

Rats invasifs et biodiversité native au sein des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. : Eléments pour l'amélioration des stratégies de gestion

Quiterie Duron

▶ **To cite this version:**

Quiterie Duron. Rats invasifs et biodiversité native au sein des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. : Eléments pour l'amélioration des stratégies de gestion. Biodiversité et Ecologie. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2016. Français. NNT : 2016NCAL0006 . tel-02937447

HAL Id: tel-02937447
https://unc.hal.science/tel-02937447

Submitted on 14 Sep 2020

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.

UNIVERSITE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

ECOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE (ED 469)

IMBE, UMR CNRS 7263/IRD 237/ AMU/ UAPV

Doctorat

Discipline : Biologie des populations et écologie

Rats invasifs et biodiversité native au sein des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie

Eléments pour l'amélioration des stratégies de gestion

Quiterie Duron

Thèse dirigée par : Eric Vidal

Soutenue le 06 septembre 2016

JURY

M. Matthieu Le Corre	Professeur, Université de la Réunion	Rapporteur
M. Jean Louis Chapuis	Maître de conférences, HDR, MNHN	Rapporteur
M. Fabrice Brescia	Chercheur IAC	Examinateur
M. Jean-Yves Meyer	Chercheur, G^{vt} de Polynésie française	Examinateur
M. Yves Letourneur	Professeur, UNC	Examinateur
M. Jean-Jérôme Cassan	DDEE, Province Nord	Invité
M. Eric Vidal	Directeur de Recherche IRD	Directeur

REMERCIEMENTS

Je souhaite tout d'abord remercier l'Institut de Recherche pour le Développement et plus particulièrement le centre IRD de Nouméa, pour m'avoir accueillie ces trois dernières années, et assuré les soutiens logistiques et administratifs liés à cette thèse. Un grand merci à Georges De Noni et à toute l'équipe de l'administration pour leur aide dans l'organisation de missions sur le terrain et à l'étranger, à la commande de matériel ainsi que pour les autorisations de venir travailler les week-ends et les jours fériés pendant ces derniers mois. Je remercie également l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE, UMR CNRS 7263 / IRD 237 / AMU /UAPV) pour m'avoir permis de réaliser ma thèse au sein de l'équipe IMBE à Nouméa.

Cette thèse a été réalisée grâce au soutien financier de la Direction du Développement Economique et de l'Environnement de la Province Nord de la Nouvelle-Calédonie (conventions n° 12C240, 14C330 and 15C154) et son responsable Jean-Jérôme Cassan que je remercie.

Je remercie aussi les autorités coutumières de la vallée de Hienghène et l'association Dayu Biik et son président Jonas Tein pour avoir eu l'autorisation de travailler au sein de la Réserve de Nature Sauvage du Mont Panié ainsi que pour l'aide logistique sur le terrain. Enfin, je remercie le Parc Zoologique et Forestier de Nouméa ainsi que le propriétaire du Mont Koghi pour leur accueil nécessaire à la réalisation de certaines expérimentations de cette thèse.

Je remercie l'équipe de l'Ecole Doctorale du Pacifique et en particulier son directeur adjoint, Yves Letourneur, pour les côtés administratifs, les cours dispensés aux doctorants et pour m'avoir permis de présenter mes travaux en mai 2015 à l'Université de Polynésie Française. Je souhaite également remercier les membres de mon comité de thèse qui ont bien voulu se réunir deux fois pour apporter un regard critique sur mon travail : Eric Vidal, Hervé Jourdan, Alexandre Millon, Jean-Louis Martin, Fabrice Brescia et Philippe Birnbaum.

Je souhaite également remercier les deux rapporteurs: Matthieu Lecorre et Jean-Louis Chapuis qui ont accepté d'évaluer ce travail, ainsi que les examinateurs: Fabrice Brescia, Jean-Yves Meyer et Yves Letourneur.



Le camp de la Guen, 2015 © Quiterie Duron

Tic tac tic tac… Il n'y a pas de doute cette fois-ci, j'y suis arrivée! Pire qu'un ultra trail, une thèse c'est long et tellement court à la fois ! Pas eu la chance de pouvoir participer à la Transcal… mais la mienne c'était bel et bien ma thèse ! La thèse ce n'est pas seulement l'apprentissage de la recherche mais aussi l'apprentissage et la connaissance de soit : de nos limites, de nos envies et de notre volonté. Je ressors aujourd'hui grandie de cette aventure et je souhaite remercier tout mon « environnement » qui m'a permis de mener à bien ce travail.





Avant tout, je souhaite remercier ma terre d'accueil durant ces trois ans et demi. Ce « caillou » dont je ne connaissais même pas l'existence avant que l'on me propose cette thèse. L'arrivée a été difficile puis je me suis laissée apprivoiser par la douceur de vivre que tu offres… Merci à tes habitants de toute ethnie que j'ai pu rencontrer ici. Merci également aux terres de la Guen que j'ai eu l'honneur de fouler durant plus de 200 jours! Et un pardon spécial aux plus de 1139 rats qui ont dû être sacrifiés… pour la science… et à tous les autres qui se sont vus manipuler dans tous les sens et qui en ont parfois perdu quelques moustaches !

Ensuite, j'aimerais remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, m'ont aidée professionnellement ou amicalement parlant à parvenir au bout de ce long travail. Il est difficile de citer tout le monde ici mais mes pensées vont vers de nombreuses personnes qui ont su éclairer et égayer ma route durant cette thèse mais aussi depuis de nombreuses années.

Un énorme merci tout d'abord à mon équipe de « chefs »…

Eric, mon directeur de thèse. Il y a maintenant sept ans que je t'ai écris pour la première fois à mon retour des Kerguelen. Tu m'as toujours répondu avec entrain et avec vif intérêt, ce qui a aiguisé ma curiosité et m'a réellement donné envie de réaliser une thèse avec toi. Je me souviens avoir été très émue en écoutant la soutenance de Lise pour laquelle tu m'avais invitée en 2010. Et je me souviendrai toujours de ton email d'avril 2012, que j'avais pu relever dans un webshop à Ushuaïa… ça donnait quelque chose comme : 'Tu fais quoi en ce moment ?', 'Une thèse sur les invasions en Nouvelle-Calédonie, ça te tente ?' Hum, j'étais partie pour d'autres latitudes et d'autres projets… mais… pourquoi pas ! Six mois plus tard, j'arrivais à l'IRD de Nouméa ! Merci pour cette belle aventure, ta présence et la confiance que tu as su m'accorder (qui surpassait bel et bien celle que j'avais de moi !), pour tous tes conseils et tous les rendez-vous ultra-motivants qui ont su me booster à chaque fois que j'en avais besoin. Malgré des gros moments de doute face à ce projet pas facile et tous les rebondissements qu'il y a pu avoir (e.g. l'accès à la Réserve… et ce fameux contrôle sur 200 hectares qui aurait dû avoir lieu en 2014 et qui n'a finalement toujours pas commencé), tu as su m'aider à gérer au mieux ces « crises » et je t'en suis vraiment reconnaissante ! Comme tu as si bien su me dire «La thèse, si c'était facile, tout le monde en aurait une» ! Un grand merci aussi pour m'avoir permis de

rencontrer de nombreux spécialistes de la gestion des vertébrés invasifs et de la conservation de la biodiversité notamment en me faisant participer au workshop sur les éradications à Auckland en août 2013, au colloque sur les Vertébrés Invasifs à Hawaii en mars 2014, au colloque du SERA à Nouméa en novembre 2014 et dans deux semaines maintenant au colloque de Island Biology aux Açores où je pourrais présenter le 5ème article de cette thèse. Bravo aussi pour tes valeurs de la recherche et pour mettre en avant encore et toujours l'importance de l'écologie de terrain.

Edouard, mon super collègue, avec qui j'ai pu travailler pendant trois ans sur les pentes et sous et sûr les *Freycinetia* du Mont Panié. Je me rappelle encore de notre toute première mission sous la pluie et cette chaleur moite, c'était tellement dur pour moi après avoir passé 6 mois à crapahuter sur et sous la neige de Navarino que je pensais que le terrain en Nouvelle-Calédonie serait impossible pour moi ! Et puis au final, tu as su me faire marcher dans tes pas et à force de persévérance, je suis devenue une vraie fille de la forêt (« *wo noonk lé cush* ») comme diraient les gars (et même une raideuse !)! Merci pour ton éternel calme, pour avoir supporté mon sale caractère pendant plus de 200 jours sur le terrain et pour avoir accepté de t'éloigner des bestioles à 6 pattes pour s'occuper de nos chers *tchibuii*…

Merci à toute l'équipe de Dayu Biik



Merci à l'équipe de Dayu Biik pour son aide logistique et son aide sur le terrain à La Guen. Merci à Jonas, Romain, Cyril, Léon et Josine.

Un merci bien particulier aux gars avec qui j'ai pu passer mes 200 jours de terrain : Maurice, Gaby, Djaèk, Mathias, Julio, Jacob, Bernard, Sylvano, Ismaël, Ronald, Alain et Aldo. Merci à toute l'équipe qui a travaillé dur pour nous remonter un joli petit camp après l'incendie du refuge. Merci à tous pour l'intendance du camp, le bon « *dube* » et le bon « *poka* » tout frais chassé, le riz et les crêpes de la Guen. Un merci spécial à Alain pour nos longues discussions et pour m'avoir appris les rudiments de sculpture « kanak » et surtout comment faire vivre une sculpture. Merci à Ismaël qui a accepté de manipuler et de transponder les rats avec moi et pour toutes nos discussions spirituelles au beau milieu de la forêt. Merci à Sylvano pour nos fous rires, pour avoir essayé de m'enseigner quelques mots en némi et aussi pour les crêpes !

Wo ou vaî tchibuii nale cush ! Ole bwari les gars !

Merci à mes collaborateurs d'ici et ailleurs

Aaron, une fort sympathique rencontre lors du workshop à Auckland ! Merci à toi et Laura pour m'avoir accueilli à Hilo lors de la Vertebrate Pest Conference à Hawaii, et m'avoir permis, depuis une terrasse un verre de bière à la main, de voir sauter des baleines à bosse au « doux » son des coqui frogs invasives ! C'était choc tout de même ! Et enfin et surtout, merci pour l'aventure « review », bientôt notre « Conservation Biology » alors ?! Mahalo Aaron for your help and your friendship !

Lise et Thomas pour m'avoir accompagnée sur le terrain à la Guen dans la joie et la bonne humeur malgré la pluie battante ! En même temps cela ne vous changeait pas trop d'Aberdeen hein ;-). Merci aussi pour m'avoir accueillie dans votre labo et chez vous à Aberdeen pour venir à bout de ces petits modèles SECR ! Merci pour toute votre aide sur ce 5ème article ! Merci aussi pour mon tout premier chaussage de skis, pour m'avoir permis de dormir avec une bouillotte et d'apprendre à apprécier le bon whisky ;-).



Martin pour son aide précieuse sur le terrain et cette rocambolesque mise en place de zone CMR ! La manip « porte ta cage » on s'en souviendra ! Merci aussi pour ta participation au 4ème article de cette thèse !

Merci également à *Fabrice*, *Mélanie* et *Bruno* pour leurs conseils concernant les manips « germination » de graines.

Merci à mes stagiaires !

Benjamin qui a filé la main sur le terrain la première année et *Josepho* la deuxième année.

Sarah pour avoir analysé avec minutie tous ces estomacs et caeca et aussi pour ta splendide ascension dans la rédaction de ton rapport. J'ai beaucoup pris plaisir à t'encadrer.

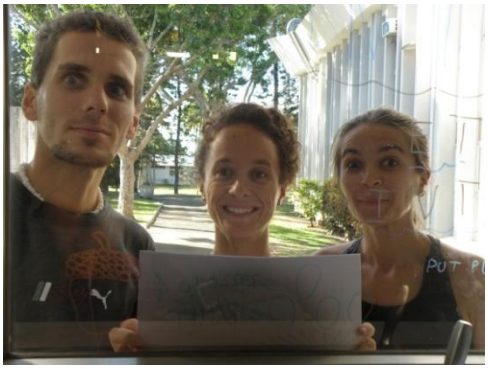
Matilde, mon petit poka, mon petit bolide ou encore robocop…La Guen, avec Matilde ? C'est rigolo ! A en avoir vite très mal à la tête ! Merci pour ton énergie et ta joie de vivre contaminatrice ! Et pour n'avoir jamais rechigné à la tâche quoiqu'il arrive… même lors des arrachages déplaisants des moustaches ! A bientôt aux Açores !

Oriana, mi chiquilla !! Merci pour ta présence et ton travail assidu à trier et compter toutes ces petites graines. Merci aussi pour nos petites conversations en espagnol et toutes nos conversations en général! Hâte de te revoir en métropole!

Raphaël, pour m'avoir accompagnée sur la fin de cette aventure, pour cette splendide dernière mission à la Guen. Merci aussi pour toutes ces analyses d'estomacs de rats et pour t'être acharné sur le protocole rhodamine. Tu seras parti avant que je rende ce gros travail mais un énorme merci pour tes encouragements en partant le soir ou lors de tes passages le WE. Et je garderai bien précieusement cette fameuse sculpture qui nous a tant fait rire (ou pas)!

J'en profite aussi pour remercier toutes les autres personnes du laboratoire qui m'ont accompagnée sur le terrain à la Guen, Frédéric, Hélène, Matthieu, Jérémy G., et Noémie.

Merci à mes collègues de thèse !



Merci et bravo tout d'abord à mes collègues de bureau des thésards et au gang des quatre grosses thèses !

Agathe, « mon p'tit renard » qui a rendu sa thèse une année pilepoil avant moi. Merci pour ton amitié, nos pique-niques à l'IRD, nos soirées culturelles et plus récemment les sorties kayak à la forêt noyée et dans le nord avec notre Coco. Et vive le petit Prince :-) ! "Toutes les grandes personnes ont d'abord été des enfants, mais peu d'entre elles s'en souviennent."… Agathe si ;-) !!

Jérémy, « mon idole » qui m'a également précédé ! Merci pour les doux chants de grillons dans le bureau qui nous rappellent la France en été, pour ton calme exemplaire devant cette grosse thèse à terminer, pour avoir veillé sur les économies énergétiques de notre bureau des thésards, pour tes coups de main indispensables sur gimp et sur cette fameuse mise en page Word… (et… voir plus loin)

Maureen, la « p'tite Momo »! Merci pour ton franc parlé et pour m'avoir bougé quand ça n'allait pas! Pour la tresse sur le côté et m'avoir refilé tout un tas de robes aussi (avec la fin de thèse, j'rentre même dans les plus slim ;-) conclusion : vous voulez une taille fine ? Faîtes une thèse !). Félicitations pour tes magnifiques enfants, je me rappellerai longtemps de l'émotion ressentie lorsque vous m'avez mis Hyéwé dans les bras. Je te souhaite tout plein de bonheur et un gros bon courage pour le rendu de cette quatrième grosse thèse !

Pauline, arrivée plus tard dans le bureau des thésards, on aura mis un peu plus de temps à se connaître. Merci pour ton énergie virevoltante et nos moments de papotage lors de ces derniers mois ! Merci pour ce petit café noisette « magique » tant inattendu ! Je te souhaite une belle grosse thèse aussi !

J'en profite pour remercier et féliciter Santiago et Elodie, les collègues thésards de bota qui m'ont également accompagnée durant ces trois dernières années !

Merci à mes autres collègues de l'IMBE

Hervé pour tout le partage de ses connaissances sur la biodiversité insulaire et plus particulièrement la faune calédonienne. On se sera bien pris la tête mais le labo n'aurait pas été le labo IMBE sans toi !

Alexandre pour ses conseils statistiques.

Fred pour son aide sur le terrain et pour la carto !

Carol, la post doc « canadienne suédoise » pour sa joyeuse compagnie pendant mes longs WE au bureau ! Les trois derniers mois toute seule dans le bureau ont été plus durs !! Merci aussi pour ton aide tellement précieuse en anglais (et plus !) sur deux de mes articles.

Aimie et *Inès*, les deux stagiaires « entomo » qui m'auront accompagnée sur une partie de ma grande dernière ligne droite. Merci pour vos sourires et vos petits mots d'encouragement! Inès, tu prendras bien un peu de santal ?

Karen, Sylvain et *Yves*

Merci à d'autres voisins forts sympathiques de l'IRD

Laure B., Carine, Adrien C., Laurent, Morgane, Romane, Aurélien, Christophe M. (et ses mélodies flutées), Géraldine, Anne, Julia, Kelly, Véronique, Fabian, … des petits mots sympas, des sourires, des p'tits gâteaux jusqu'à un jus de fruits ultra-vitaminé: tout ce qu'il faut pour avancer. Et oui Fabian, « ça y est, suffisait de pousser un peu … ;-) »!

Chloé, la belle et souriante antillaise-réunionnaise ;-) ! Merci pour m'avoir accueillie quelques midis d'abord pour le cado de thèse de l'Idole, puis pour papoter de tout et de rien. Merci pour ta belle énergie !!!

La bande des botas sans qui ce couloir n'aurait pas été le même : *Tom* (pour ses sondes hobos, son ventilo rapté le WE, et ses livres de stats que je n'ai finalement pas lu), *Robin* (pour m'avoir laissée faire quelques câlins au Diable et avoir écouté avec patience tous mes tracas de thésarde), *Dim dim* (pour le petit pistolet à eau, le thé à la mandarine, le Pez salvateur et pour ses argumentaires délires), *Vanessa* (pour toutes les déterminations de graines avec *Céline* mais aussi et surtout pour tes supers encouragements et le plan $MgCl_2$ qui a porté ses fruits sur ma grande dernière ligne droite!), *Philippe* (pour ses encouragements délirants et son enthousiasme), *Sophie* (pour son grand sourire, son ventre qui s'arrondit, le prêt du ventilo et ses encouragements encore et toujours)…

Jean, Jenny, Denise, Loulou pour leurs grands sourires le matin de bonne heure ! *Yannis* et *David* les gardiens du WE qui commençaient à se demander si je n'habitais pas dans mon bureau. *Georges*, là tu pourras me dire « chapeau » ;-). *Nicaise* pour l'intendance voiture et pour m'avoir filé un sacré coup de main pour l'ouverture des cocos !!

Ensuite, il y a toutes les personnes « extérieures » (ou non) qui ont su m'aiguiller vers cette aventure et qui m'ont accompagnée durant ces trois dernières années, des professeurs, des amis et ma famille.

Au début de l'aventure…



Par le biais de cette petite image clin d'œil, je souhaite remercier la toute première personne qui m'a motivée à étudier, *Nathalie*, mon instit de CP qui m'a appris à lire sur la fameuse méthode Ratus. A cette époque j'étais loin de me douter que des rats surfaient effectivement dans le Pacifique ni que Ratus portait en fait deux « t ».

Au début de cette aventure, il y a aussi mon prof de bio du lycée, *Francis*. Un prof passionné et passionnant qui durant deux années décisives pour la suite a su me bercer de jolies histoires géologiques et biologiques, tant et si bien que le choix entre la vulcanologie et l'écologie fut difficile !

Fabien, mon maître de stage de M1 qui a toujours cru en la « Moisture » et dont la philosophie de chercheur m'a donné envie de continuer en recherche! Merci d'être toujours là même 9 ans après ! Je remercierai plus « Flamby » mais le grand Fab' que tu es devenu. Et un grand merci pour tes conseils statistiques !

Merci à mes amis de la métropole

Un grand merci à mes amis de métropole que j'ai pu croiser lors de mes brefs passages durant ces trois dernières années le temps de quelques sourires, quelques verres, quelques petites soirées ou de quelques vacances. Je ne vous oublie pas malgré la distance qui nous sépare ! Les « creusois » : *Fleur, Karine, Emilie, Rémi*. La Corse-bretonne d'adoption : *Popo*, merci pour ce petit tour de Corse, c'était tellement bon (surtout la baignade vivivifiante début avril) et un gros bravo pour ton énorme thèse (la plus grosse que je connaisse !) !!! *Flo*, la randonneuse et voyageuse. Les parisiens d'adoption: *Martin, Anthony, Laurent*. *Claire* et *Adrien* et leur progéniture. Et ceux que je n'ai pas pu croiser… mais… bientôt !

Merci à mon *Moustik* pour être toujours là (ou pas…) quoiqu'il arrive, pour ces nuits à la belle sur les toits de Paris, pour cette rando épique à Fontainebleau, et pour la jupette surprise ! Mais aussi pour ta visite express en Nouvelle-Calédonie alors que tu étais dans ton avant-dernier mois de thèse, les cocos de Maré s'en souviennent! « C'est fou ces fous » ! Et merci pour la relecture des perspectives !

Merci à *Quentin* pour m'avoir laissée et même poussée à partir et vivre cette aventure calédonienne. Merci pour la petite cigale à mon nom ;-), un souvenir original de ce passage en Nouvelle-Calédonie, et pour la relecture du Chapitre 2.

Merci à tous mes amis du Caillou



Mes colocs et amis de Pointe à la Dorade : *Lolo, Manon* et *Lara*, pour ne pas avoir fais fi de mes arrivées tardives (après les bouchons), pour les squashs et les bons repas partagés (je me suis sentie un peu seule dans mon studio ensuite !). *Lara*, ma masseuse officielle ;-), on aura un joli souvenir de ce Noël/Nouvel An autour des volcans vanuatais, merci aussi pour les quelques virées autour des p'tites chauves. *Will*, je me rappellerai de ce super concert de Johnny, c'était énorme !!! Et rappelle toi, on est maudit mais toutes les malédictions sont levées un jour et pour le meilleur !



Les sportifs : *Carole*, ma binôme de raid pour les sorties Full Moon, les bike and run avec Ombeline et Hanaé sur la promenade, les petits repas / piquenique et papotage à l'appart. Alors, cette thèse, bientôt le départ !? *Cédric P.* le raideur, on se le refait quand ce raid de Dogny ;-) (avec des abricots secs dans les poches par contre ;-). Merci aussi pour mon nouveau bolide qui m'a permis de rester un minimum en forme en me déliant un peu les pattes durant ces derniers mois. *Tristan*, l'aventurier pour ce mythique raid aventure (et pour ce surprenant coup de pagaie derrière l'oreille pour mes 30 ans ;-)).



Les swingueurs : Johanne, Darry et la bande de swingueurs (*Kate, Delphine, Steph, Kris, Alain, Julien, Adri, Audrey*). Pour les cours du mercredi soir qui m'auront bien aidée à décompresser (si si promis, j'étais détendue!) et les apéros swing qui m'ont fait oublier la thèse un instant !



La bande du yoga et surtout du DO in : Marie, Anne-Sophie, Adrien C., pour tous ces exercices « no stress » et ces conversations qui m'ont aidée à finir cette grosse thèse. Un gros merci à Adri sans qui je n'aurai sûrement pas découvert les joies du yoga et surtout du DO in aussi rapidement!

Un grand merci également aux *Manus, Laura, Alexandre, Cathy, Marion, Camille, Eloïse, Julie P., Margaux, Hélène, Maud et Mich, Adrien D., Alan, Morgane, Sabrina* la voisine et à *Adrien V.* le grand sportif/voyageur pour tous les petits moments précieux passés avec vous !

Puis je tiens plus particulièrement à remercier,

Mon lot d'hommes préférés ;-), des amis qui m'ont apporté un énorme soutien et une belle énergie durant cette dernière année et surtout ces derniers longs (et courts) mois de thèse… et encore plus ces 15 derniers jours où je suis devenue bel et bien insupportable!

Cédric, mon « p'tit blond » ! Et oui t'as raison ces longs mois de « supplice de la chaise » m'auront bien fait régresser en trail ! Mais je te (ou je me ?) rassure, tu as aussi bien progressé ! Merci de m'avoir traînée sur le Ouen Toro et la promenade Pierre Vernier même si un peu moins ce dernier mois! Merci aussi pour toutes nos discussions ! Ah, sacré mental va ! Et prend garde à toi, sur le prochain trail ;-) !

Corentin, mon « cocohot », pour nos magnifiques virées en kayak ou sur les montagnes de Nouméa et pour toutes ces discussions qui m'auront fait grandir ! Je n'oublierai jamais ce fantastique WE kayak dans le sud à la recherche des baleines ni les pleurs de bonheur sur ce petit ilôt de pins colonnaires ! Dorénavant, je respire et je me tiens (presque) droite ;-). Merci à toi pour cette belle énergie !

Djé, mon « idole », tour à tour mon coach sportif, mon coach en aromathérapie et jeûne (avec l'accent circonflexe), mon coach de vie, mon interpréteur de rêves… Après deux ans et demi de co-bureau plutôt cordial, qui aurait pu présager d'un tel changement !? Merci de m'avoir laissée découvrir ce sacré bonhomme, l'idole ! Un grand merci pour ton amitié, pour nos discussions en tout genre autour d'un café ou d'un thé au labo. Et merci aussi pour cette (re) découverte du monde fabuleux des abeilles. Bientôt la permaculture ?

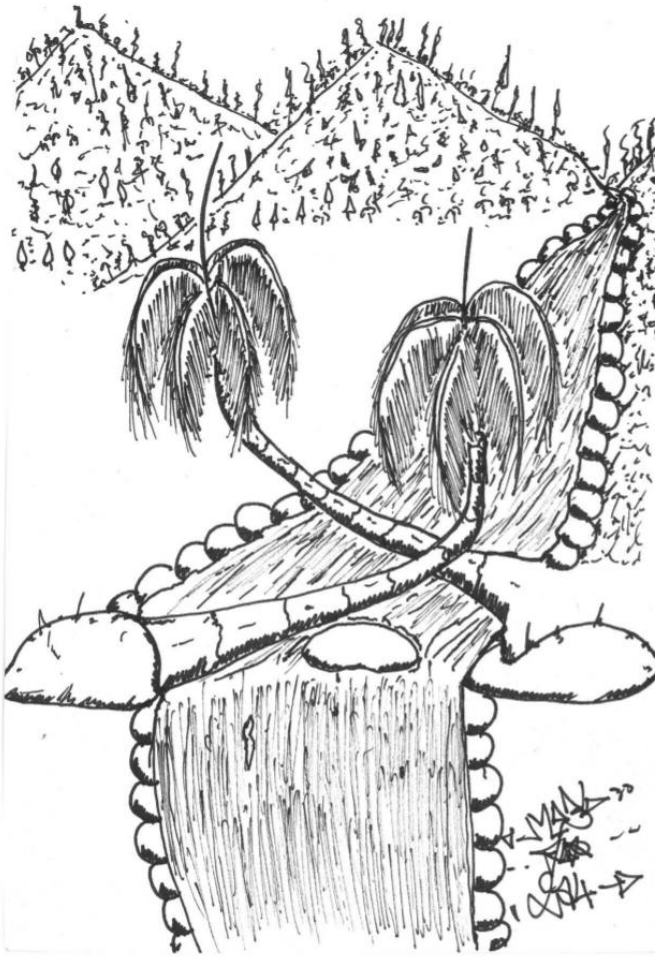
Left, mon bien « vénérable dieu grec », (alias l'homme clef ;-)), pour ton accueil toujours chaleureux et les (nombreux) cafés sur le deck (si si j'ai bien dis merci pour les cafés!) et pour nos discussions tout azimut qui m'ont fait un peu sortir de ma thèse ! Pour m'avoir motivée par des « tu es belle » (toi aussi tu es « beau » surtout sur ta « pole » ;-)) !! Mais aussi pour m'avoir appris des jolis nouveaux mots et pour nos pas de lindy up et de charleston sur le deck. Je te souhaite une belle maturation entrepreneuriale ;-). Et à bientôt sur le dance floor !

Micka, mon bel « intouchable », pour avoir su m'aiguiller sur le chemin du bonheur, tout d'abord par le Loving Man festival qui m'a fait découvrir un monde nouveau et surtout fait croire en un meilleur monde à un moment où j'en avais grandement besoin ! Merci aussi pour toutes nos discussions (ou tes quasi monologues ;-) parfois) et tous les « beaux » changements que cela a pu engendrer en moi. Tu peux en être fier ;-) ! Merci aussi pour ce dernier reboostage téléphonique ☺ Et oui confiance et volonté ! Un grand merci aussi pour l'aide « design » ! Je te souhaite de magnifiques découvertes métropolitaines et beaucoup de succès pour ton chouette projet !

Ma blonde, *Hélène* ma chère binôme des Kerguelen. Déjà 9 ans que nos chemins se suivent ! Cet hivernage aura été l'occasion de tisser des liens forts et une amitié à toute épreuve. Toujours là quoiqu'il arrive dans les bons comme dans les mauvais moments! Merci aussi pour m'avoir accompagnée durant de longues journées à surveiller des nids artificiels où rien ne se passait, pour avoir accepté de te lever à 4h du mat' pour mes manips et te cailler en plein milieu de la forêt et pour avoir bien voulu chasser des rats en veux tu en voilà.

Ma famille sans qui tout cela n'aurait pas été possible, et principalement mes parents, mon frère et ma grand-mère. Merci de m'avoir inculqué de belles valeurs... J'ai encore en tête une image forte : j'étais petite, 6-7 ans peut-être. Une barrière à gravir devant moi. Je m'arrête, elle me parait immense, insurmontable pour le petit bout que je suis. Papa me regarde et au lieu de m'aider à la passer, il me dit « Quand on veut, on peut ». J'ai alors grandi en repensant souvent à cette phrase, en me mettant la barre haute, parfois trop ce qui m'a fait mal vivre certains échecs, pourtant parfois si insignifiants aux yeux de tous. Mais cela m'a surtout permis de gravir de belles montagnes et je ne peux que vous en remercier aujourd'hui.

Enfin, je souhaite dédier ce gros travail à mon grand père qui s'est envolé pendant ma thèse et qui aurait souhaité la voir. Tu as toujours cru en moi, merci ! Je n'oublierai pas : « du sang slave coule dans mes veines… ».



Sommaire

CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE ET OBJECTIFS DE LA THESE 1

I.1. CRISE DE BIODIVERSITE ET INVASIONS BIOLOGIQUES DANS LES ILES **2**

I.1.1. Vers une sixième crise d'extinction de biodiversité 2

I.1.2. Espèces invasives et crise de biodiversité 6

I.1.2.a. Histoire de la biologie des invasions 6

I.1.2.b. Processus d'invasion et définitions 7

I.1.2.c. Les espèces invasives, quels impacts ? 8

I.1.2.d. Les espèces invasives ont-elles aussi des effets positifs ? 11

I.1.3. Impact des espèces invasives en milieu insulaire 11

I.1.3.a. Pourquoi les espèces et les écosystèmes insulaires sont-ils si fragiles ? 12

I.1.3.b. Mammifères introduits sur les îles 12

I.2. RONGEURS INVASIFS ET ECOSYSTEMES INSULAIRES 14

I.2.1. Les rats, les rongeurs les plus invasifs 14

I.2.2. Description et biologie des populations des rats introduits 15

I.2.2.a. De leur aire native aux zones d'introductions 15

I.2.2.b. Description et habitat des espèces de rats invasifs du genre Rattus spp 16

I.2.2.c. Biologie et dynamique des populations de rats 18

I.2.2.d. Régime alimentaire des rats 20

I.2.3. Impacts des rats invasifs sur la biodiversité et les écosystèmes natifs 21

I.2.3.a. Multiplicité, hétérogénéité et dualité des impacts des rats invasifs 23

I.2.3.b. Impact des rats invasifs sur les interactions biotiques et le fonctionn^{t} des écosystèmes 25

I.2.3.c. Impact des rats invasifs sur les espèces végétales 26

I.2.3.d. Impact des rats invasifs sur les invertébrés 27

I.2.3.e. Impact des rats invasifs sur les reptiles 29

I.2.3.f. Impact des rats invasifs sur les oiseaux 30

I.2.3.g. Impact des rats invasifs sur les mammifères 32

I.2.4. Gestion des rats invasifs en milieu insulaire 33

I.2.4.a. Eradications 34
I.2.4.b. Contrôles 36
I.3. OBJECTIFS DE LA THESE 39

CHAPITRE II. CONTEXTE ECOLOGIQUE ET PROGRAMME DANS LEQUEL S'INSERE LE TRAVAIL DE THESE..... ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

II.1. LA NOUVELLE-CALEDONIE : UN POINT CHAUD DE BIODIVERSITE 61
II.1.1. La Nouvelle-Calédonie, un archipel du Pacifique 61
II.1.2. Une histoire géologique atypique 62
II.1.3. Conditions climatiques et environnementales 63
II.1.4. Une flore et une faune exceptionnellement riches et originales 64
II.1.4.a. Les habitats de Nouvelle-Calédonie 65
II.1.4.b. La flore et la faune terrestre de Nouvelle-Calédonie 68
II.1.5. Une biodiversité riche mais menacée 69
II.1.6. Présence et impact des espèces invasives en Nouvelle-Calédonie 70
II.1.7. Impact et gestion des rats invasifs en Nouvelle-Calédonie 72
II.1.7.a. Impact des rats invasifs sur la biodiversité néo-calédonienne 72
II.1.7.b. Opérations de gestion des rats invasifs en Nouvelle-Calédonie 74
II.2. LE PROGRAMME REFCOR 75
II.2.1. Contexte et objectifs 75
II.2.2. Site d'étude : la réserve de nature sauvage du Mont Panié 78
II.2.3. Rôle de ce travail de thèse au sein du programme REFCOR 81

CHAPITRE III. SYNTHÈSE ET ANALYSES DES PROJETS DE CONTRÔLES DE RATS INVASIFS CONDUITS SUR LES ILES DE LA PLANÈTE..... ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

INTRODUCTION 90
III.1. METHODS 92
III.2. RESULTS 93
III.2.1. Distribution of rat control 93
III.2.2. Rat species targeted 95

III.2.3. Motivations to perform rat control 96
III.2.4. Rat control characteristics 98
III.2.4.a. Main control methods 98
III.2.4.b. Size of the rat control area 99
III.2.4.c. Duration of rat control 99
III.2.5. Rat control evaluation 100
III.2.5.a. Rat population and biodiversity monitoring 100
III.2.5.b. Rat control success 101
III.2.6. Rat control costs 101
III.3. DISCUSSION 103
III.3.1. Biodiversity and hotspot protection 103
III.3.2. Whole ecosystem protection 103
III.3.3. Cost-efficiency and sustainability 104
III.3.4. Control method improvement 105
III.3.5. A need for project evaluation and adaptive management 107
III.3.6. Conclusions 108

CHAPITRE IV. NICHES TROPHIQUES DE DEUX ESPÈCES DE RATS INVASIFS EN CONDITION DE SYMPATRIE, REDONDANCE ET/OU COMPLEMENTARITÉ? ..... ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

IV.1. INTRODUCTION 117
IV.2. METHODS 120
IV.2.1. Study site 120
IV.2.2. Rat sampling 120
IV.2.3. Rat community and population parameters 121
IV.2.4. Rat diet analysis 121
IV.3. RESULTS 124
IV.3.1. Rat community and population parameters 124
IV.3.2. Rat diet 126
IV.4. DISCUSSION 131

CHAPITRE V. UN RENFORCEMENT DE LA PRESSION DE PREDATION PAR LES RATS INVASIFS SUR LES ŒUFS D'OISEAUX FORESTIERS.....ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

V.1. INTRODUCTION 144

V.2. METHODS 146

V.2.1. Study site 146

V.2.2. Artificial bird nest predation experiment 150

V.3. RESULTS 153

V.4. DISCUSSION 155

CHAPITRE VI. EFFETS COMPARÉS DES FRUGIVORES NATIFS ET INVASIFS SUR LA GERMINATION DE GRAINES D'ESPÈCES DES FORÊTS DENSES HUMIDES DE NOUVELLE-CALEDONIE.....ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

VI.1. INTRODUCTION 167

VI.2. METHODS 170

VI.2.1. Fruits and seeds characteristics 170

VI.2.2. Frugivorous vertebrate species tested 172

VI.2.3. Fruit consumption trials 173

VI.2.4. Assessment of seed survival rate 173

VI.2.5. Germination trials 174

VI.2.6. Statistical analysis 175

VI.3. RESULTS 176

VI.3.1. Assessment of seed survival rates 176

VI.3.2. Germinability 176

VI.3.3. Germination time 179

VI.4. DISCUSSION 182

CHAPITRE VII. DYNAMIQUE ET GESTION DES POPULATIONS DE RATS INVASIFS PAR PIÉGEAGE AU SEIN D'UNE FORÊT TROPICALE INSULAIRE...ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

VII.1. INTRODUCTION 196

VII.2. MATERIALS AND METHODS 199

VII.2.1. Study site 199

VII.2.2. Field sampling 200

VII.2.2.a. Rat capture-mark-recapture (CMR) 200

VII.2.2.b. Rat removal experiment 200

VII.2.3. Data analysis 201

VII.2.3.a. Rat population densities and home ranges 201

VII.2.3.b. Effects of rat removal experiment on rat population densities and structure 203

VII.2.3.c. Insights on reinvasion process: reproduction and immigration 203

VII.2.3.d. Simulation of capture probabilities and control cost 204

VII.3. RESULTS 206

VII.3.1. Rat population densities and home ranges 206

VII.3.2. Effects of rat removal experiment on rat population densities and structure 208

VII.3.3. Insights on reinvasion process: reproduction and immigration 210

VII.3.4. Simulation of capture probabilities and control cost 211

VII.4. DISCUSSION 214

VII.4.1. Estimation of rat population densities and home ranges 214

VII.4.2. Rat removal effects on rat population densities 216

VII.4.3. Insights on rat reinvasion process 217

VII.4.4. Optimal trapping layout 218

VII.4.5. Recommendations on rat-control management 218

CHAPITRE VIII. SYNTHÈSE, DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE 227

VIII.1. SYNTHESE ET DISCUSSION GENERALE 228

VIII.1.1. Vers une amélioration de l'efficacité des projets de contrôle 229

VIII.1.2. Vers une meilleure connaissance de la biologie et des effets des communautés de rats invasifs sur la biodiversité native 232

VIII.1.3. Vers une meilleure connaissance des effets des rats sur la reproduction des oiseaux et des plantes…… 235

VIII.1.3.a. Les rats invasifs ont-ils toujours un impact fort par prédation sur la reproduction des oiseaux ?..... 235

VIII.1.3.b. Les rats invasifs contribuent-ils au processus de dispersion de plantes natives ? 236

VIII.1.4. Vers une meilleure connaissance de la dynamique des populations de rats pour une amélioration des stratégies de piégeage 238

VIII.2. PERSPECTIVES 240

VIII.2.1. Mieux connaitre la biologie et les effets des rats sur la biodiversité en condition de sympatrie..... 240

VIII.2.1.a. Les abondances et les proportions des différentes espèces de rats obtenues par piégeage reflètent-elles leurs proportions réelles ?..... 240

VIII.2.1.b. Le régime alimentaire (et donc l'impact) d'une espèce de rat invasif varie-t-il en fonction de la présence d'autres espèces de rats ? 241

VIII.2.1.c. Les proportions observées entre les différentes espèces de rats sympatriques sont-elles susceptibles de changer lors d'un contrôle de leurs populations ?..... 242

VIII.2.1.d. Le régime alimentaire des rats invasifs (et donc leurs effets sur la biodiversité native) est-il susceptible de changer lors d'un contrôle des populations ?..... 243

VIII.2.2. De combien faut-il abaisser les densités de rats pour obtenir les effets positifs recherchés sur la biodiversité ? 244

VIII.2.3. Une nécessité de méthodes intégratives d'évaluation rapide de la biodiversité..... 246

VIII.2.4. Peut-on impliquer les communautés locales dans la gestion des rats invasifs en milieux naturels ? 249

Chapitre I.

Introduction générale et objectifs de la thèse

I.1. Crise de biodiversité et invasions biologiques dans les îles

I.1.1. Vers une sixième crise d'extinction de biodiversité

Notre Planète subit actuellement la plus grande crise de biodiversité enregistrée depuis son origine, caractérisée par des taux d'extinction d'espèces 10 à 1000 fois plus importants que les estimations passées, réalisées en l'absence d'influence anthropique (Pereira et al. 2010). Les extinctions d'espèces font partie du processus naturel de l'évolution biologique, toute espèce étant vouée à disparaitre un jour. Exprimé en nombre d'espèces éteintes par million d'espèces par an (E/MSY), le taux d'extinction usuel (i.e. hors crise d'extinction) a été estimé à 1,8 E/MSY (Barnosky et al. 2011). Depuis l'apparition de la vie sur Terre, cinq crises d'extinctions majeures, pour lesquelles les taux d'extinction étaient supérieurs à 10 E/MSY, ont eu lieu pendant l'Ordovicien, le Dévonien, le Permien, le Trias et le Crétacé. Au cours du dernier siècle, les taux d'extinction calculés varient entre 10 et 1000 E/MSY selon les taxons considérés et les méthodes de calcul utilisées (Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2015, **Figure I-1**).

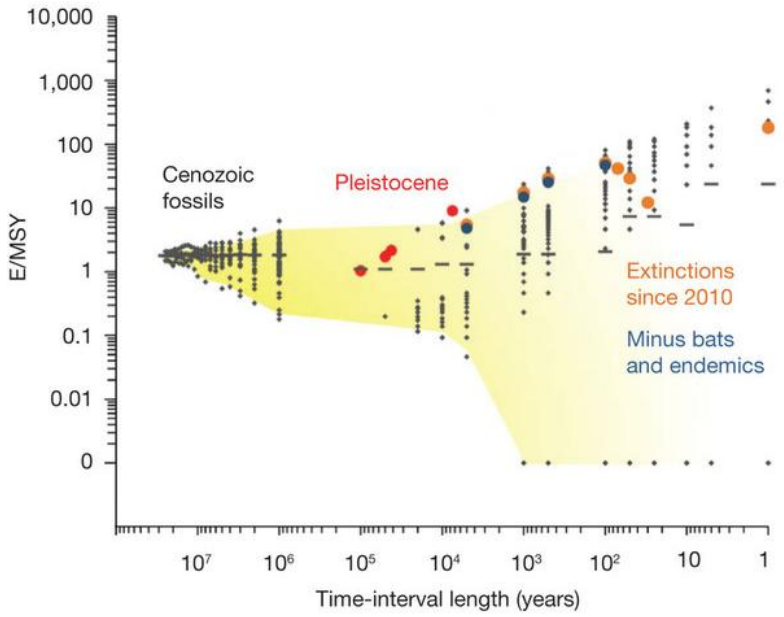


Figure I-1 Relations entre taux d'extinctions des mammifères et les intervalles de temps sur lesquels ces taux ont été calculés (simplifiée d'après Barnosky et al. 2011).

