and conservation. 17

- 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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.015>
- Le Corre M, Hivert J, Orłowski S, et al (2019) Seabird on islands: general overview and a case study (Symp.). In: *Book of Abstracts Talks of the 3rd International Conference on Island Evolution, Ecology and Conservation*, Flores o., Ah-pend, C&Wildling N. University of La Réunion, p 22
- Le Corre M, Jaeger A, Pinet P, et al (2012) Tracking seabirds to identify potential Marine Protected Areas in the tropical western Indian Ocean. *Biological Conservation* 156:83–93. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.015>
- Le Corre M, Jouventin P (1997) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Revue d'écologie*
- Le Corre M, Jouventin P (1999) Geographical variation in the White-tailed Tropicbird *Phaethon lepturus*, with the description of a new subspecies endemic to Europa Island, southern Mozambique Channel. *Ibis* 141:233–239. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1999.tb07546.x>
- Le Corre M, Ollivier A, Ribes S, Jouventin P (2002) Light-induced mortality of petrels: a 4-year study from Réunion Island (Indian Ocean). *Biological Conservation* 105:93–102. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00207-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00207-5)
- Le Corre M, Safford RJ (2001) La Réunion and îles éparses. In: *Important bird areas in Africa and associated islands*
- Leal GR, Serafini PP, Simão-Neto I, et al (2016) Breeding of White-tailed Tropicbirds (*Phaethon lepturus*) in the western South Atlantic. *Braz J Biol* 76:559–567. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.16514>
- Lebreton JD (2005) Age, stages, and the role of generation time in matrix models. *Ecological Modelling* 188:22–29. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.003>
- 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. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lebreton J-D, Pradel R (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353–369
- Lee DS, Walsh-mcgee M (2020) White-tailed Tropicbird (*Phaethon lepturus*). In: Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology
- Lefkovich LP (1965) The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics* 21:1. <https://doi.org/10.2307/2528348>

- Legendre S, Clobert J (1995) ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22:817–834.
<https://doi.org/10.1080/02664769524649>
- Legrand B, Benneveau A, Jaeger A, et al (2016) Current wintering habitat of an endemic seabird of Reunion Island, Barau’s petrel *Pterodroma barau*, and predicted changes induced by global warming. *Marine Ecology Progress Series* 550:235–248
- Leigh DM, Kersten O, Star B, et al (2023) Sympatry of genetically distinct Atlantic Puffins (*Fratercula arctica*) in the High Arctic. *Ibis* 165:1022–1030.
<https://doi.org/10.1111/ibi.13153>
- Leslie PH (1945) *On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics*
- Liberg O, Sandell M Spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other fids. *Domestic cat: the biology of its behavior*/edited by Dennis. Turner and Patrick Batson. 1988
- Lincoln FC (1930) Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns, US Department of Agriculture
- Lois NA, Campagna L, Balza U, et al (2020) Metapopulation dynamics and foraging plasticity in a highly vagile seabird, the southern rockhopper penguin. *Ecology and Evolution* 10:3346–3355. <https://doi.org/10.1002/ece3.6127>
- Lopez J, Nikolic N, Riethmuller M, et al (2021) High genetic diversity despite drastic bottleneck in a critically endangered, long-lived seabird, the Mascarene Petrel *Pseudobulweria aterrima*. *Ibis* 163:268–273. <https://doi.org/10.1111/ibi.12864>
- Lorentsen S-H, Amundsen T, Anthonisen K, Lifjeld JT (2000) Molecular Evidence for Extrapair Paternity and Female-Female Pairs in Antarctic Petrels. *The Auk* 117:1042–1047. <https://doi.org/10.1093/auk/117.4.1042>
- Lotka AJ (1924) Probability-Increase in Shuffling, and the Asymmetry of Time. *Science* 59:532–536. <https://doi.org/10.1126/science.59.1537.532>
- Louette M (1999) Les oiseaux marins. In: *La faune terrestre de Mayotte, Musée Royal de l’Afrique centrale*. Tervuren, Belgique, pp 60–64
- Lough JM, Cantin NE (2014) Perspectives on Massive Coral Growth Rates in a Changing Ocean. *The Biological Bulletin* 226:187–202.
<https://doi.org/10.1086/bblv226n3p187>
- Lovejoy TE (1997) Biodiversity: what is it. *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. 7–14
- Luna N, Varela AI, Brokordt K, Luna-Jorquera G (2018) Assessing Potential Predation Risk by Introduced Predators on Unattended Eggs in the Red-Tailed Tropicbird, *Phaethon rubricauda*, on Rapa Nui (Easter Island). *Tropical Conservation Science* 11:194008291878507. <https://doi.org/10.1177/1940082918785079>

- Lynch M, Conery J, Burger R (1995) Mutation Accumulation and the Extinction of Small Populations. *The American Naturalist* 146:489–518.
<https://doi.org/10.1086/285812>
- Lyons JE, Runge MC, Laskowski HP, Kendall WL (2008) Monitoring in the Context of Structured Decision-Making and Adaptive Management. *Journal of Wildlife Management* 72:1683–1692. <https://doi.org/10.2193/2008-141>
- Macarthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton 467:
- 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. <https://doi.org/10.1017/S0959270911000396>
- Maillard L (1863) Notes sur l'île de La Réunion (Bourbon), Dentu
- Major HL, Jones IL, Byrd GV, Williams JC (2006) Assessing the Effects of Introduced Norway Rats (*Rattus norvegicus*) on Survival and Productivity of Least Auklets (*Aethia pusilla*) (Évaluer les Effets de *Rattus norvegicus* Introduits sur la Survie et la Productivité de *Aethia pusilla*). *The Auk* 123:681–694
- Marchant S, Higgins PJ (1993) *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Raptors to Lapwings, vol. 2*. Oxford University Press, Melbourne
- Marín M, González R, Trucco S (2020) POPULATION STATUS OF THE KERMADEC PETREL *PTERODROMA NEGLECTA* JUANA AT SAN AMBROSIO ISLAND, CHILE
- Maris V (2010) *Philosophie de la biodiversité : petite éthique pour une nature en péril*. Paris : Buchet-Chastel
- Marriner N, Guérout M, Romon T, Dussouillez P (2010) Géomorphologie de Tromelin, océan Indien. *Comptes Rendus Geoscience* 342:766–777.
<https://doi.org/10.1016/j.crte.2010.05.003>
- Marris E (2019) Drones unleashed against invasive Galapagos rats. *Nature* 2
- Martínez-Gómez JE, Jacobsen JK (2004) The conservation status of Townsend's shearwater *Puffinus auricularis auricularis*. *Biological Conservation* 116:35–47.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00171-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00171-X)
- Marvelde LT, Meininger PL, Flamant R, Dingemanse NJ (2009) Age-Specific Density-Dependent Survival in Mediterranean Gulls *Larus melanocephalus*. *Ardea* 97:305–312. <https://doi.org/10.5253/078.097.0306>
- May R (1973) Stability in Randomly Fluctuating Versus Deterministic Environments. *The American Society of Naturalists*
- May R (1976) Model for two interacting populations. *Theoretical ecology : principles and applications* 49–70