Même si ces taux varient fortement d'une méthode d'évaluation à l'autre, toutes les études s'accordent pour tirer la sonnette d'alarme : la croissance actuelle de la population humaine accompagnée d'un développement économique et technique exponentiel n'est pas compatible avec la conservation de la biodiversité actuelle (Ceballos et al. 2015). C'est le serpent qui se mord la queue puisque cette perte de biodiversité entraîne une perte des services écosystémiques et du bien-être de nos sociétés humaines (Ehrlich & Ehrlich 2013). Une prise de conscience rapide et des actions concrètes sont donc nécessaires si l'on ne veut pas aller jusqu'à l'épuisement des ressources naturelles et même un nouvel effondrement de civilisation (Diamond 2005; Ehrlich & Ehrlich 2013).

Face à ce problème, différents traités nationaux et internationaux ont été signés. En 1992, la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) prend naissance lors du sommet de la Terre à Rio de Janeiro (Brésil). Ce traité a pour objectif de conserver la biodiversité et de promouvoir une utilisation durable des ressources naturelles. Lors de la dixième rencontre des membres de la CDB en octobre 2010 au Japon, un nouveau plan stratégique pour la diversité biologique 2011-2020 est constitué (United Nations Environment Programme 2010). Vingt objectifs ambitieux, ou objectifs d'Aichi, sont alors définis afin de fournir un cadre pour la mise en place de mesures permettant de limiter la perte de biodiversité. Parmi ces objectifs, une réduction d'au moins 50% de la perte des habitats naturels (notamment les forêts), la protection d'au minimum 17% des zones terrestres et 10% des zones marines et côtières, ainsi qu'une amélioration de l'état de conservation des espèces menacées sont visées. Malheureusement, malgré les diverses mesures prises, la biodiversité continue inexorablement son déclin. Selon les calculs du « Living Planet Index » (Loh et al. 2005; Collen et al. 2009) et les mises à jour récemment publiées par le WWF (2014), l'abondance des populations de vertébrés montrerait une diminution de 52 % entre 1970 et 2010 (**Figure I-2**).

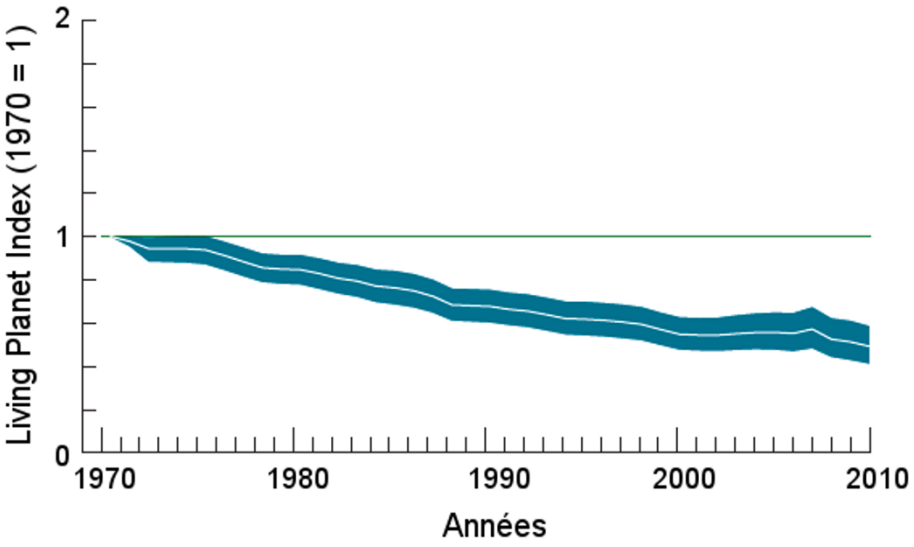


Figure I-2 : Index de l'état de conservation des populations de Vertébrés entre 1970 et 2010 mesuré au travers du "Global Living Planet Index" mis en place par le WWF (Loh et al. 2005). Cet indice est basé sur les tendances d'abondance enregistrées pour 10 380 populations de 3038 espèces de mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens et poissons. La ligne blanche représente les valeurs de l'index au cours du temps et les zones bleues les intervalles de confiance à 95%. D'après WWF (2014).

Les impacts de l'homme sur la biodiversité sont à la fois directs, par destruction et fragmentation des habitats (e.g. pollutions, déforestation, incendies), par surexploitation d'espèces à haute valeur économique, et indirects en induisant par ses activités, des changements en termes climatiques et des introductions d'espèces hors de leur aire native (Vitousek et al. 1997; Sala 2000; Ceballos et al. 2015, **Figure I-3**). Des synergies entre différentes composantes du changement global peuvent accélérer les processus d'extinctions d'espèces (Didham et al. 2007; Brook et al. 2008). Les moteurs du changement global ont des effets sur les abondances des populations, la composition des communautés, la physiologie des organismes mais aussi sur les interactions entre espèces (Tylianakis et al. 2008). La modification des habitats et les invasions biologiques sont aujourd'hui considérées comme les principales causes d'érosion de la biodiversité terrestre (Vitousek et al. 1997; Fischer & Lindenmayer 2007; Bellard et al. 2016).

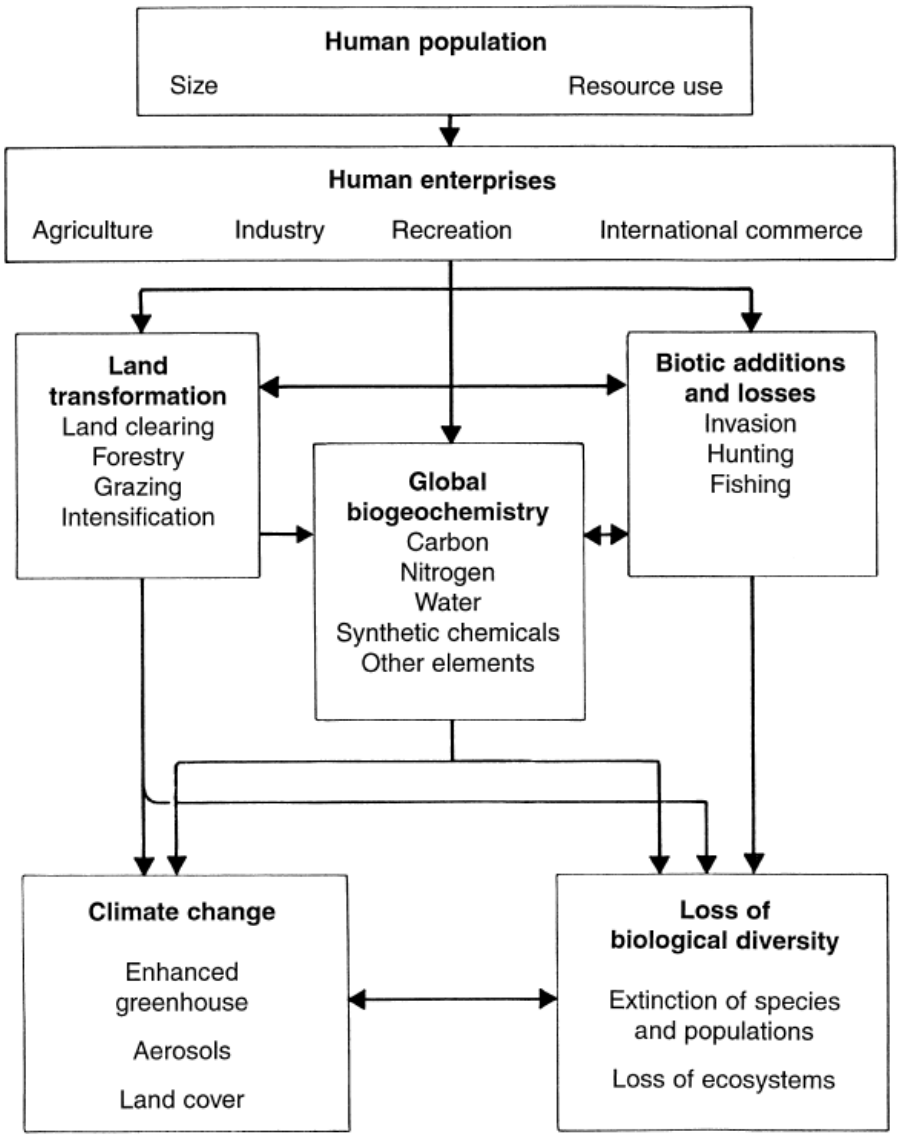


Figure I-3 : Effets directs et indirects de l'Homme sur la biodiversité et interactions entre les moteurs des changements globaux (Vitousek et al. 1997)

I.1.2. Espèces invasives et crise de biodiversité

Les espèces invasives constituent ainsi aujourd'hui la seconde menace la plus importante pour la biodiversité mondiale, et la première pour les écosystèmes insulaires (Mack et al. 2000; Blackburn et al. 2004; Lockwood et al. 2013). La mondialisation économique et la généralisation des échanges à travers le monde sont à l'origine d'une homogénéisation biotique croissante suite à la disparition d'espèces natives plus rares au profit d'espèces exotiques communes introduites volontairement ou fortuitement (McKinney & Lockwood 2001). Devant cette homogénéisation de la biodiversité mondiale, certains n'hésitent pas à décrire notre époque comme l'ère de l'Homogocène (Didham et al. 2005). Une étude réalisée à partir de la classification des menaces donnée par l'IUCN a montré que les espèces invasives constituent la première cause d'extinction d'espèces pour le groupe des amphibiens, des reptiles et des mammifères, la deuxième cause pour les oiseaux et la quatrième pour les plantes (Bellard et al. 2016).

I.1.2.a. Histoire de la biologie des invasions

Le premier ouvrage sur les invasions biologiques *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* a été écrit en 1958 par Charles Elton. Les études sur les invasions biologiques ont ensuite réellement pris leur essor à partir des années 1980 et 1990 avec la création du premier journal consacré aux espèces invasives, *Biological Invasions,* en 1999. Aujourd'hui, environ 1000 études par an sont publiées sur le thème des invasions biologiques (Ricciardi & MacIsaac 2008, **Figure I-4**). Le nombre de conventions internationales et de législations nationales sur les espèces invasives a très largement augmenté au cours des 40 dernières années (McGeoch et al. 2010) et un des objectifs d'Aichi du plan stratégique pour la biodiversité d'ici à 2020 est de contrôler et éradiquer les espèces invasives prioritaires (United Nations Environment Programme 2010). De la même manière, une nouvelle réglementation européenne votée en novembre 2014 et entrée en vigueur le 1er janvier 2015, fixe les règles visant à prévenir, réduire et atténuer les effets néfastes de l'introduction et la propagation, intentionnelle ou non, d'espèces exotiques envahissantes sur la biodiversité, la santé humaine ou l'économie. Néanmoins, malgré les mesures de prévention prises et les actions de gestion engagées, la perte de biodiversité due aux espèces invasives n'a pas significativement diminué (McGeoch et al. 2010).

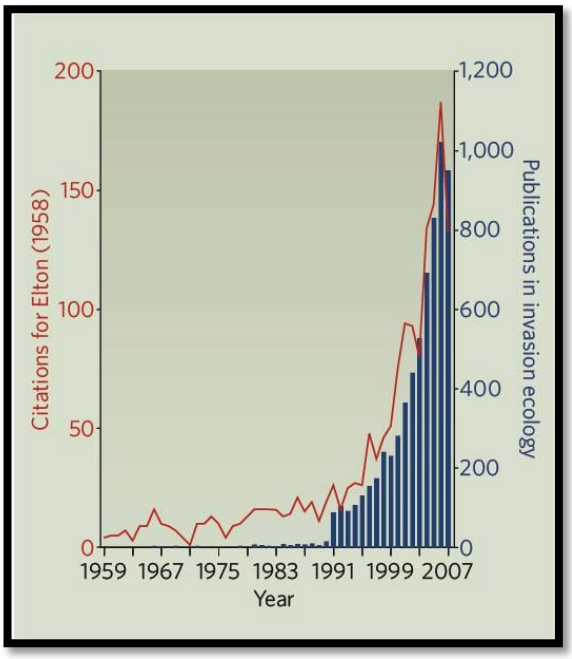


Figure I-4 : Nombre de publications sur les invasions biologiques et nombre de citations du livre de Charles Elton au cours des 50 dernières années (Ricciardi & MacIsaac 2008)

I.1.2.b. Processus d'invasion et définitions

Une espèce est dite invasive lorsqu'elle est introduite, volontairement ou non, en milieu naturel en dehors de son aire native, qu'elle prolifère et qu'elle provoque des changements significatifs en termes de comportement, de structure ou de fonctionnement au sein de son écosystème d'accueil. Avant de devenir invasive, une espèce doit passer par différentes étapes et filtres (Blackburn et al. 2011, **Figure I-5**). Elle doit d'abord être transportée hors de son aire native et traverser un premier filtre géographique dont le passage est souvent facilité par les activités humaines que ce soit volontairement (e.g. culture, élevage, animaux de compagnie, horticulture) ou involontairement (e.g. eaux de ballast, voyageurs). L'espèce doit ensuite pouvoir s'établir c'est-à-dire se reproduire dans sa nouvelle aire d'introduction. Le succès de son établissement va dépendre de i) la pression de propagules, définie par le nombre de propagules et le nombre d'évènements d'introductions et, ii) l'invasibilité de son milieu d'accueil définie par la disponibilité des ressources, l'environnement abiotique et biotique (e.g. présence d'espèces prédatrices, pathogènes, espèces compétitives, espèces mutualistes).

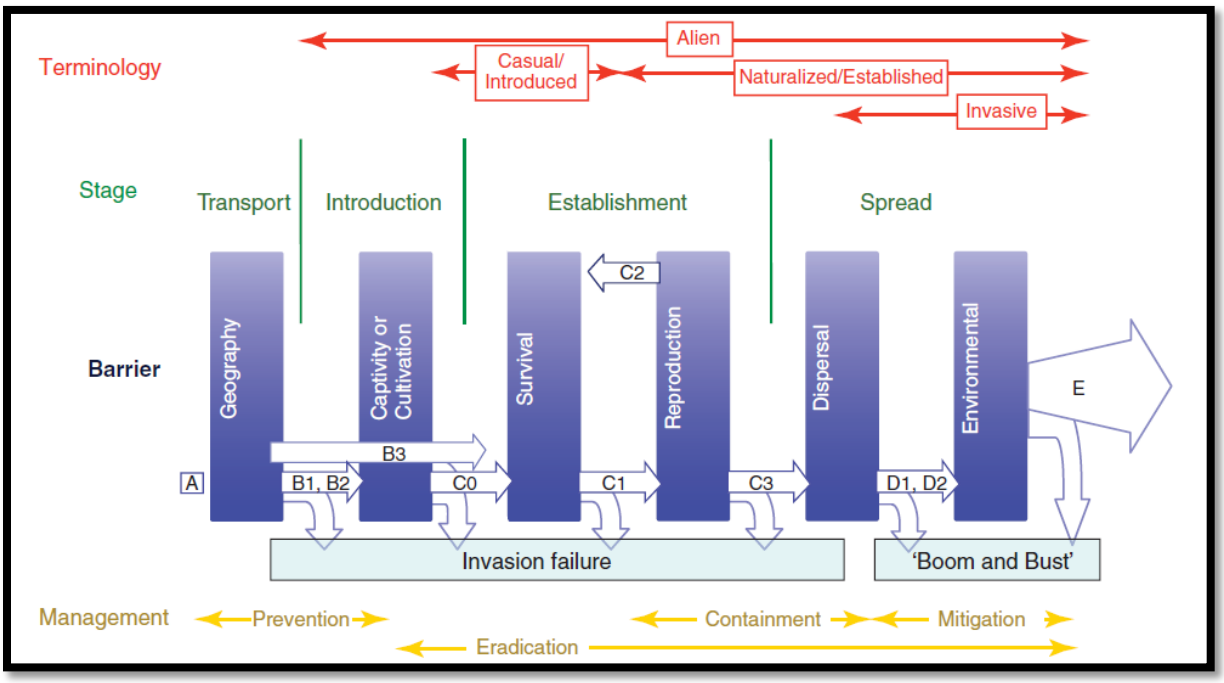


Figure I-5 : Etapes du processus d'invasion et filtres à traverser avant établissement et invasion (Blackburn et al. 2011).

I.1.2.c. Les espèces invasives, quels impacts ?

Les espèces invasives peuvent générer des impacts à différents niveaux d'organisation (individus, populations, communautés, écosystèmes) et de diversité (génétique, fonctionnelle, taxonomique) (Blackburn et al. 2014; Kumschick et al. 2015). Elles peuvent conduire à l'élimination des espèces natives par des processus de prédation et de compétition ou par détérioration de leurs habitats, par transmission de maladies ou encore par hybridation avec ces dernières (Lockwood et al. 2013). L'impact des espèces invasives sur les populations natives se répercute également à des échelles plus larges, puisqu'elles peuvent modifier la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Mack et al. 2000; Anderson et al. 2006; Mulder et al. 2009; Ehrenfeld 2010). A titre d'exemples, sur les îles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Françaises), l'introduction du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) est à l'origine d'un appauvrissement des communautés végétales (Chapuis et al. 2004, **Figure I-6a, b**) ainsi que, par la création de terriers, d'une érosion importante des sols et d'un dérangement des communautés aviaires nichant dans des terriers (Brodier et al. 2011). Sur l'Ile de Navarino (Réserve de Biosphère du Cap Horn, Chili),

l'introduction en 1946 du castor nord-américain (*Castor canadensis*), une espèce ingénieure, a entraîné des changements hydrologiques et de flux de nutriments drastiques et une transformation complète des forêts natives de *Nothofagus* en prairies inondées (Anderson et al. 2006, **Figure I-6c, d**). Les espèces invasives sont également la cause de pertes économiques considérables lorsqu'elles menacent les cultures et interfèrent avec les activités industrielles (Pimentel et al. 2005; Genovesi 2011). Aux Etats-Unis, les pertes économiques annuelles dues aux espèces invasives étaient estimées à 120 milliards de dollars (Pimentel et al. 2005).

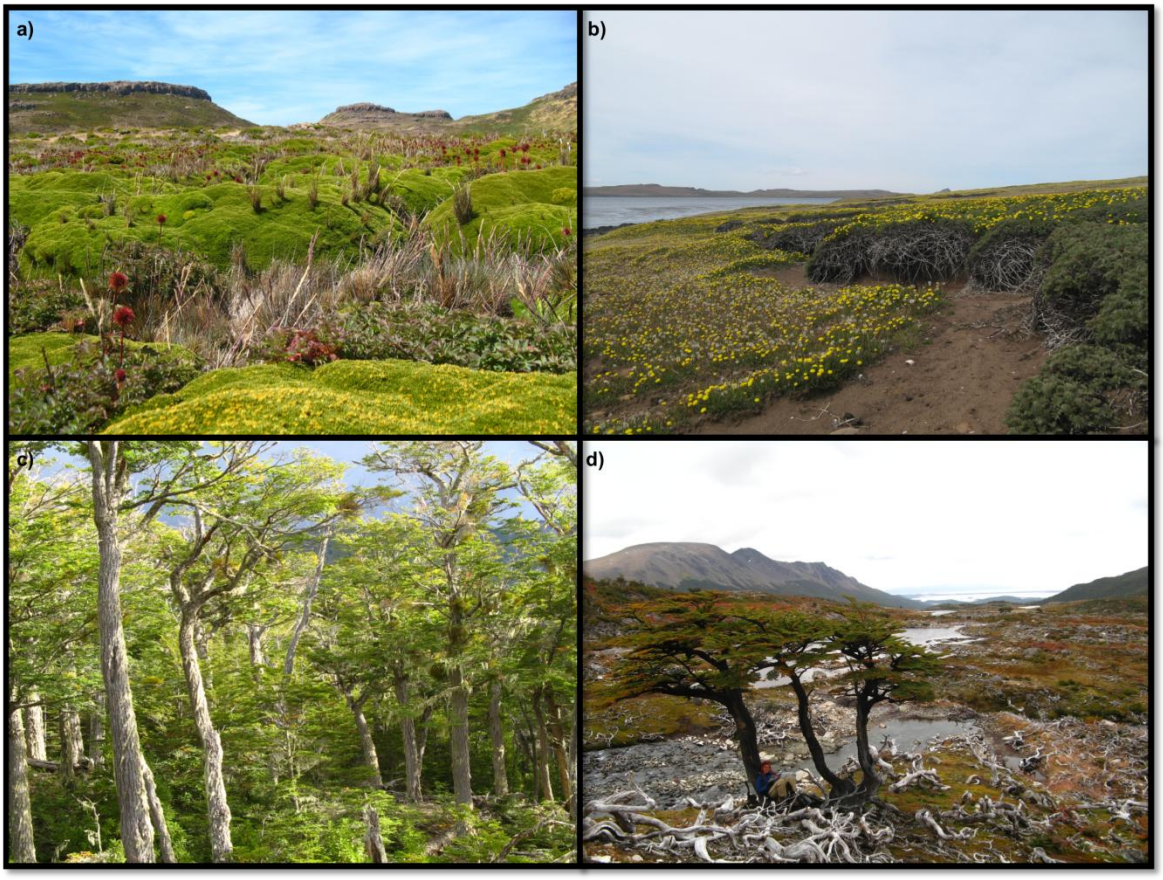


Figure I-6 : a et b) Impact du lapin *Oryctolagus cuniculus* sur les prairies subantarctiques des Iles Kerguelen, Terres Australes et Antarctiques Françaises a) Ile Mayes où le lapin n'a pas été introduit et b) Ile Verte où le lapin a été éradiqué depuis 15 ans. c et d) Impact du castor nord-américain *Castor canadensis* sur les forêts subantarctiques de l'Ile de Navarino, réserve de Biosphère du Cap Horn, Chili. c) forêt native de *Nothofagus* spp. et d) forêt de *Nothofagus* spp. d'altitude noyée par l'activité des castors. © Quiterie Duron

Malgré l'existence d'effets négatifs indéniables, les impacts des espèces invasives sont parfois difficilement évaluables et ne sont pas toujours clairement définis (Simberloff et al. 2013; Jeschke et al. 2014). Une des premières raisons vient de la difficulté à pouvoir comparer les communautés avant et après l'invasion faute de données (Courchamp et al. 2003). Dans certains cas, il est possible de comparer des îles avec ou sans l'espèce invasive au sein d'un archipel ce qui peut permettre de comprendre l'impact passé de l'espèce introduite considérée (Courchamp et al. 2003; Wardle et al. 2009). Le suivi des communautés natives avant et après contrôle ou éradication d'une espèce introduite peut également renseigner sur l'impact actuel de l'espèce introduite (Courchamp et al. 2003; Jones et al. 2016).

La difficulté d'évaluation et la reconnaissance des impacts d'une espèce invasive vient aussi, d'une part, de la perception que l'on peut avoir d'une espèce invasive et d'autre part, des méthodes d'évaluation utilisées (Simberloff et al. 2013). L'introduction d'espèces cultivées comme les Pinaceae peut être considérée comme positive d'un point de vue économique alors qu'écologiquement, le développement de ces espèces entraîne une diminution de la qualité de la litière et perturbe la faune du sol (Richardson 2006). Par conséquent, cette espèce ne sera pas forcément considérée comme nuisible. Les méthodes et unités de mesures utilisées pour qualifier un impact sont parfois éclectiques, ce qui rend difficile la comparaison des évaluations. Ainsi, le développement d'unité de mesures pour la quantification et la catégorisation des impacts s'avère nécessaire (Simberloff et al. 2013) et est actuellement en cours de réflexion (Blackburn et al. 2014; Hawkins et al. 2015). Le type d'impact peut être classé selon les processus impliqués (e.g. prédation, parasitisme, transmission de pathogènes) et le niveau d'organisation (e.g. individus, populations, communautés, écosystèmes) affectés. Parmi les conseils pour améliorer les connaissances et la gestion des invasions, Simberloff et al. (2013) mettent en avant la nécessité de comprendre comment l'addition d'une seule espèce au sein d'une communauté native peut modifier la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. La complexité des processus à l'œuvre et de leurs interactions avec le contexte abiotique et biotique de l'introduction rendent également les impacts des espèces invasives difficiles à prédire (Kumschick et al. 2015).

I.1.2.d. Les espèces invasives ont-elles aussi des effets positifs ?

La plupart des études mettent en avant l'effet néfaste des espèces introduites même si le lien entre leur présence et les extinctions d'espèces natives n'est pas toujours défini (Gurevitch & Padilla 2004; Jeschke et al. 2014). Cependant, depuis quelques années, certaines études essayent de tempérer cette aversion pour les espèces exotiques (Davis et al. 2011) en mettant en avant l'augmentation potentielle de diversité biologique notamment par hybridation (Thomas 2013) et les potentiels bénéfices des espèces invasives pour la conservation (Schlaepfer et al. 2011). Effectivement, dans des écosystèmes natifs dégradés, la raréfaction ou la disparition d'espèces natives peut entraîner une perte de certaines fonctions écologiques (Anderson 2011). Dans ce cas, les espèces invasives peuvent parfois avoir des effets positifs en permettant le rétablissement ou le maintien de ces fonctions. Ainsi, elles peuvent fournir des habitats aux espèces natives (Bajema et al. 2001; Chiba 2010), faciliter la restauration d'écosystèmes natifs (Lugo 2004) ou encore rendre des services écosystémiques (Cox 1983; Foster & Robinson 2007). D'autre part, si des espèces exotiques remplissent des fonctions analogues aux espèces natives devenues rares ou disparues, certains cas de mutualismes peuvent être conservées (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Griffiths & Harris 2010). Ces cas restent néanmoins rares et il est souvent préférable de prévenir de nouvelles introductions, ou lorsque les espèces exotiques sont déjà établies, de limiter autant que faire se peut leurs impacts par des opérations de contrôle ou d'éradication (Simberloff et al. 2013).

I.1.3. Impact des espèces invasives en milieu insulaire

La plupart des extinctions d'espèces survenues durant les cinq derniers siècles ont eu lieu sur les îles (Ricketts et al. 2005; Sax & Gaines 2008) et beaucoup sont concomitantes avec l'arrivée de l'Homme et des espèces qu'il a introduites (Steadman 1995; Blackburn et al. 2004). Les îles représentent 5,3% des terres émergées et pourtant abritent 19% des espèces d'oiseaux, 17% des rongeurs et 17% des plantes à fleurs (Tershy et al. 2015). Cependant, 62,3% des espèces végétales et 60,9% des espèces animales aujourd'hui éteintes étaient des espèces insulaires, et respectivement 50,4% et 36,8% des espèces végétales et animales aujourd'hui en danger critique d'extinction sont des espèces insulaires (Tershy et al. 2015). Ce taux important d'espèces en danger (14 fois plus important que sur les continents) fait des îles des zones prioritaires en termes de conservation (Tershy et al. 2015).

I.1.3.a. Pourquoi les espèces et les écosystèmes insulaires sont-ils si fragiles ?

Les espèces insulaires sont plus enclines aux extinctions que les espèces continentales de par des tailles de populations et une diversité génétique réduites (MacArthur & Wilson 2015), souvent une faible capacité de dispersion (Cody & McC. Overton 1996) et des mécanismes d'évitement des prédateurs très limités (Carthey & Banks 2014). Les écosystèmes insulaires sont des écosystèmes simplifiés et originaux, caractérisés par une rareté des espèces redondantes, l'existence de niches vacantes, une flore et une faune unique avec beaucoup d'espèces endémiques et un faible nombre de prédateurs natifs (Gillepsie & Clague 2009). Les écosystèmes et les espèces insulaires se révèlent alors particulièrement vulnérables face aux perturbations, particulièrement celles d'origine anthropique (Whittaker & Fernandez-Palacios 2007). Ainsi, en 1958, Elton décrivait déjà l'arrivée des espèces invasives sur les îles comme l'une des plus grandes menaces pour la faune et la flore (Richards 1990).

I.1.3.b. Mammifères introduits sur les îles

Les mammifères exotiques sur les îles ont des taux de succès d'introduction élevés (Courchamp et al. 2003; Duncan & Forsyth 2006) et le nombre d'espèces introduites augmente toujours (Long 2003). Ces mammifères ont été/sont amenés involontairement ou volontairement comme animaux de compagnie ou comme animaux d'élevage/gibier. A titre d'exemple, sur les 55 espèces de mammifères introduits en Nouvelle-Zélande, 32 s'y sont établies (Veitch & Clout 2002). Les mammifères introduits, et plus particulièrement les rats (*Rattus* spp), la souris domestique (*Mus musculus*), le chat haret (*Felis silvestris catus*), la chèvre (*Capra hircus*), le cochon féral (*Sus scrofa*), l'âne (*Equus asinus*) et le lapin (*Oryctolagus cuniculus*), sont la première cause de perte de biodiversité sur les îles (Tershy et al. 2015). Les rats et les chats seraient, à eux seuls, à l'origine de respectivement 56 et 26% des extinctions d'oiseaux sur les îles (King 1985). Plus le nombre de mammifères prédateurs introduits sur une île est important, plus grande est la proportion d'espèces d'oiseaux éteintes (Blackburn et al. 2005, **Figure I-7**). Aujourd'hui, des programmes d'éradication de mammifères invasifs réalisés sur plus de 181 îles ont permis de bénéficier à plus de 236 espèces terrestres natives (Jones et al. 2016, **Figure I-8**).

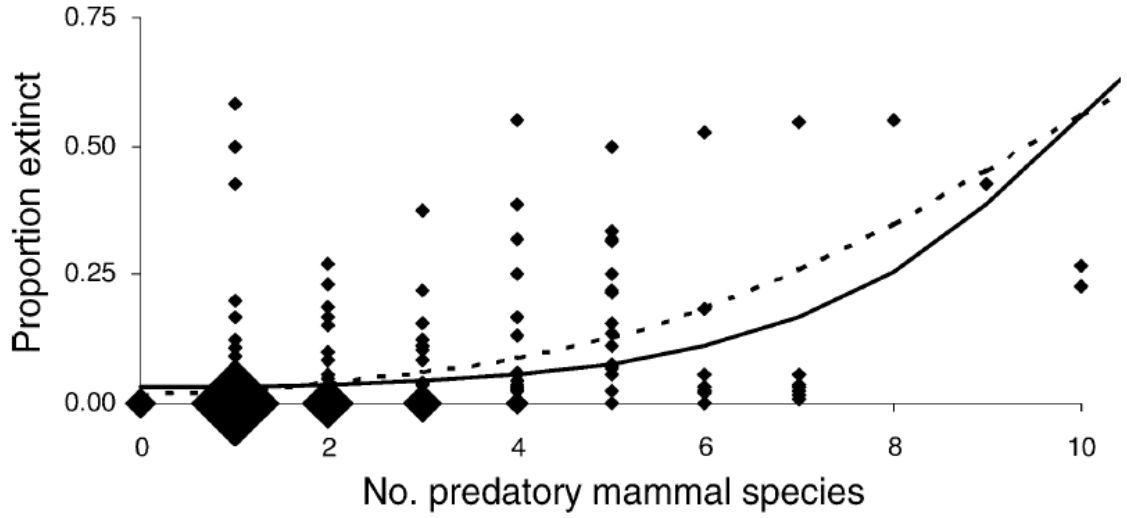


Figure I-7 : Proportion de l'avifaune native des îles océaniques éteinte depuis leur découverte par les Européens selon le nombre d'espèces de mammifères introduites (*n* = 183) (Blackburn et al. 2005).

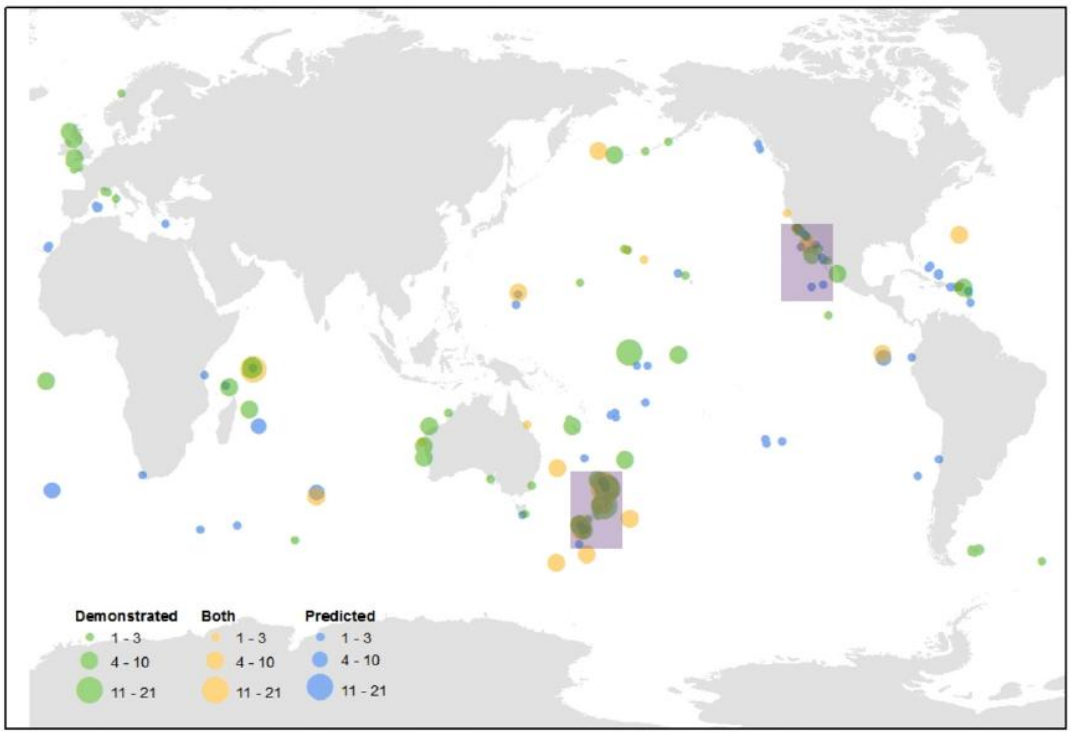


Figure I-8 : Iles pour lesquelles l'éradication de mammifères introduits a été démontrée et/ou prédite comme bénéfique pour la faune native (invertébrés et vertébrés). La taille des points indique le nombre de populations natives concernées (Jones et al. 2016).

I.2. Rongeurs invasifs et écosystèmes insulaires

I.2.1. Les rats, les rongeurs les plus invasifs

Les rongeurs correspondent à l'ordre le plus diversifié de la classe des Mammifères avec 2277 espèces (Capizzi et al. 2014). C'est aussi l'ordre de Vertébrés avec le plus grand nombre d'espèces invasives qui génèrent des dégâts importants au sein des zones agricoles, urbaines et naturelles et causent des problèmes de santé publique (Banks & Hughes 2012; Capizzi et al. 2014). Les rongeurs ayant les impacts les plus importants en termes de distribution et de degré d'impact sont *Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *Mus musculus*, *R. exulans* suivis de *Sciurus carolinensis* (l'écureuil gris) et *Spermophilus beecheyi* (le spermophile de Californie) (Capizzi et al. 2014). Le castor nord-américain (*Castor canadensis*) serait également à l'origine d'impacts importants sur les îles (Anderson et al. 2006; Simberloff 2009).

Le genre *Rattus* (famille Muridés, sous-famille Murinés), avec plus de 61 espèces, est le genre de mammifères le plus diversifié. Toutes les espèces proviennent originellement de la zone Asie du Sud - Indonésie (Aplin et al. 2003) mais plusieurs espèces notamment *Rattus rattus* Linnaeus 1958 (ou rat noir, rat des champs, « ship rat », « roof rat »), *Rattus norvegicus* Berkenhout 1769 (ou rat surmulot, rat brun, rat des villes, « Norway rat ») et *Rattus exulans* Peale 1848 (ou rat du Pacifique, rat polynésien, « kiore ») ont vu leur répartition s'étendre au travers des continents et des îles au fur et à mesure de la colonisation humaine (Aplin et al. 2003; Capizzi et al. 2014). Le succès de leur colonisation vient en partie de l'absence ou de la rareté des compétiteurs et des prédateurs natifs sur les îles (King et al. 2011a). Ces trois espèces sont connues pour avoir des impacts forts sur la biodiversité native insulaire (Towns et al. 2006; Jones et al. 2008; Harris 2009; St Clair 2011) et sont respectivement considérées comme la première, deuxième et quatrième espèce de rongeurs ayant les impacts les plus forts, la troisième étant la souris *Mus musculus* (Capizzi et al. 2014). Aujourd'hui, 82% des 123 groupes d'îles principaux de la Planète sont occupés par une ou plusieurs espèces de rats (Atkinson 1985).

I.2.2. Description et biologie des populations des rats introduits

I.2.2.a. De leur aire native aux zones d'introductions

Le rat du Pacifique, natif de la zone Indo-Malaisienne a été emmené accidentellement ou volontairement par les Lapitas (ancêtres des Polynésiens et des Mélanésiens) lors de leur colonisation du Pacifique. Les premières traces ont été retrouvées au sein de l'archipel Bismarck et datent d'il y a 10 000 ans. La plupart des îles du Pacifique semblent ensuite avoir été colonisées à partir de 1500 ans avant JC au rythme des découvertes des Polynésiens et des Mélanésiens (Atkinson 1985; Matisoo-Smith & Robins 2004). Le rat noir et le rat surmulot ont d'abord colonisé l'Europe par voie terrestre puis ont été amenés involontairement par voie maritime. Le rat noir est natif du sous continent Indien et semble être arrivé au Moyen Orient puis en Europe à partir de 2000 ans avant JC (Pascal et al. 2006). Il a ensuite été conduit sur le continent américain et de nombreuses îles de l'Atlantique et de l'Océan Indien lors des grandes expéditions d'exploration entre 1500 et 1700 après JC (Atkinson 1985). Le rat surmulot est quant à lui natif du sud-est de la Sibérie, du nord de la Chine et des îles du nord du Japon. Des restes archéologiques attestent de son arrivée en Europe dans les années 1700 (Pascal et al. 2006) à partir d'où il a ensuite été emmené vers les colonies européennes. Aujourd'hui, le rat noir et le rat surmulot sont présents sur tous les continents (exceptée l'Antarctique), dans les îles du Pacifique, de l'Océan Indien et de l'Océan Atlantique alors que le rat du Pacifique n'est retrouvé qu'au sein des îles du Pacifique (**Table I-1**, Atkinson 1985).

Table I-1 : Distribution des trois espèces de rats au sein des 123 groupes d'îles (d'après (Atkinson 1985)

	Nombre d'îles ou de groupes d'îles			
Espèces de rats présentes	Océan Pacifique	Océan Indien	Océan Atlantique	Total
R. exulans seul	2	0	0	2
R. rattus seul	6	17	3	26
R. norvegicus seul	4	1	5	10
R. exulans + *R. rattus*	7	0	0	7
R. exulans + *R. norvegicus*	6	0	0	6
R. rattus + *R. norvegicus*	4	4	5	13
R. exulans + *R. rattus* + *R. norvegicus*	15	0	0	15
Une ou plusieurs espèces de *Rattus* indéterminées	9	7	6	22
Absence ou absence probable de rats introduits	12	5	5	22
Total	65	34	24	123

I.2.2.b. Description et habitat des espèces de rats invasifs du genre Rattus spp

Le rat noir, le rat surmulot et le rat du Pacifique présentent des morphologies et des écologies différentes. Sur la base de quelques critères morpho-anatomiques, ces trois espèces se reconnaissent assez aisément (**Table I-2, Figure I-9**).

Table I-2 : Eléments diagnostics et habitats caractérisant les trois espèces de rats introduits du genre *Rattus* (d'après Cunningham & Moors 1996)

	Rat du Pacifique	Rat noir	Rat surmulot
Nom latin	*Rattus exulans*	*Rattus rattus*	*Rattus norvegicus*
Origine biogéographique	zone Indo-Malaisienne	sous-continent Indien	sud-est de la Sibérie, nord de la Chine, îles du nord du Japon
Eléments diagnostics			
Taille du corps (cm)	max 185 mm	max 230 mm	max 275 mm
Poids adulte (g)	55-100 g	150-250 g	350-450 g
Couleur du ventre	irrégulière, base du poil plus sombre que l'extrémité	uniforme gris, blanc ou crème	irrégulière, base du poil plus sombre que l'extrémité
Patte arrière	traversée par une ligne noire	couleur uniforme	couleur uniformément claire
Queue	plus courte ou même taille que le corps	plus longue que le corps	beaucoup plus courte que le corps
Nombre de tétines	8	10 - 12	12
Habitats	espèce assez agile, niche dans des terriers ou dans les arbres, mauvais nageur	espèce très agile, niche majoritairement dans les arbres, peu nageur	espèce peu agile, niche dans des terriers, très bon nageur

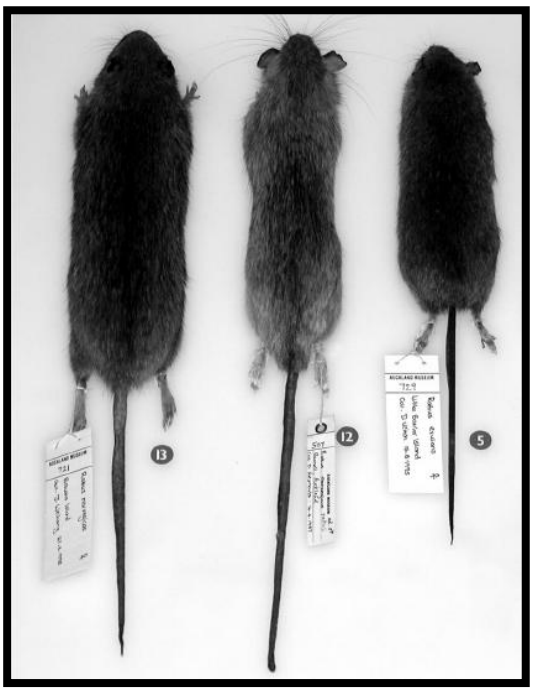


Figure I-9 : Les trois espèces de rats, de gauche à droite, le rat surmulot, le rat noir, le rat du Pacifique (©T.M. Blackburn in (Blackburn et al. 2005)

Le rat surmulot (**Figure I-10**) est le plus commensal des trois espèces de rats et affectionne particulièrement les villes et les villages. Il semble préférer les habitats humides aux habitats arides et est par conséquent davantage retrouvé le long de cours d'eau, d'embouchures de rivières et dans les mangroves. Il est un faible grimpeur (King et al. 2011a; Foster et al. 2011) mais c'est un habile nageur qui a déjà été observé nager sur plus de 400 mètres (Russell et al. 2005).



Figure I-10 : Rat surmulot (*R. norvegicus*) © Reg Mckenna

Chez le rat noir, trois morphes différents existent : la forme « rattus » au dos noir et au ventre gris, la forme « alexandrinus » au dos brun et au ventre gris et la forme « frugivorous » au dos brun et au ventre blanc ou crème (**Figure I-11**) (Cunningham & Moors 1996). Le rat noir a colonisé un grand nombre de niches écologiques à des latitudes et altitudes très variées et est considéré comme l'espèce de rat la plus généraliste (Harper et al. 2005). Il affectionne plus particulièrement les milieux forestiers ou arbustifs mais peut aussi être retrouvé dans des habitats avec une végétation réduite ou dans des milieux particuliers comme les mangroves (Fessl et al. 2010) ainsi qu'à des altitudes importantes. Le rat noir est un habile grimpeur souvent observé dans les arbres (Foster et al. 2011).

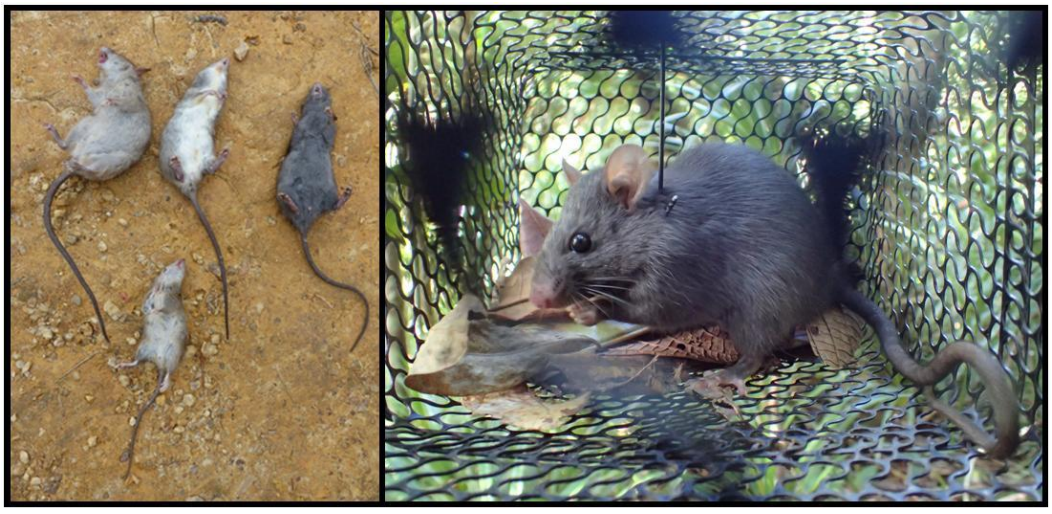


Figure I-11 : a) Les trois morphes de rat noir (*R. rattus*) et rat du Pacifique (*R. exulans*, en bas au centre). De gauche à droite, forme « alexandrinus », « frugivorous » et « rattus », b) Rat noir (forme « rattus »). © Quiterie Duron



Le rat du Pacifique semble affectionner les milieux avec une couverture au sol assez dense (Harper et al. 2005) mais est retrouvé dans de nombreux types de milieux (exceptées les zones humides): zones côtières, prairies, zones arbustives et forestières, zones agricoles etc. (**Figure I-12**).

Figure I-12 : Rat du Pacifique (*R. exulans*)
© Chatham Island Taiko Trust

I.2.2.c. Biologie et dynamique des populations de rats

Selon les sites, une seule espèce de rat est présente ou plusieurs espèces de rats vivent en sympatrie, une espèce étant généralement dominante par rapport à l'autre (Yom-Tov et al. 1999; King et al. 2011a). Les densités de rats peuvent fortement fluctuer selon les habitats, les saisons et la disponibilité des ressources, ainsi que selon la présence de compétiteurs et de prédateurs (Harper 2005; Russell et al. 2011; Ruffino et al. 2013). Les densités de rats seraient principalement régulées par des processus «bottom-up» (régulation par les niveaux inférieurs de la chaîne trophique) mais selon les sites, pourraient être également régulés par des processus «top-down» (régulation par les niveaux supérieurs de la chaîne trophique, **Figure I-13**) (Ringler et al. 2015). Par exemple, sur les îles d'Europa et de Juan de Nova (Océan Indien), les densités de rats noirs dépendraient principalement de la qualité de l'habitat et de la disponibilité en nourriture (Ringler et al. 2015). La présence de compétiteurs comme l'opossum pourrait également favoriser le maintien des rats à de plus faibles densités (Ruscoe et al. 2011).

Les îles tropicales, où la productivité primaire est plus forte et moins saisonnière, abriteraient des densités de rats plus importantes que les îles tempérées (Harper & Bunbury 2015). Des densités maximales de rats noirs variant de 15,7 rats.ha^{-1} (mangroves en Guadeloupe, Delattre & Le Louarn 1981) à 119 rats.ha^{-1} (atoll de Ifaluk, Iles Carolines, Uchida 1966) sont reportées dans la synthèse sur les rats réalisée par Harper & Bunbury (2015). Les densités de rats du Pacifique augmentent fortement en absence de compétiteurs et de prédateurs (Harper & Bunbury 2015) et les densités rapportées varient de 34,6 rats.ha^{-1} (Big Island, archipel de Hawaii, Tomich 1970) à 288 rats.ha^{-1} (Tokelau Islands, Wodzicki 1969). De

la même manière, les tailles de domaines vitaux varient fortement d'une étude à l'autre selon les ressources alimentaires disponibles, le sexe, la saison, la densité de population et le risque de prédation (Russell et al. 2011; Ringler et al. 2014). A titre d'exemple, en forêt dense humide, à Hawaii, la taille moyenne des domaines vitaux de rats a été estimée à 3,6 ha (Lindsey et al. 1999). Sur l'atoll de Palmyra, au sein d'une forêt littorale à *Pisonia grandis*, la taille des domaines vitaux était beaucoup plus petite : 0,13 ha en moyenne pour les mâles et 0,04 ha pour les femelles.

Dans les îles où les variations saisonnières sont faibles, les rats se reproduisent toute l'année (Lindsey et al. 1999). Au contraire, sur les îles présentant des fluctuations annuelles en termes de précipitations et de températures, les périodes de reproduction peuvent fluctuer et se limiter à sept-huit mois dans l'année (Harper & Veitch 2006; Russell & Holmes 2015). En moyenne, dans les îles tropicales, les rats noirs auraient 4,47 jeunes par portée et les rats du Pacifique 3,49 (Harper & Bunbury 2015).

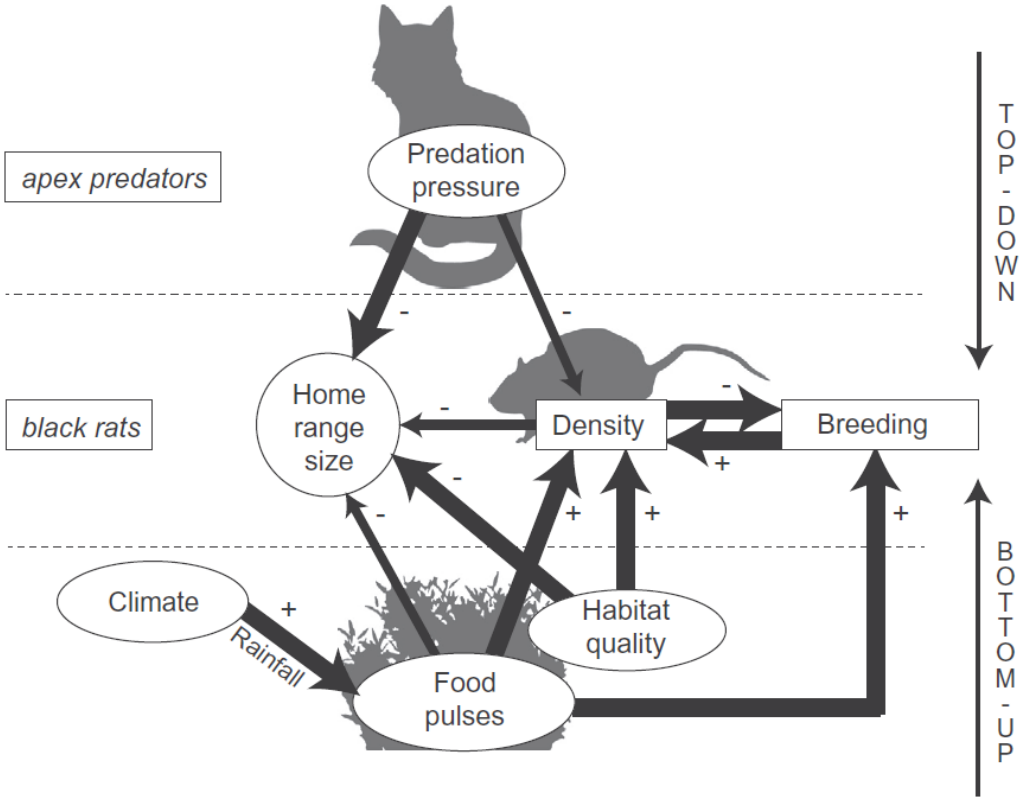


Figure I-13 : Exemple de processus de régulation «bottom up» et «top-down» pour les rats noirs (R. rattus) sur les îles Europa et Juan de Nova (Ringler et al. 2015).

I.2.2.d. Régime alimentaire des rats

Afin d'avoir une vision la plus complète possible des travaux qui ont été réalisés sur le régime alimentaire des rats (*R. exulans*, *R. rattus*, *R. norvegicus*), nous avons recherché les articles scientifiques et les manuscrits de thèse contenant les mots suivants: *rat/rodent, diet/trophic position, stomachs/stable isotopes* au travers d'une recherche sur Google Scholar. Les documents collectés ont été analysés afin d'obtenir des informations sur le régime alimentaire des rats dans différents écosystèmes en situation de sympatrie ou non. Cinquante-cinq études sur le régime alimentaire des rats publiées entre 1946 et 2016 ont pu être regroupées (**Annexe 4**); 40 (74,1%) étaient basées sur des analyses stomacales ou de fèces, trois (5,6%) étaient basées sur les isotopes stables, 10 (18,5%) à la fois sur des analyses stomacales et isotopiques et une (1,9%) sur une analyse stomacale complétée par des données ADN. La plupart des études, c'est-à-dire 36 (66,7%) portaient sur une espèce de rat seulement. Sept (13,0%) s'intéressaient à la fois au rat du Pacifique et au rat noir, une seule (1,9%) portait sur le rat noir et le rat surmulot, et une seule traitait des trois espèces de rats à la fois. Dix (18,5%) études incluaient également le régime alimentaire de la souris domestique. La plupart des études ont eu lieu au sein d'écosystèmes côtiers ou forestiers (respectivement 21 (38,9%) et 11 (20,4%), **Table I-3**).

Table I-3 : Nombre d'études de régime alimentaire selon les espèces de rats et l'écosystème d'étude. Mm : *Mus musculus,* les études de régime alimentaire sur cette espèce n'ont pas été spécifiquement recherchées mais prises en compte lorsque la souris était étudiée en même temps que les rats.

Espèces	Forêts	Zones côtières	Prairies	Maquis arbustifs	Zones cultivées	Ecosystèmes subantarctiques	Zones humides	Terrains volcaniques	Total
R. exulans (Re)	2	3	2	0	0	0	0	0	7
R. norvegicus (Rn)	1	1	1	0	0	0	1	1	5
R. rattus (Rr)	12	4	2	2	2	2	0	0	24
Rr & Re	4	2	2	0	0	0	0	0	8
Rr & Rn	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Rr & Mm	0	1	2	2	0	1	0	0	6
Rr & Re & Mm	1	0	0	1	0	0	0	0	2
Rr & Rn & Mm	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Rr & Re & Rn & Mm	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Total	21	11	9	6	3	3	1	1	55

Le régime alimentaire des rats varie fortement selon les études. La plupart du temps, les rats noirs sont considérés presque exclusivement herbivores (Sweetapple & Nugent 2007; McQueen & Lawrence 2008; Caut et al. 2008; Ruffino et al. 2011). Parfois, le régime alimentaire des rats noirs est dominé par les invertébrés (Clout 1980) ou la prédominance de

plantes ou d'invertébrés dans leur régime varie suivant les saisons (Daniel 1973). Les vertébrés, et en particulier les oiseaux, sont généralement peu représentés dans le régime alimentaire du rat noir (Innes 1979; Harper 2007), sauf dans certaines zones côtières (Yabe et al. 2009; Rodríguez M. & Herrera M. 2013; Ringler et al. 2015). Les rats du Pacifique sont davantage omnivores avec une consommation élevée de plantes et d'invertébrés (Bettesworth 1972; Ferreira et al. 2001). Lorsque les rats noirs et les rats du Pacifique coexistent, leur régime alimentaire est souvent rapporté comme similaire (Fall et al. 1971; Robinet et al. 1998; Beard & Pitt 2006). Cependant, plus récemment, Sugihara (1997) et Shiels et al. (2013) ont montré une différenciation de niche alimentaire chez les rongeurs dans les forêts hawaïennes avec des rats noirs plus herbivores et des rats du Pacifique plus omnivores. Ces résultats suggèrent que, tenir compte du régime alimentaire de toutes les espèces de rats introduits à la fois, permettra de mieux définir la flore et la faune touchées par les rats. Les rats consommeraient l'équivalent de 10% de leur poids chaque jour (Long 2003) ; pour un rat noir de 170g, cela représente plus de 6kg de biomasse consommée par an ; pour un rat du Pacifique de 70g, plus de 2,5kg.

I.2.3. Impacts des rats invasifs sur la biodiversité et les écosystèmes natifs

Les rats invasifs ont des niches écologiques très larges, sont omnivores et opportunistes, et pourraient donc toucher un large éventail d'espèces floristiques et faunistiques natives (Towns et al. 2006). Il est parfois difficile de faire la part de l'influence des rats invasifs de celle de la dégradation de l'habitat ou encore d'autres espèces introduites lorsqu'aucune étude expérimentale n'est menée (Towns et al. 2006; Harris 2009; Banks & Hughes 2012). Les impacts des rats actuellement observés s'additionnent à des impacts bien plus importants causés par les rats lors de leur arrivée sur les îles et qui ont certainement mené de nombreuses espèces à l'extinction (Steadman 1995; Towns et al. 2006; Athens 2009; Ruffino et al. 2009). Les trois espèces de rats seraient notamment à l'origine de la suppression et de l'extinction de nombreuses espèces de vertébrés (**Figure I-14**, Towns et al. 2006).

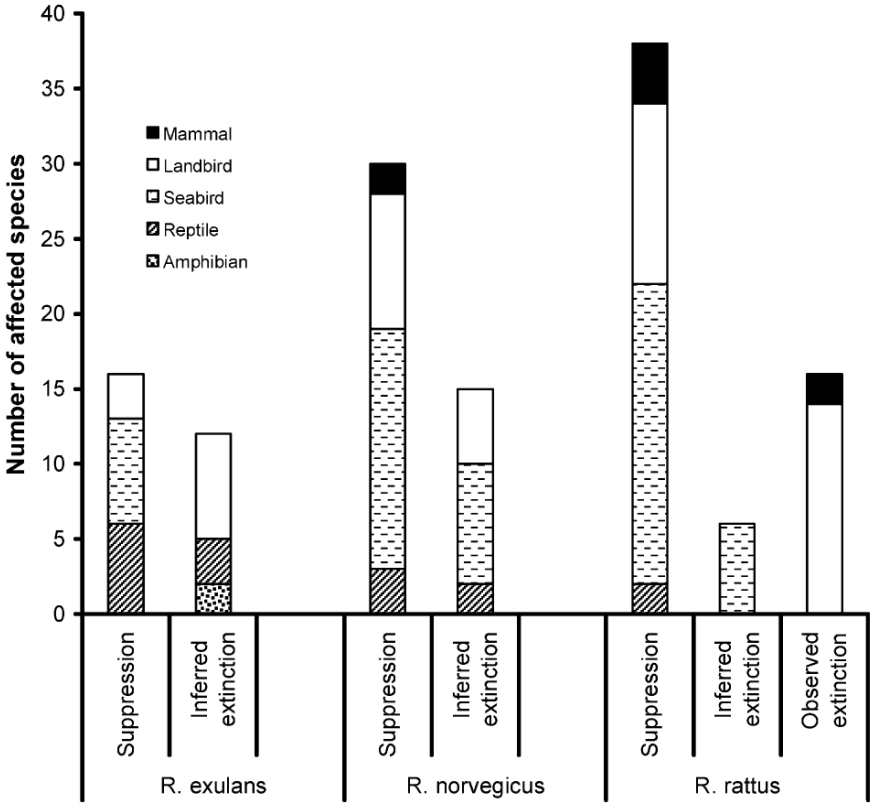


Figure I-14 : Nombre d'espèces de vertébrés affectées par *R. exulans* (*n* = 28), *R. norvegicus* (*n* = 45) et *R. rattus* (*n* = 60). Les suppressions correspondent aux cas où les populations natives ont été supprimées ou pour lesquelles le recrutement est un échec, les extinctions correspondent à des extinctions locales ou totales présumées ou observées directement (Towns et al. 2006).

Un manque de méthodes standardisées pour quantifier les impacts des rats a souvent été mis en avant (Towns et al. 2006; Jones et al. 2008; Ruffino et al. 2015). De par la difficulté d'observer les impacts des rats de manière directe, la plupart des études d'impact sont basées sur des méthodes indirectes comme des suivis de reproduction ou de densité des espèces natives, des suivis de nids artificiels pour les oiseaux, des suivis de régime alimentaire ainsi que des suivis de biodiversité avant et après régulation des populations (Shiels et al. 2014; Ruffino et al. 2015). De la même manière, l'origine de certaines extinctions d'espèces est indirectement attribuée aux rats par observation de restes subfossiles et d'un déclin des espèces natives concomitant à l'arrivée des rats (Athens 2009; Ruffino & Vidal 2010). Bien que souvent difficile à appliquer, l'intégration de données paléontologiques, historiques et contemporaines et d'expérimentations visant à mieux comprendre les interactions entre les rats invasifs et leurs écosystèmes d'accueil permettrait d'optimiser l'évaluation des impacts des rats (Drake & Hunt 2009).

I.2.3.a. Multiplicité, hétérogénéité et dualité des impacts des rats invasifs

Les rats invasifs peuvent avoir des effets sur la biodiversité native par des processus directs ou indirects (Towns et al. 2006). Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, les rats sont des prédateurs omnivores et opportunistes qui peuvent avoir des impacts directs par prédation sur un large spectre d'espèces (Shiels et al. 2014). Bien que ces mécanismes soient beaucoup moins étudiés, les rats peuvent également avoir des impacts directs par compétition que ce soit pour la ressource (Shiels et al. 2014) ou des sites de nidification (Matsui et al. 2010) ou encore constituer des compétiteurs avec d'autres espèces de rats (Stokes et al. 2009). Les rats sont également vecteurs de l'introduction de maladies ou de parasites pour la faune native (Smith & Carpenter 2006). La présence de rats invasifs pourrait aussi entraîner une modification du comportement chez certaines espèces en réponse à une peur du prédateur introduit (Vanderwerf 2012, Bourgeois et al. 2013; Gérard et al. 2014). Enfin, les rats ont aussi des effets indirects sur certains taxons en provoquant des effets en cascade sur les écosystèmes (Fukami et al. 2006; Mulder et al. 2009; Wardle et al. 2009; Peay et al. 2013) ou en favorisant la présence et les impacts d'autres espèces invasives comme le chat haret (Russell et al. 2011; Ringler et al. 2015). Ces impacts indirects sont souvent moins reportés car beaucoup plus difficiles à étudier que les impacts directs (White et al. 2006).

La nature et l'intensité des impacts des rats sont souvent hétérogènes suivant les sites, les saisons et les années et les cortèges d'espèces natives et invasives présentes au sein de l'écosystème d'accueil (Imber et al. 2003; Towns et al. 2006; Shiels et al. 2014). Ces espèces, bien que toutes trois omnivores et opportunistes, ont des régimes alimentaires qui peuvent différer (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013). De plus, selon Blackburn et al. (2005), les impacts générés sur les espèces natives augmenteraient avec le nombre de prédateurs introduits de part i) un renforcement des effets: le taux de prédation global de chaque espèce native est renforcé par l'addition d'un nouveau prédateur et ii) un élargissement du spectre d'espèces prédatées: le nombre d'espèces natives impactées augmente avec l'addition d'un nouveau prédateur. Aussi, lorsque plusieurs espèces de rats introduits sont en situation de sympatrie, un renforcement et un élargissement de leur impact global sur les espèces et les écosystèmes natifs peuvent être attendus (**Chapitre IV**).

Les rats sont des espèces anciennement introduites qui ont su s'octroyer une nouvelle niche dans l'écosystème natif. Leurs impacts passés sont souvent irréversibles lorsqu'ils ont poussé à l'extinction certaines espèces ou complètement modifié le fonctionnement des écosystèmes affectant leur capacité de résilience (Towns et al. 2006). Leurs effets actuels observés sur les espèces et les écosystèmes natifs peuvent être:

i. « négatifs », lorsque les rats invasifs par prédation, compétition, modification du comportement des proies, modification des écosystèmes, conduisent à un maintien de certaines espèces natives à des faibles niveaux d'abondance ou conduisent à leur disparition locale ou globale (Towns et al. 2006; Harper & Bunbury 2015).
ii. « neutres », si le système considéré est actuellement à l'équilibre. Les effets négatifs principaux ont déjà eu lieu, les espèces natives qui n'ont pas disparu sont résistantes ou ont adapté leur comportement pour survivre en présence du rat. A titre d'exemple, une population de plus de deux millions de couples de prion de Belcher (*Pachyptila belcheri*) arrive à prospérer malgré la présence du rat noir sur l'île Nouvelle dans l'archipel des Malouines (Catry et al. 2007).
iii. « positifs », le rat remplit un rôle écosystémique qui n'est plus assuré ou faiblement par les espèces natives du fait de leur disparition ou raréfaction. Par exemple, les rats noirs introduits pourraient partiellement compenser la perte de pollinisateurs natifs disparus en Nouvelle-Zélande (Pattemore & Wilcove 2011).

Sur un même lieu, les rats peuvent avoir plusieurs types d'effets simultanés.

Néanmoins, peu d'études concluant en une absence d'impact ou un rôle bénéfique des rats sur certaines espèces ou écosystèmes natifs sont aujourd'hui publiées (Ruffino et al. 2015). Ceci pourrait provenir du fait qu'il y a très peu de cas d'impacts neutres ou positifs mais pourrait également résulter d'un biais de publication vers les études concluant en un impact certain du rat invasif (Martín-López et al. 2009; Fanelli 2012). Les cas de non-impact ou d'impacts positifs ne devraient cependant pas être négligés car ils pourraient permettre de mieux comprendre la variété et la complexité des interactions entre les rats et les écosystèmes natifs et permettre de mieux gérer les rats invasifs (Ruffino et al. 2015). Par exemple, certaines opérations de contrôle des rats ne montrent pas d'effets positifs clairs sur le succès de reproduction des oiseaux (Amarasekare 1993; Innes et al. 2015). La publication

de ces résultats peut permettre de motiver des études complémentaires sur les effets des rats ou de réadapter le plan de l'opération de contrôle. Au cours de cette thèse, la dualité potentielle des impacts (négatif/positif) des rats a été étudiée au travers d'une étude portant sur l'impact des rats sur la reproduction des oiseaux (**Chapitre V**) et d'une étude sur l'impact des rats sur la première étape de dispersion de graines natives (**Chapitre VI**).

I.2.3.b. Impact des rats invasifs sur les interactions biotiques et le fonctionnement des écosystèmes

L'introduction des rats invasifs peut entrainer une perturbation des réseaux d'interactions mutualistes lorsqu'ils agissent comme des prédateurs ou des compétiteurs de disperseurs natifs (Delgado-García 2002; Kelly et al. 2006; Traveset & Richardson 2006). A titre d'exemple, en Nouvelle Zélande, le rat du Pacifique serait à l'origine de la disparition de la chauve-souris *Mystacina robusta* et du déclin de son espèce sœur *M. tuberculata* pollinisatrices de plantes natives (Traveset & Richardson 2006). Les rats invasifs pourraient également faciliter la dispersion de plantes invasives (Simberloff & Von Holle 1999; Bourgeois et al. 2005; Shiels 2011). Sur des îles méditerranéennes françaises, les rats noirs participent à la dispersion de graines des plantes invasives de *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae ; Bourgeois et al. 2005). A Hawaii, les graines de petite taille, contenues dans des petites baies charnues, de *Clidemia hirta* et *Melastoma candidum* (Melastomataceae) ainsi que de *Rubus rosifolius* (Rosaceae) traversent intactes le tube digestif des rats noirs lesquels pourraient être d'importants disperseurs pour ces espèces invasives (Shiels 2011). De part sa place de mésoprédateur, le rat peut avoir des impacts sur les niveaux inférieurs et supérieurs de la chaîne trophique (Courchamp et al. 1999; Ringler et al. 2015). Le rat pourrait notamment favoriser la présence et les impacts des prédateurs invasifs supérieurs comme les chats et les mustélidés par hyperprédation (Courchamp et al. 2003; Donlan & Wilcox 2008; King et al. 2009, Le Corre et al. 2015).

Les rats peuvent provoquer des interruptions de certaines fonctions essentielles au maintien du fonctionnement des écosystèmes (e.g. pollinisation, dispersion, flux des nutriments) et entraîner des perturbations sur les réseaux trophiques (Fukami et al. 2006; Athens 2009; Mulder et al. 2009; Wardle et al. 2009; Kaiser-Bunbury et al. 2010; Peay et al. 2013). La suppression de certaines espèces de plantes par les rats peut entraîner un

changement de structure de la forêt ou même la disparition de ces forêts (Campbell & Atkinson 1999, 2002; Athens 2009). En forêt, la taille de la population d'une espèce de plante est régulée par la disponibilité en graines, le succès de germination et la survie des graines (Clark et al. 1999). La prédation par les rats n'affecterait la dynamique, la structure et la composition de la forêt qu'à des faibles densités de graines (Sanguinetti & Kitzberger 2010). En prédatant les oiseaux marins, les rats peuvent aussi entrainer des changements de la richesse en nutriments du sol, laquelle influence la végétation et la faune du sol, lesquelles, à leur tour, ont des effets sur les taxons des niveaux supérieurs (Fukami et al. 2006; Mulder et al. 2009).

I.2.3.c. Impact des rats invasifs sur les espèces végétales

En se nourrissant de fruits, de graines et de jeunes pousses, les rats peuvent affecter différents processus liés à la reproduction des plantes comme la pollinisation (Pattemore & Wilcove 2011), la dispersion et la germination des graines (Williams et al. 2000; Shiels 2011) ainsi que la survie des plantules (Allen et al. 1994). L'influence des rats sur les plantes peut être directe (pollinisation, prédation) ou indirecte lorsque celui-ci s'attaque à des espèces faunistiques (oiseaux, Squamates, insectes) ayant un lien étroit avec des plantes (perturbation des mutualismes (Traveset & Richardson 2006; Aizen et al. 2008).

Les rats sont d'abord connus comme d'importants prédateurs de graines ou de fruits d'arbres, arbustes ou herbacées mais ils peuvent également se nourrir de l'écorce, des tiges ou encore des feuilles (Meyer & Butaud 2008). Les rats auraient un impact sur plus de 56 taxons (28 familles) dans la région Indo-Pacifique affectant principalement des espèces appartenant aux Arecaceae, Elaeocarpaceae, Rubiaceae, Santalaceae et Sapotaceae (Meyer & Butaud 2008). La prédation des graines par les rats a entrainé le déclin ou la disparition de plusieurs espèces dans le Pacifique (Campbell & Atkinson 2002; Meyer & Butaud 2008; Auld et al. 2010; Mieth & Bork 2010). En Polynésie française, 15 espèces de plantes natives (neuf familles) sont touchées par la prédation des rats (**Table I-4**, Meyer & Butaud 2008).

Les rats peuvent se nourrir des fruits et/ou des graines directement sur la plante avant qu'ils/elles ne tombent, affectant ainsi la pré-dispersion des graines, ou s'en nourrir une fois les fruits/graines tombés à terre et affecter ainsi leur post-dispersion (Pender et al. 2013).

Selon leur taille, les graines peuvent être en totalité ou partiellement détruites par ingestion ou traverser intactes le système digestif des rats. Les petites graines de moins de 2,5 mm pourraient ainsi être déféquées et dispersées par le rat noir (Shiels 2011). Lors de la disparition ou de la diminution des espèces mutualistes de plantes, le rat peut parfois prendre le relai du mutualiste originel (Foster & Robinson 2007; Aslan et al. 2012). Cependant, en général, l'efficacité du nouveau mutualisme semble plus faible que le mutualisme originel (moins de fleurs pollinisées, moins de germination des graines etc., Traveset et al. 2009; Aslan et al. 2012) mais cela demeure encore peu évalué.

Table I-4 : Espèces de plantes menacées ou en danger touchées par les rats en Polynésie française. Statuts IUCN EX, éteint; CR, en danger critique d'extinction; EN, en danger; VU, vulnérable; NT, quasi menacé; LR, faible risque; DD, données insuffisantes; (CR) correspond à une remise à jour du statut réalisé par les auteurs (d'après Meyer & Butaud 2008, statut IUCN actualisé janvier 2015 (IUCN France et al. 2015)).

FAMILLE	*Genre*	*Espèce*	Statut IUCN	Parties consommées
APOCYNACEAE	*Lepinia*	*taitensis*	EN	Fruits & graines
APOCYNACEAE	*Neisosperma*	*brownii*	EX (CR)	Fruits & graines
APOCYNACEAE	*Ochrosia*	*tahitensis*	CR	Fruits & graines
APOCYNACEAE	*Rauvolfia*	*sachetiae*	EX (CR)	Fruits & graines, écorce, tiges, feuilles
ARALIACEAE	*Meryta*	*spp*	LR, DD, NT, VU et CR	Fruits & graines, écorce, tiges, feuilles
ARECACEAE	*Pelagodoxa*	*henryana*	DD	Fruits & graines
ARECACEAE	*Pritchardia*	*pericularum*	VU	Fruits & graines
CAMPANULACEAE	*Apetahia*	*longistigmata*	CR	Ecorce, tige, feuilles
CAMPANULACEAE	*Apetahia*	*raiateensis*	CR	Ecorce, tige, feuilles
ELAEOCARPACEAE	*Elaeocarpus*	*floridanus*	VU	Fruits & graines
FABACEAE	*Serianthes*	*rurutensis*	CR	Fruits & graines
RUBIACEAE	*Psychotria*	*speciosa*	CR	Ecorce, tige, feuilles
SANTALACEAE	*Santalum*	*insulare*	EN	Fruits & graines, écorce, tiges, feuilles
SAPOTACEAE	*Sideroxylon*	*nadeaudii*	CR	Fruits & graines
SAPOTACEAE	*Planchonella*	*tahitensis*	EN	Fruits & graines

I.2.3.d. Impact des rats invasifs sur les invertébrés

Les rats peuvent affecter les populations d'invertébrés directement par prédation ou bien indirectement en affectant leurs prédateurs, leurs compétiteurs, leurs proies, leurs hôtes ou encore des espèces mutualistes (St Clair 2011). Bien que peu de choses soient connues sur l'impact des rats sur les invertébrés, la plupart des études de régime alimentaire de rats montrent que les trois espèces consomment des invertébrés (Shiels et al. 2013). Les rats auraient ainsi un impact direct important sur les communautés d'invertébrés, notamment les invertébrés de grosse taille (St Clair 2011). Les coléoptères, les orthoptères et les mollusques

terrestres semblent être les taxons les plus touchés (**Figure I-15**, St Clair 2011). La plupart des études portant sur l'impact des rats sur les communautés d'invertébrés proviennent de Nouvelle-Zélande et beaucoup se sont intéressées aux wetas (Rufaut & Gibbs 2003; Green et al. 2011; Watts et al. 2011), des orthoptères endémiques de la Nouvelle-Zélande, de l'Australie et de la Nouvelle-Calédonie (Pratt et al. 2008). Une forte augmentation des abondances de wetas après éradication des rats attesterait de l'impact négatif de la présence de rats sur les populations de ce groupe d'insectes endémiques (St Clair 2011). Par exemple, après éradication des rats, sur l'île de Little Barrier, l'abondance de *Deinacrida heteracantha* a doublé en cinq ans (Green et al. 2011) et, encore plus frappant, au sein de l'exclos à espèces invasives de Maungatautari, le nombre de wetas collectés dans les pots pièges aurait été multiplié par 12 pour une espèce et par 52 pour les trois autres espèces (Watts et al. 2011). Un autre exemple marquant est celui du phasme géant (*Dryococelus australis*) endémique de l'île de Lord Howe, une île située à 600 km à l'est de l'Australie. En 1918, à l'occasion du passage sur l'île du navire *S.S. Makambo*, le rat noir débarque. En quelques années, *D. australis* disparait et ce n'est qu'en 2001, qu'une population relique (20-30 individus) sera retrouvée sur une île proche, l'inaccessible Pyramide de Ball que les rats n'ont pas colonisé (Priddel et al. 2003). Actuellement, une mise en élevage ex-situ permet de renforcer le nombre d'individus dans le but de le réintroduire sur Lord Howe lorsque les rats seront éradiqués (Department of Environment and Climate Change 2007). Les escargots seraient également une cible de choix pour les rats (Meyer and Shiels 2009; Brescia 2011). A titre d'exemple, l'introduction récente (1956) du rat surmulot sur l'île de Motuhoropapa (Nouvelle-Zélande) a entrainé une diminution importante des populations de l'escargot *Placostylus hongii* (Moors 1985). De plus, des opérations de contrôle de rats menées en Nouvelle-Zélande ont été suivies par une augmentation des abondances et de la richesse des communautés d'escargots (Barker 2016). Un autre projet de contrôle de rats mené sur la Grande Terre en Nouvelle-Calédonie a permis de diminuer la mortalité (évaluée par le nombre de coquilles vides) de *Placostylus porphyrostomus* (Brescia 2011). De la même manière, des augmentations importantes des populations de crabes mexicains (*Gecarcinus quadratus*) ont été observées après éradication des rats (Samaniego-Herrera 2014).

Les rats peuvent être responsables de la rareté ou de la disparition d'une plante hôte pour les invertébrés. Par exemple, en Nouvelle-Zélande sur l'île de Korapuki, l'éradication des

rats (et des lapins) aurait favorisé la régénération d'un arbuste, le Karo (*Pittosporum crassifolium*) et par conséquence celle d'un insecte endémique (*Coelostomidia zealandica*) qui vit sur ces plantes (Towns 2002). Les invertébrés peuvent être aussi touchés au travers d'effets en cascade. Un exemple connu est celui reporté par Fukami et al. (2006) qui montre qu'en présence de rats, on observe une diminution des populations d'oiseaux laquelle entraîne une diminution des apports nutritifs sur l'île, un appauvrissement des sols et par conséquence une diminution de l'activité des organismes du sol dont les invertébrés.

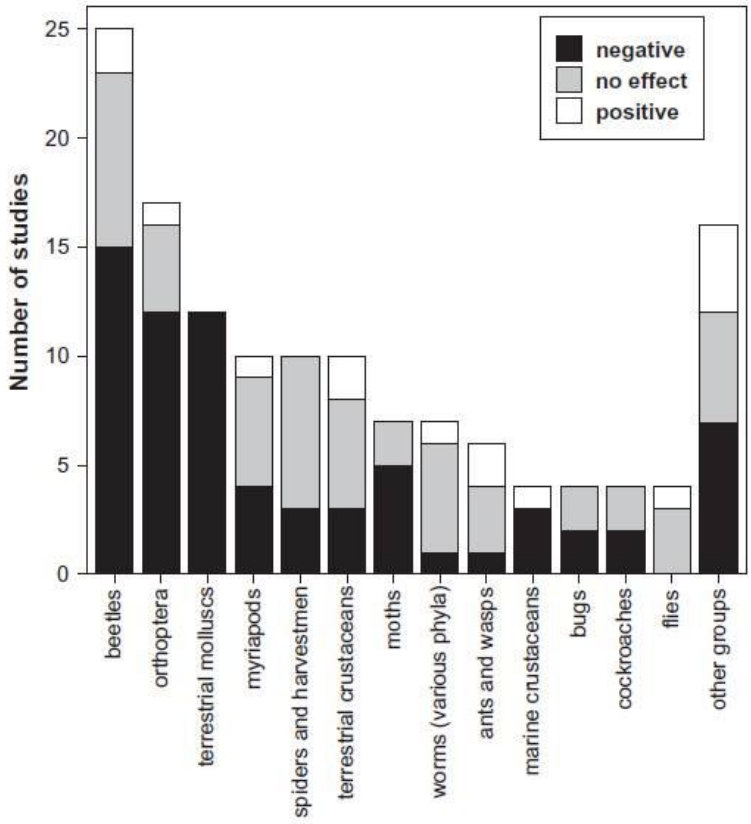


Figure I-15 : Nombre d'études reportant des impacts négatifs, positifs ou une absence d'impact des rongeurs invasifs sur différents groupes d'invertébrés insulaires (St Clair 2011).

I.2.3.e. Impact des rats invasifs sur les reptiles

La présence de rats peut avoir des effets négatifs sur les populations de reptiles par prédation de leurs œufs, de leurs juvéniles et même des adultes dans le cas des reptiles de petite taille (Harper & Bunbury 2015). Parmi ces derniers, le scinque des fjords (*Oligosoma acrisanum*) a recolonisé l'île de Breaksea en Nouvelle Zélande après l'éradication des rats (Towns & Broome 2003). De la même manière, les populations de trois espèces de scinques

(*Oligosoma* spp.) et de deux geckos (*Hoplodactylus duvaucelii* et *Woodworthia maculata*) ont augmenté suite à l'éradication des rats sur l'île de Korapuki en Nouvelle-Zélande (Monks et al. 2014). En Nouvelle-Calédonie, une étude récente réalisée en milieu forestier, a montré qu'environ 16% des contenus stomacaux des rats invasifs (*R. rattus* et *R. exulans*) contenaient des restes de scinques endémiques (12 espèces, Thibault et al. in revision) dont la moitié sont considérés comme menacés (IUCN 2016).

Un impact négatif sur le recrutement a pu également être montré sur des espèces de grande taille comme l'iguane vert (*Iguana iguana*) et l'iguane noir (*Ctenosaura similis*) à Half Moon Cay au Bélize pour lesquels seuls des adultes ont pu être observés (Platt et al. 1998). Les œufs des tortues de mer peuvent également faire l'objet de la prédation par les rats. Sur l'île Buck dans les Caraïbes, le succès d'émergence des jeunes de tortues imbriquées (*Eretmochelys imbricata*) a augmenté suite à l'éradication des rats noirs (Witmer et al. 2007). En Nouvelle-Calédonie, sur l'île Surprise, en période de reproduction des tortues, les rats noirs s'attaqueraient aux jeunes tortues vertes (*Chelonia mydas*) lors de leur éclosion (Caut et al. 2008) lesquelles composeraient 45% du régime alimentaire des rats. Une espèce de serpent *Alsophis antiguae* en danger critique d'extinction, aurait également bénéficié de l'éradication des rats sur l'île de Great Bird (Antigua-et-Barbuda, Daltry et al. 2001).

I.2.3.f. Impact des rats invasifs sur les oiseaux

Les oiseaux sont le groupe pour lequel les impacts des rats introduits (et de la souris) ont été les plus étudiés. Dans une étude récente, Ruffino et al. (2015) ont pu regrouper et analyser 151 études publiées depuis 1945 (**Figure I-16**).

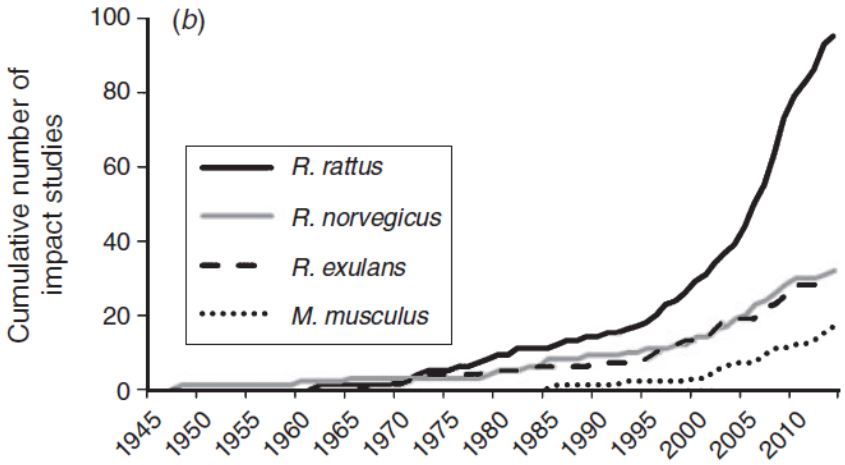


Figure I-16. Nombre cumulé d'études publiées sur l'impact des rats et de la souris sur les oiseaux depuis 1945 (Ruffino et al. 2015)

Selon Jones et al. (2008), 61 îles au minimum abriteraient des espèces d'oiseaux directement menacées d'extinction par la présence d'au moins une espèce de rat invasif. La plupart des extinctions connues actuellement seraient dues à l'arrivée du rat noir (Harper & Bunbury 2015). Cependant, Steadman (1995) montre que la majorité des 2000 espèces d'oiseaux disparues dans le Pacifique se seraient éteintes lors de la période préhistorique pendant laquelle l'homme et le rat du Pacifique ont colonisé les îles. A titre d'exemple, l'arrivée du rat noir en Polynésie française coïncide avec l'extinction de quatre sous-espèces de gobe-mouches du genre *Pomarea* (Thibault & Meyer 2001). De la même manière, une espèce de perroquet lori (*Vini australis*) aurait disparu de Tonga juste après l'arrivée des rats noirs (Rinke et al. 1992).

Les oiseaux peuvent être impactés par les rats par prédation directe exercée sur les œufs, les poussins et même les adultes ou de manière indirecte par dégradation progressive de leur biotope et raréfaction de leur nourriture (Atkinson 1985). Les rats peuvent affecter toutes les tailles d'oiseaux mais les espèces de petite taille seraient davantage menacées (Jones et al. 2008; Zarzoso-Lacoste et al. 2011). Une synthèse réalisée sur l'impact des rats sur les populations d'oiseaux marins, relève notamment que les Hydrobatidae, des petites espèces nichant dans des terriers seraient particulièrement à risque (Jones et al. 2008). Les rats pourraient également jouer un rôle de compétiteur pour les espèces frugivores (Shiels et al. 2014). De plus, la perception du risque de prédation pourrait induire des phénomènes de

stress ayant pour conséquences des changements physiologiques et comportementaux chez les oiseaux, et pouvant aboutir à une diminution de la production de jeunes (Zanette 2011).