- Mayfield H (1961) Nest success calculated from exposure. *The Wilson Bulletin* 73:7
- Mayfield HF (1975) Suggestions for calculating nest success. 11
- Medina FM, Bonnaud E, Vidal E, et al (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Glob Change Biol* 17:3503–3510.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02464.x>
- Meier JJ, Sousa VC, Marques DA, et al (2017) Demographic modelling with whole-genome data reveals parallel origin of similar *Pundamilia* cichlid species after hybridization. *Molecular Ecology* 123–141. <https://doi.org/10.1111/mec.13838>
- Mesny A, Mailhot C (2010) La collaboration entre chercheurs et praticiens en gestion. Entre faux-semblants et nécessité épistémique. *Revue française de gestion* 36:33–45. <https://doi.org/10.3166/rfg.202.33-45>
- Mijangos JL, Gruber B, Berry O, et al (2022) dartr v2: An accessible genetic analysis platform for conservation, ecology and agriculture. *Methods in Ecology and Evolution* 13:2150–2158. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13918>
- Miller TEX, Tenhumberg B (2010) Contributions of demography and dispersal parameters to the spatial spread of a stage-structured insect invasion. *Ecological Applications* 20:620–633. <https://doi.org/10.1890/09-0426.1>
- Mills JA, Bradford-Grieve JW, Morrisey JM, Mills D (2018) Major change in the red-billed gull (*Larus novaehollandiae scopulinus*) population at Kaikoura Peninsula, New Zealand: causes and consequences: a review. *Notornis* 65:14–26
- Mills LS, Lindberg MS (2002) Sensitivity analysis to evaluate the consequences of conservation actions. In: *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, pp 338–366
- Mirmovitch V (1995) Spatial Organisation of Urban Feral Cats (*Felis Catus*) in Jerusalem. *Wildl Res* 22:299. <https://doi.org/10.1071/WR9950299>
- Miskelly CM, Taylor GA, Gummer H, Williams R (2009) Translocations of eight species of burrow-nesting seabirds (genera *Pterodroma*, *Pelecanoides*, *Pachyptila* and *Puffinus*: Family Procellariidae). *Biological Conservation* 142:1965–1980.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.027>
- Mitchell NJ, Janzen FJ (2010) Temperature-Dependent Sex Determination and Contemporary Climate Change. *Sex Dev* 4:129–140.
<https://doi.org/10.1159/000282494>
- Moller H, O’Byrne P, Bragg C, et al (2009) Guidelines for cross-cultural Participatory Action Research partnerships: A case study of a customary seabird harvest in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 36:211–241.
<https://doi.org/10.1080/03014220909510152>
- Moloney CL, Cooper J, Ryan PG, Roy Siegfried W (1994) Use of a population model to assess the impact of longline fishing on wandering albatross *Diomedea exulans*

- populations. *Biological Conservation* 70:195–203. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90163-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90163-5)
- Moors PJ, Atkinson IAE (1984) Predation on seabirds by introduced animals, and factors influencing its severity. The status and conservation of the World's seabirds. Technical Publication 2 International Council for Bird Preservation
- Mougin J-L, Jouanin C, Roux F (2002) Age-dependant adult survival in the Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*). *Avocetta-parma* 26:7–10
- Mougin J-L, Jouanin C, Roux F (1993) Le taux de survie annuel des adultes chez le puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île de Selvagem Grande (30°09 N, 15°52 W)
- Mougin J-L, Jouanin C, Roux F (2000) Démographie du puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30 09'N, 15 52'W). *Revue d'Ecologie, Terre et Vie* 55:275–290
- Mouneyrac C, Perrein-Ettajani H, Amiard-Triquet C (2010) Influence of anthropogenic stress on fitness and behaviour of a key-species of estuarine ecosystems, the ragworm *Nereis diversicolor*. *Environmental Pollution* 158:121–128. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.07.028>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nadachowska-Brzyska K, Burri R, Smeds L, Ellegren H (2016) PSMC analysis of effective population sizes in molecular ecology and its application to black-and-white *Ficedula* flycatchers. *Molecular Ecology* 25:1058–1072. <https://doi.org/10.1111/mec.13540>
- Nel DC, Taylor F, Ryan PG, Cooper J (2003) Population Dynamics of the Wandering Albatross *Diomedea Exulans* at Marion Island: Longline Fishing and Environmental Influences. *African Journal of Marine Science* 25:503–517. <https://doi.org/10.2989/18142320309504039>
- Nelson S, Nelson B (1978) *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, USA
- Nicoll MAC, Nevoux M, Jones CG, et al (2017) Contrasting effects of tropical cyclones on the annual survival of a pelagic seabird in the Indian Ocean. *Glob Change Biol* 23:550–565. <https://doi.org/10.1111/gcb.13324>
- Nogales M, Martin 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>
- Nur N, Sydeman WJ (1999) Survival, breeding probability and reproductive success in relation to population dynamics of Brandt's Cormorants *Phalacrocorax penicillatus*. *Bird Study* 46:S92–S103. <https://doi.org/10.1080/00063659909477236>

- O'Dwyer T, Carlile N, O'Neill L, Halpin LR (2023) Changing fortunes of the Black-winged Petrel *Pterodroma nigripennis* following the Lord Howe Island Rodent Eradication Project - interactions with other recovering species. *Bird Conservation International* 33:e18. <https://doi.org/10.1017/S0959270922000132>
- Oli MK (2004) The fast–slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5:449–463. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.06.002>
- Olsson O, Van Der Jeugd HP (2002) Survival in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: temporal and sex-specific effects of environmental variability. *Oecologia* 132:509–516. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0985-6>
- O'Neill P, Minton CDT, Nisbet ICT, Hines JE (2008) Annual Recapture and Survival Rates of Two Non-Breeding Adult Populations of Roseate Terns *Sterna dougallii* Captured on the Great Barrier Reef, Australia, and Estimates of their Population Sizes. *Waterbirds* 31:338–345. <https://doi.org/10.1675/1524-4695-31.3.338>
- Oppel S, Beaven BM, Bolton M, et al (2011a) Eradication of Invasive Mammals on Islands Inhabited by Humans and Domestic Animals: *Mammal Eradications on Inhabited Islands*. *Conservation Biology* 25:232–240. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01601.x>
- Oppel S, Clark BL, Risi MM, et al (2022) Cryptic population decrease due to invasive species predation in a long-lived seabird supports need for eradication. *Journal of Applied Ecology* 59:2059–2070. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14218>
- Oppel S, Lavers JL, Donaldson AH, et al (2017) Population status, breeding success and ecology of the Henderson Petrel after a failed rat eradication on Henderson Island. *Emu - Austral Ornithology* 117:151–159. <https://doi.org/10.1080/01584197.2017.1292610>
- Oppel S, Raine AF, Borg JJ, et al (2011b) Is the Yelkouan shearwater *Puffinus yelkouan* threatened by low adult survival probabilities? *Biological Conservation* 144:2255–2263. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.05.017>
- Orlowski S (2016) Suivi démographique de la population nicheuse de phaétons à bec jaune (*Phaethon lepturus*) de l'île Pouhou, Mayotte. (Rapport de mission)
- Oro D, Aguilar JS, Igual JM, Louzao M (2004) Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation* 116:93–102. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00180-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00180-0)
- Oro D, Torres R, Rodríguez C, Drummond H (2010) Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 91:1205–1214. <https://doi.org/10.1890/09-0939.1>
- Orzack SH, Steiner UK, Tuljapurkar S, Thompson P (2011) Static and dynamic expression of life history traits in the northern fulmar *Fulmarus glacialis*. *Oikos* 120:369–380. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.17996.x>

- Osorno J-L (1999) Offspring Desertion in the Magnificent Frigatebird: Are Males Facing a Trade-Off between Current and Future Reproduction? *Journal of Avian Biology* 30:335. <https://doi.org/10.2307/3677005>
- Otley H, Tansell J, Scofield P (2017) A comprehensive demographic assessment of the endangered Fiordland crested penguin *Eudyptes pachyrhynchus*. *New Zealand Journal of Zoology* 44:144–162. <https://doi.org/10.1080/03014223.2017.1284135>
- Paleczny M, Hammill E, Karpouzi V, Pauly D (2015) Population Trend of the World’s Monitored Seabirds, 1950-2010. *Plos ONE* 10:e0129342. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129342>
- Palestis BG, Hines JE (2015) Adult Survival and Breeding Dispersal of Common Terns (*Sterna hirundo*) in a Declining Population. *Waterbirds* 38:221–228. <https://doi.org/10.1675/063.038.0302>
- 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>
- Parker G, Rexer-Huber K, Walker K, Elliott G (2023) Antipodean wandering albatross population study 2023. Final report to the Department of Conservation. Parker Conservation
- Parker MW, Kress SW, Golightly RT, et al (2007) Assessment of Social Attraction Techniques Used to Restore a Common Murre Colony in Central California. *Waterbirds* 30:17–28. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030\[0017:AOSATU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030[0017:AOSATU]2.0.CO;2)
- Pascal M, Lorvelec O, Bretagnolle V, Culioli J (2008) Improving the breeding success of a colonial seabird: a cost-benefit comparison of the eradication and control of its rat predator. *Endang Species Res* 4:267–276. <https://doi.org/10.3354/esr00080>
- Patarnello T, Guinez R, Battaglia B (1991) Effects of pollution on heterozygosity in the barnacle *Balanus amphitrite* (Cirripedia: Thoracica). *Mar Ecol Prog Ser* 70:237–243. <https://doi.org/10.3354/meps070237>
- Paulian R (1950) L’Ile Europa: une dépendance de Madagascar. *Le naturaliste malgache* 2:77–85
- Pearce JM (2007) Philopatry: A return to origins. *The Auk* 124:1085–1087. <https://doi.org/10.1093/auk/124.3.1085>
- Peery MZ (2007) Ecology and conservation of the marbled murrelet (*Brachyramphus marmoratus*) in central California
- Petersen A, Robertson GJ, Thorstensen S, Mallory ML (2020) Annual survival of Arctic terns in western Iceland. *Polar Biol* 43:1843–1849. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02749-5>

- Peterson CGJ (1896) The yearly immigration of young plaice in the Limfjord from the German sea. Rept Danish Biol Stat 6:
- Philippe-Lesaffre M, Thibault M, Caut S, et al (2023) Recovery of insular seabird populations years after rodent eradication. *Conservation Biology*.
<https://doi.org/10.1111/cobi.14042>
- Phillips NJ (1987) The breeding biology of White-tailed Tropicbirds *Phaethon lepturus* at Cousin Island, Seychelles. *Ibis* 129:10–24. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1987.tb03156.x>
- Phillips RA, Caldow RWG, Furness RW (1996) The influence of food availability on the breeding effort and reproductive success of Arctic Skuas *Stercorarius parasiticus*. *Ibis* 138:410–419. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1996.tb08059.x>
- Phillips RA, Furness RW (1998) Polymorphism, mating preferences and sexual selection in the Arctic skua. *Journal of Zoology* 245:245–252.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00098.x>
- Pianka ER (1970) On r- and K-Selection. *The American Naturalist* 104:592–597.
<https://doi.org/10.1086/282697>
- Pierce RJ (2002) Kiore (*Rattus exulans*) impact on breeding success of Pycroft's petrels and little shearwaters. Doc science internal series 39
- Pietz PJ, Parmelee DF (1994) Survival, site and mate fidelity in South Polar Skuas *Catharacta maccormicki* at Anvers Island, Antarctica. *Ibis* 136:32–38.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb08128.x>
- Pievani T (2014) The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity. *Rend Fis Acc Lincei* 25:85–93. <https://doi.org/10.1007/s12210-013-0258-9>
- Pinet P, Jaquemet S, Phillips RA, Le Corre M (2012) Sex-specific foraging strategies throughout the breeding season in a tropical, sexually monomorphic small petrel. *Animal Behaviour* 83:979–989. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.019>
- Pinet P, Jaquemet S, Pinaud D, et al (2011) Migration, wintering distribution and habitat use of an endangered tropical seabird, Barau's petrel *Pterodroma baraui*. *Mar Ecol Prog Ser* 423:291–302. <https://doi.org/10.3354/meps08971>
- Pinet P, Salamolard M, Probst J-M, et al (2009a) Barau's Petrel *Pterodroma baraui*: history, biology and conservation of an endangered endemic petrel
- Pinet P, Salamolard M, Probst J-M, et al (2009b) Barau's Petrel *Pterodroma baraui*: history, biology and conservation of an endangered endemic petrel
- Pollock KH (1982) A Capture-Recapture Design Robust to Unequal Probability of Capture. *The Journal of Wildlife Management* 46:752.
<https://doi.org/10.2307/3808568>

- Possingham HP, Lindenmayer DB, mccarthy MA (2001) POPULATION VIABILITY ANALYSIS
- Pradel R, Hines JE, Lebreton J-D, Nichols JD (1997) Capture-Recapture Survival Models Taking Account of Transients. *Biometrics* 53:60. <https://doi.org/10.2307/2533097>
- Precheur C, Barbraud C, Martail F, et al (2016) Some like it hot: effect of environment on population dynamics of a small tropical seabird in the Caribbean region. *Ecosphere* 7:e01461. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1461>
- Prévot-Julliard A-C, Roger Pradel, Lebreton J-D (1998) Re-Evaluation of Adult Survival of Black-Headed Gulls (*Larus ridibundus*) in Presence of Recapture Heterogeneity. *The Auk* 115:85–95. <https://doi.org/10.2307/4089114>
- Primack RB, Sarrazin F, Lecomte J (2012) *Biologie de la conservation*. Dunod, Paris
- Probst J-M (1998) Observations sur les reptiles, les oiseaux et les mammifère de la réserve naturelle d'Europa (Canal du Mozambique). *Bulletin Phaethon* 7:16–23
- Probst J-M, Brial P (2002) *Récits des anciens naturalistes à l'île Bourbon. Le premier guid des espèces disparues de La Réunion (Reptiles, Oiseaux et Mammifères)*, Nature&Patrimoine
- Pryce JE, Haile-Mariam M, Goddard ME, Hayes BJ (2014) Identification of genomic regions associated with inbreeding depression in Holstein and Jersey dairy cattle. *Genet Sel Evol* 46:71. <https://doi.org/10.1186/s12711-014-0071-7>
- Prys-Jones RP, Peet C (1980) Breeding periodicity, nesting success and nest site selection among red-tailed tropicbirds phaethon rubricauda and white-tailed tropicbirds P. *Lepturus on Aldabra atoll. Ibis* 122:76–81. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1980.tb00873.x>
- Pugesek BH, Nations C, Diem KL, Pradel R (1995) Mark-resighting analysis of a California gull population. *Journal of Applied Statistics* 22:625–640. <https://doi.org/10.1080/02664769524504>
- Pyle RL, Pyle P (2017) *White-tailed Tropicbird Phaethon lepturus. The Birds of the Hawaiian Islands: Occurance, History, Distribution, and Status, Version 2*
- R Core Team (2019) *R: A language and environment for statistical computing*.
- Raine AF, Driskill S, Vynne M, et al (2020) Managing the Effects of Introduced Predators on Hawaiian Endangered Seabirds. *Jour Wild Mgmt* 84:425–435. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21824>
- Raine AF, Holmes ND, Travers M, et al (2017a) Declining population trends of Hawaiian Petrel and Newell's Shearwater on the island of Kaua'i, Hawaii, USA. *The Condor* 119:405–415. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-16-223.1>