Des expérimentations de type nids artificiels ont permis de montrer que le contrôle des rats réduisait le taux de prédation des nids par les rats. A Hawaii, le contrôle des rats noirs aurait permis de diminuer l'impact des rats sur des nids artificiels placés dans les arbres de 45% et à terre de 55% (VanderWerf 2001). Les résultats des campagnes d'éradication de rats montrent également un effet bénéfique pour les populations d'oiseaux (Howald et al. 2007; Jones et al. 2016). Sur l'île de Lundy, en Angleterre, l'éradication des rats a permis aux puffins des Anglais (*Puffinus puffinus*) et aux macareux moines (*Fratercula arctica*) de revenir nicher sur l'île (Lock 2006). De la même manière, une augmentation de 22-23% du nombre de couples reproducteurs de deux espèces de fous (le fou à pieds rouges *Sula sula* et le fou masqué *S. dactylatra*) ainsi que l'arrivée de deux nouvelles espèces nicheuses, la gygis blanche (Gygis alba) et le fou brun (*S. leucogaster*) ont pu être observées suite à l'éradication des rats surmulots, sur l'île de Tromelin (Océan Indien, Le Corre et al. 2015).

I.2.3.g. Impact des rats invasifs sur les mammifères

Les rats peuvent également avoir des impacts négatifs sur les micromammifères ; ainsi, 11 espèces de rongeurs natifs auraient disparu et sept seraient actuellement menacées par la présence de rats invasifs (Harris 2009). La présence du rat noir serait l'élément déterminant pour la prédiction des extinctions des mammifères de petite taille (Hanna & Cardillo 2014). Les rats introduits peuvent être à l'origine de l'introduction de nouveaux parasites pour lesquels les rongeurs natifs n'auraient pas les défenses immunitaires (Smith & Carpenter 2006) ou d'interactions de compétition par exploitation (efficacité à exploiter la ressource) ou par interférence (avantage dans les interactions agressives) (Harris & Macdonald 2007; Stokes et al. 2009). Sur l'île d'Anacapa (Californie, USA), un parasite intestinal (*Trichuris muris*) aurait été introduit par l'intermédiaire de l'arrivée du rat noir et est aujourd'hui retrouvé chez la souris native *Peromyscus maniculatus* (Smith & Carpenter 2006). Aux îles Galápagos, le rat noir exercerait une pression de compétition par interférence sur *Nesoryzomys swarthi*, une espèce de rat native de taille inférieure (Harris & Macdonald 2007). En Australie, sur l'île de Boodie, une petite population de rat-kangourou de Lesueur (*Bettongia lesueur*) aurait vu sa population augmenter après l'éradication des rats noirs ce qui laisse penser que la présence

du rat noir affectait négativement la population de rat-kangourou (Morris 2002). De la même manière, une espèce de rat natif, *Rattus tunneyi* de l'ouest australien n'est actuellement présent que sur les îles sans autre rat (Burbidge & Manly 2002). Une superposition des niches alimentaires et de l'utilisation de l'espace par les rats noirs et des mammifères natifs australiens comme le bandicoot à long nez (*Perameles nasuta*) et le rat du bush (*Rattus fuscipes*) pourraient être à l'origine d'une compétition par exploitation (Banks & Hughes 2012). Dans le cas du rat du bush, une réduction expérimentale des populations de rats noirs a entraîné une augmentation des populations par immigration et une augmentation du nombre de juvéniles sans qu'il y ait d'augmentation de poids moyen, ce qui indiquerait plutôt un mode de compétition par interférence (Stokes et al. 2009). Bien que la nature des interactions ayant existé entre ce rat invasif et ces micro-mammifères natifs reste inconnue, l'éradication des rats surmulots sur des îles bretonnes françaises aurait permis à la crocidure des jardins (*Crocidura suaveolens*) et à la crocidure commune (*Crocidura russula*) de multiplier respectivement leurs effectifs par des facteurs 7-25 et 9-17 selon les années et les îles (Pascal et al. 2005).

I.2.4. Gestion des rats invasifs en milieu insulaire

Devant l'importance des impacts des rats invasifs sur la biodiversité et les écosystèmes natifs, des opérations de gestion des rats invasifs ont été mises en place depuis les années 1950 afin de conserver et restaurer la biodiversité et les écosystèmes natifs (Carlile et al. 2003; Lorvelec & Pascal 2005; Howald et al. 2007). Cependant, la gestion des populations de rats invasifs, souvent d'introduction ancienne est difficile et coûteuse (**Figure I-17**, Simberloff et al. 2013). En effet, les espèces depuis longtemps introduites sont établies et occupent une niche dans leur écosystème d'accueil, se sont multipliées et possèdent souvent une aire de distribution importante, et ont généralement déjà eu des impacts forts sur leurs écosystèmes d'accueil (Strayer et al. 2006). Il est donc préférable de prévenir de nouvelles introductions, ceci par l'intermédiaire de dispositifs de biosécurité (e.g. information des résidents et voyageurs, contrôles des bateaux, mesures de quarantaine (Pyšek & Richardson 2010)). Des dispositifs de surveillance doivent également être mis en place afin de détecter précocement les nouvelles introductions et les intercepter rapidement. En ce qui concerne la prévention de nouvelles invasions par les rats, la performance de techniques de biosécurité a été testée et

différents systèmes de surveillance sont proposés (Russell et al. 2008a, 2008b; Jarrad et al. 2011).

Dans le cas d'espèces invasives déjà établies, une lutte active peut être envisagée afin d'éliminer (éradication) ou limiter (contrôle) leurs impacts sur les écosystèmes d'accueil (Simberloff et al. 2013). Les rats *Rattus* spp. ont pour la plupart été introduits sur les îles par la colonisation humaine et font partie de ces espèces d'introduction ancienne et difficiles à gérer. Sur des îles de petite taille et où ceci est logistiquement possible (environnement, habitants), l'éradication des rats peut être envisagée (Howald et al. 2007; Oppel et al. 2010). Au contraire, sur des îles de grande taille, l'éradication est actuellement impossible et la seule alternative est de choisir une zone d'intérêt sur laquelle contrôler les populations de rats (Bomford & O'Brien 1995; Armstrong et al. 2014).

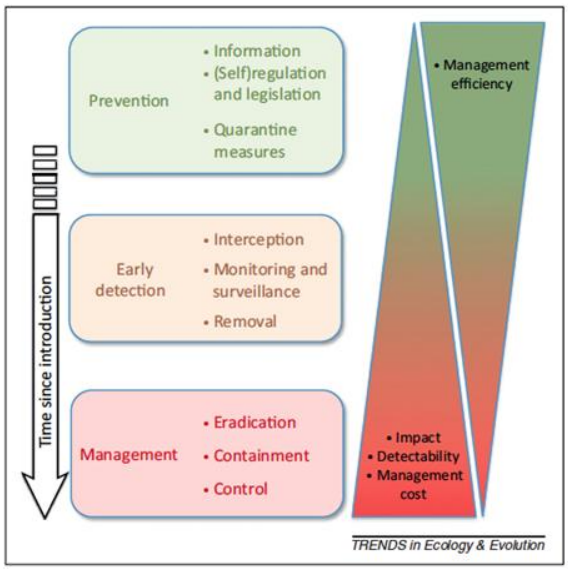


Figure I-17 : Stratégies de gestion des espèces invasives. La stratégie de gestion optimale évolue avec le temps écoulé depuis l'introduction. L'efficacité de la gestion diminue et les coûts de gestion augmentent avec le temps écoulé depuis l'introduction (Simberloff et al. 2013).

I.2.4.a. Eradications

La première campagne d'éradication de rats introduits réussie a eu lieu en 1951 sur l'Ile Rouzic (3,3 ha, France, Lorvelec & Pascal 2005). Depuis, le nombre d'opérations d'éradications de rongeurs (rats et souris compris) s'est multiplié et de plus en plus de projets sont couronnés de succès passant de 332 (284 îles) en 2007 (**Figure I-18**, Howald et al. 2007) à 580 en 2015 (Keitt et al. 2015). Concernant uniquement les rats, 447 (416 îles) opérations ont été conduites avec succès (DIISE Partners 2016). Le record de superficie sur laquelle les rats

ont été éradiqués revient à l'île Macquarie (12 875 ha) et une opération de plus grande ampleur encore est actuellement en cours en Géorgie du Sud (36 400 ha) ; toutes deux étant des îles subantarctiques. Le rat noir a actuellement été éradiqué avec succès lors de 316 opérations, le rat surmulot lors de 208 et le rat du Pacifique lors de 119 (DIISE Partners 2016).

La principale raison de ce succès est l'amélioration des techniques utilisées lors des éradications. Les campagnes sont aujourd'hui le plus souvent conduites à l'aide de poisons et plus particulièrement aujourd'hui avec des anticoagulants de seconde génération comme le brodifacoum (Howald et al. 2007). Le mode de distribution du poison a également évolué. D'abord distribué à la main ou placé dans des stations d'appâtage, les poisons sont de plus en plus souvent distribués par voie aérienne à l'aide d'hélicoptères ce qui permet de couvrir des zones de plus en plus grandes. L'un des problèmes rencontrés lors de la mise en place de telles opérations est la présence d'espèces non-cibles qui peuvent être empoisonnées par des appâts qui ne leur étaient pas destinés (Hoare & Hare 2006; Pitt et al. 2015). Ces effets collatéraux peuvent être évités en utilisant des stations d'appâtage confectionnées de manière à éviter l'accessibilité aux espèces non-cibles. Par contre, lors d'épandage aérien, les espèces non cibles, les écosystèmes et les chaines alimentaires peuvent être fortement contaminées (Pitt et al. 2015).

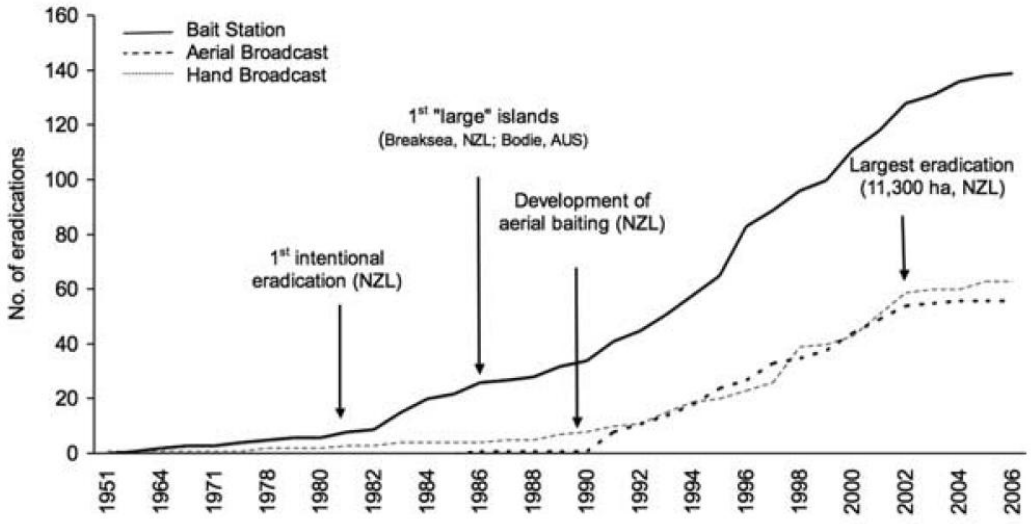


Figure I-18 : Nombre de campagnes d'éradications réalisées depuis 1951 à l'aide de trois méthodes de distribution du poison (stations d'appâtage, distribution aérienne, distribution manuelle) (Howald et al. 2007).

Même si les rats ont été éradiqués avec succès des plus hautes latitudes aux plus basses latitudes, le succès des éradications est plus important sur les îles tempérées que sur les îles tropicales (Holmes et al. 2016). Des chercheurs en écologie et toxicologie ainsi que des chargés de missions d'ONG se sont regroupés en août 2013 lors d'un atelier de travail organisé par l'ONG Island Conservation afin d'identifier les problèmes à résoudre et proposer des solutions (Keitt et al. 2015). Les trois principaux problèmes relevés en zone tropicale sont i) la présence d'insectes et de crabes qui agissent comme des compétiteurs pour les appâts de poison, ii) l'absence d'un arrêt complet de la période de reproduction pour les rats et, iii) la disponibilité importante et non prévisible en nourriture rendant les appâts moins attractifs. Des recommandations sont alors faites en termes d'étude de faisabilité, de conception de projet, et d'organisation de l'opération d'éradication afin d'augmenter la probabilité de succès des projets (Keitt et al. 2015). Les opérations d'éradications étant des actions très coûteuses, l'amélioration de la conduite des projets doit être accompagnée d'un travail de priorisation (Brooke et al. 2007; McGeoch et al. 2015). Enfin, l'éradication doit être bénéfique pour la biodiversité et les écosystèmes natifs. Il est donc important de s'assurer de l'absence d'effets indésirables en prenant en compte l'écosystème dans son ensemble (Towns 2011). Les rats sont en effet intégrés dans la chaine trophique de leur écosystème d'accueil et leur suppression pourrait entraîner des effets délétères (e.g. relâche d'un mésoprédateur, perte de disperseur chez les plantes, Byers et al. 2002; Caut et al. 2008).

I.2.4.b. Contrôles

Lorsque les îles ont une trop grande superficie, l'éradication est techniquement impossible et des alternatives de gestion doivent être trouvées. Une alternative consiste à créer des zones refuges pour la biodiversité native en utilisant des exclos de grande taille (Burns et al. 2012) au sein desquels les mammifères invasifs sont éradiqués. Plusieurs exclos sont mis en place notamment en Nouvelle-Zélande et à Hawaii. A titre d'exemple, à Hawaii, sur l'île d'Oahu une barrière multi-pestes a été mise en place en 2011 sur la presqu'île de Ka'ena Point et permet d'exclure souris, rats, mangoustes chats et chiens (**Figure I-19**, Young et al. 2013). Cet exclos permet de protéger une colonie d'albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*) et de puffin du Pacifique (*Puffinus pacificus*) mais aussi des plantes natives

comme le ʻohai (*Sesbania tomentosa*) et le ʻakoko (*Chamaesyce celastroides*). Cependant, l'établissement de ces exclos et leur maintenance sont difficiles et onéreux notamment au sein des écosystèmes forestiers et des zones à fort relief (Parks et al. 2012; Young et al. 2013). De plus, les exclos pourraient entraîner un isolement génétique des populations natives et la réinvasion peut être rapide si une faille dans la barrière est détectée par les mammifères invasifs (Connolly et al. 2009; Parks et al. 2012).

La seule autre manière de limiter les densités et l'impact d'une espèce animale invasive sur un territoire non circonscrit, est d'effectuer des opérations régulières de contrôle (Igual et al. 2006; Ruscoe et al. 2013). Le contrôle consiste à limiter les populations de rats sous une densité suffisante afin d'observer des effets bénéfiques pour la biodiversité native. Contrairement aux projets d'éradication où la suppression des rats est définitive, les projets de contrôle nécessitent un effort régulier dans le temps afin de compenser la réinvasion de la zone contrôlée par reproduction des individus relictuels et par immigration d'individus provenant des zones alentours. La réitération des opérations implique des coûts importants et la sécurisation de moyens financiers sur le long terme est nécessaire. Aussi, les objectifs en termes de gestion et d'impacts attendus sur la biodiversité native doivent, d'une part, être annoncés et suivis. D'autre part, les stratégies de contrôle employées pour parvenir à ces objectifs doivent permettre de diminuer au maximum le rapport coût-bénéfice des projets.



Figure I-19: Barrière multi-peste à Ka'ena Point, île d'Oahu (Hawaii, USA). © Quiterie Duron

Aujourd'hui, les opérations de contrôle sont largement utilisées comme un outil de restauration alternatif à l'éradication et représentent un défi important pour les gestionnaires de la biodiversité (Ruscoe et al. 2013; Armstrong et al. 2014). Néanmoins, aucun cadre théorique et opérationnel clair n'est disponible sur les projets de contrôle de rats en milieu naturel insulaire. Compte tenu des coûts importants des projets de gestion, il est urgent d'analyser les projets de contrôle de rats qui ont déjà été réalisés afin de définir des priorités de recherche et d'actions pour optimiser les projets de contrôle dans le futur. L'évaluation de la faisabilité, c'est-à-dire la capacité à maintenir les populations de rats à des densités basses sur le long terme, ainsi que l'évaluation de l'intérêt des projets pour la conservation d'espèces et d'écosystèmes natifs apparaissent primordiales. Une synthèse, permettant de résumer les caractéristiques des projets de contrôle accomplis ou en cours et de proposer des nouvelles pistes de recherche pour leur amélioration, a été réalisée au cours de cette thèse (**Chapitre III**).

I.3. Objectifs de la thèse

Comme cela a été souligné dans les parties précédentes, la conservation de la biodiversité notamment dans les îles est devenue une priorité pour enrayer les pertes actuelles de biodiversité (Sax & Gaines 2008; United Nations Environment Programme 2010). Les rats invasifs, de par leur répartition et leurs impacts, figurent parmi les principales espèces invasives menaçant la biodiversité des îles de la Planète (Atkinson 1985; Towns et al. 2006). Cependant, leurs impacts sur la biodiversité native sont très hétérogènes en terme de nature et d'intensité des effets occasionnés suivant les sites, les écosystèmes et le cortège d'espèces natives et introduites parmi lesquelles ils évoluent (Towns et al. 2006; Shiels et al. 2014; Harper & Bunbury 2015). Dans de nombreuses îles, plusieurs espèces de rats phylogénétiquement très proches (*Rattus* spp.) coexistent mais les mécanismes permettant leur coexistence et leurs impacts respectifs sur les espèces et les écosystèmes natifs sont très mal connus (Jones et al. 2008). Espèces introduites depuis plusieurs siècles voire millénaires, les rats occupent aujourd'hui des niches qui leur sont propres au sein de leurs écosystèmes d'accueil. Ils interagissent avec la faune et la flore native sur lesquelles ils continuent à avoir des effets délétères, mais pourraient, dans certains cas, jouer des rôles écosystémiques utiles voire essentiels au maintien de ces écosystèmes (Strayer et al. 2006; Kaiser-Bunbury et al. 2010; Pattemore & Wilcove 2011). Aussi, la connaissance de la biologie et de l'écologie des populations de rats ainsi que la compréhension de leurs interactions avec la biodiversité native apparaissent importantes avant d'envisager ou d'évaluer toute action de gestion de leurs populations. Aujourd'hui, de nombreuses actions d'éradication sont réalisées avec succès et permettent de conserver la biodiversité d'îles de petite taille ou de taille modérée (Howald et al. 2007; Keitt et al. 2015). Par contre, dans le cas d'îles de grande taille et habitées, où l'éradication n'est actuellement pas possible sur les plans techniques et financiers, des projets de contrôle (i.e. réduction de l'abondance de rats sur un territoire donné) sont mis en place mais peu d'informations sont actuellement disponibles sur les méthodologies utilisées et l'évaluation du succès de ces opérations.

Ce travail de thèse a ainsi été réalisé dans le cadre de l'amélioration i) des connaissances sur la biologie, l'écologie et les impacts d'espèces de rats anciennement introduites et vivant en condition de sympatrie et, ii) des stratégies de gestion des rats invasifs en milieux insulaires lorsque l'éradication n'est pas envisageable.

Dans un premier temps, afin de dresser un état des lieux des opérations et des avancées réalisées dans le domaine des contrôles de rats et d'identifier les priorités de recherches et d'actions pour le futur, une synthèse des projets de contrôle réalisés dans les milieux naturels des îles du monde est proposée (**Chapitre III**).

Dans un deuxième temps, les caractéristiques des populations de rats invasifs, leurs interactions avec la biodiversité native, ainsi que les possibilités de leur contrôle dans les forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie sont étudiées. La situation et les caractéristiques de la Nouvelle-Calédonie en font un site idéal pour ces recherches puisque i) l'île principale, ou Grande Terre, s'étend sur une grande superficie (15 791 km²) pour laquelle l'éradication est impossible, ii) c'est un point chaud de biodiversité, i.e. une zone prioritaire pour la conservation avec de nombreuses espèces et écosystèmes à protéger, et iii) deux espèces de rats (*R. rattus* et *R. exulans*) y vivent actuellement en sympatrie au sein des milieux naturels sans que les mécanismes de leur coexistence et leurs impacts respectifs ne soient bien connus. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'opérations préalables à la mise en place du programme REFCOR (Réponse des Ecosystèmes Forestiers au Contrôle des Chats et des Rats, cf. **Chapitre II**), un projet expérimental de contrôle des prédateurs introduits au sein d'une forêt dense humide en Nouvelle-Calédonie. Ainsi, les différentes études menées lors de cette thèse avaient pour but i) d'améliorer nos connaissances sur la dynamique des populations et le régime alimentaire de deux espèces de rats invasifs vivant en sympatrie (**Chapitre IV et VII**), ii) d'améliorer nos connaissances sur les interactions des rats invasifs avec la biodiversité native en forêt dense humide (**Chapitre IV, V, VI**), iii) de tester des méthodes et des stratégies de contrôle par piégeage (**Chapitre VII**) et, iv) de fournir des éléments utiles pour la conservation d'espèces natives et endémiques au sein d'un point chaud de biodiversité (**Chapitre IV, V, VI**). Ces études ont été réalisées au sein d'une forêt dense humide de moyenne altitude sur un site reculé et difficile d'accès et impliquaient la participation comme l'avis des populations locales. Ces contraintes logistiques et culturelles ont fortement influencé la mise en place et le déroulement des opérations de recherche.

Chapitre III: Contrairement aux opérations d'éradications de rats pour lesquelles plusieurs synthèses et analyses critiques existent et fournissent un cadre opérationnel et décisionnel clair (Howald et al. 2007; Harris et al. 2011; Keitt et al. 2015), aucune synthèse sur les opérations de contrôles de rats invasifs n'a été à ce jour réalisée. Néanmoins, des projets de contrôle sont et ont été mis en place sur de nombreuses îles de la Planète et représentent aujourd'hui un défi important pour les gestionnaires de la biodiversité (Clayton & Cowan 2010; Ruscoe et al. 2013). Aussi, à partir d'une analyse de la littérature scientifique et de la littérature grise, de recherches sur des sites Internet et via un questionnaire adressé aux gestionnaires de projets de contrôle, nous avons cherché à regrouper, synthétiser et analyser les informations disponibles sur les projets de contrôle de rats conduits ou ayant été conduits au sein des milieux naturels de la Planète. Nous nous sommes en particulier intéressés à la distribution géographique des projets, aux espèces de rats ciblées, aux motivations à l'origine des projets, aux méthodes de contrôle utilisées (piégeage, empoisonnement), aux risques et mesures prises pour les espèces non-cibles, aux méthodes d'évaluation et aux taux de réussite des projets ainsi qu'à leurs coûts. L'objectif in fine de cette synthèse est d'aider à prioriser les actions de recherche et de gestion afin i) d'évaluer la pertinence des projets de contrôle pour la conservation et la restauration de la biodiversité, et ii) d'améliorer l'efficacité de ce type d'opérations pour la conservation de la biodiversité native.

Chapitre IV: L'impact des prédateurs invasifs sur les îles augmente généralement avec la richesse et la diversité des prédateurs introduits présents (Blackburn et al. 2004; Walsh et al. 2012). En effet, l'addition de prédateurs supplémentaires entraîne un renforcement (i.e. augmentation de la pression de prédation exercée sur une proie commune) et un élargissement (i.e. augmentation du nombre total d'espèces natives prédatées) des effets induits sur la biodiversité native. Cependant, dans le cas d'espèces phylogénétiquement proches comme les différentes espèces de *Rattus*, leurs impacts respectifs sont mal connus (et souvent considérés similaires) de par un manque d'études sur la biologie et l'écologie des rats en condition de sympatrie (Shiels et al. 2013; Russell et al. 2015). Or, afin de mettre en place des opérations de gestion et de conservation adaptées, il est important de savoir si la présence de deux espèces de rats sympatriques implique de plus forts et de plus larges impacts que la présence d'une seule espèce. Plusieurs études suggèrent que le rat noir (*R. rattus*) et le rat du Pacifique (*R. exulans*) pourraient avoir des régimes différents, notamment

dans les milieux forestiers (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013). Dans les forêts denses humides du Mont Panié doublement envahies par le rat noir et le rat du Pacifique, un renforcement et un élargissement de l'impact global des rats sur les espèces natives pourraient donc être attendus. Ce volet avait donc pour objectifs de: i) déterminer les régimes alimentaires de ces deux espèces de rats sympatriques (i.e. identification, occurrence et proportion des taxons prédatés) au travers d'analyses stomacales et caecales, ii) étudier les caractéristiques de la communauté et des populations de rats (abondance, structure), iii) à partir des régimes alimentaires et des caractéristiques populationnelles, discuter de la magnitude des effets de la présence de deux espèces sympatriques de rats sur la biodiversité native et ainsi, iv) fournir des éléments utiles dans le cadre de la gestion des rats invasifs et de la conservation de la biodiversité native.

Chapitre V: Très souvent, la mise en place des projets de gestion (éradication ou contrôle) de rats invasifs est motivée par la conservation de populations d'oiseaux (Howald et al. 2007). La plupart du temps, la gestion des rats entraîne des effets positifs sur les populations d'oiseaux, notamment sur leur succès de reproduction (VanderWerf 2001; Jones et al. 2008). Cependant, dans certains cas, les rats ne semblent pas avoir d'impacts forts sur les populations d'oiseaux (Zarzoso-Lacoste et al. 2011; Amar & Esselstyn 2014; Hervías et al. 2014) et ceci interroge sur l'intérêt à conduire un contrôle des populations de rats. L'intensité des impacts des rats sur les oiseaux pourrait donc varier selon les études et leur contexte écologique, soulignant l'importance de ne pas faire de généralisation (Ruffino et al. 2015). Aussi, afin d'évaluer l'intérêt de la mise en place d'un projet de contrôle de rats pour la conservation des oiseaux forestiers sur le site étudié, nous avons cherché à évaluer l'impact potentiel des deux espèces de rats sur les populations d'oiseaux au travers d'une expérimentation de prédation de type « nids artificiels » et d'une analyse du régime alimentaire des rats. Ce volet avait donc pour objectifs de mieux préciser i) les impacts relatifs des rats invasifs et des prédateurs natifs sur la survie des nids artificiels, ii) les différences de sensibilité à la prédation selon la taille des œufs et la hauteur des nids et, iii) l'importance des oiseaux dans le régime alimentaire des rats.

Chapitre VI: Dans le cas des écosystèmes forestiers, la dispersion des graines est un des processus clefs pour la dynamique des communautés végétales souvent assuré par des vertébrés frugivores natifs (Jordano 2014). Au sein de ces écosystèmes, les fruits et les

graines représentent une grande partie du régime alimentaire des rats introduits (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013). Le plus souvent, les rats invasifs sont connus comme des destructeurs de graines et peuvent ainsi avoir des impacts négatifs sur la structure des communautés et des populations des espèces végétales (Meyer & Butaud 2008; Auld et al. 2010). Néanmoins, dans certains cas, les rats invasifs pourraient également agir comme des disperseurs de graines (Williams et al. 2000; Shiels & Drake 2011) et pourraient alors fournir des services écosystémiques (e.g. pollinisation, dispersion de plantes) utiles au bon fonctionnement des écosystèmes (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Pattemore & Wilcove 2011). Cela semblerait en partie pouvoir être le cas lorsque les populations de frugivores natifs sont réduites ou absentes (Williams et al. 2000; Shiels 2011). Dans la réflexion et l'acquisition de connaissances préalables au choix de conduire ou pas une opération de contrôle des populations de rats invasifs, et plus particulièrement afin d'évaluer les conséquences possibles de ces opérations sur les processus de dispersion, il parait donc important d'évaluer le rôle potentiel des rats dans la dispersion de certaines espèces de plantes. Au sein de ce volet, nous nous sommes ainsi intéressés aux effets des frugivores natifs (roussettes du genre *Pteropus* spp. et un pigeon frugivore, le notou, *Ducula goliath*) et invasifs (rat noir et rat du Pacifique) sur la germination des graines de deux espèces communes, *Ficus racemigera* (Moraceae) et *Freycinetia sulcata* (Pandanaceae), au sein de la forêt dense humide du Mont Panié. Le but de cette étude était de savoir si les graines de ces deux espèces pouvaient survivre et germer après passage dans le tractus digestif des rats et de comparer l'efficacité de la germination (proportion de graines germées et vitesse de germination) pour des graines non ingérées, ingérées par des frugivores natifs, et ingérées par les rats introduits.

Chapitre VII : Outre la connaissance des interactions existant entre les rats invasifs et la biodiversité native, il est important de bien connaître la dynamique de populations des rats afin de mettre en place des méthodes de gestion adaptées (Hooker & Innes 1995; Ringler et al. 2014). Contrairement aux opérations d'éradication, les opérations de contrôle nécessitent des actions d'empoisonnement ou de piégeage répétées afin de prévenir la réinvasion et de maintenir les populations de rats à des densités faibles (King et al. 2011b; Armstrong et al. 2014). L'empoisonnement, de par sa rentabilité, est souvent préféré au piégeage (Russell et al. 2008b) mais l'usage répété de poisons génère des risques pour les espèces non-cibles et

les écosystèmes (Pitt et al. 2015). Lorsque les risques pour la santé des écosystèmes et des populations humaines sont jugés trop importants, l'emploi du poison à large échelle est souvent contesté voir refusé (Ogden & Gilbert 2008). C'est en particulier le cas lorsque les milieux considérés sont encore exploités par les communautés locales pour leur alimentation. Des méthodes mécaniques comme le piégeage peuvent alors éventuellement constituer des alternatives à l'empoisonnement. Toutefois, le piégeage demande un fort investissement en temps et en main d'œuvre, et des méthodes pour améliorer le rapport coût/bénéfice des projets menés par piégeage doivent être réfléchies afin d'augmenter leur durabilité. Pour cela, leur configuration (espacement entre les pièges et entre transects, durée entre chaque session de piégeage) doit être optimisée afin d'augmenter la probabilité de capture des rats et de limiter leur réinvasion. A partir de données issues d'une opération de capture-marquage-recapture et d'une opération de contrôle létal de rats, ce dernier volet a ainsi pour objectifs de : i) fournir des données sur la dynamique des populations de rats (probabilité de capture, densités, taille des domaines vitaux), ii) donner des éléments sur les processus de recolonisation d'une zone contrôlée, et iii) proposer les configurations de piégeage les plus adéquates en tenant compte des contraintes spatiales et logistiques.

Références

Aizen MA, Morales CL, Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. PLoS biology **6**:396–403.

Allen RB, Lee WG, Rance BD. 1994. Regeneration in indigenous forest after eradication of Norway rats, Breaksea Island, New Zealand. New Zealand journal of botany **32**:429–439.

Amar A, Esselstyn JA. 2014. Positive association between rat abundance and breeding success of the Critically Endangered Mariana Crow *Corvus kubaryi*. Bird Conservation International **24**:192–200.

Amarasekare P. 1993. Potential impact of mammalian nest predators on endemic forest birds of Western Mauna Kea, Hawaii. Conservation Biology **7**:316–324.

Anderson CB, Griffith CR, Rosemond AD, Rozzi R, Dollenz O. 2006. The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile. Biological Conservation **128**:467–474.

Anderson S. 2011. Cascading Effects of Bird Functional extinction reduce pollinartin and plant density. Science. Available from http://www.sciencemag.org/content/331/6020/1066.short (accessed December 20, 2012).

Aplin K, Chesser T, Ten Have J. 2003. Evolutionary biology of the genus Rattus: profile of an archetypal rodent pest. Page in G. Singleton, L. A. Hinds, C. J. Krebs, and D. M. Spratt, editors. Rats, mice and people: rodent biology and management. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.

Armstrong DP, Gorman N, Pike R, Kreigenhofer B, Mcarthur N, Govella S, Barrett P, Richard Y. 2014. Strategic rat control for restoring populations of native species in forest fragments. Conservation Biology **28**:713–723.

Aslan CE, Zavaleta ES, Croll D, Tershy B. 2012. Effects of native and non-native vertebrate mutualists on plants. Conservation Biology **26**:778–789.

Athens JS. 2009. Rattus exulans and the catastrophic disappearance of Hawai'i's native lowland forest. Biological Invasions **11**:1489–1501.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Auld TD, Hutton I, Ooi MKJ, Denham AJ. 2010. Disruption of recruitment in two endemic palms on Lord Howe Island by invasive rats. Biological Invasions **12**:3351–3361.

Bajema RA, DeVault TL, Scott PE, Lima SL. 2001. Reclaimed coal mine grasslands and their significance for Henslow's Sparrows in the American Midwest. The Auk **118**:422–431.

Banks PB, Hughes NK. 2012. A review of the evidence for potential impacts of black rats (*Rattus rattus*) on wildlife and humans in Australia. Wildlife Research **39**:78-88.

Barker GM. 2016. Land snail communities respond to control of invasive rats in New Zealand forests. New Zealand Journal of Ecology **40**. Available from http:// www.newzealandecology.org/

Barnosky AD et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature **471**:51–57.

Beard KH, Pitt WC. 2006. Potential predators of an invasive frog (*Eleutherodactylus coqui*) in Hawaiian forests. Journal of Tropical Ecology **22**:345–347.

Bellard C, Cassey P, Blackburn TM. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. Biology Letters **12**:20150623.

Bettesworth DJ. 1972. *Rattus exulans* on Red Mercury Island. Tane **18**:117–118.

Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP, Evans KL, Gaston KJ. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. Science **305**:1955–1958.

Blackburn TM, Petchey OL, Cassey P, Gaston KJ. 2005. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. Ecology **86**:2916–2923.

Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošík V, Wilson JR, Richardson DM. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution **26**:333–339.

Blackburn TM, Essl F, Evans T, Hulme PE, Jeschke JM, Kühn I, Kumschick S, Marková Z, Mruga\la A, Nentwig W. 2014. A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. PLOS Biology **12**:e1001850.

Bomford M, O'Brien P. 1995. Eradication or control for vertebrate pests? Wildlife society bulletin **23**:249–255.

Bourgeois K, Suehs CM, Vidal E, Médail F. 2005. Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. Ecoscience **12**:248–256.

Bourgeois K, Ouni R, Pascal M, Dromzée S, Fourcy D, Abiadh A. 2013. Dramatic increase in the Zembretta Yelkouan shearwater breeding population following ship rat eradication spurs interest in managing a 1500-year old invasion. Biological Invasions **15**:475–482.

Brescia F. 2011. Ecology and population trends in new-Caledonian *Placostylus* snails (Mollusca:Gastropoda: Bulimulidae). Massey University, Palmerston North, New Zealand.

Brodier S, Pisanu B, Villers A, Pettex E, Lioret M, Chapuis J-L, Bretagnolle V. 2011. Responses of seabirds to the rabbit eradication on Ile Verte, sub-Antarctic Kerguelen Archipelago. Animal Conservation **14**:459–465.

Brook B, Sodhi N, Bradshaw C. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology & Evolution **23**:453–460.

Brooke M de L, Hilton GM, Martins TLF. 2007. Prioritizing the world's islands for vertebrate-eradication programmes. Animal Conservation **10**:380–390.

Burbidge AA, Manly BF. 2002. Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. Journal of biogeography **29**:465–473.

Burns B, Innes J, Day T. 2012. The use and potential of pest-proof fencing for ecosystem restoration and fauna conservation in New Zealand. Pages 65-90. In: M. J. Somers and Hayward M. (eds.). *Fencing for Conservation*.

Byers JE, Reichard S, Randall JM, Parker IM, Smith CS, Lonsdale WM, Atkinson IAE, Seastedt TR, Williamson M, Chornesky E. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. Conservation Biology **16**:630–640.

Campbell DJ, Atkinson IAE. 1999. Effects of kiore (*Rattus exulans* Peale) on recruitment of indigenous coastal trees on northern offshore islands of New Zealand. Journal of the Royal Society of New Zealand **29**:265–290.

Campbell DJ, Atkinson IAE. 2002. Depression of tree recruitment by the Pacific rat (*Rattus exulans* Peale) on New

Zealand's northern offshore islands. Biological Conservation **107**:19–35.

Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A. 2014. Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. Mammal Review **44**:148–162.

Carlile N, Priddel D, Zino F, Natividad C, Wingate DB. 2003. A review of four successful recovery programmes for threatened sub-tropical petrels. Marine Ornithology **31**:185–192.

Carthey AJR, Banks PB. 2014. Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. Biological Reviews **89**:932–949.

Catry P, Silva MC, MacKay S, Campos A, Masello J, Quillfeldt P, Strange IJ. 2007. Can thin-billed prions *Pachyptila belcheri* breed successfully on an island with introduced rats, mice and cats? The case of New Island, Falkland Islands. Polar Biology **30**:391–394.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. Journal of Applied Ecology **45**:428–437.

Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, Garcia A, Pringle RM, Palmer TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. Science Advances **1**:e1400253–e1400253.

Chapuis J-L, Frenot Y, Lebouvier M. 2004. Recovery of native plant communities after eradication of rabbits from the subantarctic Kerguelen Islands, and influence of climate change. Biological Conservation **117**:167–179.

Chiba S. 2010. Invasive non-native species' provision of refugia for endangered native species. Conservation Biology **24**:1141–1147.

Clark JS, Beckage B, Camill P, Cleveland B, HilleRisLambers J, Lichter J, McLachlan J, Mohan J, Wyckoff P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. American Journal of Botany **86**:1–16.

Clayton R, Cowan P. 2010. Management of animal and plant pests in New Zealand – patterns of control and monitoring by regional agencies. Wildlife Research **37**:360–371.

Clout MN. 1980. Ship rats (*Rattus rattus* L.) in a *Pinus radiata* plantation. New Zealand Journal of Ecology **3**:141–145.

Cody ML, McC. Overton JM. 1996. Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. The Journal of Ecology **84**:53-61.

Collen B, Loh J, Whitmee S, McRAE L, Amin R, Baillie JEM. 2009. Monitoring change in vertebrate abundance: the Living Planet Index. Conservation Biology **23**:317–327.

Connolly TA, Day TD, King CM. 2009. Estimating the potential for reinvasion by mammalian pests through pest-exclusion fencing. Wildlife Research **36**:410-421.

Courchamp F, Langlais M, Sugihara G. 1999. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. Journal of Animal Ecology **68**:282–292.

Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. Biological Reviews **78**:347–383.

Cox PA. 1983. Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the ieie, *Freycinetia arborea*. Oikos **41**:195.

Cunningham DM, Moors PJ. 1996. Guide to the identification and collection of New Zealand rodents. Department of Conservation Wellington,, New

Zealand. Available from http://www.conservation.org.nz/upload/documents/science-and-technical/rodent-identification.pdf (accessed February 19, 2013).

Daltry JC, Bloxam Q, Cooper G, Day ML, Hartley J, Henry M, Lindsay K, Smith BE. 2001. Five years of conserving the "world"s rarest snake', the Antiguan racer *Alsophis antiguae*. Oryx **35**:119–127.

Daniel M. 1973. Seasonal diet of the ship rat (*Rattus rattus*) in lowland forest in New Zealand. Pages 21–30Proceedings (New Zealand Ecological Society). JSTOR. Available from http://www.jstor.org/stable/24061506 (accessed June 14, 2016).

Davis MA, Chew MK, Hobbs RJ, Lugo AE, Ewel JJ, Vermeij GJ, Brown JH, Rosenzweig ML, Gardener MR, Carroll SP. 2011. Don't judge species on their origins. Nature **474**:153–154.

Delattre P, Le Louarn H. 1981. Dynamique des populations du rat noir *Rattus rattus*, en mangrove lacustre. Mammalia **45**:275–288.

Delgado-García JD. 2002. Interaction between introduced rats and a frugivore bird-plant system in a relict island forest. Journal of Natural History **36**:1247–1258.

Department of Environment and Climate Change. 2007. Lord Howe Island: biodiversity management plan. Lord Howe Island Board (N.S.W.), South Sydney, N.S.W.

Diamond J. 2005. Collapse: how societies choose to fail or succeed. Penguin Books.

Didham RK, Tylianakis JM, Hutchinson MA, Ewers RE, Gemmell NJ. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? Trends in Ecology & Evolution **20**:470–474.

Didham R, Tylianakis J, Gemmell N, Rand T, Ewers R. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. Trends in Ecology & Evolution **22**:489–496.

DIISE Partners. 2016. The Database of Island Invasive Species Eradications, developed by Island Conservation, Coastal Conservation Action Laboratory UCSC, IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, University of Auckland and Landcare Research New Zealand. http://diise.islandconservation.org. Accessed 03 May 2016.

Donlan CJ, Wilcox C. 2008. Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. Journal of Applied Ecology **45**:1114–1123.

Drake DR, Hunt TL. 2009. Invasive rodents on islands: integrating historical and contemporary ecology. Biological Invasions **11**:1483–1487.

Duncan RP, Forsyth DM. 2006. Modelling population persistence on islands: mammal introductions in the New Zealand archipelago. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **273**:2969–2975.

Ehrenfeld JG. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **41**:59–80.

Ehrlich PR, Ehrlich AH. 2013. Can a collapse of global civilization be avoided? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **280**:20122845–20122845.

Fall MW, Medina AB, Jackson WB. 1971. Feeding patterns of *Rattus rattus* and *Rattus exulans* on Eniwetok Atoll, Marshall Islands. Journal of Mammalogy **52**:69–76.

Fanelli D. 2012. Negative results are disappearing from most disciplines and countries. Scientometrics **90**:891–904.

Ferreira SM, Atkins G, Marsh S, Petrove I, May W, Te Hira L. 2001. The limitations of using kiore (*Rattus exulans*) diet-sampling to determine woodrose (*Dactylanthus tay/ori*, Balanophoraceae) distribution on Hauturu (Little Barrier Island), New Zealand. New Zealand Journal of Botany **39**:465–470.

Fessl B, Young GH, Young RP, Rodríguez-Matamoros J, Dvorak M, Tebbich S, Fa JE. 2010. How to save the rarest Darwin's finch from extinction: the mangrove finch on Isabela Island. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **365**:1019–1030.

Fischer J, Lindenmayer DB. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. Global ecology and biogeography **16**:265–280.

Foster JT, Robinson SK. 2007. Introduced birds and the fate of Hawaiian rainforests. Conservation Biology **21**:1248–1257.

Foster S, King C, Patty B, Miller S. 2011. Tree-climbing capabilities of Norway and ship rats. New Zealand Journal of Zoology **38**:285–296.

Fukami T, Wardle DA, Bellingham PJ, Mulder CPH, Towns DR, Yeates GW, Bonner KI, Durrett MS, Grant-Hoffman MN, Williamson WM. 2006. Above-and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. Ecology Letters **9**:1299–1307.