- Raine AF, Holmes ND, Travers M, et al (2017b) Declining population trends of Hawaiian Petrel and Newell's Shearwater on the island of Kaua'i, Hawaii, USA. *The Condor* 119:405–415. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-16-223.1>
- Ramos JA, Bowler J, Betts M, et al (2005) Productivity of white-tailed tropicbird on Aride Island, Seychelles. *Waterbirds* 28:405–410
- Ramos R, Sanz V, Militão T, et al (2015) Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*). *J Biogeogr* 42:1651–1664. <https://doi.org/10.1111/jbi.12541>
- Ratcliffe N, Bell M, Pelembe T, et al (2010) The eradication of feral cats from Ascension Island and its subsequent recolonization by seabirds. *Oryx* 44:20–29. <https://doi.org/10.1017/S003060530999069X>
- Ratcliffe N, Catry P, Hamer KC, et al (2002) The effect of age and year on the survival of breeding adult Great Skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Ibis* 144:384–392. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00066.x>
- Ratcliffe N, Newton S, Morrison P, et al (2008) Adult Survival and Breeding Dispersal of Roseate Terns Within the Northwest European Metapopulation. *Waterbirds* 31:320–329. <https://doi.org/10.1675/1524-4695-31.3.320>
- Ratcliffe N, Zino F, Oliveira P, et al (2000) The status and distribution of Fea's Petrel *Pterodroma feae* in the Cape Verde Islands. *Atlantic Seabirds* 2:73–86
- Raventós J, Mújica E, González E, et al (2021) The effects of hurricanes on the stochastic population growth of the endemic epiphytic orchid *Broughtonia cubensis* living in Cuba. *Population Ecology* 63:302–312. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12098>
- Raya Rey A, Trathan P, Pütz K, Schiavini A (2007) Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 330:285–295. <https://doi.org/10.3354/meps330285>
- Rayner MJ, Parker KA, Imber MJ (2008) Population census of Cook's Petrel *Pterodroma cookii* breeding on Codfish Island (New Zealand) and the global conservation status of the species. *Bird Conservation International* 18:211–218. <https://doi.org/10.1017/S095927090800021X>
- Rayner MJ, Taylor GA, Gummer HD, et al (2012) The breeding cycle, year-round distribution and activity patterns of the endangered Chatham Petrel (*Pterodroma axillaris*). *Emu - Austral Ornithology* 112:107–116. <https://doi.org/10.1071/MU11066>
- Reed TE, Kruuk LEB, Wanless S, et al (2008) Reproductive Senescence in a Long-Lived Seabird: Rates of Decline in Late-Life Performance Are Associated with Varying Costs of Early Reproduction. *The American Naturalist* 171:E89–E101. <https://doi.org/10.1086/524957>

- Rees JD, Webb JK, Crowther MS, Letnic M (2015) Carrion subsidies provided by fishermen increase predation of beach-nesting bird nests by facultative scavengers: Carrion subsidies increase predation by ravens. *Anim Conserv* 18:44–49. <https://doi.org/10.1111/acv.12133>
- Reid WV (1987) The cost of reproduction in the glaucous-winged gull. *Oecologia* 74:458–467. <https://doi.org/10.1007/BF00378945>
- Reid WV (1998) Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology & Evolution* 13:275–280. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01363-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01363-9)
- Reid WV (1988) Population Dynamics of the Glaucous-Winged Gull. *The Journal of Wildlife Management* 52:763. <https://doi.org/10.2307/3800944>
- Reiertsen T, Erikstad K, Anker-Nilssen T, et al (2014) Prey density in non-breeding areas affects adult survival of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Mar Ecol Prog Ser* 509:289–302. <https://doi.org/10.3354/meps10825>
- Rexer-Huber K, Parker GC, Ryan PG, Cuthbert RJ (2014) BURROW OCCUPANCY AND POPULATION SIZE IN THE ATLANTIC PETREL *PTERODROMA INCERTA*: A COMPARISON OF METHODS
- Rexer-Huber K, Veale AJ, Catry P, et al (2019) Genomics detects population structure within and between ocean basins in a circumpolar seabird: The white-chinned petrel. *Molecular Ecology* 28:4552–4572. <https://doi.org/10.1111/mec.15248>
- Reynolds TJ, Harris MP, King R, et al (2011) Among-colony synchrony in the survival of Common Guillemots *Uria aalge* reflects shared wintering areas. *Ibis* 153:818–831. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01149.x>
- Reznick D, Bryant MJ, Bashey F (2002) *r* - AND *K* -SELECTION REVISITED: THE ROLE OF POPULATION REGULATION IN LIFE-HISTORY EVOLUTION. *Ecology* 83:1509–1520. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1509:RAKSRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1509:RAKSRT]2.0.CO;2)
- Richard Y, Perriman L, Lalas C, Abraham ER (2015) Demographic rates of northern royal albatross at Taiaroa Head, New Zealand. *Peerj* 3:e906. <https://doi.org/10.7717/peerj.906>
- Ridley MW, Percy R (1958) The exploitation of seabirds in Seychelles. *Colonial Research Studies*
- Ringler D (2013) Écologie du rat noir dans les îles tropicales et impacts sur les oiseaux marins : implications pour la restauration écologique à La Réunion et dans les îles Éparses
- Ringler D, Guillerault N, Baumann M, et al (2021) Rodenticide baiting black rats (*Rattus rattus*) in mangrove habitats. *Wildl Res*. <https://doi.org/10.1071/WR20178>

- Ringler D, Russell J, Jaeger A, et al (2014) Invasive rat space use on tropical islands: Implications for bait broadcast. *Basic and Applied Ecology* 15:179–186. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.01.005>
- 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>
- Ritz MS, Hahn S, Peter H-U (2005) Factors affecting chick growth in the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*): food supply, weather and hatching date. *Polar Biol* 29:53–60. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0027-z>
- Rix CE (2003) Monitoring of the red tailed tropic bird (*Phaethon rubricauda*) population, Nosy Ve (Rapport de mission). Frontier-Madagascar
- Roberts F (2012) *Phaethon lepturus* (White-tailed tropicbird). The Online Guide to the Animals of Trinidad and Tobago 5 pp
- Robertson CJR (1993) Survival and Longevity of the Northern Royal Albatross *Diomedea epomophora sanfordi* at Taiaroa Head 1937–93. *Emu - Austral Ornithology* 93:269–276. <https://doi.org/10.1071/MU9930269>
- Robinson JG (2006) Conservation Biology and Real-World Conservation. *Conservation Biology* 20:658–669. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00469.x>
- Robinson RA (2010) Short communication: Estimating age-specific survival rates from historical ringing data. *Ibis* 152:651–653. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01032.x>
- Robinson S, Dick W (2020) Black Rats eradicated from Big Green Island in Bass Strait, Tasmania. *PPRST* 154:37–45. <https://doi.org/10.26749/rstpp.154.37>
- Rocamora G (2004) Les oiseaux des espaces naturels remarquables de Mayotte. Inventaire des espèces, précisions sur leur biologie et leur écologie, abondance et estimation d'effectifs, importance internationale des sites de recommandations en matière de conservation. Direction de l'Agriculture et de la Forêt/Service environnement et forêt. Collectivité de Mayotte. 250p
- Rocamora G, Said S (2005) Eradication complète des rats sur les trois îlots d'Hajangoua (Mayotte). (Rapport de mission)
- Rock P, Vaughan IP (2013) Long-term estimates of adult survival rates of urban Herring Gulls *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*. *Ringling & Migration* 28:21–29. <https://doi.org/10.1080/03078698.2013.811179>
- Rodríguez A, Holmes ND, Ryan PG, et al (2017) Seabird mortality induced by land-based artificial lights: Seabird Mortality and Artificial Lights. *Conservation Biology* 31:986–1001. <https://doi.org/10.1111/cobi.12900>

- Rolland C, Danchin E, Fraipont M de (1998) The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *The American Naturalist* 151:514–529
- Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2009) Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian yellow-nosed albatross. *Biological Conservation* 142:1084–1095
- Rolland V, Weimerskirch H, Barbraud C (2010) Relative influence of fisheries and climate on the demography of four albatross species. *Global Change Biology* 16:1910–1922. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02070.x>
- Roman L, Schuyler Q, Wilcox C, Hardesty BD (2021) Plastic pollution is killing marine megafauna, but how do we prioritize policies to reduce mortality? *CONSERVATION LETTERS* 14:e12781. <https://doi.org/10.1111/conl.12781>
- 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>
- Russell JC, Beaven BM, mackay JWB, et al (2008) Testing island biosecurity systems for invasive rats. *Wildl Res* 35:215. <https://doi.org/10.1071/WR07032>
- Russell JC, Cole NC, Zuël N, Rocamora G (2016) Introduced mammals on Western Indian Ocean islands. *Global Ecology and Conservation* 6:132–144. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.02.005>
- Russell JC, Holmes ND (2015) Tropical island conservation: Rat eradication for species recovery. *Biological Conservation* 185:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.009>
- Russell JC, Kueffer C (2019) Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annu Rev Environ Resour* 44:31–60. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033245>
- Russell JC, Le Corre M (2009) Introduced mammal impacts on seabirds in the iles eparses, western indian ocean. 8
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.01.017>
- Russell JC, Ringler D, Trombini A, Le Corre M (2011) The island syndrome and population dynamics of introduced rats. *Oecologia* 167:667–676. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2031-z>
- Russell JC, Welch JR, Bourgeois K, et al (2022) Climatic Effects on Grey-Faced Petrel (*Pterodroma gouldi*) Chick Growth and Survival. *Birds* 3:138–148. <https://doi.org/10.3390/birds3010010>

- Russell TA, Vanderwerf EA (2010) RED-FOOTED BOOBY SULA SULA BREEDING SUCCESS AT ULUPA'U CRATER, MARINE CORPS BASE HAWAII
- Ryan PG, Cooper J, Dyer BM, et al (2003) Counts of Surface-nesting Seabirds Breeding at Prince Edward Island, Summer 2001/02. *African Journal of Marine Science* 25:441–451. <https://doi.org/10.2989/18142320309504033>
- Ryan PG, Moloney CL (2000) The status of spectabled petrels *Procellaria conspicillata* and other seabirds at Inaccessible Island. *Marine Ornithology* 28:93–100
- Ryder RA (1981) Movements and Mortality of White Pelicans Fledged in Colorado. *Colonial Waterbirds* 4:72. <https://doi.org/10.2307/1521117>
- Sagar PM, Miskelly CM, Scofield P, Sagar JL (2007) Survival estimates of Antarctic terns (*Sterna vittata bethunei*) on the Snares Islands, New Zealand. *The Ornithological Society of New Zealand* 54:214–219
- Sagar PM, Molloy J, Weimerskirch H, Warham J (2000) Temporal and Age-Related Changes in Survival Rates of Southern Buller's Albatrosses (*Thalassarche bulleri bulleri*) at the Snares, New Zealand, 1948 to 1997. *The Auk* 117:699–708
- Sagar PM, Tennyson AJD, Miskelly CM (1996) Breeding and survival of Snares Cape Pigeons *Daption capense australe* at The Snares, New Zealand. *Ornithological Society of New Zealand* 47:197–207
- Saji N, Yamagata T (2003) Possible impacts of Indian Ocean Dipole mode events on global climate. *Climate Research* 25:151–169. <https://doi.org/10.3354/cr025151>
- Salamolard M, Ghestemme T, Couzi F, et al (2008) Plan de conservation du Pétrel de Barau (*Pterodroma baraui*). ECOMAR, Université de La Réunion, Société d'Etudes Ornithologiques de La Réunion
- Salime R, Moissuli Z-A (2013) Taille de la population, cycles individuels de reproduction et phénologie des pailles en queue à brins blancs (*Phaethon lepturus*) de l'îlot Pouhou, Mayotte. Université de La Réunion (France)
- Saltz D, Rubenstein DI, White GC (2006) The Impact of Increased Environmental Stochasticity Due to Climate Change on the Dynamics of Asiatic Wild Ass. *Conservation Biology* 20:1402–1409. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00486.x>
- Samaniego-Herrera A, Aguirre-Muñoz A, Bedolla-Guzmán Y, et al (2018) Eradicating invasive rodents from wet and dry tropical islands in Mexico. *Oryx* 52:559–570
- Sanchez M, Probst J-M (2015) l'herpétofaune terrestre de l'île d'Europa (Océan Indien, Canal du Mozambique) : synthèse des connaissances et nouvelles données sur la répartition et l'écologie des espèces en vue de leur conservation. *Bulletin de la société herpéthologique de France* 14
- Sarmiento R, Brito D, Ladle RJ, et al (2014) Invasive House (*Rattus Rattus*) and Brown Rats (*Rattus Norvegicus*) Threaten the Viability of Red-Billed Tropicbird (