Genovesi P. 2011. Are we turning the tide? Eradications in times of crisis: how the global community is responding to biological invasions. Pages 5-8 In: Veitch, C. R.; Clout, M. N. and Towns, D. R. (eds.). 2011. *Island invasives: eradication and management*.

Gérard A, Jourdan H, Cugnière C, Millon A, Vidal E. 2014. Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two endemic island reptiles. Naturwissenschaften **101**:921–927.

Gillepsie RG, Clague DA. 2009. Encyclopedia of Islands. University of California Press.

Green CJ, Gibbs GW, Barrett PA, City M. 2011. Wetapunga (*Deinacrida heteracantha*) population changes following Pacific rat (*Rattus exulans*) eradication on Little Barrier Island. Pages 305-308. In: Veitch, C. R.; Clout, M. N. and Towns, D. R. (eds.). 2011. *Island invasives: eradication and management*.

Griffiths CJ, Harris S. 2010. Prevention of secondary extinctions through taxon substitution. Conservation Biology **24**:645–646.

Gurevitch J, Padilla D. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? Trends in Ecology & Evolution **19**:470–474.

Hanna E, Cardillo M. 2014. Island mammal extinctions are determined by interactive effects of life history, island biogeography and mesopredator suppression: Interacting predictors of island extinctions. Global Ecology and Biogeography **23**:395–404.

Harper GA. 2005. Heavy rimu (*Dacrydium cupressinum*) mast seeding and rat (*Rattus* spp.) population eruptions on Stewart Island/Rakiura. New Zealand Journal of Zoology **32**:155–162.

Harper GA, Dickinson KJ, Seddon PJ. 2005. Habitat use by three rat species (*Rattus* spp.) on Stewart Island/Rakiura, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **29**:251–260.

Harper G, Veitch D. 2006. Population ecology of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and

interference competition with Pacific rats (*R. exulans*) on Raoul Island, New Zealand. Wildlife Research **33**:539-548.

Harper GA. 2007. Detecting predation of a burrow-nesting seabird by two introduced predators, using stable isotopes, dietary analysis and experimental removals. Wildlife Research **34**:443–453.

Harper GA, Bunbury N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. Global Ecology and Conservation **3**:607–627.

Harris DB, Macdonald DW. 2007. Interference competition between introduced black rats and endemic Galápagos rice rats. Ecology **88**:2330–2344.

Harris DB. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. Biological invasions **11**:1611–1630.

Harris DB, Gregory SD, Bull LS, Courchamp F. 2011. Island prioritization for invasive rodent eradications with an emphasis on reinvasion risk. Biological Invasions **14**:1251–1263.

Hawkins CL et al. 2015. Framework and guidelines for implementing the proposed IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). Diversity and Distributions **21**:1360–1363.

Hervías S, Ceia FR, Pipa T, Nogales M, de Ybáñez RR, Ramos JA. 2014. How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator? Zoology **117**:171–178.

Hoare JM, Hare KM. 2006. The impact of brodifacoum on non-target wildlife: gaps in knowledge. New Zealand Journal of Ecology **30**:157–167.

Holmes ND, Howald GR, Wegmann AS, Donlan CJ, Finkelstein M, Keitt B. 2016. The potential for biodiversity offsetting to fund invasive species eradications on islands. Conservation Biology **30**:425–427.

Hooker S, Innes J. 1995. Ranging behaviour of forest-dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. New Zealand Journal of Zoology **22**:291–304.

Howald G et al. 2007. Invasive rodent eradication on islands. Conservation Biology **21**:1258–1268.

Igual JM, Forero MG, Gomez T, Orueta JF, Oro D. 2006. Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. Animal Conservation **9**:59–65.

Imber MJ, West JA, Cooper WJ. 2003. Cook's petrel (*Pterodroma cookii*): historic distribution, breeding biology and effects of predators. Notornis **50**:221–230.

Innes J. 1979. Diet and reproduction of ship rats in the northern Tararuas. New Zealand Journal of Ecology **2**:85–86.

Innes J, King C, Bartlam S, Forrester G, Howitt R. 2015. Predator control improves nesting success in Waikato forest fragments. New Zealand Journal of Ecology **39**:245–253.

UICN France, MNHN, DIREN Polynésie française. 2015. La Liste rouge des espèces menacées en France. Chapitre Flore vasculaire endémique de Polynésie française. Paris, France.

IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Available from http://www.iucnredlist.org/ (accessed May 14, 2016).

Jarrad FC, Barrett S, Murray J, Parkes J, Stoklosa R, Mengersen K, Whittle P. 2011. Improved design method for biosecurity surveillance and early

detection of non-indigenous rats. New Zealand Journal of Ecology **35**:132–144.

Jeschke JM et al. 2014. Defining the impact of non-native species. Conservation Biology **28**: 1188–1194.

Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Howald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. Conservation Biology **22**:16–26.

Jones HP et al. 2016. Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. Proceedings of the National Academy of Sciences **113**:4033–4038.

Jordano P. 2014. Fruits and frugivory. Pages 10–61 in R. S. Gallagher, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities 3rd Edition. CABI International.

Kaiser-Bunbury CN, Traveset A, Hansen DM. 2010. Conservation and restoration of plant–animal mutualisms on oceanic islands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **12**:131–143.

Keitt B, Griffiths R, Boudjelas S, Broome K, Cranwell S, Millett J, Pitt W, Samaniego-Herrera A. 2015. Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. Biological Conservation **185**:17–26.

Kelly D, Robertson AW, Ladley JJ, Anderson SH, McKenzie RJ. 2006. Relative (un) importance of introduced animals as pollinators and dispersers of native plants. Pages 227–245 Biological invasions in New Zealand. Springer. Available from http://link.springer.com/chapter/10.1007/3-540-30023-6_15 (accessed December 30, 2015).

King CM, McDonald RM, Martin RD, Dennis T. 2009. Why is eradication of invasive mustelids so difficult? Biological Conservation **142**:806–816.

King CM, Foster S, Miller S. 2011a. Invasive European rats in Britain and New Zealand: same species, different outcomes. Journal of Zoology **285**:172–179.

King CM, Innes JG, Gleeson D, Fitzgerald N, Winstanley T, O'Brien B, Bridgman L, Cox N. 2011b. Reinvasion by ship rats (*Rattus rattus*) of forest fragments after eradication. Biological Invasions **13**:2391–2408.

King W. 1985. Island birds: will the future repeat the past? Pages 3–15in P. J. Moors, editor.Conservation of island birdsInternational Council for Bird Preservation. Cambridge, United Kingdom.

Kumschick S et al. 2015. Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. BioScience **65**:55–63.

Le Corre M, Danckwerts DK, Ringler D, Bastien M, Orlowski S, Morey Rubio C, Pinaud D, Micol T. 2015. Seabird recovery and vegetation dynamics after Norway rat eradication at Tromelin Island, western Indian Ocean. Biological Conservation **185**:85–94.

Lindsey GD, Mosher SM, Fancy SG, Smucker TD. 1999. Population structure and movements of introduced rats in an Hawaiian rainforest. Pacific Conservation Biology **5**:94–102.

Lock J. 2006. Eradication of brown rats *Rattus norvegicus* and black rats *Rattus rattus* to restore breeding seabird populations on Lundy Island, Devon, England. Conservation Evidence **3**:111–113.

Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti M. 2013. Invasion Ecology. Wiley-Blackwell.

Loh J, Green RE, Ricketts T, Lamoreux J, Jenkins M, Kapos V, Randers J. 2005. The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **360**:289–295.

Long J. 2003. Introduced mammals of the worldCSIRO Publishing. Canberra, Australia.

Lorvelec O, Pascal M. 2005. French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native biota. Biological Invasions **7**:135–140.

Lugo AE. 2004. The outcome of alien tree invasions in Puerto Rico. Frontiers in Ecology and the Environment **2**:265–273.

MacArthur RH, Wilson EO. 2015. Theory of Island Biogeography. Princeton University Press.

Mack FA, Simberloff D, Londsale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz F. 2000. Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications **10**:689–710.

Martín-López B, Montes C, Ramírez L, Benayas J. 2009. What drives policy decision-making related to species conservation? Biological Conservation **142**:1370–1380.

Matisoo-Smith E, Robins JH. 2004. Origins and dispersals of Pacific peoples: evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **101**:9167–9172.

Matsui S, Hisaka M, Takagi M. 2010. Arboreal nesting and utilization of open-cup bird nests by introduced Ship Rats *Rattus rattus* on an oceanic island. Bird Conservation International **20**:34–42.

McGeoch MA, Butchart SHM, Spear D, Marais E, Kleynhans EJ, Symes A, Chanson J, Hoffmann M. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses: Invasive alien species indicator: 2010 Biodiversity Target. Diversity and Distributions **16**:95–108.

McGeoch MA, Genovesi P, Bellingham PJ, Costello MJ, McGrannachan C, Sheppard A. 2015. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. Biological Invasions. Available from http://link.springer.com/10.1007/s10530-015-1013-1 (accessed November 26, 2015).

McKinney ML, Lockwood JL. 2001. Biotic homogenization: a sequential and selective process. Pages 1–17 in J. L. Lockwood and M. L. McKinney, editors. Biotic Homogenization. Springer US. Available from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4615-1261-5_1 (accessed April 25, 2016).

McQueen S, Lawrence B. 2008. Diet of ship rats following a mast event in beech (*Nothofagus* spp.) forest. New Zealand Journal of Ecology **32**:214–218.

Meyer J-Y, Butaud J-F. 2008. The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biological Invasions **11**:1569–1585.

Meyer WM, Shiels AB. 2009. Black rat (*Rattus rattus*) predation on nonindigenous snails in hawai'i: complex management implications. Pacific Science **63**:339–347.

Mieth A, Bork HR. 2010. Humans, climate or introduced rats–which is to blame for the woodland destruction on prehistoric Rapa Nui (Easter Island)? Journal of Archaeological Science **37**:417–426.

Monks JM, Monks A, Towns DR. 2014. Correlated recovery of five lizard populations following eradication of invasive mammals. Biological Invasions **16**:167–175.

Moors PJ. 1985. Norway rats (*Rattus norvegicus*) on the Noises and Motukawao Islands, Hauraki Gulf, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **8**:37–54.

Morris KD. 2002. The eradication of the black rat (*Rattus rattus*) on Barrow and adjacent islands of the north-west coast of Western Australia. Page 414 in C. R. Veitch and M. N. Clout, editors. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Mulder CPH, Grant-Hoffman MN, Towns DR, Bellingham PJ, Wardle DA, Durrett MS, Fukami T, Bonner KI. 2009. Direct and indirect effects of rats: does rat eradication restore ecosystem functioning of New Zealand seabird islands? Biological Invasions **11**:1671–1688.

Ogden J, Gilbert J. 2008. Prospects for the eradication of rats from a large inhabited island: community based ecosystem studies on Great Barrier Island, New Zealand. Biological Invasions **11**:1705–1717.

Oppel S, Beaven BM, Bolton M, Vickery J, Bodey TW. 2010. Eradication of invasive mammals on islands inhabited by humans and domestic animals. Conservation Biology **25**:232-240

Parks H, Clifton K, Best L, Johnson B. 2012. Now that we have our pest-proof fence, are we safe or trapped? Pacific Conservation Biology **18**:77-80.

Pascal M, Siorat F, Lorvelec O, Yésou P, Simberloff D. 2005. A pleasing consequence of Norway rat eradication: two shrew species recover. Diversity and Distributions **11**:193–198.

Pascal M, Lorvelec O, Vigne JD. 2006. Invasions biologiques et extinctions: 11 000 ans d'histoire des Vertébrés en France.Coédition Belin-Quae. Paris.

Pattemore DE, Wilcove DS. 2011. Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. rspb20112036.

Peay KG, Dickie IA, Wardle DA, Bellingham PJ, Fukami T. 2013. Rat invasion of islands alters fungal community structure, but not wood decomposition rates. Oikos **122**:258–264.

Pender RJ, Shiels AB, Bialic-Murphy L, Mosher SM. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba subsp. superba* (Campanulaceae). Biological Invasions **15**:213–223.

Pereira HM et al. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. Science **330**:1496–1501.

Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. Ecological Economics **52**:273–288.

Pitt WC, Berentsen AR, Shiels AB, Volker SF, Eisemann JD, Wegmann AS, Howald GR. 2015. Non-target species mortality and the measurement of brodifacoum rodenticide residues after a rat (*Rattus rattus*) eradication on Palmyra Atoll, tropical Pacific. Biological Conservation **185**:36–46.

Platt SG, Meerman JC, Rainwater TR. 1998. Diversity, observations, and conservation of the herpetofauna of Turneffe, Lighthouse, and Glovers Atolls, Belize. Bulletin-British Herpetological Society:1–13.

Pratt RC, Morgan-Richards M, Trewick SA. 2008. Diversification of New Zealand weta (Orthoptera: Ensifera: Anostostomatidae) and their relationships in Australasia. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **363**:3427–3437.

Priddel D, Carlile N, Humphrey M, Fellenberg S, Hiscox D. 2003. Rediscovery of the "extinct"Lord Howe Island stick-insect (*Dryococelus australis* (Montrouzier))(Phasmatodea) and recommendations for its conservation. Biodiversity and Conservation **12**:1391–1403.

Pyšek P, Richardson DM. 2010. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. Annual Review of Environment and Resources **35**:25–55.

Ricciardi A, MacIsaac HJ. 2008. In Retrospect: The book that began invasion ecology. Nature **452**:34–34.

Richards GC. 1990. The spectacled flying-fox, *Pteropus conspicillatus* (Chiroptera: Pteropodidae), in North Queensland. 2. Diet, seed dispersal and feeding ecology. Australian Mammalogy **13**:25–31.

Richardson DM. 2006. *Pinus*: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? Preslia **78**:375–388.

Ricketts TH et al. 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **102**:18497–18501.

Ringler D, Russell J, Jaeger A, Pinet P, Bastien M, Le Corre M. 2014. Invasive rat space use on tropical islands: Implications for bait broadcast. Basic and Applied Ecology **15**:179–186.

Ringler D, Russell J, Le Corre M. 2015. Trophic roles of black rats and seabird impacts on tropical islands: Mesopredator release or hyperpredation? Biological Conservation **185**:75–84.

Rinke DR, Onnebrink H, Curio E. 1992. Miscellaneous bird notes from the Kingdom of Tonga. Notornis **39**:301–315.

Robinet O, Craig JL, Chardonnet L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. Biological Conservation **86**:223–232.

Rodríguez M. MA, Herrera M. LG. 2013. Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader. Oecologia **171**:537–544.

Rufaut CG, Gibbs GW. 2003. Response of a tree weta population (*Hemideina crassidens*) after eradication of the Polynesian rat from a New Zealand island. Restoration Ecology **11**:13–19.

Ruffino L, Bourgeois K, Vidal E, Duhem C, Paracuellos M, Escribano F, Sposimo P, Baccetti N, Pascal M, Oro D. 2009. Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. Biological Invasions **11**:1631–1651.

Ruffino L, Vidal E. 2010. Early colonization of Mediterranean islands by *Rattus rattus*: a review of zooarcheological data. Biological Invasions **12**:2389–2394.

Ruffino L, Russell JC, Pisanu B, Caut S, Vidal E. 2011. Low individual-level dietary plasticity in an island-invasive generalist forager. Population ecology **53**:535–548.

Ruffino L, Russell J, Vidal E. 2013. Anthropogenic subsidies mitigate environmental variability for insular rodents. Oecologia **172**:737–749.

Ruffino L, Zarzoso-Lacoste D, Vidal E. 2015. Assessment of invasive rodent impacts

on island avifauna: methods, limitations and the way forward. Wildlife Research **42**:185–195.

Ruscoe WA et al. 2011. Unexpected consequences of control: competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. Ecology Letters **14**:1035–1042.

Ruscoe WA, Sweetapple PJ, Perry M, Duncan RP. 2013. Effects of spatially extensive control of invasive rats on abundance of native invertebrates in mainland New Zealand forests. Conservation Biology **27**:74–82.

Russell JC, Towns DR, Anderson SH, Clout MN. 2005. Intercepting the first rat ashore. Nature **437**:1107–1107.

Russell JC, Beaven BM, MacKay JWB, Towns DR, Clout MN. 2008a. Testing island biosecurity systems for invasive rats. Wildlife Research **35**:215-221.

Russell JC, Towns DR, Clout MN. 2008b. Review of rat invasion biology: implications for island biosecurity. Science & Technical Publishing, Dept. of Conservation, Wellington, N.Z.

Russell JC, Ringler D, Trombini A, Corre M. 2011. The island syndrome and population dynamics of introduced rats. Oecologia **167**:667–676.

Russell JC, Caut S, Anderson SH, Lee M. 2015. Invasive rat interactions and over-invasion on a coral atoll. Biological Conservation **185**:59–65.

Russell JC, Holmes ND. 2015. Tropical island conservation: Rat eradication for species recovery. Biological Conservation **185**:1–7.

Sala OE. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science **287**:1770–1774.

Samaniego-Herrera A. 2014. Ecology and impacts of invasive rodents on tropical islands, in relation to eradication operations. University of Auckland, New Zealand.

Sanguinetti J, Kitzberger T. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native Sus scrofa in Araucaria araucana forests: potential effects on seedling establishment. Biological invasions **12**:689–706.

Sax DF, Gaines SD. 2008. Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. Proceedings of the National Academy of Sciences **105**:11490–11497.

Schlaepfer MA, Sax DOVF, Olden JD. 2011. The potential conservation value of non-native species. Conservation Biology **25**:428–437.

Shiels AB. 2011. Frugivory by introduced black rats (*Rattus rattus*) promotes dispersal of invasive plant seeds. Biological Invasions **13**:781–792.

Shiels AB, Drake DR. 2011. Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? Biological Invasions **13**:883–894.

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A, Krushelnycky PD, Mosher SM, Drake DR. 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). Biological Invasions **15**:1037–1048.

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW. 2014. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pacific Science **68**:145–184.

Simberloff D, Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? Biological invasions **1**:21–32.

Simberloff D. 2009. Rats are not the only introduced rodents producing

ecosystem impacts on islands. Biological Invasions **11**:1735–1742.

Simberloff D et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends in Ecology & Evolution **28**:58–66.

Smith KF, Carpenter SM. 2006. Potential spread of introduced black rat (*Rattus rattus*) parasites to endemic deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the California Channel Islands. Diversity and Distributions **12**:742–748.

St Clair JJH. 2011. The impacts of invasive rodents on island invertebrates. Biological Conservation **144**:68–81.

Steadman DW. 1995. Prehistoric extinctions of Pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology. Science **267**:1123–1130.

Stokes VL, Banks PB, Pech RP, Spratt DM. 2009. Competition in an invaded rodent community reveals black rats as a threat to native bush rats in littoral rainforest of south-eastern Australia. Journal of Applied Ecology **46**:1239–1247.

Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. Trends in Ecology & Evolution **21**:645–651.

Sugihara RT. 1997. Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pacific Science **51**:189–198.

Sweetapple PJ, Nugent G. 2007. Ship rat demography and diet following possum control in a mixed podocarp-hardwood forest. New Zealand Journal of Ecology **31**:186–201.

Tershy BR, Shen K-W, Newton KM, Holmes ND, Croll DA. 2015. The importance of islands for the protection of biological and linguistic diversity. BioScience **65**:592–597.

Thibault J-C, Meyer J-Y. 2001. Contemporary extinctions and population declines of the monarchs (Pomarea spp.) in French Polynesia, South Pacific. Oryx **35**:73–80.

Thibault M, Brescia F, Jourdan H, Vidal E. in revision. Invasive rodents as an underlooked threat for skink conservation in a tropical island hotspot of biodiversity. New Zealand Journal of Ecology.

Thomas CD. 2013. The Anthropocene could raise biological diversity. Nature **502**:7.

Tomich PQ. 1970. Movement patterns of field rodents in Hawaii. Pacific Science **24**:195–234.

Towns DR. 2002. Interactions between geckos, honeydew scale insects and host plants revealed on islands in northern New Zealand, following eradication of introduced rats and rabbits. Page 329-335 in C. R. Veitch and M. N. Clout, editors. Turning the Tide: the Eradication of Invasive Species. IUCN SCC Invasive Species Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.

Towns DR, Broome KG. 2003. From small Maria to massive Campbell: forty years of rat eradications from New Zealand islands. New Zealand Journal of Zoology **30**:377–398.

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions **8**:863–891.

Towns DR. 2011. Invasive mammal eradications: the value of an ecosystem view: Invasive mammal eradication. Animal Conservation **14**:466–467.

Traveset A, Richardson D. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. Trends in Ecology & Evolution **21**:208–216.

Traveset A, Nogales M, Alcover JA, Delgado JD, López-Darias M, Godoy D, Igual JM, Bover P. 2009. A review on the

effects of alien rodents in the Balearic (Western Mediterranean Sea) and Canary Islands (Eastern Atlantic Ocean). Biological Invasions **11**:1653–1670.

Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. Ecology Letters **11**:1351–1363.

Uchida TA. 1966. Observations on the monitor lizard, *Varanus indicus* (Daudin), as a rat-control agent on Ifaluk, Western Caroline Islands. Bulletin of the World Health Organization **35**:976.

United Nations Environment Programme. 2010. COP 10 Decision X/38. Strategic plan for biodiversity 2011-2020. Available from https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-10/cop-10-dec-02-fr.pdf.

VanderWerf EA. 2001. Rodent control decreases predation on artificial nests in O'ahu 'elepaio habitat. Journal of Field Ornithology **72**:448–457.

Vanderwerf EA. 2012. Evolution of nesting height in an endangered Hawaiian forest bird in response to a non-native predator: evolution of Elepaio nesting height. Conservation Biology **26**:905–911.

Veitch CR, Clout MN. 2002. Turning the tide of biological invasion: the potential for eradicating invasive species. Page 414. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science **277**:494–499.

Walsh JC, Wilson KA, Benshemesh J, Possingham HP. 2012. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. Animal Conservation **15**:319–328.

Wardle DA, Bellingham PJ, Bonner KI, Mulder CP. 2009. Indirect effects of invasive predators on litter decomposition and nutrient resorption on seabird-dominated islands. Ecology **90**:452–464.

Watts CH, Armstrong DP, Innes J, Thornburrow D. 2011. Dramatic increases in weta (Orthoptera) following mammal eradication on Maungatautari–Evidence from pitfalls and tracking tunnels. New Zealand Journal of Ecology **35**:261–272.

White EM, Wilson JC, Clarke AR. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. Diversity and Distributions **12**:443–455.

Whittaker RJ, Fernandez-Palacios JM. 2007. Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation. Oxford University Press. New York, US.

Williams PA, Karl BJ, Bannister P, Lee WG. 2000. Small mammals as potential seed dispersers in New Zealand. Austral Ecology **25**:523–532.

Witmer GW, Boyd F, Hillis-Starr Z. 2007. The successful eradication of introduced roof rats (*Rattus rattus*) from Buck Island using diphacinone, followed by an irruption of house mice (*Mus musculus*). Wildlife Research **34**:108–115.

Wodzicki K. 1969. Preliminary report on damage to coconuts and on the ecology of the Polynesian rat (*Rattus exulans*) in the Tokelau Islands. Proceedings of New Zealand Ecological Society **16**:7–12.

WWF. 2014. Living Planet Report 2014. Species and spaces, people and places. McLellan R, Iyengar L, Jeffries B, Oerlemans N, editors. WWF. Gland, Switzerland.

Yabe T, Hashimoto T, Takiguchi M, Aoki M, Kawakami K. 2009. Seabirds in the stomach contents of black rats *Rattus*

rattus on Higashijima, the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. Marine Ornithology **37**:293–295.

Yom-Tov Y, Yom-Tov S, Moller H. 1999. Competition, coexistence, and adaptation amongst rodent invaders to Pacific and New Zealand islands. Journal of Biogeography **26**:947–958.

Young LC, VanderWerf EA, Lohr MT, Miller CJ, Titmus AJ, Peters D, Wilson L. 2013. Multi-species predator eradication within a predator-proof fence at Ka'ena Point, Hawai'i. Biological Invasions **15**:2627–2638.

Zanette L. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. Science **334**:1394–1398.

Zarzoso-Lacoste D, Ruffino L, Vidal E. 2011. Limited predatory capacity of introduced black rats on bird eggs: an experimental approach. Journal of Zoology **285**:188–193.

Chapitre II.

Contexte écologique et programme dans lequel s'insère le travail de thèse

II.1. La Nouvelle-Calédonie : un point chaud de biodiversité

II.1.1. La Nouvelle-Calédonie, un archipel du Pacifique

La Nouvelle-Calédonie est un archipel localisé dans la zone subtropicale entre 19° et 23°S et entre 163° et 168°E (**Figure II-1**). Cet archipel isolé se situe à 1700 km au nord de la Nouvelle Zélande, 1500 km à l'est de l'Australie et à 800 km au sud-ouest de l'archipel du Vanuatu. La plus grande île de cet archipel, la Grande Terre, couvre 15 971 km² s'étendant sur une longueur de 400 km et une largeur de 50 km environ. Les autres îles principales sont les îles Loyauté (Maré, Lifou, Tiga et Ouvéa) à l'est de la Grande Terre, l'île des Pins au sud et les îles Bélep au nord. La Grande Terre est traversée en son centre par une chaîne montagneuse dont de nombreux sommets dépassent les 1000 m d'altitude, les points culminants étant situés au nord-est au sommet du massif du Mont Panié (1629 m) et au sud, au sommet du massif du Humboldt (1618 m).

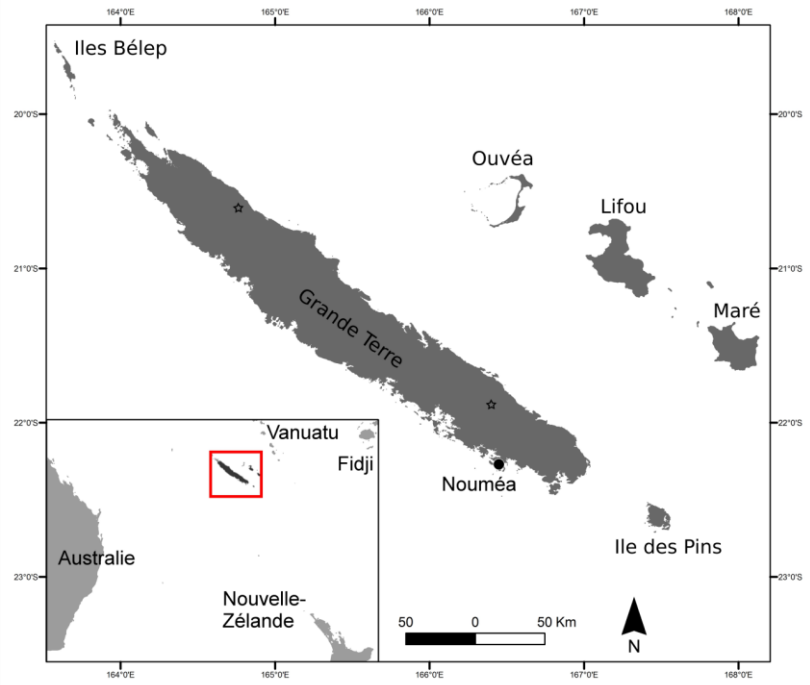


Figure II-1 : Localisation de l'archipel de la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique Sud (encadré rouge) et de ses îles principales (Grande Terre, Ouvéa, Lifou, Maré, île des Pins, îles Bélep). Les étoiles correspondent au massif du Panié au nord et au massif du Humboldt au sud.

II.1.2. Une histoire géologique atypique

L'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie est complexe et a souvent fait l'objet de controverses (Murienne et al. 2005). La formation de la Nouvelle-Calédonie a commencé au niveau de la marge active du sud-est du Gondwana (Cluzel et al. 2012). Au cours du Crétacé (à partir de 100 Millions d'années environ (Ma)), la mer de Tasman commence à se former et la plaque Pacifique passe sous la plaque Australienne ce qui entraîne la formation de phénomènes volcaniques et de bassins marginaux. Il y a 83 Ma, un fragment continental australien, nommé Zealandia, se détache et dérive vers le nord-est pour atteindre dans sa partie extrême nord, la position actuelle de la Nouvelle-Calédonie (Neall & Trewick 2008). Au cours du Paléocène (-65 Ma à -55 Ma), Zealandia subit alors une longue submersion en eaux profondes comme peuvent en attester les traces de sédimentation marine (calcaire avec globigérines) et de phtanites, un type de roche formé sous hautes pressions. A la fin de l'Eocène (-38 à -33 Ma), l'arc des Loyauté entre en collision avec la ride de Norfolk et un phénomène d'obduction s'ensuit, la plaque océanique passant sur la plaque continentale. Une séquence d'ophiolites de 2 km d'épaisseur composée de plancher océanique basaltique et de sédiments se dépose alors sur la partie continentale. Ces ophiolites subiront plus tard des phénomènes de soulèvement et d'érosion à l'origine des roches ultramafiques. Les sols ultramafiques, riches en minéraux comme le fer, le nickel, le chrome, le cobalt, le magnésium et le manganèse, particuliers à la Nouvelle-Calédonie, sont caractérisés par une couleur rouge et recouvrent aujourd'hui plus de 5500 km² de la Grande Terre. La réémergence de la partie nord-est de Zealandia, c'est à dire l'actuelle Nouvelle-Calédonie, induite par une extension lithosphérique, s'est produite autour de 37 Ma (Cluzel et al. 1998). Au cours du Pliocène (-5 à -2,5 Ma), un important phénomène d'orogénèse finit de façonner la Nouvelle-Calédonie. La Nouvelle-Calédonie, à l'instar de la Nouvelle-Zélande est aujourd'hui située sur la ride de Norfolk (**Figure II-2**). Les îles Loyauté, d'origine volcanique, commencent à émerger il y a 2 Ma.

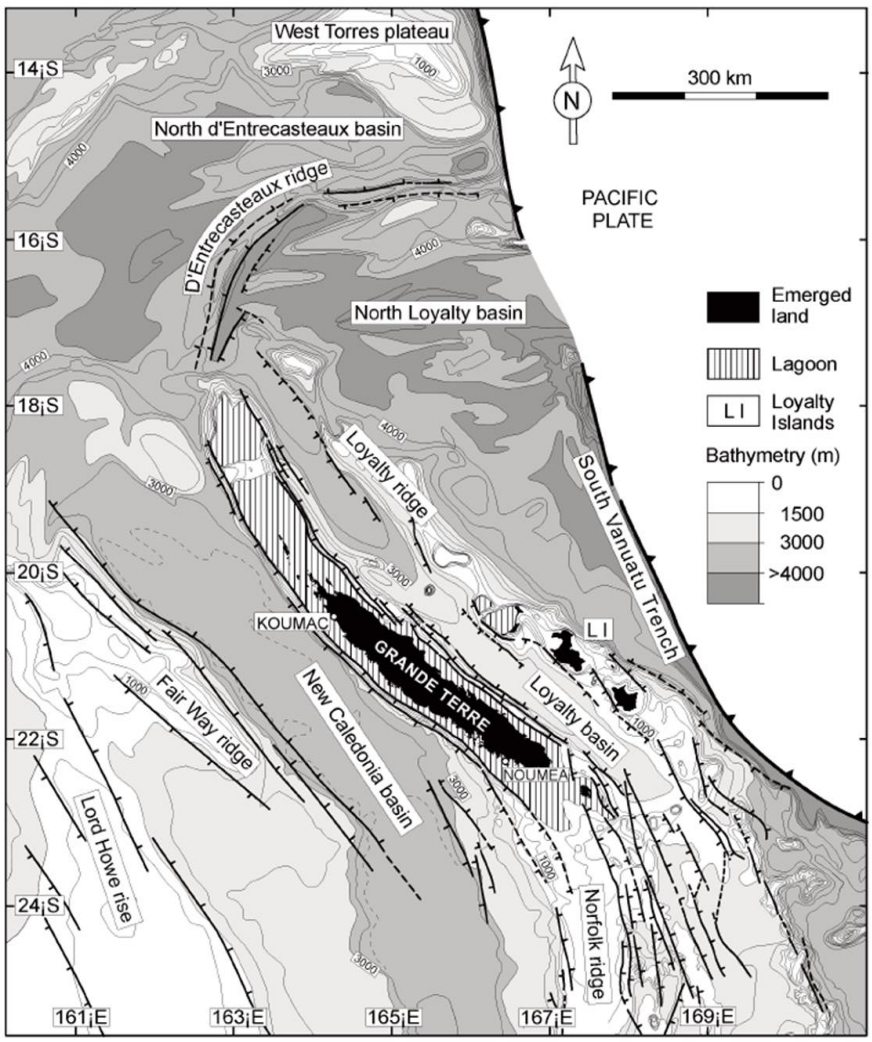


Figure II-2 : Morphologie et structures principales du domaine péri-calédonien (Pelletier 2007)

II.1.3. Conditions climatiques et environnementales

Située sous le tropique du Capricorne, la Nouvelle-Calédonie subit des influences tropicales et tempérées fluctuant suivant les saisons. L'année peut être découpée en deux saisons climatiques principales : une saison chaude de novembre à avril et une saison fraiche de mai à octobre. Pendant la saison chaude, l'influence tropicale est prédominante et la météorologie dépend de la position de la Zone de Convergence du Pacifique Sud (ZCPS) et des trajectoires empruntées par les dépressions tropicales. Le début de la saison chaude compte des températures modérées et peu de précipitations puis, de janvier à mars, de

fortes températures (bien que modérées par l'influence maritime et les alizés, moyenne : 25,9°C en février à 0 m a.s.l) et de fortes pluies (souvent d'origine cyclonique) sont enregistrées. Pendant la saison fraiche, la ZCPS se décale vers le nord-est et les températures diminuent (moyenne 19,2°C en juillet-août à 0 m a.s.l). Pendant la période la plus fraiche, de juin à août, l'influence de perturbations des régions tempérées peut entrainer des précipitations et des périodes venteuses communément appelées « coups d'ouest ». La période de septembre à novembre est une période de transition, plus sèche où les températures remontent (Maitrepierre 2012).

La séparation de la Nouvelle-Calédonie par une chaîne montagneuse centrale et la présence d'un vent alizé soufflant d'est sud-est occasionnent des précipitations beaucoup plus importantes sur la côte est et la chaîne montagneuse centrale que sur la côte ouest. La moyenne annuelle des précipitations la plus importante, 3746 mm, est donnée par la station de Galarino située au pied du massif du Mont Panié. En saison chaude, les températures dépassent souvent 30°C. Les températures les plus basses sont enregistrées en altitude en saison fraîche et peuvent avoisiner les 5°C. Une augmentation de température de 1°C en moyenne a été enregistrée entre 1961 et 2005 (Maitrepierre 2012).

Le climat de la Nouvelle-Calédonie peut fortement varier d'une année à l'autre en fonction du phénomène ENSO (El Niño Southern Oscillation). Les années El Niño sont caractérisées par de longues périodes de sécheresse et des températures minimales plus basses que la moyenne alors que les années La Niña, se caractérisent par des périodes de fortes pluies et des températures minimales anormalement chaudes (Cavarero et al. 2012).

II.1.4. Une flore et une faune exceptionnellement riches et originales

L'isolement géographique de la Nouvelle-Calédonie, la particularité de son histoire géologique et de ses sols, ainsi que les variations climatiques dues à son relief sont à l'origine d'une biodiversité riche et unique (Grandcolas et al. 2008). Contrairement à ce qui a été longtemps admis, la biodiversité actuelle ne descendrait pas de survivants gondwaniens lors de la dérive de Zealandia. En effet, cette hypothèse doit être réfutée puisque Zealandia a été submergée pendant plus de 20 Ma (Murienne et al. 2005; Grandcolas et al. 2008; Pillon et al.

2010). La présence hypothétique d'îles « tremplins » pour une progression des espèces le long de la ride de Norfolk a été évoquée (Lee et al. 2001) mais ne semble pas non plus corroborée par les faits géologiques (Murienne et al. 2005). La colonisation de l'archipel n'aurait donc eu lieu qu'à partir de la réémergence par dispersion d'espèces, dont des reliques à affinité gondwanienne, provenant principalement d'Australie, de Nouvelle-Zélande et des archipels mélanésiens. La diversification des espèces se serait ensuite produite par radiation locale (Murienne et al. 2005; Pillon et al. 2010). Ces espèces auraient ensuite progressivement colonisé les niches vacantes (Nattier et al. 2013). La particularité des sols ultramafiques (sols riches en métaux dont fer, magnésium, nickel, manganèse), qui recouvrent près d'un tiers de la Grande Terre, aurait conduit à des contraintes évolutives fortes et participé au développement d'une biodiversité unique avec de nombreuses espèces endémiques (Grandcolas et al. 2008). Des conditions environnementales uniques (histoires climatiques, propriétés du sol, orographie, effet archipel) auraient également favorisé l'existence d'espèces micro-endémiques, aux populations restreintes regroupées sur des zones de petite taille (Bradford & Jaffré 2004; Grandcolas et al. 2008).

II.1.4.a.Les habitats de Nouvelle-Calédonie

Aujourd'hui, la flore et la faune néo-calédonienne sont retrouvées au sein de sept catégories principales d'habitats (Jaffré et al. 1998, 2012, **Figure II-3**) :

(i) les forêts denses humides de basse et moyenne altitude sont présentes au niveau de zones subissant des moyennes à fortes précipitations (1300-3500 mm) et s'étendent jusqu'à 1000 m d'altitude. Plus de 2000 plantes vasculaires ont pu être identifiées dans ce type de milieu. La canopée des forêts denses humides dépasse rarement 20 à 25 m de hauteur. Les strates supérieures sont composées principalement d'espèces de la famille des Araucariaceae (e.g. les kaoris, *Agathis* spp), Araliaceae, Calophyllaceae (e.g. le tamanou, *Calophyllum caledonicum*), Clusiaceae (e.g. le houp, *Montrouziera cauliflora*), Cunoniaceae, Elaeocarpaceae, Lauraceae, Myrtaceae, Proteaceae, Sapotaceae. Le sous-bois comprend de nombreuses Pandanaceae (*Pandanus* spp., *Freycinetia* spp.) et Arecaceae (palmiers, e.g. *Chambeyronia macrocarpa*). Deux types de forêts denses humides peuvent être distinguées selon le type de substrat, volcano-sédimentaire ou ultramafique.

(ii) les forêts sèches sont caractéristiques des zones à faibles précipitations annuelles (1000 mm) situées en dessous de 300 m d'altitude sur substrat volcano-sédimentaire. Ces formations ont aujourd'hui quasiment disparu (2% restant environ) sous l'effet des incendies et du défrichage et ont été peu à peu remplacées par des habitats secondaires.

(iii) les maquis de basse et moyenne altitude sont formés de végétaux arbustifs et herbacés, et sont observables jusqu'à 1000 m d'altitude. Comme pour les forêts denses humides, on distingue les maquis sur substrat volcano-sédimentaire des maquis sur substrat ultramafique.

(iv) les forêts denses humides et les maquis de haute altitude sont retrouvés au dessus de 1000 m d'altitude dans des zones à fortes précipitations (3500-4000 mm).

(v) les habitats secondaires sont des maquis ou des forêts qui ont été transformés par l'homme (feux, exploitation minière). Ils regroupent des habitats tels que les savanes à niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*), les formations à gaïacs (*Acacia spirobis*) ou encore des formations de faux-mimosa (*Leucaena leucocephala*). Ces habitats sont souvent envahis par des espèces végétales exotiques.

(vi) les mangroves sont des formations arborescentes à palétuviers qui se développent en milieu côtier sur la zone de balancement des marées. Les mangroves se répartissent sur plus de 80% du littoral de la côte ouest et 20% du littoral de la côte est.

(vii) les zones humides, ou formations palustres et marécageuses occupent les bordures de rivière ou des plaines marécageuses. Elles sont souvent dominées par des niaoulis ou des formations herbacées ou arbustives à fort taux d'endémisme.

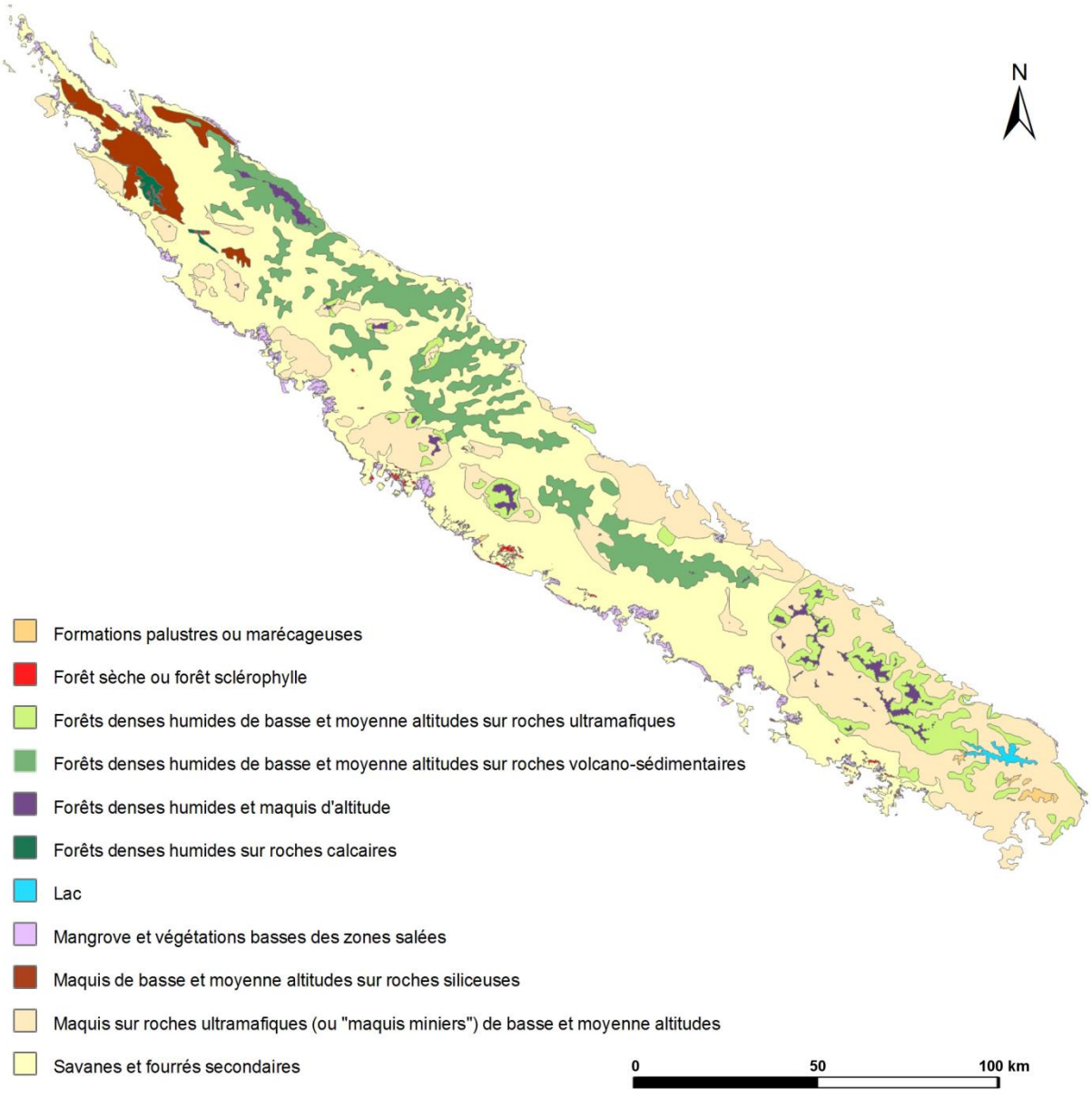


Figure II-3 : Formations végétales de la Nouvelle-Calédonie. D'après Jaffré et al. (2012)

II.1.4.b. La flore et la faune terrestre de Nouvelle-Calédonie

La flore de Nouvelle-Calédonie regroupe plus de 3371 plantes vasculaires dont 74,4 % sont endémiques (Morat et al. 2012). En forêt dense humide, le taux d'endémisme des plantes vasculaires atteint même la valeur record de 87,7% (Morat et al. 2012). Ce taux d'endémisme serait en partie dû à l'existence de sols très particuliers. A titre d'exemple, les sols ultramafiques, pauvres en nutriments essentiels aux plantes (azote, phosphore, potassium, calcium) et riches en métaux lourds (nickel, manganèse, chrome) constituent un substrat stressant pour les végétaux et s'avèrent être un véritable moteur évolutif pour la diversification des végétaux (e.g. Jaffré et al. 1987). Parmi les espèces originales calédoniennes, on retrouve 43 espèces de conifères toutes endémiques, dont le seul conifère parasite de conifère *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae) ainsi que des espèces basales comme la célèbre *Amborella trichopoda* (Amborellaceae), actuellement seule représentante connue du groupe frère de toutes les Angiospermes (Soltis & Soltis 2004; Jaffré et al. 2010; Poncet et al. 2013).