- Phaethon Aethereus*) in Abrolhos National Park, Brazil. Tropical Conservation Science 7:614–627. <https://doi.org/10.1177/194008291400700403>
- Satgé YG, Keitt BS, Gaskin CP, et al (2018) A preliminary report of ongoing research of the ecology of Black-capped Petrel (*Pterodroma hasitata*) in Sierra de Bahoruco, Dominican Republic -- I: GPS tracking of breeding adults. <https://doi.org/10.5066/P9UHASY4>
- Saunier M, Amy M, Barbraud C, et al (2022) Seabird predation effects and population viability analysis indicate the urgent need for rat eradication from Europa Island, western Indian Ocean. ACE 17:art32. <https://doi.org/10.5751/ACE-02174-170132>
- Schaefer T (2004) Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators. Bird Study 51:170–177. <https://doi.org/10.1080/00063650409461349>
- Schaffner FC AT cayoluispeia, PUERTORICO. 108:
- Schramm M (1983) The Breeding Biologies of the Petrels *Pterodroma Macroptera*, *P. Brevirostris* and *P. Mollis* at Marion Island. Emu - Austral Ornithology 83:75–81. <https://doi.org/10.1071/MU9830075>
- Schreiber EA, Burger J (2001) Biology of Marine Birds. CRC Press
- Schreiber EA, Jr PFD, Schenk GA (2004) Dispersal and survival rates of adult and juvenile Red-tailed tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) exposed to potential contaminants. Animal Biodiversity and Conservation 11
- Schreiber EA, Schreiber RW (1986) Seabird Census and Study Techniques. In: MEDMARAVIS, Monbailliu X (eds) Mediterranean Marine Avifauna. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 207–218
- Schreiber EA, Schreiber RW (1993) Red-tailed Tropicbird: *Phaethon Rubricauda*. American Ornithologists' Union
- Schreiber RW, Schreiber EA (1984) Central Pacific Seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 Perspectives. Science 225:713–716. <https://doi.org/10.1126/science.225.4663.713>
- Scott D, Moller H, Fletcher D, et al (2009) Predictive habitat modelling to estimate petrel breeding colony sizes: Sooty shearwaters (*Puffinus griseus*) and mottled petrels (*Pterodroma inexpectata*) on Whenua Hou Island. New Zealand Journal of Zoology 36:291–306. <https://doi.org/10.1080/03014220909510156>
- Seber GA (1965) A note on the multiple-recapture census. Biometrika 52:249–259
- Senko J, Nelms S, Reavis J, et al (2020) Understanding individual and population-level effects of plastic pollution on marine megafauna. Endang Species Res 43:234–252. <https://doi.org/10.3354/esr01064>

- Sidhu LA, Catchpole EA, Dann P (2007) Mark-Recapture-Recovery Modeling and Age-Related Survival in Little Penguins (*Eudyptula Minor*). *The Auk* 124:815–827. <https://doi.org/10.1093/auk/124.3.815>
- Siers SR, Berentsen AR, mcauliffe TW, et al (2018) Rodenticide application strategies for intertidal rat habitats. *Wildl Res* 45:82. <https://doi.org/10.1071/WR17131>
- Simons TR (1984a) A Population Model of the Endangered Hawaiian Dark-Rumped Petrel. *The Journal of Wildlife Management* 48:1065. <https://doi.org/10.2307/3801768>
- Simons TR (1984b) A population model of the endangered Hawaiian dark-rumped petre. *The Journal of Wildlife Management* 1065–1076
- Skerrett A (2021) The Seychelles - twenty years of seabird research and monitoring
- Smith DG, Polhemus JT, vanderweif EA (2002) Comparison of Managed and Unmanaged Wedge-Tailed Shearwater Colonies on o’ahu : Effects of Predation. *Pacific Science* 56:451:457
- Soule ME (1985) What Is Conservation Biology? 35:
- Spielman D, Brook BW, Briscoe DA, Frankham R (2004) Does Inbreeding and Loss of Genetic Diversity Decrease Disease Resistance? *Conservation Genetics* 5:439–448. <https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000041030.76598.cd>
- Sta CJ (1984) Seabird Statuts and Conservation in the Tropical Indian Ocean. Technical Publication 2 International Council for Bird Preservation 457–471
- Stahl J, Bartle JA (1991) Distribution, abundance and aspects of the pelagic ecology of Barau’s petrel (*Pterodroma barau*) in the south-west Indian Ocean. 38:211–255
- Stamps JA (1991) The Effect of Conspecifics on Habitat Selection in Territorial Species. 28:29–36
- Staub F (1976) Birds of the Mascarenes and Saint Brandon. Port-Louis, Mauritius : Organisation Normale des Entreprises
- Staub F (1970) Geography and ecology of Tromelin Island. National Research Council Pacific Science Board Atoll Research Bulletin
- Stearns SC (1992) THE EVOLUTION OF LIFE HISTORIES
- Steeves TE, Anderson DJ, Friesen VL (2005) A role for nonphysical barriers to gene flow in the diversification of a highly vagile seabird, the masked booby (*Sula dactylatra*). *Molecular Ecology* 11
- Stenhouse IJ, Robertson GJ, Gilchrist HG (2004) Recoveries and Survival Rate of Ivory Gulls Banded in Nunavut, Canada, 1971-1999. *Waterbirds* 27:486–492. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2004\)027\[0486:RASROI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2004)027[0486:RASROI]2.0.CO;2)

- Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP (1999) What Is the Allee Effect? *Oikos* 87:185. <https://doi.org/10.2307/3547011>
- Stonehouse B (1962) ASCENSION ISLAND AND THE BRITISH ORNITHOLOGISTS' UNION CENTENARY EXPEDITION 1957-59. *Ibis* 103B:107–123. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1962.tb07241.x>
- Stonehouse B (2008) ASCENSION ISLAND AND THE BRITISH ORNITHOLOGISTS' UNION CENTENARY EXPEDITION 1957-59. *Ibis* 103B:107–123. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1962.tb07241.x>
- Stott I, Franco M, Carslake D, et al (2010) Boom or bust? A comparative analysis of transient population dynamics in plants. *Journal of Ecology* 98:302–311. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01632.x>
- Stott I, Hodgson DJ, Townley S (2012a) popdemo : an R package for population demography using projection matrix analysis: popdemo : *an R package* . *Methods in Ecology and Evolution* 3:797–802. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00222.x>
- Stott I, Hodgson DJ, Townley S (2012b) Beyond sensitivity: nonlinear perturbation analysis of transient dynamics: *Transfer function of population inertia*. *Methods in Ecology and Evolution* 3:673–684. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00199.x>
- Stott I, Townley S, Hodgson DJ (2011a) A framework for studying transient dynamics of population projection matrix models: A synthesis of transient demography. *Ecology Letters* 14:959–970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01659.x>
- Stott I, Townley S, Hodgson DJ (2011b) A framework for studying transient dynamics of population projection matrix models: A synthesis of transient demography. *Ecology Letters* 14:959–970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01659.x>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>
- Stubben C, Milligan BG (2007) Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22:1–23
- Sutherland WJ, Newton I, Green R (2004) *Bird Ecology and Conservation*. Oxford University Press
- Tavecchia G, Pradel R, Boy V, et al (2001) SEX- AND AGE-RELATED VARIATION IN SURVIVAL AND COST OF FIRST REPRODUCTION IN GREATER FLAMINGOS. *Ecology* 82:165–174. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0165:SAARVI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0165:SAARVI]2.0.CO;2)
- Taylor RS, Bolton M, Beard A, et al (2019) Cryptic species and independent origins of allochronic populations within a seabird species complex (*Hydrobates* spp.).

Molecular Phylogenetics and Evolution 139:106552.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106552>

Teixeira H, Le Corre M, Michon L, et al (submitted) Past volcanic activity predisposes an endemic threatened seabird to negative anthropogenic impact

Temple SA (1976) OBSERVATIONS OF SEABIRDS AND SHOREBIRDS ON MAURITIUS. *Ostrich* 47:117–125.
<https://doi.org/10.1080/00306525.1976.9639547>

Tennyson AJD, Scofield P (1989) Another visit to Macauley Island. *Ornithological Society of New Zealand* 4–5

Thébaud C, Strasberg D, Warren BH, Cheke A (2019) Mascarene Islands, Biology. In: Gillespie R, Clague D (eds) *Encyclopedia of Islands*. University of California Press, pp 612–619

Thibault J-C (1995) Effect of predation by the black rat *Rattus rattus* on the breeding success of Cory's shearwater *Calonectris diomedea* in Corsica. *Marine Ornithology* 23:1–10

Thibault J-C, Bretagnolle V (1998) Natal Philopatry and Close Inbreeding in Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*). *The Auk* 115:483–486.
<https://doi.org/10.2307/4089209>

Tickell WLN (1968) The Biology of the Great Albatrosses, *Diomedea Exulans* and *Diomedea Epomophora*. In: Austin OL (ed) *Antarctic Research Series*. American Geophysical Union, Washington, D. C., pp 1–56

Tigano A, Shultz AJ, Edwards S V., et al (2017) Outlier analyses to test for local adaptation to breeding grounds in a migratory arctic seabird. *Ecology and Evolution* 7:2370–2381. <https://doi.org/10.1002/ece3.2819>

Tindle R, Tindle E, Vagenas D, Harris M (2013) Population dynamics of the Galápagos flightless cormorant *Phalacrocorax harrisi* in relation to sea temperature. *Marine Ornithology*

Tomich PQ (1962) Notes on the barn owl in Hawaii. *Elepaio* 23:16–17

Tompkins EM, Townsend HM, Anderson DJ (2017) Decadal-scale variation in diet forecasts persistently poor breeding under ocean warming in a tropical seabird. *Plos ONE* 12:e0182545. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182545>

Townley S, Carslake D, Kellie-Smith O, et al (2007) Predicting transient amplification in perturbed ecological systems: Transient dynamics of ecological systems. *Journal of Applied Ecology* 44:1243–1251. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01333.x>

Townley S, Hodgson DJ (2008) *Erratum et addendum* : transient amplification and attenuation in stage-structured population dynamics. *Journal of Applied Ecology* 45:1836–1839. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01562.x>

- Towns DR, Atkinson IA, Daugherty CH (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biological Invasions* 8:863–891
- Towns DR, West CJ, Broome KG (2013) Purposes, outcomes and challenges of eradicating invasive mammals from New Zealand islands: an historical perspective. *Wildl Res* 40:94. <https://doi.org/10.1071/WR12064>
- Treherne JE, Foster WA (1982) Group size and anti-predator strategies in a marine insect. *Animal Behaviour* 30:536–542. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80066-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80066-3)
- Tremblay RL, Raventos J, Ackerman JD (2015) When stable-stage equilibrium is unlikely: integrating transient population dynamics improves asymptotic methods. *Annals of Botany* 116:381–390. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv031>
- Tuljapurkar S, Horvitz CC, Pascarella JB (2003) The Many Growth Rates and Elasticities of Populations in Random Environments. *The American Naturalist* 162:489–502. <https://doi.org/10.1086/378648>
- Ulbrich K, Henschel Johannesr (1999) Intraspecific competition in a social spider. *Ecological Modelling* 115:243–251. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00180-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00180-X)
- Uva V, Päckert M, Cibois A, et al (2018) Comprehensive molecular phylogeny of barn owls and relatives (Family: Tytonidae), and their six major Pleistocene radiations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 125:127–137. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.013>
- Valle CA (1995) Population Size and Demography of the Rare Flightless Galapagos Cormorant. *Ecological Society of America* 5:601–317
- Van Bemmelen RSA, Courtens W, Collier MP, Fijn RC (2022) Sandwich Terns in the Netherlands in 2019-2021 Distribution, behaviour, survival and diet in light of (future) offshore wind farms. Bureau Waardenburg, Varkensmarkt
- Van Der Jeugd HP, Ens B, Versluijs M, Schekkerman H (2014) Geïntegreerde monitoring van vogels van de Nederlandse Waddenzee. Vogeltrekstation rapport 2014-01, CAPS-rapport 2014-01, Sovon-rapport 2014-18, Wageningen
- Van Der Winden J, Van Horssen PW (2008) A population model for the black tern *Chlidonias niger* in West-Europe. *J Ornithol* 149:487–494. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0292-z>
- Van Manen FT, Ebinger MR, Gustine DD, et al (2019) Primarily resident grizzly bears respond to late-season elk harvest. *Ursus* 2019:1. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-18-00018R2>
- Vanderwerf EA (2021) STATUS AND MONITORING METHODS OF A RED-TAILED TROPICBIRD COLONY ON O‘AHU, HAWAI‘I

- Vanderwerf EA, Smith DG, Vanderlip C, et al (2015) STATUS AND DEMOGRAPHIC RATES OF THE CHRISTMAS SHEARWATER PUFFINUS NATIVITATIS ON KURE ATOLL
- Vanderwerf EA, Young LC (2014) Breeding biology of Red-Tailed Tropicbirds *Phaethon rubricauda* and response to predator control on o’ahu, Hawai’i. *Marine Ornithology* 42:73–76
- Varela AI, Brokordt K, Ismar-Rebitz SMH, et al (2021) Genetic diversity, population structure, and historical demography of a highly vagile and human-impacted seabird in the Pacific Ocean: The red-tailed tropicbird, *PHAETHON RUBRICAUDA*. *Aquatic Conservation* 31:367–377. <https://doi.org/10.1002/aqc.3471>
- Ventura F, Granadeiro JP, Padget O, Catry P (2020) Gadfly petrels use knowledge of the windscape, not memorized foraging patches, to optimize foraging trips on ocean-wide scales. *Proc R Soc B* 287:20191775. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1775>
- Ventura F, Stanworth A, Crofts S, et al (2023) Local-scale impacts of extreme events drive demographic asynchrony in neighbouring top predator populations. *Biol Lett* 19:20220408. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0408>
- Verhulst P-F (1838a) Law of population
- Verhulst P-F (1838b) Law of population. *Journal of Mathematical Physics* 10:113–26
- Vieira FG, Fumagalli M, Albrechtsen A, Nielsen R (2013) Estimating inbreeding coefficients from NGS data: Impact on genotype calling and allele frequency estimation. *Genome Research* 23:1852–1861. <https://doi.org/10.1101/gr.157388.113>
- Virion M-C, Faulquier L, Le Corre M, et al (2019) Plan national d’action en faveur des pétrels endémiques de La Réunion 2021–2030. UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, Société d’Études Ornithologiques de La Réunion, Parc national de La Réunion, La Réunion, France
- Voeltzkow A (1904) Zeitschrift des Gesellschaft für Berichte über eine Reise nach Ost-Afrika zur Untersuchungen der Bildung und des Aufbaues der Riffe und Inseln des westlichen Indischen Ozeans. 234–301
- Volterra V (1926) Lois de fluctuation de la population de plusieurs espèces coexistant dans le même milieu. *Association Franc Lyon* 1927:96–98
- Wagner RH, Danchin E, Boulinier T, Helfenstein F (2000) Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioural Ecology* 11:2
- Walker K, Elliott G (2002) Monitoring Gibson’s wandering albatross, 1998/99. Dept. Of Conservation, Wellington, N.Z.
- Walker K, Elliott G, Parker G, Rexer-Huber K (2023) Gibson’s wandering albatross: population study and assessment of potential for drone-based whole-island census