La Nouvelle-Calédonie possède une faune terrestre qualifiée de dysharmonique c'est-à-dire que certains groupes taxonomiques ou fonctionnels sont sous représentés par rapport à d'autres voire absents (e.g. les amphibiens et les mammifères) (Grandcolas et al. 2008). Comme sur de nombreuses îles, les mammifères terrestres natifs n'existent pas, à l'exception de neuf espèces volantes de l'ordre des Chiroptères (Barré et al. 2012). Sont distingués les microchiroptères (cinq espèces natives dont trois endémiques) qui sont des petites chauves-souris insectivores, des macrochiroptères, couramment appelées roussettes (quatre espèces dont trois endémiques) qui sont des grosses chauves-souris frugivores ou nectarivores. Les roussettes jouent un rôle important dans la dynamique forestière en participant à la pollinisation et à la dispersion de nombreuses espèces d'arbres (Galindo-Gonzalez et al. 2000; Nakamoto et al. 2009). En Nouvelle-Calédonie, ces dernières sont menacées par la destruction de leur habitat, la chasse et la présence de prédateurs introduits comme le chat haret (Mickelburgh et al. 1992; Brescia 2007, Palmas et al. *in prep*). Les oiseaux recensés en Nouvelle-Calédonie comptent 214 taxons dont 111 espèces natives nicheuses (25 marines, 86 terrestres dont 21 espèces endémiques) et 18 espèces introduites (Barré & Dutson 2000; Pascal et al. 2006). L'avifaune néo-calédonienne terrestre se compose principalement d'oiseaux de la famille des Columbidae, Psittacidae, Meliphagidae, Pachycephalidae,

Campephagidae, Zosteropidae. A noter également l'existence d'une espèce non volante le cagou, *Rhynochetos jubatus* (Rhynochetidae), seule représentante de ce groupe monospécifique. Les Squamates (scinques et geckos), particulièrement diversifiés de Nouvelle-Calédonie comptent actuellement 108 espèces pour la grande majorité (90,7%) endémiques au territoire, et parfois même micro-endémiques à un seul massif (Bauer & Jackman 2006). Parmi ces espèces, on retrouve 63 espèces de Scincidae (scinques), avec 61 espèces endémiques et 42 espèces de Diplodactylidae et Gekkonidae (geckos), avec 36 endémiques (Bauer & Jackman 2006 ; H. Jourdan, communication personnelle). Les invertébrés, avec plus de 6000 espèces connues (Chazeau 1993) n'échappent pas à la règle et présentent de nombreux taxons endémiques. Des taux d'endémisme records sont notamment rapportés chez les grillons (90%, Anso 2016) et les cigales (100%, Delorme et al. 2016).

II.1.5. Une biodiversité riche mais menacée

La biodiversité de la Nouvelle-Calédonie subit des pressions importantes depuis l'arrivée de l'homme (Balouet & Olson 1989; Gargominy et al. 1996). Les austronésiens, ancêtres des Mélanésiens, auraient débarqué il y a 3500 ans environ sur la Grande Terre (Matisoo-Smith & Robins 2004) et auraient été les premiers à exploiter la terre et la faune sauvage. Cette première colonisation humaine aurait entraîné l'extinction d'au moins 14 espèces de vertébrés : quatre espèces de squamates et 10 espèces d'oiseaux (Beauvais et al. 2006). Dans les années 1840, les Européens s'installent à leur tour en Nouvelle-Calédonie et génèrent une nouvelle vague de menaces pour la faune et la flore calédonienne, notamment par l'exploitation agricole et minière et l'introduction de nouvelles espèces exotiques. Quatre espèces d'oiseaux se seraient éteintes depuis l'arrivée des Européens ce qui porte à 18 le nombre d'extinctions de vertébrés depuis l'arrivée de l'Homme en Nouvelle-Calédonie (Beauvais et al. 2006). Les forêts denses humides et les forêts sèches ont elles aussi subi les déboires de la colonisation humaine notamment au travers du défrichage par les feux et de l'exploitation minière. Alors qu'elles auraient recouvert 4500 km² de la Grande Terre avant la colonisation humaine, moins de 100 km² de forêts sèches subsistent aujourd'hui fragmentées en petits fragments pour la plupart inférieurs à cinq hectares (Bouchet et al. 1995). De la même manière, la forêt humide aujourd'hui réduite à 4000 km², aurait anciennement

recouvert toute la chaine centrale, les massifs du sud et la côte est (Jaffré et al. 1998, 2009). Au total, sur l'ensemble de l'archipel, seuls 28% de la végétation primaire auraient été épargnés (Myers et al. 2000).

Ainsi, la Nouvelle-Calédonie, avec ses taux d'endémisme records et une biodiversité fortement menacée constitue l'un des 35 points chauds mondiaux (*hotspot*) de biodiversité (Myers et al. 2000; Kier et al. 2009, **Figure II-4**). Cependant, cette biodiversité se dégrade inexorablement avec l'exploitation minière de nouveaux massifs (Pascal et al. 2008; Wulff et al. 2013), la multiplication des feux de brousses naturels ou intentionnels (Ibanez 2012) et un nombre d'espèces introduites sur le territoire qui ne cesse d'augmenter (Beauvais et al. 2006).

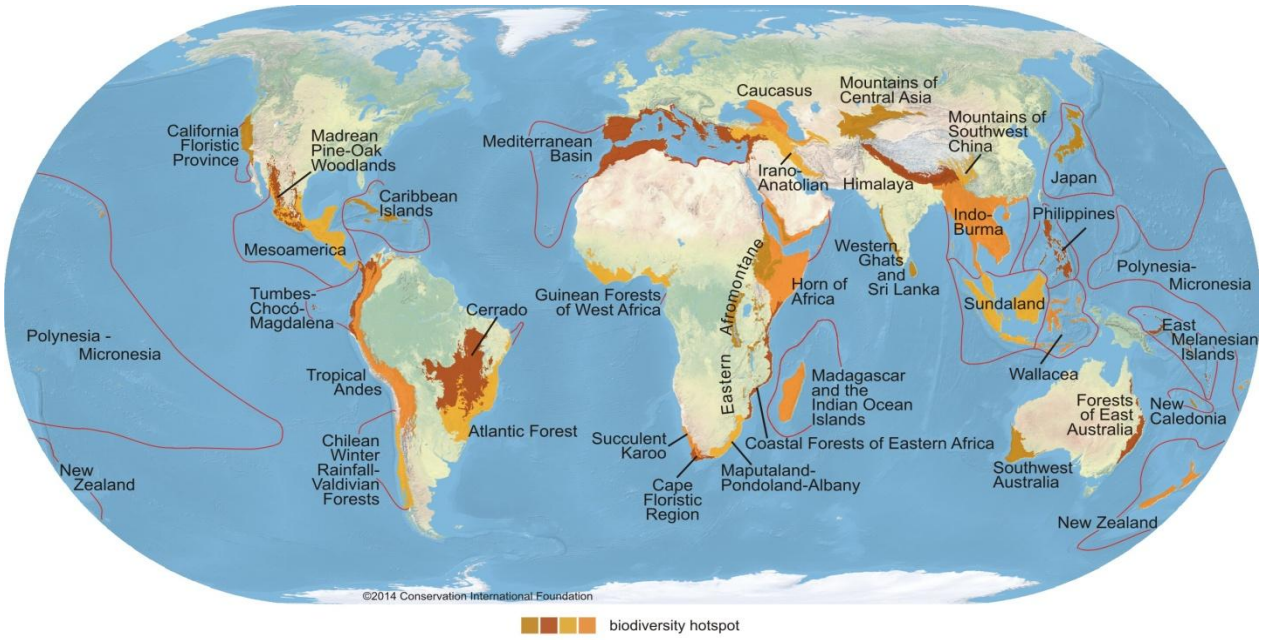


Figure II-4 : Les 35 points chauds de biodiversité © Conservation International

II.1.6. Présence et impact des espèces invasives en Nouvelle-Calédonie

Les premières espèces exotiques ont été amenées par les austronésiens dans un but alimentaire, médicinal ou symbolique. Hormis le coq de Bankiva (*Gallus gallus*), ce sont pour la plupart des espèces végétales non invasives (e.g. ignames, bananes, hibiscus) (Gargominy et al. 1996). Le rat du Pacifique accompagne également cette première vague de colonisation

humaine mais le caractère intentionnel, à des fins alimentaires, ou fortuit de son arrivée n'est pas clairement défini (Matisoo-Smith 1994). En 1774, le navigateur James Cook découvre la Nouvelle-Calédonie et ramène avec lui le cochon (*Sus scrofa*) et le chien (*Canis lupus familiaris*) (Gargominy et al. 1996). Il faut ensuite attendre les années 1840-1850 (1853 correspondant à l'année de prise de possession de la Nouvelle Calédonie par la France) et donc la véritable implantation des européens pour voir débarquer de nouvelles espèces exotiques. Ce sont des espèces domestiques (bovins, chevaux, ânes, chèvres, moutons, chats), des plantes pour l'agriculture, des espèces pour la chasse (e.g. dans les années 1870, le cerf rusa, *Cervus timorensis et* le lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus*), et des espèces commensales comme le rat noir, le rat surmulot, et la souris domestique (Gargominy et al. 1996). A cette occasion, des introductions involontaires de plantes et d'invertébrés invasifs se produisent également. Pendant la seconde guerre mondiale, les troupes américaines ramènent avec elles tout un contingent de nouvelles espèces introduites (plantes, agents de lutte contre les moustiques comme le guppy *Poecilia reticulata*, le margouillat *Hemidactylus frenatus* etc.). Enfin, la deuxième moitié du 20ème siècle voit l'arrivée de nouvelles espèces exotiques pour le loisir (e.g. plantes, poissons et oiseaux ornementaux, poissons pour la pêche) (Gargominy et al. 1996).

En 2006, 16% des vertébrés recensés en Nouvelle-Calédonie étaient exotiques (Pascal et al. 2006). Les espèces exotiques représentent 17% du peuplement de poissons (n = 48), 100% des amphibiens (n = 1), 4% des squamates (n = 86), 17% des oiseaux (n = 123) et 57% des mammifères (n = 21). Sur les 42 espèces exotiques, 12 font partie des 100 espèces invasives listées par l'IUCN comme responsables des plus grandes perturbations des écosystèmes natifs (Lowe et al. 2004) à savoir la carpe commune (*Cyprinus carpio*), le black-bass (*Micropterus salmoides*), le tilapia du Mozambique (*Oreochromis mossambicus*), la tortue de Floride (*Trachemys scripta*), le martin triste (*Acridotheres tristis*), le bulbul à ventre rouge (*Pycnonotus cafer*), le chat (*Felis silvestris catus*), le porc marron (*Sus scrofa*), la chèvre (*Capra aegagrus hircus*), la souris (*Mus musculus*), le rat noir *(Rattus rattus*) et le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*). Cette liste est cependant essentiellement un outil de communication et l'absence d'une espèce invasive de cette liste ne préfigure pas d'un faible impact (Luque et al. 2014).

II.1.7. Impact et gestion des rats invasifs en Nouvelle-Calédonie

II.1.7.a.Impact des rats invasifs sur la biodiversité néo-calédonienne

La souris domestique (*Mus musculus*) et trois espèces de rats, le rat du Pacifique (*Rattus exulans*), le rat noir (*R. rattus*) et le rat surmulot (*R. norvegicus*) sont les quatre espèces de rongeurs présentes aujourd'hui en Nouvelle-Calédonie. Le rat du Pacifique et le rat noir ont envahi les milieux naturels au sein desquels ils vivent en sympatrie (Nicholson & Warner 1953). Selon les sites et milieux d'échantillonnage, l'une ou l'autre espèce domine sans que les raisons de cette dominance ne soient à ce jour bien comprises (Rouys 2008). Peu d'études scientifiques ont été publiées sur les populations de rats invasifs et leurs impacts sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. Ces études ont eu lieu sur les îles Loyauté (Robinet & Salas 1995; Robinet et al. 1998), l'île Surprise (Caut 2006; Caut et al. 2008, 2009, 2012), et sur la Grande Terre (Nicholson & Warner 1953; Rouys & Theuerkauf 2003; Brescia et al. 2008; Rouys 2008; Gula et al. 2010; Brescia 2011; Perez et al. 2011; Gérard et al. 2014; Thibault et al. in revision).

Robinet et al. (1998) ont étudié l'impact du rat du Pacifique sur la perruche endémique de l'île d'Ouvéa (*Eunymphicus cornutus uvaeensis*) et la possibilité de sa translocation sur l'île voisine de Lifou. Pour cela, des analyses de régime alimentaire et des suivis de prédation de nids artificiels ont été réalisés sur l'île d'Ouvéa (présence du rat du Pacifique uniquement) et sur l'île de Lifou (présence du rat noir et du rat du Pacifique). Les rats noirs (n = 9) et les rats du Pacifique (n = 25 à Ouvéa et n = 15 à Lifou) avaient un régime alimentaire similaire principalement composé de graines et de fruits (91,6%), et d'arthropodes (5,3%). Malgré l'absence de traces d'oiseaux dans les estomacs provenant de l'île de Lifou, les taux de prédation de nids artificiels suggèrent l'existence d'un impact des rats, et plus particulièrement du rat noir sur la reproduction des perruches. Caut et al. (2008, 2009) ont étudié l'impact du rat noir sur la biodiversité dans le cadre d'un projet d'éradication sur l'île Surprise, située au nord de l'archipel de la Nouvelle-Calédonie (récifs d'Entrecasteaux). Le régime alimentaire des rats était principalement composé de végétaux mais variait fortement en fonction des saisons et des proies disponibles. Lors de la période de reproduction, les juvéniles de tortues marines *Chelonia mydas* pouvaient constituer jusqu'à 45% du régime alimentaire des rats et les oiseaux marins jusqu'à 24%.

Sur la Grande Terre, la première étude a été réalisée juste après la seconde guerre mondiale et regroupe des notes sur le régime alimentaire, les préférences d'habitats, la reproduction et les relations interspécifiques des quatre espèces de rongeurs autour de Nouméa (Nicholson & Warner 1953). La présence du rat surmulot semblait anecdotique et limitée aux abords des habitations et celle de la souris domestique limitée aux habitations et zones herbeuses alentours. Seuls le rat noir et le rat du Pacifique étaient retrouvés sur l'ensemble du territoire au sein des milieux naturels. Le rat noir était principalement présent en forêt, du bord de mer jusqu'à plus de 900 mètres d'altitude. Le rat du Pacifique était également retrouvé en forêt mais aussi au sein des savanes à niaoulis, des maquis et des zones herbeuses. En forêt, lorsque le rat noir était présent, les abondances de rat du Pacifique étaient plus faibles. Chez le rat noir, la période de reproduction semblait interrompue en début de saison fraiche (mai-juin) alors que chez le rat du Pacifique, la période de reproduction était organisée en deux phases (automne et printemps austral).

Une thèse a également été entièrement consacrée à l'étude de l'écologie des rats et leurs impacts sur le cagou (*Rhynochetos jubatus*) et la perruche à front rouge (*Cyanoramphus saisseti*) (Rouys 2008). Des études réalisées par piégeage létal, capture-marquage-recapture et radiopistage ont montré que les rats noirs étaient moins abondants que les rats du Pacifique dans le maquis et dans les forêts sur sols ultramafiques alors qu'en forêt humide sur sol volcano-sédimentaire, la tendance s'inversait (Rouys & Theuerkauf 2003). Les suivis par radiopistage ont permis de confirmer la tendance plus arboricole des rats noirs. Le régime alimentaire des rats du Pacifique (n = 6) semblait plus végétarien que celui du rat noir (n = 6), néanmoins ce résultat est à modérer compte tenu du très faible nombre d'échantillons. Des suivis réalisés par vidéosurveillance n'ont pas permis d'observer de prédation directe des œufs ou des jeunes de cagous ni de perruches à front rouge (Rouys 2008; Gula et al. 2010).

Dans le cadre d'une thèse portant sur la conservation des bulimes, des escargots du genre *Placostylus*, les rats invasifs, prédateurs de bulimes ont été étudiés en forêt sèche sur la presqu'île de Nékoro (Poya) et en forêt humide sur l'île des Pins (Brescia et al. 2008; Brescia 2011). En 10 jours de piégeage consécutifs, 43 rats noirs et 113 rats du Pacifique ont été capturés à l'Ile des Pins (25,4 rats ha^{-1}) tandis qu'à Nékoro, 102 rats noirs et 28 rats du Pacifique étaient capturés (19,1 rats ha^{-1}).

Une étude sur le régime alimentaire du rat noir (*n* = 170) et du rat du Pacifique (*n* = 113) a été réalisée au sein de deux forêts situées sur sols ultramafiques (Thibault et al. in revision). L'analyse conjointe de leurs estomacs et caeca a montré la prévalence de végétaux et d'invertébrés ainsi que l'importance des Squamates dans leur régime alimentaire. Bien que les différences de fréquence d'occurrence ne soient pas significatives, les rats du Pacifique consommaient davantage de scinques (18,2%) que les rats noirs (11,5%). Des traces d'oiseaux (plumes) n'étaient présentes qu'au sein des tractus digestifs de huit rats noirs. Par ailleurs, dans la forêt située au nord de la Nouvelle-Calédonie (Tiébaghi), les rats noirs (*n* = 63) étaient deux fois plus abondants que les rats du Pacifique (*n* = 35) alors que dans la forêt située au sud (Goro), les abondances de rats du Pacifique (*n* = 135) étaient supérieures à celles de rats noirs (*n* = 50).

Enfin, les effets indirects du rat noir et du rat du Pacifique sur le comportement d'évitement chez des proies potentielles (scinques et geckos) ont été observés dans le cadre d'une thèse portant sur les impacts non trophiques des prédateurs introduits. A la présentation d'une odeur de rat, les scinques (odeurs de *R. rattus* et *R. exulans*) et les geckos (odeur de *R. exulans*) adoptaient un comportement d'évitement suggérant une perte de naïveté variable suivant les espèces natives et l'intensité probable de la menace (Gérard et al. 2014).

II.1.7.b. Opérations de gestion des rats invasifs en Nouvelle-Calédonie

Bien qu'une priorisation « théorique » des îles périphériques pour l'éradication des rongeurs en Nouvelle-Calédonie ait été réalisée (Harris et al. 2011), la gestion des rats dans les milieux naturels de Nouvelle-Calédonie est actuellement limitée à quelques opérations d'éradication et de contrôle. Des campagnes d'éradications ont eu lieu avec succès sur quelques îlots afin de protéger l'avifaune, notamment sur des îlots du Nord en 2008 (îlots Tiam'bouène, Double et Table, Baudat-Franceschi et al. 2011). Une campagne d'éradication a également eu lieu sur 26 îlots du lagon Sud mais nous ne disposons pas d'information concernant leur réussite (Bell 2009). Sur l'île Surprise, au nord de la Nouvelle-Calédonie, les rats noirs ainsi que les souris domestiques ont été éradiqués avec succès en 2005 à l'aide d'appâts contenant du bromadiolone (Caut et al. 2009; Courchamp et al. 2011).

Une campagne de contrôle de rats, encore en cours, a été mise en place par l'IAC (Institut Agronomique Néo-Calédonien) sur la presqu'île de Nékoro en 1999 sur cinq parcelles de 100 x 100 m afin de protéger les populations de bulimes (*Placostylus pophyrostomus*) et l'écosystème de forêt sèche. Cette opération est considérée comme efficace puisque l'indice d'abondance de rats a diminué et qu'elle semble bénéfique pour les bulimes pour lesquels un nombre limité de coquilles vides a été dénombré (F. Brescia, communication personnelle). Des opérations courtes de contrôle ont également été réalisées sur le massif des Dzumac afin de protéger les pétrels de Gould (*Pterodroma leucoptera*) par la SCO (Société Calédonienne d'Ornithologie) mais sans évaluation des effets. Enfin, à Thoven, sur le massif du Mont Panié, une opération expérimentale de contrôle par piégeage sur 100 hectares a été conduite de mai à octobre 2004 par Conservation International. Cette opération test a préfiguré la mise en place du programme REFCOR avec lequel s'articule cette thèse.

II.2. Le programme REFCOR

II.2.1. Contexte et objectifs

En Nouvelle-Calédonie, la Direction du Développement Economique et de l'Environnement (DDEE) de la Province Nord, consciente des problèmes environnementaux suscités par les invasions biologiques, cherche à préserver certains milieux exceptionnels par des actions de conservation de la biodiversité. Les écosystèmes forestiers de Nouvelle-Calédonie sont actuellement fortement menacés et des mesures de conservation doivent être rapidement prises (partie **II.1.5**). Parmi les espèces invasives menaçant les forêts calédoniennes, le cerf rusa et le cochon marron sont connus pour leur destruction des habitats par abroutissement, fouilles et piétinement ; en revanche, leur statut de gibier et donc d'espèce à conflit d'intérêt, rend leur gestion parfois difficile (Rouys & Theuerkauf 2003; De Garine-Wichatitsky et al. 2005a; De Garine-Wichatitsky et al. 2005b; Theuerkauf et al. 2013). Bien que reconnus comme forts dans d'autres écosystèmes forestiers (Duffy & Capece 2012; Shiels et al. 2014), l'impact des chats harets et des rats introduits reste très peu connu dans les forêts de Nouvelle-Calédonie (IMBE données non publiée, partie **II.2.7a**). Aussi, une

étude de leur biologie et de leurs impacts sur les écosystèmes forestiers est nécessaire afin d'évaluer l'intérêt et les possibilités de gestion de leurs populations.

La DDEE a ainsi financé le lancement en 2012 d'un programme expérimental de cinq années intitulé REFCOR (Réponse des Ecosystèmes Forestiers au Contrôle des Chats et des Rats). Ce programme est destiné à réaliser une opération expérimentale de contrôle des prédateurs introduits (chats et rats) en forêt dense humide (Mont Panié, 550-950 m d'altitude) et de suivre les effets de cette opération sur la biodiversité native. Au cours de ce programme, la biologie des rats invasifs ainsi que les impacts des chats et des rats sur la biodiversité native devaient être évalués avant et après une opération de contrôle de leurs populations afin de savoir si une telle opération de contrôle pouvait engendrer des effets positifs sur la biodiversité native. L'évaluation de la faisabilité technique de l'opération de contrôle (menée par piégeage par une ONG locale) et des réponses observées sur la biodiversité native, devrait conditionner l'extension éventuelle de ce type d'opérations à d'autres secteurs forestiers du territoire de la Province Nord.

REFCOR est un programme impliquant de la recherche scientifique au sein d'un projet d'action mené par l'association Dayu-Biik, financé par la Province Nord et appuyé scientifiquement par notre équipe de l'IMBE-IRD (Institut de Recherche pour le Développement). L'association Dayu-Biik, administrée par des membres des communautés mélanésiennes locales, est co-gestionnaire avec la Province Nord de la Réserve de Nature Sauvage du Mont Panié où se déroule le programme REFCOR. L'équipe de l'IMBE-IRD237, implantée au centre IRD de Nouméa, est spécialisée dans l'étude de l'impact des prédateurs invasifs (notamment chats et rats) sur les écosystèmes et les espèces natives insulaires ainsi que dans les problématiques de la conservation des écosystèmes insulaires du Pacifique Sud. Son rôle a été d'apporter un cadre et un accompagnement scientifiques au programme REFCOR notamment par i) la mise en place de protocoles de suivi des rats invasifs et de la biodiversité native, ii) une caractérisation des populations de rats invasifs et de leurs impacts sur la biodiversité native, iii) une évaluation de l'intérêt et de la faisabilité du contrôle de rats invasifs, et iv) la formation du personnel de l'association Dayu-Biik afin qu'ils puissent mener à bien la continuité des opérations de contrôle et de suivi.

Le programme REFCOR correspondait à une opération expérimentale offrant l'opportunité d'étudier une situation d'invasion où l'éradication définitive des prédateurs introduits n'est pas envisageable du fait d'une trop grande superficie à traiter. En effet, aucune barrière naturelle n'existe entre le massif du Mont Panié et le reste de la Grande Terre afin d'éviter la recolonisation des espèces invasives contrôlées. Des alternatives de gestion doivent donc être trouvées afin de conserver au mieux la biodiversité native (Bomford & O'Brien 1995). La seule manière de limiter les densités et l'impact d'une espèce animale invasive sur un territoire non circonscrit, est d'effectuer des opérations régulières de contrôle (Igual et al. 2006; Ruscoe et al. 2013). De plus, les méthodes de régulations appliquées dans le cadre de ce programme sont contraintes par la volonté des populations locales de ne pas avoir recours à l'utilisation de poisons sur le long terme de manière à éviter de potentiels impacts sur l'environnement et les habitants des vallées alentours. Aussi, l'opération de contrôle, prévue sur 200 hectares, devait initialement commencer par un knock-down (forte chute des populations) au cholécalciférol, un poison réputé peu dangereux pour les écosystèmes natifs et les espèces non-cibles (Eason et al. 2000; Booth et al. 2004; Fairweather & Fisher 2011) puis être poursuivie et maintenue par du contrôle par piégeage létal.

Notre équipe a commencé à travailler fin 2012 sur le projet REFCOR. En 2013-2014, pendant une année et demie, des suivis de la biologie et de l'écologie des rats et des chats invasifs ainsi que des expérimentations visant à comprendre les interactions existantes entre les rats invasifs et la biodiversité native ont été réalisées avant contrôle. L'opération de contrôle des rats devait initialement commencer en juillet 2014 et être accompagnée d'un répliquât des suivis des espèces invasives, des suivis de la biodiversité native et des expérimentations réalisées avant contrôle (**Annexe 1**).

Ces suivis et expérimentations devaient notamment permettre d'apporter des éléments de réponse à plusieurs questions scientifiques:

(i) quels sont les processus écologiques par lesquels les rats invasifs affectent directement ou indirectement les communautés et l'écosystème natifs, et quels sont parmi ces processus ceux qui sont affectés par un abaissement des densités de rats invasifs ?

(ii) dans des contextes de multi-envahissement, les espèces invasives cibles contrôlent-elles par prédation d'autres espèces invasives et des effets-cascades délétères (relâche de prédateurs inférieurs ou de compétiteurs) se produisent-ils lorsqu'on abaisse les densités des prédateurs supérieurs introduits ?

(iii) les rats invasifs ont-ils pris le relai en termes de services écosystémiques (e.g. pollinisation, dispersion) d'espèces indigènes localement éteintes ou raréfiées ?

(iv) lorsque l'éradication est exclue, à quels seuils d'abondance faudrait-il abaisser les populations d'espèces invasives pour que l'effet recherché sur l'écosystème et la biodiversité soit obtenu ou que l'impact écologique des rats invasifs puisse être considéré comme acceptable et soutenable ?

II.2.2. Site d'étude : la réserve de nature sauvage du Mont Panié

Le massif du Mont Panié se situe au nord-est de la Nouvelle-Calédonie, à l'extrémité nord de la chaîne centrale et comprend le sommet le plus haut de Nouvelle-Calédonie. La réserve du Mont Panié a été créée en 1950 et protège 5400 ha s'étendant de 400 à 1628 m d'altitude. Depuis 2008, la réserve est classée Réserve de Nature Sauvage de statut 1b selon la classification des aires protégées établie par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Ce statut correspond aux zones intactes ou peu modifiées par l'homme, sans habitation humaine permanente, qui sont protégées et gérées afin de préserver leur état naturel (IUCN 2016). La réserve du Mont-Panié, structurée par un fort relief et basée sur un sol métamorphique particulier (micaschistes et ophiolites), possède une flore et une faune fortement endémiques (Tron et al. 2013). Lors d'un programme d'évaluation rapide la biodiversité (Rapid Assessment Program) en 2010, 490 espèces de plantes, 29 espèces d'oiseaux, 19 espèces de reptiles, 19 espèces de poissons et de crustacés d'eaux douces et 23 espèces d'odonates ont pu être identifiées (Tron et al. 2013). Parmi ces espèces, 25 ont actuellement un statut IUCN d'espèces menacées d'extinction, en danger d'extinction, vulnérables ou quasi menacées. De plus, la présence d'espèces invasives tel que le cerf rusa (*Cervus timorensis*), le cochon féral (*Sus scrofa*) le chat haret (*Felis silvestris catus*) et plus particulièrement les rats (*Rattus rattus* et *Rattus exulans*) menace cette biodiversité (Theuerkauf et al. 2013).

Afin de préserver cette flore et faune native particulière, des actions de gestion des espèces invasives doivent être mises en place malgré les difficultés de terrain et d'accès à la réserve du Mont Panié. C'est dans ce contexte que le programme de contrôle REFCOR a été lancé, et mis en œuvre dans le cadre du plan de gestion 2012-2016 de la réserve. La DDEE souhaitait en effet tester la faisabilité et l'efficacité d'une opération de contrôle dans une forêt difficile d'accès et impliquant les populations locales afin d'étendre, le cas échéant, ces modalités de gestion à d'autres forêts.

La zone de mise en œuvre du projet REFCOR est située entre 550 et 950 m d'altitude sur les pentes du Mont-Panié (20°37'30''S, 164°46'56''E) en forêt dense humide. Deux zones de travail ont été définies : la zone de contrôle des rats qui s'étend sur 200 hectares et la zone témoin, 500 m à l'ouest (**Figure II-5**). Des transects d'étude (piégeage de rats et suivis de biodiversité) ont été établis sur ces deux zones. La zone d'étude présente de fortes variations du relief, plusieurs cours d'eau et un sous-bois dense qui limitent l'accessibilité aux différents sites. Le déplacement dans le sous-bois est facilité par les sentiers menant au sommet du Mont Panié et le traçage de layons prévus pour l'opération de contrôle de rats. Les sessions de terrain, au nombre de 18, se sont déroulées sur des périodes allant de une à quatre semaines (> 200 jours de terrain au total). Le camp, situé à proximité de la zone de contrôle, n'est accessible qu'après 1h30 de véhicule tout-terrain à partir de Hienghène puis quelques heures de marche ou par hélicoptère (**Figure II-6**).

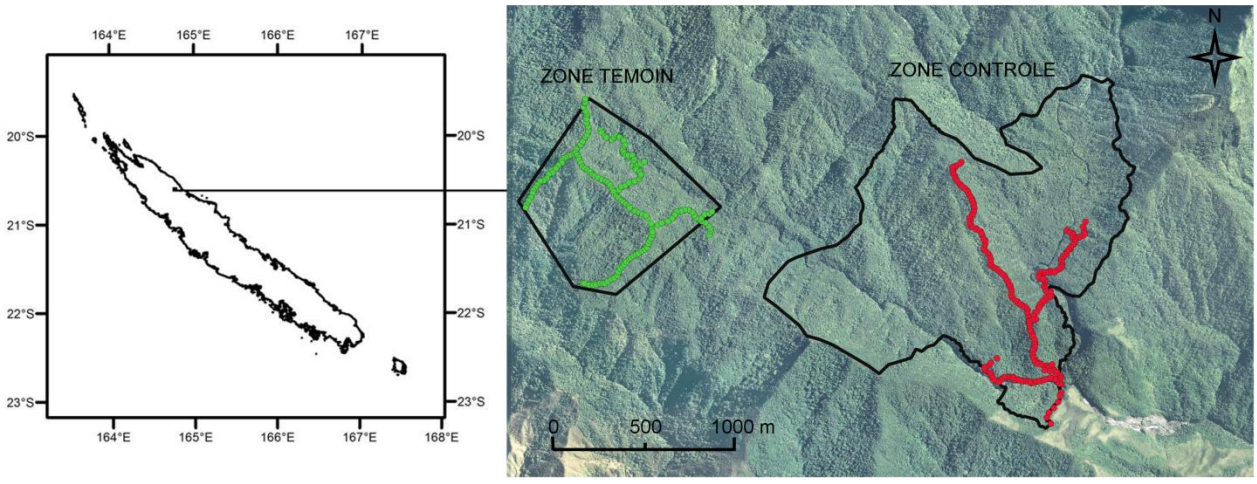


Figure II-5 : Localisation du site d'étude en Nouvelle Calédonie, de la zone où le contrôle de rats sur 200 ha était prévu et de la zone témoin. Les points rouges représentent les transects d'études des rats invasifs et de la biodiversité native dans la zone contrôle et les points verts ceux de la zone témoin.



Figure II-6 : Site d'étude à la Guen, Mont Panié. a) Vue sur la zone pressentie pour la mise en place du projet de contrôle des rats, b) Héliportage du matériel et des vivres, c et d) Forêt dense humide de la Guen, e et f) Camp sous tentes et farés.

II.2.3. Rôle de ce travail de thèse au sein du programme REFCOR

Ce travail de thèse s'inscrit directement en articulation avec l'opération expérimentale REFCOR. La thèse visait initialement à évaluer l'efficacité du programme de contrôle de rats et son intérêt pour la conservation de la biodiversité native en répondant aux questions énoncées plus haut. Le projet de contrôle de rats, prévu sur une large superficie de 200 hectares, devait initialement débuter en juillet 2014 mais a dû être repoussé deux années de suite, pour diverses raisons coutumières et organisationnelles par l'association Dayu Biik et n'a pour l'heure pas été réalisé. Les suivis de rats invasifs et de la biodiversité native n'ont donc pu être conduits qu'en situation « avant contrôle ». Par conséquent, le déroulement et les questions abordées au cours de cette thèse ont dû être quelque peu réorganisés et réorientés afin de répondre au mieux aux questions portant sur les effets des rats invasifs sur la biodiversité de la forêt du Mont Panié et sur la possibilité de contrôler et maintenir les populations de rats à des densités basses, à partir d'opérations de piégeage.

Les suivis de rats réalisés sur trois transects en zone contrôle et trois transects en zone témoin devaient initialement permettre de suivre les caractéristiques démographiques des populations de rats et leur régime alimentaire avant et après contrôle et de les comparer avec une zone non traitée, la zone témoin (**Figure II-5**). Ces suivis nous ont néanmoins permis de caractériser les populations de rats invasifs et leur régime alimentaire au cours de quatre sessions de piégeage et ainsi d'évaluer les effets des rats invasifs sur la biodiversité native (**Chapitre IV**). De la même manière, deux expérimentations visant à évaluer la prédation des rats sur la reproduction des oiseaux et des plantes ont été mises en place avant contrôle mais n'ont pas pu être réitérées après contrôle contrairement à ce qui avait été prévu au départ. La première expérimentation visait à évaluer la prédation de nids artificiels d'oiseaux par les rats et est présentée en **Chapitre V**. La deuxième expérimentation visait à évaluer la prédation de fruits de palmiers par les rats mais en raison de l'absence de données après contrôle, nous avons choisi de ne pas présenter les résultats de cette étude au sein de ce manuscrit. Afin d'évaluer les possibilités de contrôler les rats invasifs (**Chapitre VII**), une opération de capture-marquage-recapture de rats associée à une opération de limitation des rats réalisée à moindre échelle (5,5 ha), ont été respectivement mises en place de septembre 2014 à septembre 2015, et de mai à novembre 2015.

Références

Anso J. 2016. Maintien à long terme des communautés d'insectes forestiers dans un contexte de changement global : Réponses écologiques des communautés d'Orthoptères dans une succession forestière et face à la progression d'espèces invasives. Thèse de Doctorat. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Balouet JC, Olson SL. 1989. Fossil birds from late Quaternary deposits in New Caledonia. Smithsonian Institution Press. Available from http://www.sil.si.edu/smithsoniancontributions/zoology/pdf_hi/SCTZ-0469.pdf (accessed June 15, 2015).

Barré N, Dutson G. 2000. Oiseaux de Nouvelle Calédonie. Liste commentée. Alauda **68** (supplement):49p.

Barré N, Brescia F, Pöllabauer C. 2012. Un aperçu de la biodiversité animale terrestre. Pages 81–84. Atlas de la Nouvelle-Calédonie. IRD - congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille-Nouméa.

Baudat-Franceschi J, Cromarty P, Golding C, Cranwell S, Le Breton J, Butin JP, Boudjelas S. 2011. Rodent eradication to protect seabirds in New Caledonia: the importance of baseline biological surveys, feasibility studies and community support. Pages 26–31 In: Veitch CR, Clout MN and Towns DR (eds.). 2011. Island invasives: eradication and management. IUCN, Gland, Switzerland.

Bauer AM, Jackman T. 2006. Phylogeny and microendemism of the New Caledonian lizard fauna. Pages 9–13Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica.

Beauvais M-L, Coléno A, Jourdan H, editors. 2006. Invasive species in the New Caledonian archipelago. IRD, Paris. Available from http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010039995 (accessed November 9, 2015).

Bell M. 2009. Seabird island restoration : New Caledonia, eradication of rats. Page 12. Service des parcs et reserves terrestres. DRN Nouméa.

Bomford M, O'Brien P. 1995. Eradication or control for vertebrate pests? Wildlife society bulletin **23**:249–255.

Booth LH, Fisher P, Heppelthwaite V, Eason CT. 2004. Risk of FeraCol baits to non-target invertebrates, native skinks, and weka. Science for Conservation 239. Dept. of Conservation, Wellington, N.Z.

Bouchet P, Jaffré T, Veillon J-M. 1995. Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. Biodiversity & Conservation **4**:415–428.

Bradford J, Jaffré T. 2004. Plant species microendemism and conservation of montane maquis in New Caledonia: two new species of *Pancheria* (Cunoniaceae) from the Roche Ouaïème. Biodiversity & Conservation **13**:2253–2274.

Brescia F. 2007. Amélioration des connaissances et recommandations pour la sauvegarde des populations de Mégachiroptères (roussettes) en Province Sud de la Nouvelle-Calédonie. 147p. Rapport d'Etude 2. Institut Agronomique néo-Calédonien.

Brescia F, Pöllabauer C, Potter MA, Robertson AW. 2008. A review of the ecology and conservation of *Placostylus* (Mollusca: Gastropoda: Bulimidae) in New Caledonia. Molluscan Research **28**:111–122.

Brescia F. 2011. Ecology and population trends in new-Caledonian *Placostylus* snails (Mollusca:Gastropoda: Bulimulidae). PhD Thesis. Massey University, Palmerston North, New Zealand.

Caut S. 2006. Invasions biologiques, réactions en chaine et relations trophiques. Thèse de Doctorat. Université d'Orsay-Paris XI.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. Journal of Applied Ecology **45**:428–437.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2009. Avoiding surprise effects on Surprise Island: alien species control in a multitrophic level perspective. Biological Invasions **11**:1689–1703.

Caut S, Angulo E, Pisanu B, Ruffino L, Faulquier L, Lorvelec O, Chapuis J-L, Pascal M, Vidal E, Courchamp F. 2012. Seabird modulations of isotopic nitrogen on islands. PloS one **7**:e39125.

Cavarero V et al. 2012. Les évolutions passées et futures du climat de la Nouvelle-Calédonie. Available from http://documents.irevues.inist.fr/handle/2042/47371 (accessed May 3, 2016).

Chazeau J. 1993. Research on New Caledonian terrestrial fauna: Achievements and Prospects. Biodiversity Letters **1**:123-129.

Cluzel D, Chiron D, Courme M-D. 1998. Upper Eocene unconformity and pre-obduction events in New Caledonia. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Series IIA Earth and Planetary Science **7**:485–491.

Cluzel D, Maurizot P, Collot J, Sevin B. 2012. An outline of the geology of New Caledonia; from Permian-Mesozoic Southeast Gondwanaland active margin to Cenozoic obduction and supergene evolution. Episodes **35**:72–86.

Courchamp F, Caut S, Bonnaud E, Bourgeois K, Angulo E, Watari Y. 2011. Pages 285–289. In: Veitch CR, Clout MN and Towns DR (eds.). 2011. Island invasives: eradication and management. IUCN, Gland, Switzerland.

De Garine-Wichatitsky M, Chardonnet P, de Garine I. 2005a. Management of introduced game species in New Caledonia: reconciling biodiversity conservation and resource use. Game and Wildlife Science **21**:697–706.

De Garine-Wichatitsky M, Soubeyran Y, Maillard D, Duncan P. 2005b. The diets of introduced rusa deer (*Cervus timorensis russa*) in a native sclerophyll forest and a native rainforest of New Caledonia. New Zealand Journal of Zoology **32**:117–126.

Delorme Q, Mille C, Jourdan H. 2016. A review of the genus *Kanakia* Distant, 1892 (Insecta: Hemiptera, Cicadoidea, Cicadidae) from New Caledonia. Zootaxa **4092**:301–338.

Duffy DC, Capece P. 2012. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 7. The domestic cat (*Felis catus*). Pacific Science **66**:173–212.