- Wanless RM, Angel A, Cuthbert RJ, et al (2007) Can predation by invasive mice drive seabird extinctions? *Biol Lett* 3:241–244. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0120>
- Wanless S, Frederiksen M, Harris MP, Freeman SN (2006) Survival of Gannets *Morus bassanus* in Britain and Ireland, 1959–2002. *Bird Study* 53:79–85. <https://doi.org/10.1080/00063650609461419>
- Wanless S, Harris MP, Calladine J, Rothery P (1996) Modelling Responses of Herring Gull and Lesser Black Backed Gull Populations to Reduction of Reproductive Output: Implications for Control Measures. *The Journal of Applied Ecology* 33:1420. <https://doi.org/10.2307/2404781>
- Waples RS, Do C (2008) LDNE: A program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources* 8:753–756. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2007.02061.x>
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* 115:p517-134
- Warham J (1990) *The petrels: their ecology and breeding systems*. A&C Black
- Warham J (1996) *The behaviour, population biology and physiology*. In: Academic Press
- Warman S, Todd D (1984a) A biological survey of Aride Island nature reserve, Seychelles. *Biological Conservation* 28:51–71. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90093-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90093-4)
- Warman S, Todd D (1984b) A biological survey of Aride Island nature reserve, Seychelles. *Biological Conservation* 28:51–71. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90093-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90093-4)
- Warwick-Evans V, Green JA, Atkinson PW (2016) Survival estimates of Northern Gannets *Morus bassanus* in Alderney: big data but low confidence. *Bird Study* 63:380–386. <https://doi.org/10.1080/00063657.2016.1213792>
- Waugh SM, Barbraud C, Adams L, et al (2015) Modeling the demography and population dynamics of a subtropical seabird, and the influence of environmental factors. *The Condor* 117:147–164. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-141.1>
- Waugh SM, Doherty PF, Freeman AND, et al (2006) Demography of Westland Petrels (*Procellaria westlandica*), 1995–2003. *Emu - Austral Ornithology* 106:219–226. <https://doi.org/10.1071/MU05065>
- Waugh SM, Weimerskirch H, Moore PJ, Sagar PM (1999) Population dynamics of Black-browed and Grey-headed Albatrosses *Diomedea melanophrys* and *D. Chrysostoma* at Campbell Island, New Zealand, 1942–96. *Ibis* 141:216–225. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1999.tb07544.x>
- Weeks J (2019) *The Shipwrecked Slaves of Tromelin Island: A Crime of Lese-Humanity*. Angles. <https://doi.org/10.4000/angles.820>

- Wegmann A, Braun J, Neugarten R (2008) Ship rat *Rattus rattus* eradication on Pein Mal Island, Federated States of Micronesia, Pacific Ocean. 5
- Wegmann A, Buckelew S, Howald G, et al (2011) Rat eradication campaigns on tropical islands: novel challenges and possible solutions
- Weimerskirch H (2001) Seabird Demography and Its Relationship with the Marine Environment. In: *Biology of marine birds*. Pp 115–136
- Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. Amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: Conservation implications. *Biological Conservation* 79:257–270. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00084-5)
- Weimerskirch H, Delord K, Barbraud C, et al (2018) Status and trends of albatrosses in the French Southern Territories, Western Indian Ocean. *Polar Biol* 41:1963–1972. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2335-0>
- Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population Dynamics of the Wandering Albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: Causes and Consequences of the Population Decline. *Oikos* 49:315. <https://doi.org/10.2307/3565767>
- Weimerskirch H, Le Corre M, Bost C-A, et al (2009) L'avifaune de l'île de Clipperton et l'écologie des oiseaux marins
- Weimerskirch H, Stahl JC, Jouventin P (1992) The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134:107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08387.x>
- White GC, Burnham KP (1999a) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- White GC, Burnham KP (1999b) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46:S120–S139
- White GC, Burnham KP, Anderson DR (2001) Advanced features of program MARK. In: *Wildlife, land, and people: priorities for the 21st century. Proceedings of the second international wildlife management congress. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA*. Pp 368–377
- Whitehead AL, Lyver PO, Jones CJ, et al (2014) Establishing accurate baseline estimates of breeding populations of a burrowing seabird, the grey-faced petrel (*Pterodroma macroptera gouldi*) in New Zealand. *Biological Conservation* 169:109–116. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.002>
- Whitworth DL, Carter HR, Gress F (2013) Recovery of a threatened seabird after eradication of an introduced predator: Eight years of progress for Scripps's murrelet at Anacapa Island, California. *Biological Conservation* 162:52–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.03.026>

- Wilbur HM, Tinkle DW, Collins JP (1974) Environmental Certainty, Trophic Level, and Resource Availability in Life History Evolution. *The American Naturalist* 108:805–817. <https://doi.org/10.1086/282956>
- 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>
- Wilson P, Ainley D, Nur N, et al (2001) Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Mar Ecol Prog Ser* 213:301–309. <https://doi.org/10.3354/meps213301>
- Wingate D, Talbot P (2003) Implications of global warming and sea-level rise for coastal nesting birds in Bermuda. In: Pienkowski M (ed) *Implications of global warming and sea-level rise for coastal nesting birds in Bermuda*. Bermuda, pp 247–256
- Wolf CA, Young HS, Zilliacus KM, et al (2018) Invasive rat eradication strongly impacts plant recruitment on a tropical atoll. *Plos ONE* 13:e0200743. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200743>
- Worm B, Sandow M, Oschlies A, et al (2005) Global Patterns of Predator Diversity in the Open Oceans. *Science* 309:1365–1369. <https://doi.org/10.1126/science.1113399>
- Younger JL, Clucas G V., Kao D, et al (2017) The challenges of detecting subtle population structure and its importance for the conservation of emperor penguins. *Molecular Ecology* 26:3883–3897. <https://doi.org/10.1111/mec.14172>
- Zino F, Biscoito M (1994) Breeding seabirds in the Madeira archipelago. *Seabirds on islands. Threats, case studies and action plans. Birdlife International Conservation Series* 1:172–185
- Zino PA, Zino F (1986) Contribution to the study of the petrels of the genus *Pterodroma* in the archipelago of Madeira
- Oceans. *Science* 309:1365–1369. <https://doi.org/10.1126/science.1113399>
- Younger JL, Clucas G V., Kao D, et al (2017) The challenges of detecting subtle population structure and its importance for the conservation of emperor penguins. *Molecular Ecology* 26:3883–3897. <https://doi.org/10.1111/mec.14172>
- Zino F, Biscoito M (1994) Breeding seabirds in the Madeira archipelago. *Seabirds on islands. Threats, case studies and action plans. Birdlife International Conservation Series* 1:172–185
- Zino PA, Zino F (1986) Contribution to the study of the petrels of the genus *Pterodroma* in the archipelago of Madeira