Eason CT, Wickstrom M, Henderson R, Milne L, Arthur D. 2000. Non-target and secondary poisoning risks associated with cholecalciferol. Pages 299–304 Proceedings of the New Zealand Plant Protection Conference. Available from http://ww.nzpps.org/journal/53/nzpp_532990.pdf (accessed January 28, 2013).

Fairweather AAC, Fisher P. 2011. Cholecalciferol, a review of current knowledge. DOC & Landcare Research, NZ.

Galindo-Gonzalez J, Guevara S, Sosa VJ. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology **14**:1693–1703.

Gargominy O, Bouchet P, Pascal M, Jaffré T, Tourneur J-C. 1996. Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. Revue d'Ecologie-La Terre et La Vie **51**:375–402.

Gérard A, Jourdan H, Cugnière C, Millon A, Vidal E. 2014. Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two endemic island reptiles. Naturwissenschaften **101**:921–927.

Grandcolas P, Murienne J, Robillard T, Desutter-Grandcolas L, Jourdan H, Guilbert E, Deharveng L. 2008. New Caledonia: a very old Darwinian island? Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **363**:3309–3317.

Gula R, Theuerkauf J, Rouys S, Legault A. 2010. An audio/video surveillance system for wildlife. European Journal of Wildlife Research **56**:803–807.

Harris DB, Gregory SD, Bull LS, Courchamp F. 2011. Island prioritization for invasive rodent eradications with an emphasis on reinvasion risk. Biological Invasions **14**:1251–1263.

Ibanez T. 2012. Dynamiques des forêts denses humides et des savanes en réponse aux incendies en Nouvelle-Calédonie. Thèse en Ecologie, Environnement. Université Aix-Marseille.

Igual JM, Forero MG, Gomez T, Orueta JF, Oro D. 2006. Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. Animal Conservation **9**:59–65.

IUCN. 2016. Available from http://www.iucn.org/fr/propos/travail/programmes/aires_protegees/categories_wcpa_french/ (accessed May 18, 2016).

Jaffré T, Morat P, Veillon J-M, MacKee HS. 1987. Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire: la végétation et la flore des roches ultrabasiques. Adansonia **4**:365–391.

Jaffré T, Bouchet P, Veillon J-M. 1998. Threatened plants of New Caledonia: is the system of protected areas adequate? Biodiversity and Conservation **7**:109–135.

Jaffré T, Rigault F, Dagostini G, Tinel-Fambart J, Wulff A, Munzinger J. 2009. Input of the different vegetation units to the richness and endemicity of the New Caledonian flora. Flora **162**:54–9.

Jaffré T, Munzinger J, Lowry PP. 2010. Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. Biodiversity and Conservation **19**:1485–1502.

Jaffré T, Rigault F, Munzinger J. 2012. La végétation. Pages 77–80Atlas de la Nouvelle-Calédonie. IRD - congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille-Nouméa.

Kier G, Kreft H, Lee TM, Jetz W, Ibisch PL, Nowicki C, Mutke J, Barthlott W. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. Proceedings of the National Academy of Sciences **106**:9322–9327.

Lee DE, Lee WG, Mortimer N. 2001. Where and why have all the flowers gone? Depletion and turnover in the New Zealand Cenozoic angiosperm flora in relation to palaeogeography and climate. Australian Journal of Botany **49**:341–356.

Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2004. 100 of the World's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database.

Luque GM, Bellard C, Bertelsmeier C, Bonnaud E, Genovesi P, Simberloff D, Courchamp F. 2014. The 100th of the world's worst invasive alien species. Biological Invasions **16**:981–985.

Maitrepierre L. 2012. Les types de temps et les cyclones, les éléments du climat. Pages 53–60 Atlas de la Nouvelle-Calédonie. IRD - congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille-Nouméa.

Matisoo-Smith E. 1994. The human colonisation of Polynesia. A novel approach: genetic analyses of the Polynesian rat (*Rattus exulans*). The Journal of the Polynesian Society **103**:75–87.

Matisoo-Smith E, Robins JH. 2004. Origins and dispersals of Pacific peoples: evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **101**:9167–9172.

Mickelburgh S, Hutson AM, Racey PA. 1992. Old World fruit bats: An action plan for their conservation. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, Gland, Switzerland.

Morat P et al. 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia **34**:179–221.

Murienne J, Grandcolas P, Piulachs MD, Bellés X, D'Haese C, Legendre F, Pellens R, Guilbert E. 2005. Evolution on a shaky piece of Gondwana: is local endemism recent in New Caledonia? Cladistics **21**:2–7.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature **403**:853–858.

Nakamoto A, Kinjo K, Izawa M. 2009. The role of Orii's flying-fox (*Pteropus dasymallus inopinatus*) as a pollinator and a seed disperser on Okinawa-jima Island, the Ryukyu Archipelago, Japan. Ecological Research **24**:405–414.

Nattier R, Grandcolas P, Pellens R, Jourdan H, Couloux A, Poulain S, Robillard T. 2013. Climate and soil type together explain the distribution of microendemic species in a biodiversity hotspot. PLoS ONE **8**:e80811.

Neall VE, Trewick SA. 2008. The age and origin of the Pacific islands: a geological overview. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **363**:3293–3308.

Nicholson AJ, Warner DW. 1953. The rodents of New Caledonia. Journal of Mammalogy **34**:168-179.

Pascal M, Barré N, de Garine-Wichatitsky M, Lorvelec O, Frétey T, Brescia F, Jourdan H. 2006. Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés: invasions, disparitions. Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien: un risque environnemental et économique majeur. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions Paris, France, cédérom: pages116–162.

Pascal M, De Forges BR, Le Guyader H, Simberloff D. 2008. Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. Conservation Biology **22**:498–499.

Pelletier 2007. 2007. Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. Pages 19–32 in C. E. Payri and B. Richer de Forges, editors. Compendium of marine species of New Caledonia. IRD, seconde édition. Nouméa, New Caledonia.

Perez J, Brescia F, Becam J, Mauron C, Goarant C. 2011. Rodent abundance dynamics and leptospirosis carriage in an area of hyper-endemicity in New-Caledonia. PLoS Neglected Tropical Diseases **5**:e1361.

Pillon Y, Munzinger J, Amir H, Lebrun M. 2010. Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia: Species sorting in the flora of New Caledonia. Journal of Ecology **98**:1108–1116.

Poncet V, Munoz F, Munzinger J, Pillon Y, Gomez C, Couderc M, Tranchant-Dubreuil C, Hamon S, de Kochko A. 2013. Phylogeography and niche modelling of the relict plant *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) reveal multiple Pleistocene refugia in New Caledonia. Molecular Ecology **22**:6163–6178.

Robinet O, Salas M. 1995. Absence of Ship rat *Rattus rattus*, and Norway rat *Rattus norvegicus*, on Ouvea (Loyalty Islands, New Caledonia): consequences for conservation. Pacific Conservation Biology **2**:390–397.

Robinet O, Craig JL, Chardonnet L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. Biological Conservation **86**:223–232.

Rouys S, Theuerkauf J. 2003. Factors determining the distribution of introduced mammals in nature reserves of the southern province, New Caledonia. Wildlife Research **30**:187–191.

Rouys S. 2008. Ecologie des rats et leur impact sur le cagou et la perruche à front rouge en forêt humide et dans le maquis de Nouvelle-Calédonie. Thèse de Doctorat. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa.

Ruscoe WA, Sweetapple PJ, Perry M, Duncan RP. 2013. Effects of spatially extensive control of invasive rats on abundance of native invertebrates in mainland New Zealand forests. Conservation Biology **27**:74–82.

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW. 2014. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pacific Science **68**:145–184.

Soltis DE, Soltis PS. 2004. Amborella not a "basal angiosperm"? Not so fast. American Journal of Botany **91**:997–1001.

Theuerkauf J, Tron FM, Franquet R. 2013. Evaluation de la répartition des mammifères exotiques envahissants et leur impact potentiel dans le massif du Panié et les Roches de la Ouaième, Nouvelle-Calédonie. Pages 131–145. Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle-Calédonie. Conservation International. Arlington, VA, USA.

Thibault M, Brescia F, Jourdan H, Vidal E. in revision. Invasive rodents as an underlooked threat for skink conservation in a tropical island hotspot of biodiversity. New Zealand Journal of Ecology.

Tron FM, Franquet R, Larsen TH, Cassan JJ. 2013. Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle-Calédonie. Conservation International. Arlington, VA, USA.

Wulff AS, Hollingsworth PM, Ahrends A, Jaffré T, Veillon J-M, L'Huillier L, Fogliani B. 2013. Conservation priorities in a biodiversity hotspot: analysis of narrow endemic plant species in New Caledonia. PLoS ONE **8**:e73371.

Chapitre III.

Synthèse et analyse des projets de contrôle de rats invasifs conduits sur les îles de la Planète.

Priorités de recherche et d'actions pour le futur.

Duron Q., Shiels A.B., and Vidal E. [**accepted for Conservation Biology**]. A Review of Invasive Rat Control on Islands and Priorities for Future Actions

Abstract

Invasive rats (*Rattus* spp.) are one of the world's most successful animal groups that cause native species extinctions and ecosystem change, particularly on islands. On large islands, rat eradication is often impossible and population control, which is defined as the local limitation of rat abundance, is now "routinely" performed on many of the world's islands as an alternative restoration tool. However, a synthesis including the various motivations, techniques, costs, and success levels from such rat control projects is lacking. We reviewed literature, searched relevant websites, and conducted a survey via a questionnaire to synthesize the available information on rat control projects in island natural areas worldwide to help improve rat management and native species conservation. A total of 136 projects were identified in approximately the last 40 years, and most were located in Australasia (46%) and the tropical Pacific (25%), in forest ecosystems (65%) and coastal strands (22%). Most of the projects targeted *R. rattus* and most (82%) were aimed at protecting birds and endangered ecosystems. Poisoning (35%) or combining trapping and poisoning (42%) were the most common methods reported to control rats. Poisoning allows for treating larger areas and generally results in longer lasting projects than trapping. Second generation anticoagulants (mainly brodifacoum and bromadiolone) have been the poison type most used. Annual costs for rat control projects averaged US$39,766, or US$843 per hectare. Project duration averaged 7.7 years. For 58% of the projects, rat population reduction was reported and 51% showed positive effects on biodiversity. Rat control projects were concentrated in few countries, revealing the need to enlarge their distribution worldwide especially in some biodiversity hotspots. Continued improvement in control methods is needed, as well as regular monitoring to assess effectiveness of short- and long-term rat control efforts and whole-ecosystem evaluations.

Keywords: rodent pest control, *Rattus rattus*, *Rattus exulans*, *Rattus norvegicus*, island conservation, poison, traps

Résumé

Les rats introduits (*Rattus* spp.) font partie des espèces qui causent le plus d'extinctions d'espèces natives et de changements au sein des écosystèmes insulaires. Sur les grandes îles, l'éradication des rats est souvent impossible et le contrôle de leurs populations, c'est-à-dire la limitation locale de leur abondance, est maintenant couramment utilisé dans de nombreuses îles du monde comme un outil alternatif pour la restauration des écosystèmes insulaires. Cependant, une synthèse incluant les différentes motivations, techniques, coûts et niveaux de succès des opérations n'existe pas actuellement. A partir d'articles scientifiques et de littérature grise, de sites internet et de la réalisation d'un questionnaire, nous avons synthétisé les informations disponibles sur les projets de contrôle de rats dans les milieux naturels des îles du monde afin d'aider à l'amélioration de la gestion des rats et de la conservation des espèces natives. Au total, 136 projets s'étalant sur les 40 dernières années ont été identifiés. La plupart de ces projets sont localisés en Australasie (46%) ou dans le Pacifique tropical (25%), dans des écosystèmes forestiers (65%) ou littoraux (22%). La plupart des projets ciblaient *R. rattus* et la plupart (82%) avaient pour but de protéger les oiseaux ou des écosystèmes menacés. L'utilisation de poisons (35%) ou l'utilisation conjointe de pièges et de poisons (42%) correspondent aux méthodes les plus communes pour contrôler les rats. L'empoisonnement permet de traiter de plus larges superficies et ce, sur des périodes plus longues que le piégeage. Les anticoagulants de seconde génération (principalement brodifacoum et bromadiolone) sont les types de poison les plus utilisés. La médiane des coûts annuels des projets de contrôle est de 17262 dollars US et de 227 dollars US par hectare traité. La durée médiane d'un projet est de 4 ans. Pour 58% des projets, une réduction effective des populations de rats a été rapportée et 51% des projets ont induit des effets positifs sur la biodiversité. Les projets de contrôle de rats sont pour l'heure concentrés dans un nombre restreint de pays soulignant la nécessité d'élargir la distribution des projets dans le monde et plus particulièrement au niveau des hotspots. Une amélioration constante des méthodes de contrôle ainsi qu'un suivi régulier pour évaluer l'efficacité des opérations de contrôle sur le long terme et sur l'écosystème dans son ensemble sont nécessaires.

Mots-clefs: contrôle des rongeurs, *Rattus rattus*, *Rattus exulans*, *Rattus norvegicus*, conservation des écosystèmes insulaires, empoisonnement, piégeage.

Introduction

Rats have been introduced by humans to more than 80% of the planet's island groups (Atkinson 1985; Harris 2009) and are now one of the major group of invasive species that cause native species extinctions and ecosystem change (Towns et al. 2006). *Rattus rattus* (Black rat, Ship rat), *R. norvegicus* (Norway rat, Brown rat), and *R. exulans* (Pacific rat, Polynesian rat, kiore) are the most damaging rat species, particularly for insular ecosystems (Towns et al. 2006; Harris 2009). In a recent review of global impacts of rodent pests, *R. rattus* was ranked as the main rodent pest species, *R. norvegicus* was second, and *R. exulans* was fourth (Capizzi et al. 2014). These three omnivorous rats are opportunistic foragers and are known to prey upon and affect a broad range of plants (Meyer & Butaud 2008; Pender et al. 2013; Shiels et al. 2014), birds (VanderWerf 2001; Jones et al. 2008), reptiles (Towns 1996), invertebrates (St Clair 2011; Ruscoe et al. 2012), as well as overall ecosystem functioning (Fukami et al. 2006; Towns et al. 2009).

In order to slow biodiversity loss on islands, management strategies that reduce the negative impacts of invasive species are needed, and the type of strategies implemented are often dependent upon the time elapsed since introduction. Preventing new introductions or the prompt removal of newly introduced species is preferred and most economically efficient (Simberloff et al. 2013). However, rats have already invaded and established in a wide array of continents and islands, sometimes thousands of years ago (Ruffino et al. 2009; Capizzi et al. 2014). As a result, conservation biologists are now challenged with protecting or restoring native communities and ecosystems (Howald et al. 2007; Keitt et al. 2015). Eradication of invasive rat populations is one of the most effective conservation tools on small or medium-sized islands (Howald et al. 2007). To date, 447 successful rat eradications on 416 islands have been reported (DIISE Partners 2016) and most have led to promising native biodiversity conservation results (Veitch & Clout 2002; Towns et al. 2013). Many factors have been reported to influence whether an island-wide rat eradication is possible or successful, including: presence of human residents and their cooperation through project duration, island size, and rat removal methodology (Howald et al. 2007; Keitt et al. 2015)

Where rat eradication from islands is not possible, rat population control is largely used as an alternative restoration tool (Bomford & O'Brien 1995; Armstrong et al. 2014). In this

context, rat control is best defined as the local limitation of rat abundance. Unlike eradication projects, for which best practices for successful operations are well studied (Howald et al. 2007; Keitt et al. 2015), rat control projects in island natural areas (defined as non-crop lands with minimal human disturbance) have been less well-recognized and the effects of rat control on rat population and biodiversity remain poorly studied (Clayton & Cowan 2010; Ruscoe et al. 2012). Despite invasive rat control now "routinely" performed on many of the world's islands, there is no collation of the various motivations, techniques, and success levels from such worldwide rat control projects. The goal of this review is to contribute towards filling this knowledge gap through analysis of a large sample of rat control projects occurring in island natural areas worldwide. The focal question that motivated our review was: How can rat control efficiency be improved to benefit native biodiversity conservation? To answer this question, we must determine i) the distribution and duration of rat control projects, ii) the rat species most targeted, iii) motivations for rat control, iv) methods used for rat control (e.g. poisoning, trapping, spatial and temporal extent), v) non-target species risks and mitigations, vi) project success rates and measures to evaluate success, and vii) the economic costs of rat control techniques. This analysis of completed and on-going invasive rat control projects will help scientists and stakeholders to prioritize research and management actions to benefit native species and ecosystems when rat eradication may not be an option.

III.1. Methods

We obtained rat control information for our review from: 1) published literature, 2) a questionnaire, and 3) relevant websites. We compiled data from published peer-reviewed and gray literature by searching Web of Science (1980-2015) and Google Scholar by combining the following words in the title or the abstract of the paper: *island*, *rodent/rat*, *control/management/removal/poisoning/trapping*. We excluded literature with the words *eradication* and *crops*. Relevant papers published in conference proceedings such as the Vertebrate Pest Conference (from 1992 to 2014) and the International Conferences of Eradication of Island Invasives (2002, 2011) were also included. A questionnaire that targeted people involved in rat control projects, and offered in English and French, was distributed through weblists like Aliens-L, Pacific Invasive Initiative, Islands-L, and from our personal networks (**Annexe 2**) A description of the study, including study objectives and disclosure that information from the questionnaire would be used in a review paper, accompanied the questionnaire so that each respondent was informed of these details prior to completing the questionnaire (**Annexe 2**). We also browsed the web to glean information and documentation from rat control and management websites.

We reviewed the documents and questionnaires with the aim to synthesize the information on rat control projects. One project corresponded to one management operation in a clearly defined area. Sometimes more than one paper or questionnaire covered the same project; consequently, we compiled all the data collected for a unique project in order to have a single entry in the dataset per project. A Mann-Kendall test was used to assess if the number of rat control projects increased significantly across years. We used Wilcoxon tests to assess if the size of the treated area and the duration of the projects were different according to the method of control. Kaplan Meier survival curves of rat control projects were also drawn and their estimators were compared between control methods with Cox proportional hazards regression models and Breslow X^2 to test for significance. Then, a linear model was used to explore relationships between the cost of control (per year and per hectare) and the size of the treated area and the method of control; continuous variables were ln+1 transformed to meet normality assumptions. All statistical analyses were implemented with R version 2.15.3.

III.2. Results

Up to October 2015, data on 136 different projects were collected from 63 papers, 50 responses to the questionnaire, and from visits to the website "Sanctuaries of New-Zealand" and other web pages covering rat control projects on islands (**Annexe 3**). Almost all of the percentages presented below were calculated based upon these 136 projects; when this was not the case, the *n* was specified.

III.2.1. Distribution of rat control

Most rat control projects (46%) were located in Australasia, mainly in New Zealand (40%), which is by far the leader in rat control programs (**Figure III-1a**), and 25% were located in the tropical Pacific, most of which were islands belonging to USA, principally Hawaii (14%). Remaining projects were scattered in other parts of the world like the Caribbean Sea (9%), Indian Ocean (7%), North Atlantic (5%), and Mediterranean Sea (5%). Twenty-one countries (65 islands) had rat control projects. Three countries contained 72% of the projects, including North Island (n = 41) and South Island (n = 8) in New Zealand; O'ahu (n = 10), Kaua'i (n = 3), Big Island (n = 3), and Maui (n = 3) in the Hawaiian Islands (USA); and Grande Terre (n = 3) in New Caledonia. Nearly half of the projects (49%) were conducted in tropical or subtropical zones and the other half in temperate zones (51%; including the Mediterranean and sub-Antarctic). Most projects were conducted in forest ecosystems (65%) or coastal strands (22%, **Figure III-1b**).

The number of rat control projects in island natural areas increased slightly over time (Mann Kendall test: tau = 0.815, p = 0.008) (**Figure III-2**). The earliest rat control project that we recorded was initiated in 1951 on Nonsuch Island (5.7 ha), Bermuda, to protect Bermuda Petrel around their nesting site (Carlile et al. 2003). However, after technological advances in eradication products and methods, several rat control operations on small islands shifted towards eradication projects (Pascal et al. 2008).

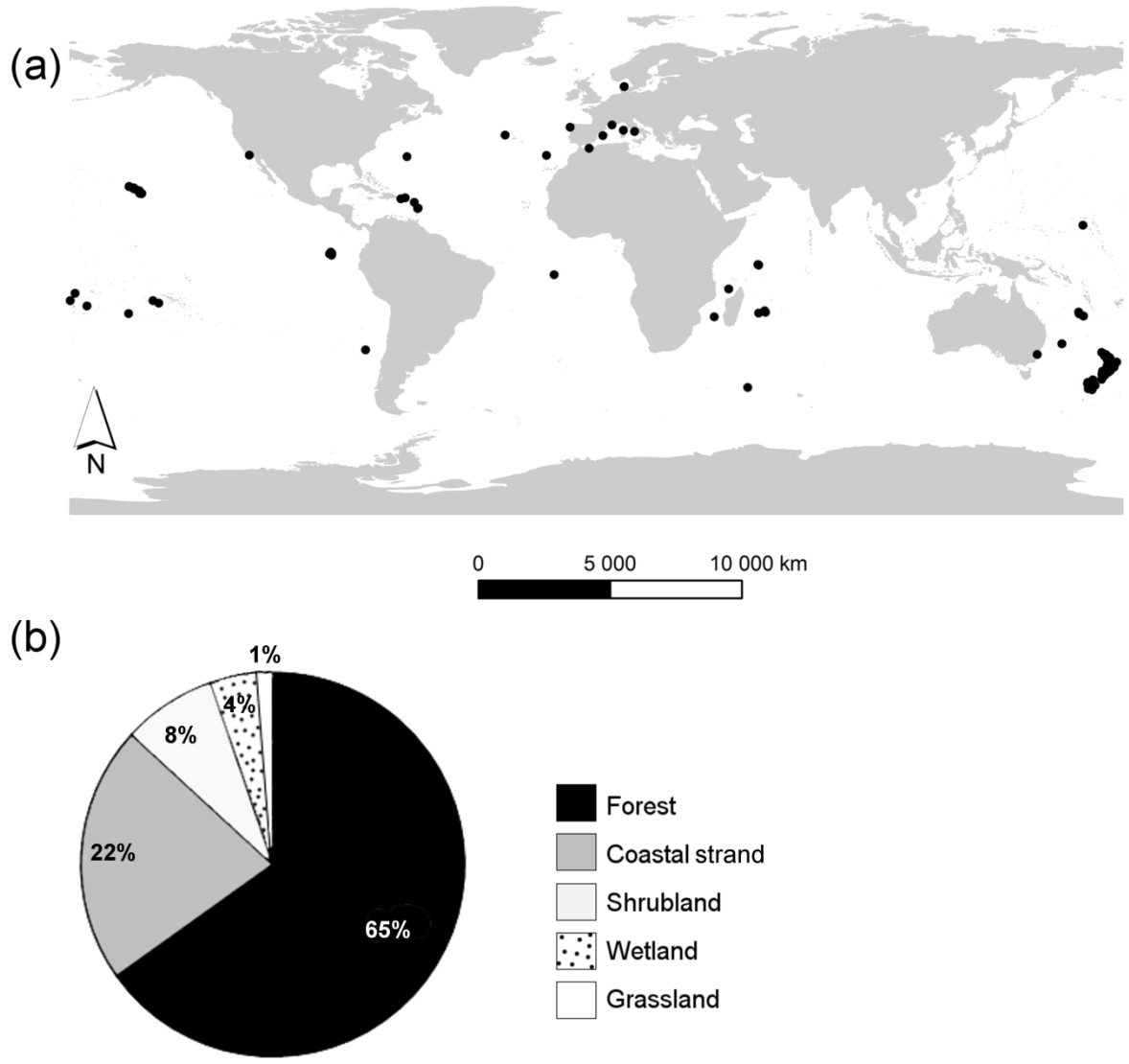


Figure III-1: a) Worldwide distribution of rat control projects in island natural areas, and b) Ecosystems targeted for rat control.

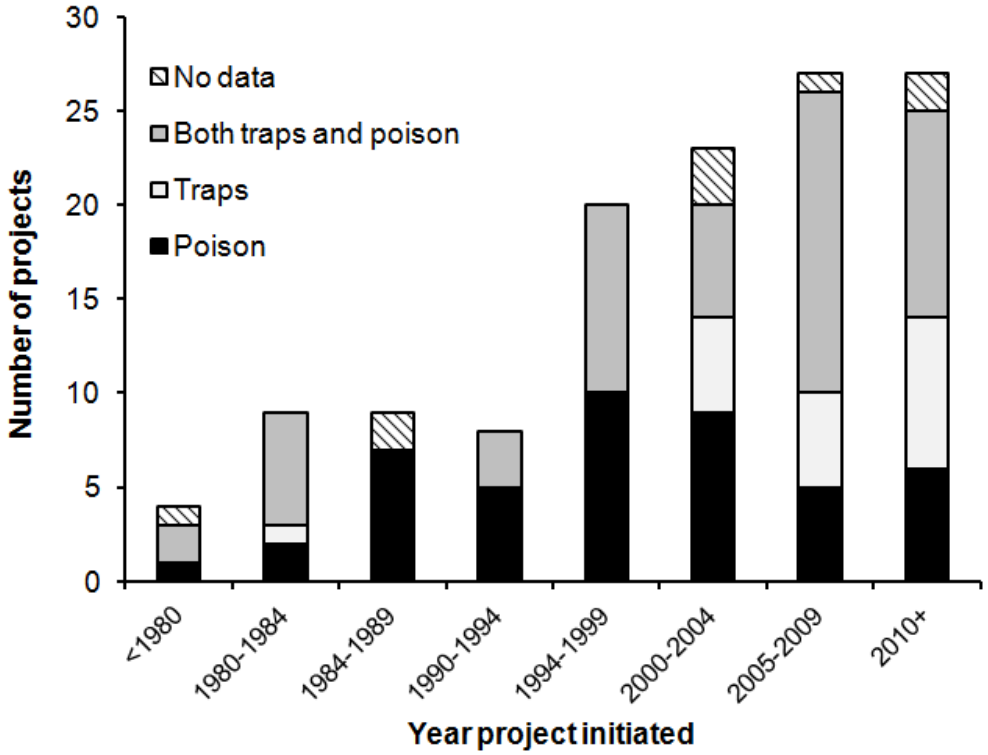


Figure III-2 : Number of rat control projects for each of the methods used (poisoning, trapping, combining both poisoning and trapping) in island natural areas worldwide.

III.2.2. Rat species targeted

Rattus rattus, *R. exulans* and *R. norvegicus* were the three invasive rat species targeted for control. Eighty-one percent of the projects targeted at least *R. rattus*, 20% at least *R. exulans*, and 21% at least *R. norvegicus*. However, whereas 51% of the projects targeted only *R. rattus*, few control projects included *R. exulans* alone (<1%) or *R. norvegicus* alone (1.5%), but 30% aimed to control two or three sympatric species simultaneously. The high frequency of rat control for *R. rattus* is not surprising as it is well known as the main rodent pest species in the world (Capizzi et al. 2014), and especially so in island forests (Shiels et al. 2014). On 106 projects with information, 55% revealed that other invasive species were simultaneously controlled with rats. Thirty-five of these projects were in New Zealand where possums (*Trichosurus vulpecula*), stoats (*Mustela herminea*), weasels (*Mustela nivalis*), ferrets (*Mustela furo*) and feral cats (*Felis catus*) were controlled concurrently with rats. Additional species that

were controlled with rats included invasive plants (e.g. *Pennisetum setaceum*), hedgehogs (*Erinaceus europaeus*), mongooses (*Herpestes auropunctatus*), pigs (*Sus scrofa*), goats (*Capra hircus*), birds (*Pycnonotus cafer*, *Acridotheres tristis*), land crabs (e.g. *Gecarcinus* spp.), and hermit crabs (e.g. *Coenobita clypeatus*).

III.2.3. Motivations to perform rat control

The reasons for launching a rat control project were sought in our questionnaire (n = 50), but motivations were often unclear or unspecified in the literature. For many projects (36%), the impact of the rat population on natural resources was not known or assessed before rat control began in the control area. However, people decided to control rats based on the negative impacts on natural resources in other similar areas. Only 38% of the projects included a research phase before rat control was implemented. For the remaining projects, 26% did not specify if a research phase was present.

Most of the projects (82%) were aimed at specifically mitigating risks to species and endangered ecosystems, especially birds (71%, **Figure III-3a**); within these (n = 96), most sought to protect landbirds (56%) and seabirds (34%, **Figure III-3b**). Nearly 49% of the projects had been set up solely for bird conservation. For landbirds, some projects only included rat control around trees that contained nesting birds; whereas others controlled rats in a larger area for the protection of other native species beyond landbirds. For seabirds, control efforts were particularly focused on colonies during the breeding period. Fewer projects (10%) included reptile protection, and only one specifically protected the endangered giant tortoise (*Chelonoidis nigra duncanensis*) of Pinzon Island, Galapagos. Invertebrate conservation was the aim of 11% of the projects. However, only 2% were initiated solely for the purpose of invertebrate conservation, and these three projects specifically aimed to protect endangered snails in Hawaii, New Zealand, and New Caledonia (**Figure III-3c**). Plant protection was included in 20% of the projects, yet only 2% were developed specifically to save plant species. For instance, rat control (26 ha) allowed conservation of an endangered Hawaiian lobelia tree, *Cyanea superba*, which is eaten by rats (Pender et al. 2013). Additional projects reduced rat consumption of *Apetahia raiatensis, Pouteria grayana,* and *Kadua raiateensis* in Raiatea, French Polynesia (F. Jacq, personal communication). Among the 97 projects set up to protect species and ecosystems, only 21% were initiated to protect ecosystems as a whole, and most

were in forests. Nearly 13% of the control projects were conceived with species reintroduction plans (**Figure III-3a**), which were mostly for birds. For example, North Island Robin (*Petroica australis longipes*) was successfully reintroduced where rats were managed in 5,500 ha of Puketi forest, New Zealand (D. John and I. Wilson, personal communication). Scientific purpose can also be the motivation to conduct a rat control operation and 25% of the projects were considered as scientific experiments (**Figure III-3a**), with 10% planned specifically to answer acute scientific questions.

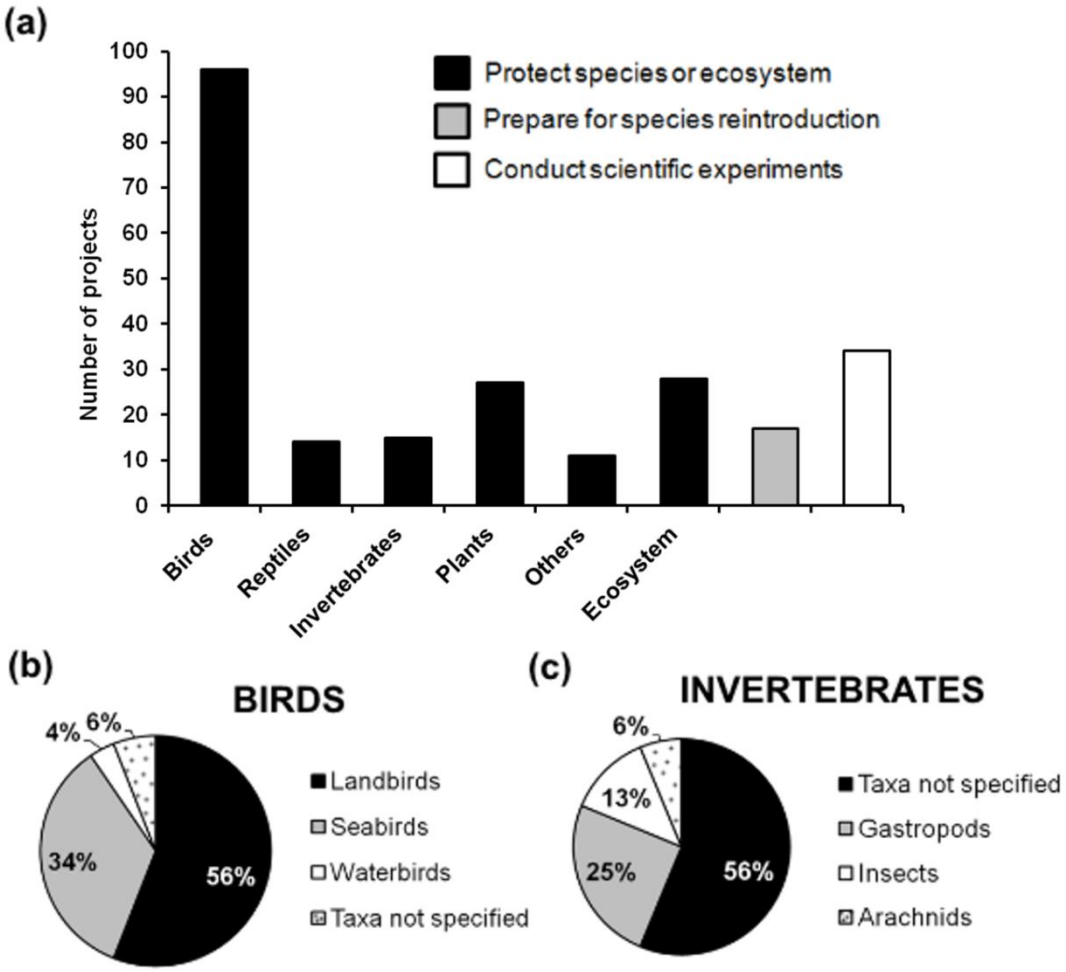


Figure III-3 : Motivations for launching rat control projects. a) Number of projects separated by species protection and other motivations for rat control projects. b) Bird groups targeted for protection by rat control. c) Invertebrate groups targeted for protection by rat control.

III.2.4. Rat control characteristics

III.2.4.a. Main control methods

Applying poison (35%), or combining trapping and poisoning (42%), were the most common methods reported to control rats in island natural areas (**Figure III-2**). Few projects (15%) were only based on trapping. There were no other rat control methods (e.g. fertility control) beyond trapping and poison mentioned from the literature reviewed, websites, or respondents to the questionnaire. Among projects based on trapping (*n* = 77), 35% used snap traps including Victor (11%), Ka Mate (6%), and Doc 200® (4%); 25% used live traps, and 7% used recently developed automatic self-resetting Goodnature®A24 rat traps. A total of 104 projects used poison. We classified poisons into four groups, following Howald et al. (2007): second generation anticoagulants (i.e. brodifacoum, bromadiolone, flocoumafen, and difenacoum), first generation anticoagulants (i.e. diphacinone, pindone, coumatetralyl, warfarin, and chlorophacinone), acute toxins (1080 (sodium monofluoroacetate) and pindone), and cholecalciferol. Anticoagulants were classified as first or second generation according to their potency and when they were developed (Eason et al. 2002). Second generation anticoagulants (mainly brodifacoum and bromadiolone) have been the poison type mostly used to control rats (51%) followed by first generation anticoagulants (30%) (mainly diphacinone and pindone) and acute toxins (15%; mainly 1080).

From the questionnaires (*n* = 50), 76% of the projects assessed whether a non-target species was at risk. Among these 38 projects, 76% showed that non-target species (e.g. feral pigs, bats, birds, snails, crabs) were actually at risk and 58% identified that non-target species were native. For trapping (*n* = 77), only a few studies (16%) specified whether trap boxes were used to reduce incidental capture of non-target species; trap boxes were used in only 6% of the cases, and were not used in 9%. In 5% of the projects, traps were placed in trees to limit access by non-target species. Concerning the delivery of the rodenticide (*n* = 104), bait stations were used in 82% of cases. Hand sowing was used in only 6% of the projects, and poison bait was applied directly into seabird burrows in just one project. Aerial broadcasting bait to control rats was used in 11% of the projects, all of which were conducted in New Zealand.

III.2.4.b. Size of the rat control area

The size of the area treated for rat control ranged from 0.03 ha to 80,000 ha, and the mean surface area treated by trapping (49.0 ha (SD 60.4), min = 0.5 ha, max = 210 ha, $n = 17$) was significantly smaller (Wilcoxon test: W = 481.5, $p < 0.001$) than areas treated by poisoning (4269.4 ha (SD 14171.5), min = 1 ha, max = 80,000 ha, $n = 32$). The largest area where rats were controlled was in Hauhungaroa Range (North Island, New Zealand) in August 2000 by an aerial broadcast of 1080 bait on 80,000 ha (P. Sweetapple, personal communication). When trapping was the only method used, the largest area treated was about 210 ha of Halfmoon Bay on Stewart Island, New Zealand (K. Bunce, personal communication).

III.2.4.c. Duration of rat control

Project duration averaged 7.7 years (SD 8.7), but projects varied widely from one day in Silver Peak, New Zealand, to 55 years in Lord Howe Island. The one day operation was a single application of 1080 applied aerially as part of a scientific experiment in 2011 (Schadewinkel et al. 2014). The 55 year R. rattus suppression at Lord Howe Island was to protect an endemic palm species (Howea forsteriana, Auld et al. 2010). Project duration depended on the type of control method used (Breslow $X^2 = 7.0$, $p = 0.031$, df = 2, $n = 109$) and on the motivation for control (Breslow $X^2 = 40.2$, $p < 0.001$, df = 4, $n = 112$), but did not depend on the size of control area (Breslow $X^2 = 3.23$, $p = 0.072$, df = 1, $n = 88$). While suppressing rats with poison was more frequent than trapping, the duration of control projects were significantly longer for poisoning than for trapping alone (Wilcoxon test: W = 592.5, $p = 0.003$, **Figure III-4**). Moreover, combining trapping with poisoning did not result in longer lasting projects (W = 1105, $p = 0.669$). Project duration was longer for projects aimed specifically at mitigating risks for endangered ecosystems and birds (Wilcoxon test: W = 1693, $p = 0.001$).

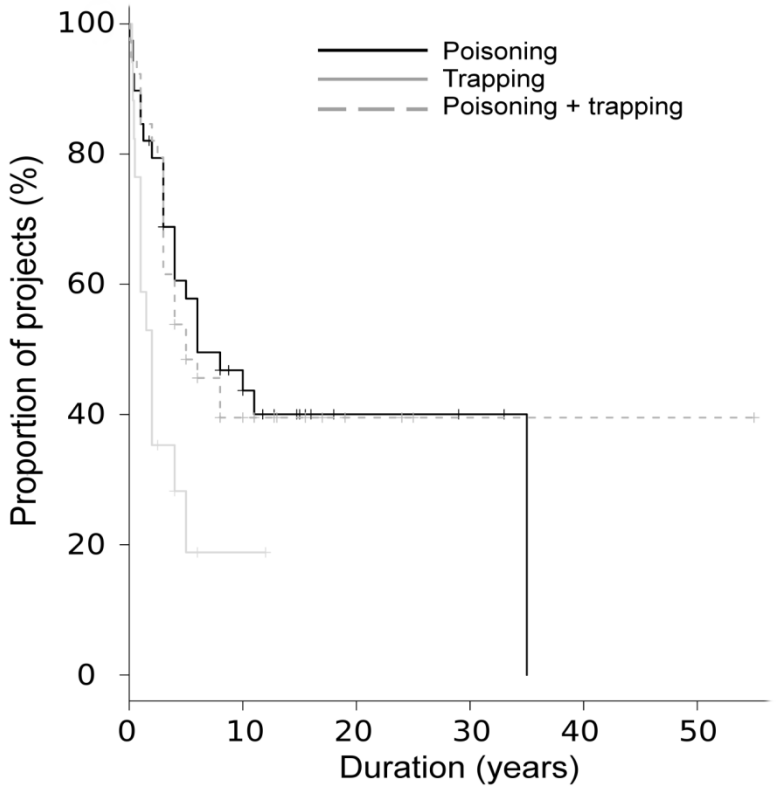


Figure III-4 : Duration of rat control projects using trapping, poisoning, and combining both trapping and poisoning. Individual projects are represented by a vertical mark. The total number of projects (all control methods combined) was 109.

III.2.5. Rat control evaluation

III.2.5.a. Rat population and biodiversity monitoring

Rat monitoring and biodiversity monitoring were respectively incorporated in 62% and 58% of the projects. Of the 84 projects incorporating rat monitoring, at least 45% included rat trapping, 36% tracking tunnels, 12% capture-mark-recapture, 8% chewing blocks, 6% bait consumption estimates, and 5% were based on other indirect methods including monitoring of seeds for rat predation, and camera observations of artificial nest predation. The types of native biodiversity monitoring (n = 70) that took place during rat control were mainly for birds (68%), followed by invertebrates (10%), plants (8%), reptiles (1%), and bats (1%). Bird

monitoring (n = 54) was mostly based on nesting or breeding success (48%) and on bird counts (20%). Plant monitoring included fruit and seed consumption experiments, or monitoring seedlings.

III.2.5.b. Rat control success

Contrary to rodent eradication, during a rat control operation there is no obvious endpoint where all rats are eliminated. Therefore, success is not easily defined and projects require constant rat control efforts. For 58% of the projects, rat population reduction was reported and, for 51%, positive effects on biodiversity were observed; however, 29% of the projects did not provide information about whether or not rat populations were reduced and 46% did not provide information on the effects of rat control on biodiversity. From the questionnaire (n = 50), six operations were not considered as successful by respondents because of "important collateral damages" (e.g. creating trails for rat control efforts), "inadequate planning", "operation not cost-effective", or because they "became aware that rats were not the principal threat". In addition to rat control, 49% (n = 106) of the projects mentioned that there was simultaneous control of other invasive mammals, but there was no report of any confounding influences from controlling other invasive mammals on the likelihood of successful rat control.

III.2.6. Rat control costs

We received economic costs for 26 of the 50 questionnaires (52%). The cost of control per year varied widely according to the scale of the project (US$500 - US$226,989) with a mean of US$39,766 (SD 56,494). The cost per treated hectare also fluctuated and averaged US$843 (SD 2,086) per hectare. The larger the control area, the more cost-efficient the control operation ($p < 0.0001$, $R^2 = 0.559$) (**Figure III-5**). There were no differences in costs recorded according to the method of control ($p = 0.329$, $R^2 = 0.014$). When asked about the part of the rat control operation that was the most expensive, most people (78%) provided answers. Of the 39 responses to questions about cost, the most expensive part of the operation was personnel cost (62%), followed by materials purchased (33%), and travel (5%). The most expensive phase of the project (n = 37) was generally the fieldwork operations (84%), and more rarely evaluation and data analysis (8%), preparation for fieldwork (5%), or conception of

the project (3%). Of the 37 projects with information on the people involved, 35% identified the participation of volunteers in the fieldwork operations.

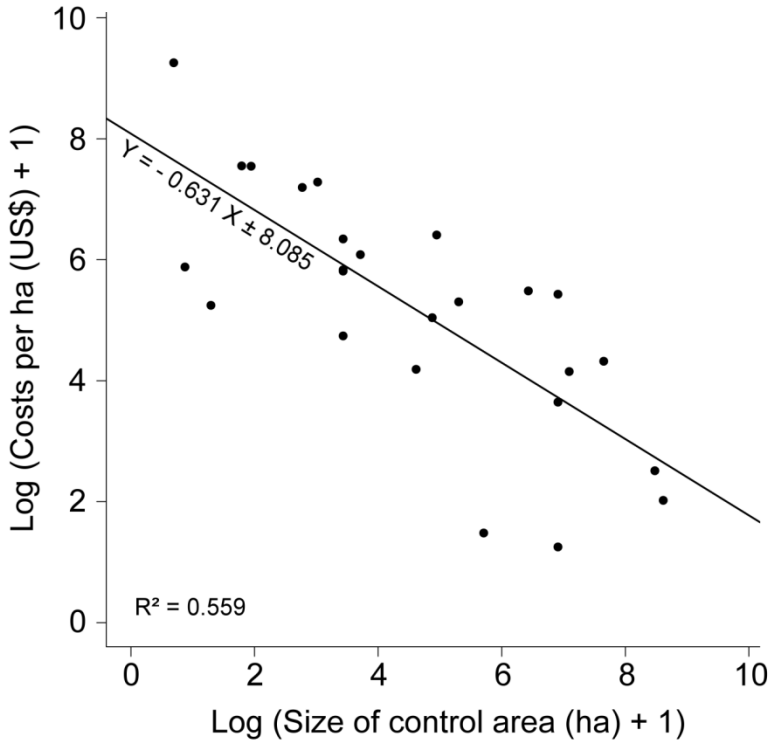


Figure III-5 : Estimated cost per ha (US$) for rat control projects according to the total size of control area (ha).

III.3. Discussion

III.3.1. Biodiversity and hotspot protection

Most island rat control projects are concentrated in a few countries like New Zealand, USA, or overseas territories associated with other developed countries. Nonetheless, many developing countries, often in tropical areas, belong to the 35 biodiversity hotspots described by Mittermeier et al. (2011). Considerable efforts are currently underway to understand rat impacts and manage them in tropical ecosystems (Harper & Bunbury 2015; Keitt et al. 2015). However, in the wake of limited economical capacity and often social instability, less developed countries cannot always effectively protect ecosystems (Fisher & Christopher 2007). The necessity to transfer the knowledge, expertise, and funding to developing countries will be an essential priority for the future. As highlighted by Simberloff et al. (2013), an effort must be made to provide invasive species research aimed at improving risk assessment and prioritized management. During the last decade, several people worked on prioritizing islands for eradication of a range of vertebrates (Brooke et al. 2007; Dawson et al. 2015) or rodents specifically (Harris et al. 2011). Prioritization should also be implemented for rat control operations, particularly because current technology does not allow for many islands to have rats eradicated. Benefits to species, whole ecosystems, humans, and long-term sustainability may all factor into habitat and island rat control prioritization decisions.

III.3.2. Whole ecosystem protection

Bird conservation is currently the highest motivation for the majority of rat control projects in island natural areas. Invasive rat control operations are often implemented without preliminary studies at the candidate site but are justified by an a priori understanding of rat impacts on the species of interest or similar species. However, as they are opportunistic omnivorous species, rats interact with a broad range of species and consequently with the whole ecosystem. Due to the complexity of ecological processes and interspecific interactions, rat invasions can trigger multi-trophic cascading effects (Fukami et al. 2006; Towns et al. 2009), emphasizing the need for more ecosystem-level and holistic study of rat impacts (Simberloff et al. 2013; Ruffino et al. 2015). Rat impacts are predominately negative

towards native species and ecosystems, yet the magnitude of such site-specific impacts can differ widely (Harper & Bunbury 2015) and such a level of impact must be considered before the large and often long-term commitment to rat control. Furthermore, considering the effects of invasive rats on the whole ecosystem prior to implementing a rat control program helps prevent unpleasant consequences such as mesopredator or competition release effects (Caut et al. 2009). Because of these complex interactions, the control of other invasive species (e.g. mice, mustelids, possums, cats) concurrently with rat control generally enhances restoration results (Saunders & Norton 2001; Zavaleta et al. 2001). Conflicts of interests may also be recorded when native species have developed dependence on invasive species. For instance, invasive rats were previously highlighted as crucial pollinators (Pattemore & Wilcove 2011) or seed dispersers (Shiels & Drake 2011) of native plants that have lost their native pollinator or disperser.

III.3.3. Cost-efficiency and sustainability

Rat control projects are generally not very long lasting (< 8 years) even when they show positive effects on native biodiversity. Dedication to long-term protection of species or ecosystems is necessary because rat populations reinvade the control areas. Today, a key challenge is to determine how rat control operations may be sustainable. Project duration and cost do not only depend on the size of control area, but on the methods used and the reasoning for launching a rat control project.

Operations to control rats are generally viewed as expensive because of the required field personnel, yet additional substantial costs include implementation material (e.g. bait, traps) and travel to the control area. In most cases, rat control operations are implemented over extended periods even though the islands are small enough to make rat eradications feasible (Pascal et al. 2008). With improved technology, the size of the largest rat-eradicated area continues to rise and the possibility of rat eradication must now be considered on islands previously thought to be too large or complex for eradication success. If rat eradication is not possible, an extensive plan of rat control should be developed prior to beginning rat suppression. At minimum, the rat control plan should include the expected project duration and annual cost, monitoring methodology to evaluate rat suppression and native species benefit, and a clear goal and timeline for achievement based on the monitoring results (e.g.

80% rat reduction, 50% increase in target native species in two years) that enables project evaluation and justifies continuation or modification.

Improved solutions are needed to reduce recurrent management costs of rat control. Community involvement in those conservation projects may be one solution (Lund 2014). Working with volunteers may enable the treatment of larger areas, reduce costs, and raise environmental awareness among citizens. Bryce et al. (2011) reported the success of their American mink management project in Scotland after they had involved 186 volunteers to control invasive mink and reduce their recolonization on 10570 km². In New Zealand, where conservation volunteering is frequent (Butler et al. 2014), a large control project called "Ark in the Park" was initiated in 2002 in the North Island. The success of this project has relied on the strong participation of volunteers; today more than 120 people help in managing rats by trapping and poisoning 2100 hectares of forest. This project showed positive effects on biodiversity and allowed for the reintroduction of native birds (Bellingham et al. 2009; L. Béchet, personal communication).

III.3.4. Control method improvement

Improving the cost-efficiency of control methods, and reducing non-target species risks, are two key priorities needed for future rat control projects. Our findings revealed that controlling rats across larger areas was more cost-efficient than across smaller areas. Although poisoning is often preferred over trapping as a more cost-effective way to remove rats from large areas (Russell et al. 2008), our results that combined a wide range of treatment areas have shown that there is no difference in total project costs between trapping or poisoning. Second generation anticoagulants (mainly brodifacoum) are currently the most used poisons because of their high potency. Although only a few grams must be ingested before causing a rat's death, there are multiple days from first feeding before the rat dies, and this may be considered inhumane to some groups (Hoare & Hare 2006). Additionally, there are risks to non-target native species when rat poisons are used (Hoare & Hare 2006; Pitt et al. 2015). A recent rat eradication on Palmyra Atoll showed that the use of brodifacoum bait resulted in numerous deaths of birds and fishes, and that brodifacoum residues occurred in soil, freshwater, marine-water, and in 84% of animal carcasses analyzed (Pitt et al. 2015). Similar to island-wide rat eradications, the environmental benefits of rat suppression through

the use of toxic bait should outweigh the negative effects of the bait on non-target species as well as soil and water contamination.

Broadcast of poison bait by hand or aircraft for rat control is generally uncommon, partly because the bait is readily accessible to both target and non-target species. However, in New Zealand, aerial broadcasting poison bait by helicopter is practiced to control rodents and other pests (e.g. possums) in large or relatively inaccessible areas. Even if rat bait stations are used to reduce non-target access to poison bait intake, the discrimination between rats and smaller animals, and native and non-native rats (e.g. several native *Rattus* spp. occur in Australia), may be difficult or even impossible (Courchamp et al. 2003). Moreover, the long-term use of bait stations is labor intensive and expensive. Testing for non-target bait-take prior to setting up a control project is essential, especially for hand- or aerial-bait dispersal. Unlike rat eradication projects that typically use poison bait applied 1-3 times over a total of a few weeks or months (Howald et al. 2005), rat control projects generally require a regular poison bait supply for years or indefinitely, and therefore the threats to native species from bait consumption may be much longer lasting than during rat eradications.

Unlike poison, rat traps used with trap boxes are more selective to the target species, and therefore they present lower risks to non-target species. Moreover, trapping may be preferred to poisoning by the local human population. When animals such as pigs are hunted, local people may be afraid about the risks of secondary poisoning (toxicant accumulation in animal tissues). Rat control by large-scale trapping has proven to be effective at reducing the rat population in New Zealand (King et al. 2011), and both reducing rats and protecting native species in Hawaii (Pender et al. 2013). Unfortunately, covering large areas by trapping is challenging; the largest area that we recorded for controlling rats by trapping was about 210 ha. Automatic self-resetting rat traps and toxicant applicators has already been proposed and tested (e.g. Goodnature A24 rat traps and Spitfire Connovation Ltd). Goodnature traps have the capacity to kill 24 times, and Spitfires traps can kill up to 50-100 times, before servicing the trap; however, these new devices are expensive and their effectiveness has been mixed (Franklin 2013; Campbell et al. 2015). Nonetheless, if proven effective and reliable, they could become a good investment for long-term rat control and reduce labor costs (Blackie et al. 2014; Campbell et al. 2015).

Research on alternative rat control methods is recommended to uncover more cost-effective and less dangerous ways to remove rats humanely while limiting risks to the environment and non-target species (Meerburg et al. 2008). Littin et al. (2014) proposed a decision making process to select the control technique to be used according to its efficiency and humaneness. Campbell et al. (2015) made a list of innovative technologies and tools that may improve future eradication methods and some of them may be also used for continuous rat control (e.g. "norbormide" poison, genetic engineering, and fertility control). Moreover, one concern with long-term rat control is that rats may develop behavioral or genetic resistance to control devices (Brunton et al. 1993; Pelz et al. 2005). Combining or alternating control devices may lessen the possibility of rat resistance to control mechanisms, but this field deserves more research and experimentation to improve efficacy of long-term control.

III.3.5. A need for project evaluation and adaptive management

Surprisingly, around 29-45% of the projects did not monitor the rat population or biodiversity recovery following rat control; a lack of appropriate monitoring makes the success of the project very difficult to assess by any means beyond anecdotal observations. Implementing a monitoring plan to assess the effectiveness of rat control is essential and represents one of the biggest areas of need for current and future rat control projects. Rat population reduction can be quite easily monitored by rat trapping or rat activity measures such as tracking tunnels and chewing blocks (Blackwell et al. 2002). The confirmation of a positive effect of rat control on biodiversity recovery can be based on increases in native species abundance or reproductive success. An additional challenge in determining effectiveness of some rat control projects was that other invasive mammals were concurrently being controlled so positive effects of control were not always identifiable. For the best assessment of evaluating a rat control operation, we recommend adoption of a "Before-After-Control-Impact" experimental design where monitoring occurs on treatment and non-treatment areas before and after the beginning of a control operation (Reddiex & Forsyth 2006). Although this approach may not be possible in all cases (e.g. inability to ethically abstain from rat suppression in a conservation site for sole comparison to a rat control site), it is the most definitive way to assess rat control efficacy. At minimum, a "before and after" monitoring approach is necessary, but typically this is only valid for assessing initial (short

term) efficacy of the control implementation. These types of evaluations are important to justify the initiation and continuation of rat control projects, including justification to financers (Ferraro & Pattanayak 2006) and local community members.

Rat control monitoring results should be continuously evaluated and associated methodology should be adapted to improve the cost benefit ratio of the rat control project. Evaluation will help to determine how much suppression effort is needed to reduce the rat population to a point that benefits native biodiversity. This adaptive management approach is highly favored for managing biological systems in the presence of uncertainty (Westgate et al. 2013; Williams & Brown 2014). Adaptive management is a trial and error process that requires learning constantly about control effects on rat populations and on native biodiversity. Adaptive management may include the type of control method used (e.g. type of poison and trap), the frequency of control sessions, and the grid arrangement and size. Considering the complexity and the costs of such rat control operations, monitoring the operation to decide to continue, adjust methodology, or cease the operation, seems essential.

III.3.6. Conclusions

Based on the 136 rat control operations on islands that we reviewed, we identified actions for moving forward toward improving the effectiveness of rat management and native species conservation. We highlighted some priorities like enlarging the worldwide distribution of rat control, particularly in island biodiversity hotspots, as well as targeting control efforts to protect whole ecosystems, increasing project cost-efficiency and sustainability, improving control methods, and evaluating the rat control operations for better adaptive management. Improving data accessibility from rat control projects worldwide will help transfer knowledge, expertise, and funding opportunities among projects and may further assist in determining causes of project successes and failures. We encourage researchers and stakeholders to monitor the effects of their rat control operations and to make their methods and results accessible so that rat control management can be improved in the future.

Acknowledgements

We are grateful to the many people who answered the questionnaire or provided information on rat control projects. We would also like to thank Gregg Howald and Nick Holmes from Island Conservation for providing us information on the number of eradication projects. We also thank two anonymous reviewers and the editors for useful comments and corrections which helped improve considerably this manuscript. Funding for Q.D. PhD came from the "Direction du Développement Economique et de l'Environnement" of the Northern Province of New Caledonia.

References

Armstrong DP, Gorman N, Pike R, Kreigenhofer B, Mcarthur N, Govella S, Barrett P, Richard Y. 2014. Strategic rat control for restoring populations of native species in forest fragments. Conservation Biology **28**:713–723.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Auld TD, Hutton I, Ooi MKJ, Denham AJ. 2010. Disruption of recruitment in two endemic palms on Lord Howe Island by invasive rats. Biological Invasions **12**:3351–3361.

Bellingham M, Jack S, Makan T, Sumich J, De Poorter M. 2009. Ark in the park, restoration plan. Royal Forest & Bird Protection Society, Auckland, N.Z.

Blackie HM et al. 2014. Innovative developments for long-term mammalian pest control. Pest Management Science **70**:345–351.

Blackwell GL, Potter MA, McLennan JA. 2002. Rodent density indices from tracking tunnels, snap-traps and Fenn traps: do they tell the same story? New Zealand Journal of Ecology **26**:43–52.

Bomford M, O'Brien P. 1995. Eradication or control for vertebrate pests? Wildlife society bulletin **23**:249–255.

Brooke M de L, Hilton GM, Martins TLF. 2007. Prioritizing the world's islands for vertebrate-eradication programmes. Animal Conservation **10**:380–390.

Brunton CFA, Macdonald DW, Buckle AP. 1993. Behavioural resistance towards poison baits in brown rats, *Rattus norvegicus*. Applied Animal Behaviour Science **38**:159–174.

Bryce R, Oliver MK, Davies L, Gray H, Urquhart J, Lambin X. 2011. Turning back the tide of American mink invasion at an unprecedented scale through community participation and adaptive management. Biological Conservation **144**:575–583.

Butler D, Lindsay T, Hunt J. 2014. Paradise saved: the remarkable story of New Zealand's wildlife sanctuaries and how they are stemming the tide of extinction. Random House New Zealand.

Campbell KJ et al. 2015. The next generation of rodent eradications: Innovative technologies and tools to improve species specificity and increase their feasibility on islands. Biological Conservation **185**:47–58.

Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A. 2014. Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. Mammal Review **44**:148–162.

Carlile N, Priddel D, Zino F, Natividad C, Wingate DB. 2003. A review of four successful recovery programmes for threatened sub-tropical petrels. Marine Ornithology **31**:185–192.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2009. Avoiding surprise effects on Surprise Island: alien species control in a multitrophic level perspective. Biological Invasions **11**:1689–1703.

Clayton R, Cowan P. 2010. Management of animal and plant pests in New Zealand – patterns of control and monitoring by regional agencies. Wildlife Research **37**:360–371.

Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. Biological Reviews **78**:347–383.

Dawson J, Oppel S, Cuthbert RJ, Holmes N, Bird JP, Butchart SHM, Spatz DR, Tershy B. 2015. Prioritizing islands for the eradication of invasive vertebrates in the United Kingdom overseas territories. Conservation Biology **29**:143–153.

DIISE Partners. 2016. The Database of Island Invasive Species Eradications, developed by Island Conservation, Coastal Conservation Action Laboratory UCSC, IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, University of Auckland and Landcare Research New Zealand. http://diise.islandconservation.org. Accessed 03 May 2016.

Eason CT, Murphy EC, Wright GR, Spurr EB. 2002. Assessment of risks of brodifacoum to non-target birds and mammals in New Zealand. Ecotoxicology **11**:35–48.

Ferraro PJ, Pattanayak SK. 2006. Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. PLoS Biology **4**:e105.

Fisher B, Christopher T. 2007. Poverty and biodiversity: Measuring the overlap of human poverty and the biodiversity hotspots. Ecological Economics **62**:93–101.

Franklin K. 2013. Informational report on the use of Goodnature A24 rat traps in Hawaii. Pacific Cooperative Studies Unit, Research Corp. of the University of Hawaii, Oahu Army Natural Resources Program.

Fukami T, Wardle DA, Bellingham PJ, Mulder CPH, Towns DR, Yeates GW, Bonner KI, Durrett MS, Grant-Hoffman MN, Williamson WM. 2006. Above-and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. Ecology Letters **9**:1299–1307.

Harper GA, Bunbury N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. Global Ecology and Conservation **3**:607–627.

Harris DB. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. Biological invasions **11**:1611–1630.

Harris DB, Gregory SD, Bull LS, Courchamp F. 2011. Island prioritization for invasive rodent eradications with an emphasis on reinvasion risk. Biological Invasions **14**:1251–1263.

Hoare JM, Hare KM. 2006. The impact of brodifacoum on non-target wildlife: gaps in knowledge. New Zealand Journal of Ecology **30**:157–167.

Howald G et al. 2007. Invasive rodent eradication on islands. Conservation Biology **21**:1258–1268.

Howald GR, Faulkner KR, Tershy B, Keitt B, Gellerman H, Creel EM, Grinnell M, Ortega ST, Croll DA. 2005. Eradication of black rats from Anacapa Island: biological and social considerations. Pages 299–312. Proceedings of the 6th California Islands symposium. Institute for Wildlife Studies, Arcata.

Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Howald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. Conservation Biology **22**:16–26.

Keitt B, Griffiths R, Boudjelas S, Broome K, Cranwell S, Millett J, Pitt W, Samaniego-Herrera A. 2015. Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. Biological Conservation **185**:17–26.

King CM, Foster S, Miller S. 2011. Invasive European rats in Britain and New Zealand: same species, different outcomes. Journal of Zoology **285**:172–179.

Littin K, Fisher P, Beausoleil NJ, Sharp T. 2014. Welfare aspects of vertebrate pest

control and culling: ranking control techniques for humaneness. Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics) **33**:281–289.

Lund JF. 2014. Towards a more balanced view on the potentials of locally-based monitoring. Biodiversity and Conservation **23**:237–239.

Meerburg BG, Brom FW, Kijlstra A. 2008. The ethics of rodent control. Pest Management Science **64**:1205–1211.

Meyer J-Y, Butaud J-F. 2008. The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biological Invasions **11**:1569–1585.

Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. Pages 3–22 in F. E. Zachos and J. C. Habel, editors. Biodiversity Hotspots. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

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. Endangered Species Research **4**:267–276.

Pattemore DE, Wilcove DS. 2011. Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. rspb20112036.

Pelz H-J et al. 2005. The genetic basis of resistance to anticoagulants in rodents. Genetics **170**:1839–1847.

Pender RJ, Shiels AB, Bialic-Murphy L, Mosher SM. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba subsp. superba* (Campanulaceae). Biological Invasions **15**:213–223.

Pitt WC, Berentsen AR, Shiels AB, Volker SF, Eisemann JD, Wegmann AS, Howald GR. 2015. Non-target species mortality and the measurement of brodifacoum rodenticide residues after a rat (*Rattus rattus*) eradication on Palmyra Atoll, tropical Pacific. Biological Conservation **185**:36–46.

Reddiex B, Forsyth DM. 2006. Control of pest mammals for biodiversity protection in Australia. II. Reliability of knowledge. Wildlife Research **33**:711–717.

Reddiex B, Forsyth DM, McDonald-Madden E, Einoder LD, Griffioen PA, Chick RR, Robley AJ. 2006. Control of pest mammals for biodiversity protection in Australia. I. Patterns of control and monitoring. Wildlife Research **33**:691–709.

Ruffino L, Bourgeois K, Vidal E, Duhem C, Paracuellos M, Escribano F, Sposimo P, Baccetti N, Pascal M, Oro D. 2009. Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. Biological Invasions **11**:1631–1651.

Ruffino L, Zarzoso-Lacoste D, Vidal E. 2015. Assessment of invasive rodent impacts on island avifauna: methods, limitations and the way forward. Wildlife Research **42**:185–195.

Ruscoe WA, Sweetapple PJ, Perry M, Duncan RP. 2012. Effects of spatially extensive control of invasive rats on abundance of native invertebrates in mainland New Zealand forests. Conservation Biology **27**:74–82.

Russell JC, Towns DR, Clout MN. 2008. Review of rat invasion biology: implications for island biosecurity. Science & Technical Publishing, Dept. of Conservation, Wellington, N.Z.

Saunders A, Norton DA. 2001. Ecological restoration at mainland islands in New Zealand. Biological Conservation **99**:109–119.

Schadewinkel RB, Senior AM, Wilson DJ, Jamieson IG. 2014. Effects on South Island robins (*Petroica australis*) from pest control using aerially applied 1080 poison. New Zealand Journal of Ecology **38**:315–321.

Shiels AB, Drake DR. 2011. Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? Biological Invasions **13**:883–894.

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW. 2014. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pacific Science **68**:145–184.

Simberloff D et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends in Ecology & Evolution **28**:58–66.

St Clair JJH. 2011. The impacts of invasive rodents on island invertebrates. Biological Conservation **144**:68–81.

Towns DR. 1996. Changes in habitat use by lizards on a New Zealand island following removal of the introduced Pacific rat *Rattus exulans*. Pacific Conservation Biology **2**:286–292.

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions **8**:863–891.

Towns DR, Wardle DA, Mulder CPH, Yeates GW, Fitzgerald BM, Richard Parrish G, Bellingham PJ, Bonner KI. 2009. Predation of seabirds by invasive rats: multiple indirect consequences for invertebrate communities. Oikos **118**:420–430.

Towns DR, West CJ, Broome KG. 2013. Purposes, outcomes and challenges of eradicating invasive mammals from New Zealand islands: an historical perspective. Wildlife Research **40**:94–107.

VanderWerf EA. 2001. Rodent control decreases predation on artificial nests in O'ahu 'elepaio habitat. Journal of Field Ornithology **72**:448–457.

Veitch CR, Clout MN. 2002. Turning the tide of biological invasion: the potential for eradicating invasive species. 414p. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB. 2013. Adaptive management of biological systems: A review. Biological Conservation **158**:128–139.

Williams BK, Brown ED. 2014. Adaptive management: from more talk to real action. Environmental Management **53**:465–479.

Zavaleta ES, Hobbs RJ, Mooney HA. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends in Ecology & Evolution **16**:454–459.

Chapitre IV.

Niches trophiques de deux espèces de rats invasifs en condition de sympatrie, redondance et/ou complémentarité ?

Duron Q., Bourguet E.,Thibaut M., Scussel S., Gouyet R., Méheut M. and Vidal E. [**en préparation pour Biological Conservation**]. Sympatric Invasive Rats Show Trophic Niche Redundancy and Complementarity in a Rainforest of an Island Biodiversity Hotspot.

Abstract

Invasive rats (*Rattus* spp.) are recognized as a major threat for native island ecosystems and biodiversity. On many islands, two or three invasive rat species co-occur, often sharing the same habitat; however little is known about their respective effects on native species, and thus whether we should manage rats globally or consider each rat species separately. We investigated rat population ecology and diet in a New-Caledonian rainforest where black and Pacific rats coexist. Specifically, we studied whether these sympatric rats exhibit trophic niche redundancy in that they eat essentially the same organisms in the same proportions, or niche complementarity, in that they consume qualitatively or quantitatively different prey, such that they may differently affect native biodiversity in either numbers of species or numbers of individuals within species consumed. Black rats dominated Pacific rats in abundance with a proportion varying between 80.88 and 88.89%. A total of 374 black rats (*Rattus rattus*) and 87 Pacific rats (*R. exulans*) were sampled and used for diet assessment through stomach and caeca analysis. Rat diet was mainly composed of plants, invertebrates and to a lesser extent Squamata, with black rats being more frugivorous and Pacific rats being more omnivorous, eating a greater proportion of invertebrates and Squamata. Ten of 15 endemic skink and gecko species were consumed. Thus, the presence of both species strengthens and broadens the overall rat effects on the endemic plants, invertebrates and Squamata of the New-Caledonian rainforest. These results highlight the importance of preventing new rat species introduction on islands, and of following the proportion of each rat species during rat control operations to avoid the strengthening and/or the broadening of negative effects on native biodiversity. Research to assess the threats generated by various assortments of rodent species on native biodiversity is needed to define action priorities in biodiversity conservation.

Keywords: rodent impacts, sympatric species diet, food preference, trophic niche partitioning, endemic Squamata, island conservation

Résumé

Les rats invasifs (*Rattus* spp.) sont considérés comme une menace majeure pour les écosystèmes et la biodiversité native insulaire. Sur de nombreuses îles, deux voire trois espèces de rats introduits vivent en condition de sympatrie et partagent souvent les mêmes habitats. Cependant, peu de choses sont connues concernant leurs effets respectifs sur les espèces natives et par conséquent, il est difficile de dire si les rats doivent être gérés globalement ou en considérant chaque espèce séparément. Dans ce cadre, des recherches sur l'écologie des populations et le régime alimentaire des rats ont été réalisées en forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie où les rats noirs (*R. rattus*) et les rats du Pacifique (*R. exulans*) coexistent. Nous avons plus particulièrement étudié si ces deux espèces sympatriques montraient une redondance de leur niche trophique, i.e. si elles consommaient les mêmes espèces, et/ou une complémentarité de niche, i.e. si elles consommaient des proies différentes, ce qui pourrait induire un renforcement ou un élargissement de la niche trophique. Les rats noirs dominaient les rats du Pacifique en abondance avec une proportion variant entre 80,9 et 88,9%. Un total de 374 rats noirs et 87 rats du Pacifique a été échantillonné et utilisé pour l'évaluation de leur régime alimentaire au travers de l'analyse de leurs estomacs et de leurs caeca. Le régime alimentaire des rats était principalement composé de plantes, d'invertébrés et dans une moindre mesure de squamates. Les rats noirs se sont avérés être plus frugivores que les rats du Pacifique plus omnivores, consommant une proportion plus importante d'invertébrés et de squamates. Dix des quinze espèces endémiques de scinques et de geckos ont été consommées. Par conséquent, la présence des deux espèces de rats entraîne un renforcement et un élargissement des effets globaux sur les plantes, les invertébrés et les squamates endémiques dans les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Ces résultats soulignent l'importance de prévenir l'introduction de nouvelles espèces de rats y compris sur les îles déjà envahies par une première espèce et de suivre les proportions relatives de chaque espèce de rat pendant les opérations de contrôle pour éviter le renforcement et l'élargissement des effets négatifs sur la biodiversité native. Des recherches pour évaluer les menaces générées par différents assemblages d'espèces de rongeurs sur la biodiversité native sont nécessaires pour définir les priorités d'action pour la conservation de la biodiversité.

Mots-clefs : impact des rongeurs, régime alimentaire, préférences alimentaires, partage de niches trophiques, squamates endémiques, conservation des îles

IV.1. Introduction

Alien species invasions are recognized as the main cause of species extinction and ecosystem degradation on islands (Blackburn et al. 2004; Simberloff & Rejmanek 2011). The overall impact of invasive species on islands increases with invasive species richness and native species endemism (Blackburn et al. 2004; Walsh et al. 2012a). Consequently, biodiversity hotspots subjected to invasions by multiple species may be particularly endangered (Bellard et al. 2014). Very often, the presence of multiple invasive predator species can strengthen the overall predation rate on each native prey species, and/or broaden the global range of native prey species impacted (Blackburn et al. 2004, 2005). The strengthening and the broadening of invasive predator effects on native prey species caused by multiple invasions sounds obvious in the case of invasive predators of different functional type and with different ecological niches. However, it is less clear whether phylogenetically closely-related invasive species with potentially quite similar ecological niches and impacts will still show sufficient niche complementarity that multiple invasion is functionally different than an invasion of only one of the related species (Kumschick et al. 2015).

Several closely-related species of rats from the genus *Rattus* are highly invasive, and have been introduced on most island groups of the world (Atkinson 1985; Towns et al. 2006). *Rattus* spp. are recognized as a major threat for native island ecosystems and biodiversity (Towns et al. 2006; Capizzi et al. 2014; Harper & Bunbury 2015). On many islands, two or three species of invasive rats co-occur, often roughly sharing the same habitats, and the same range of resources (Yom-Tov et al. 1999; Russell et al. 2015). In the tropical Pacific, there have been several successive waves of rat introduction on islands following successive waves of human settlement. Pacific rats (*R. exulans* Peale 1848) generally colonized islands with the first Austronesian and Polynesian settlers, from 1500 BC to 1000 AD (Atkinson 1985; Matisoo-Smith & Robins 2004). More recently, starting from the 16th century, black (*R. rattus* Linnaeus 1958) and/or Norway rats (*R. norvegicus* Berkenhout 1769) have been brought by European settlers (Atkinson 1985), which has often lead to over-invasion of the islands where Pacific rats were already settled (Russell et al. 2015). These invasive rat species are closely related, with broadly similar ecological niches, and their impacts upon biodiversity are generally considered to be quite similar (Towns et al. 2006; Jones et al. 2008). Despite a large number

of islands doubly or triply invaded by rat species (Atkinson 1985), few studies have compared the ecology of the different rat species when they share the same habitats (Shiels et al. 2013; Russell et al. 2015), or examined their potentially different effects on native biodiversity (Jones et al. 2008; St Clair 2011). Although such studies are scarce (Capizzi et al. 2014), they are crucial to evaluate rat effects on biodiversity, and to make evidence-based decisions about rat management (Ringler et al. 2014; Harper et al. 2015).

Trophic relationships between rats and native biodiversity can be revealed through rat diet studies (Shiels et al. 2013; Zarzoso-Lacoste et al. 2016). Among 55 studies (**Annexe 4**), rat diet is highly variable depending on the geographic area and the ecosystem. Most studies (i.e. 36, or 66.7%) deal with one species of rat only, seven studies (13%) are about both the Pacific and the black rat, one (1.9%) is on both the black and the Norway rat, and only one considers the three rat species at a time, so there is a need for more research on the impacts of rats in different assortments. Most of the time, black rats are reported to be almost exclusively herbivorous (Sweetapple & Nugent 2007; McQueen & Lawrence 2008; Caut et al. 2008; Ruffino et al. 2011), although their diet is sometimes dominated by invertebrates (Clout 1980). The dominance of plants or invertebrates can even switch across seasons (Daniel 1973). Age and sex may also lead to individual diet differences with higher frequency of occurrence of animal remains in juvenile and female stomachs (Gales 1982). Vertebrates, and particularly birds, which are often considered to be highly threatened by invasive rats (Jones et al. 2008; O'Donnell & Hoare 2012), are sparsely represented in the black rat diet (Innes 1979; Harper 2007) except in some coastal areas (Yabe et al. 2009; Rodríguez M. & Herrera M. 2013; Ringler et al. 2015). Conversely, Pacific rats are reported to be more omnivorous, with a high consumption of both plants and invertebrates (Bettesworth 1972; Ferreira et al. 2001). When black and Pacific rats coexist, their diets are often reported to be equivalent (Fall et al. 1971; Robinet et al. 1998; Beard & Pitt 2006). However, Sugihara (1997) and Shiels et al. (2013) showed a dietary niche differentiation among introduced rodents in Hawaiian forests with black rats being more herbivorous and Pacific rats being more omnivorous. These results suggest that invasive rats may show both trophic niche redundancy and complementarity. Consequently, they may have different effects on native biodiversity, and the arrival of another rat species may both strengthen and broaden the overall rat effects on biodiversity.

Understanding the respective effects of sympatric rat species on native ecosystems may help to decide whether we should manage rats globally or consider each rat species separately. A better knowledge of rat species ecology is urgently needed in order to set up appropriate management operations in sensitive areas such as biodiversity hotspots. The New Caledonia archipelago (South Pacific) is one of the world's 35 biodiversity hotspots (Myers et al. 2000; Mittermeier et al. 2011), with exceptional endemism rates for fauna and flora (e.g. endemism rates of rainforest flora: 83.2%, (Morat et al. 2012); Squamata 92% (Bauer & Jackman 2006); and cicadas 100% (Delorme et al. 2016)). Rodents were absent in New Caledonia prior to human arrival 3000 years ago, but now two invasive rat species, the Pacific rat (which arrived with first human colonizers) and the black rat (which arrived with Europeans settlers about 150 years ago), coexist throughout all the natural areas of New Caledonia (Beauvais et al. 2006).

In this context, the aim of this work was to explore the respective trophic niches of black and Pacific rats, and to use this information along with population demographic data for each species to predict their respective effects on native biodiversity in a New Caledonian rainforest. This was done by assessing rat diet and by measuring rat community and individual characteristics. Specifically, we addressed the following questions: i) what are the relative abundances, weights, sex ratios, and proportions of juveniles of black and Pacific rats in our study area? ii) How do the identities and proportions of organisms consumed by black and Pacific rats differ? iii) How does rat diet change with age, sex, season, and year for each species? and, iv) Integrating this information with the threat statuses of local endemic species, what can we predict about the respective and combined effects of invasive rats on native flora and fauna in New Caledonian rainforest, and what recommendations can we therefore make for rat population management? Importantly, this study will give new insight on whether it is necessary to consider separately the respective impacts of black and Pacific rats, and consequently, whether to consider them globally or independently for future research and management.

IV.2. Methods

IV.2.1. Study site

This study was conducted in a dense evergreen rainforest located between 550 and 950 meters a.s.l in the wilderness reserve of Mont Panié (20°37'30''S, 164°46'56''E, 5400 ha) in the northern province of New Caledonia. Mont Panié reserve has been protected since 1950 because of its cultural importance and high micro-endemism rates observed for most taxa (plants, insects, Squamata) (Tron et al. 2013). The climate is moist subtropical with a hot season between December and mid-April and a cool season between mid-May and September. The area is mainly covered by rainforest lying on a metamorphic substrate.

IV.2.2. Rat sampling

In order to determine rat population parameters and to collect individuals to use for diet analysis, we worked on six distinct line-transects of 600 meters length. Thirty traps were set up along each transect, with one placed every 20 m along the six transects. Rats were caught at each site using the "Snap E Rat Trap" (Kness Mfg. Co., Albia, IA, USA). Four capture sessions, each of which lasted five consecutive nights, took place in April-May 2013 (end of hot season), November-December 2013 (hot season), September 2014 (end of cool season) and April 2015 (end of hot season). Each day traps were baited with coconut chunks at sunset and checked at sunrise. All rats caught were identified to species level (black rat versus Pacific rat), sexed, weighed to the nearest 2.5 g, and checked for sexual maturity (females: perforate vagina and teat development status, males: presence of a scrotal sac). As we found that most black rat individuals weighing more than 120 g and most of Pacific rat individuals weighing more than 55 g were sexually mature (respectively 95% and 96%), we considered black rats with weights ≥ 120 g and Pacific rats with weights ≥ 55 g to be adults, and the others to be juveniles.

IV.2.3. Rat community and population parameters

In order to compare relative abundances of the two rat species across seasons and years, we calculated an index of abundance (IA) as the number of rat captures per 100 trap-nights, adjusted for the corrected number of trap-nights, i.e. by subtracting half a trap night for each sprung trap (Nelson & Clark 1973). IAs were estimated for each transect on each night of trapping, and these were the sampling units used for calculating mean IA and statistics. To test whether rat abundance changed between capture sessions for all rats or for each species separately, we used three binomial Generalized Linear Models (GLMs) one with 'total rat IA' as the response variable, and one each with 'black' and 'Pacific rat IA' as the response variable. In each model, 'capture session' was the predictor variable, and we used a chi-square test to assess the significance of the deviance change between the null model and the model with the variable. (Note that the variable 'capture session' encompasses tests of both the effects of season and year, since the first two capture sessions were different seasons within one year, the third capture session was a different season again, but also a different year, and the fourth capture session repeated the April capture session in a different year). As we supposed that Pacific rats might be less competitive at accessing traps than the larger black rats (Harper & Veitch 2006), we also tested whether the proportion of Pacific rats varied with black rat IA. We used a binomial GLM model with 'proportion of Pacific rats' as the response variable and 'black rat IA' as the predictor variable. Finally, to test whether sex-ratio or proportion of juveniles changed with capture session for each rat species, we used four GLM models. In models for each species separately, either 'sex-ratio' or 'proportion of juveniles' was the response variable and 'capture session' was the predictor variable. All analyses were conducted with R 2.15.3.

IV.2.4. Rat diet analysis

Stomachs and caeca of trapped rats were collected and preserved in 95% ethanol (Clark 1982). For both rat species, diets were assessed by morphological analysis of stomach and caecum contents. Although the majority of diet studies are based on stomach contents alone (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013), a recent study has shown that combined analysis of stomach and caecum contents provides much more information on taxon richness in rat diet, particularly for Squamata (Thibault et al. in revision). Each sample, i.e. stomach or caecum,

was rinsed with tap water and sieved through a 500 µm mesh (Sugihara 1997). Remains (i.e. macrorests) from each sample were placed in a Petri dish, examined and identified under a dissecting microscope (10-40 x magnification). Each item was identified to the lowest possible taxonomic level possible using a reference collection. A determination key based on morphology of scales was used to determine skink remains to species level (IMBE, unpublished data). Frequency of occurrence (percent) for each food item and each food type (plants, invertebrates, Squamata, birds) was determined by dividing the number of samples (i.e. rat individuals) containing the food item or food type by the total number of analyzed samples. Based on the volume occupied by remains in the Petri dish (Sugihara 1997), a score ranging from 0 to 5 was given for each food type (plants, invertebrates, Squamata, and birds) as follows: 0 (absent), 1 (< 0.5%), 2 (> 0.5 to 5%), 3 (> 5 to 25%), 4 (> 25 to 50%), and 5 (> 50%).

Due to an estimated mean transit time of 12 hours in rats (Platel & Srinivasan 2001), stomach contents include consumed items for few food intakes. By contrast, the caecum can stock remains that are difficult to digest from multiple food intakes (Perrin & Curtis 1980). For example, items with cellulose (e.g. plant seeds), chitin (e.g. insect cuticle) or keratin (e.g. Squamata scales, bird feathers) need a longer time to be digested than fruit pulp or animal flesh, and may be retained during several food intakes. Consequently, stomach contents may better reflect the relative proportions of consumed items than caecum contents. Therefore, we chose to estimate frequencies of occurrence and volume scores based on stomach contents data only. By contrast, we used both stomach and caecum data in order to get the maximum resolution on Squamata diversity in rat diet (Thibault et al. in revision).

First, to test whether the frequency of occurrence for each food type changed with rat species, we used four binomial GLMs, with 'plant frequency of occurrence (FO)', 'invertebrate FO', 'Squamata FO', or 'bird FO' as the response variable. In each model, 'rat species' was the predictor variable, and we used chi-square tests to assess the significance of the deviance change between the null model and the model with the 'rat species' variable. Next, for each species considered independently, we checked whether the frequency of occurrence (FO) for each food type varied with sex, age, or capture session using binomial GLMs. In each model, 'plant FO', 'invertebrates FO', 'Squamata FO' or 'bird FO' were the response variables and 'sex', 'age', or 'capture session' were the predictor variables. We also used chi-square tests to

assess the significance of the deviance change between the null model and the models with 'sex', 'age', or 'capture session' variables.

Second, the effect of rat species on relative volume scores of each food type were assessed with a PERMANOVA, i.e. permutational multivariate analysis of variance for non parametric data (Anderson 2001). The PERMANOVA test uses the distances between samples to partition variance, and uses randomizations or permutations of the data to produce the p-value for the hypothesis test. As volume scores corresponded to categories with unequal class intervals, distances between each individual were calculated with "gower" method which considers non-numeric ordinal data (Gower 1971). The number of permutations was set at 999. The distance matrix of relative volume scores of each food type was used as the response variable and 'rat species' as the predictor variable. We also ran PERMANOVA for each rat species to assess if relative volume scores changed with sex, age and capture session. The distance matrix of relative volume scores was used as the response variable and 'sex', 'age' or 'capture session' were the predictor variables. For the four levels of the 'capture session' variable, we performed post-hoc tests i.e. pairwise comparisons for PERMANOVA.

Last, we described in detail the diets of black rats and Pacific rats, according to stomach contents, and focused on endemic Squamata species which were found either or both in stomachs and caeca. All the analyses described above were performed with the R packages 'vegan' (Oksanen et al. 2016), 'cluster' (Maechler et al. 2016) and 'ade4' (Dray et al. 2016) in the R version 2.15.3.

IV.3. Results

IV.3.1. Rat community and population parameters

Rat abundance index (IA) ranged between 8.33 ± 9.21 (± SD, September 2014) and 46.83 ± 16.17 (± SD, April 2015) per 100 trap-nights (100 TN). The mean IA for black rats was 20.02 ± 11.37 and mean IA for Pacific rats was 3.19 ± 3.42 per 100 TN (**Figure IV-1**). The anova conducted in the GLM results showed the existence of a significant effect of capture session on total rat captures (deviance explained by the variable (dev) = 46.49%, $p < 0.001$, **Figure IV-1**). The number of black rat captures varied with capture session (dev = 44.68%, $p < 0.001$) as did the number of Pacific rat captures (dev = 15.51%, $p < 0.001$, **Figure IV-1**). These effects were due to significant changes in abundance between years, rather than between seasons. For black rat, IA in April 2015 was three times higher than at approximately the same period in April-May 2013. For Pacific rat, IA in April 2015 was two times higher than in April-May 2013 (**Figure IV-1**). Black rats were more abundant than Pacific rats (**Figure IV-1**), with a proportion varying between 80.88 and 88.89% according to the capture session. The proportion of Pacific rats decreased with black rat abundance (dev = 8.84%, $p = 0.007$) but did not vary with capture session (dev = 2.24%, $p = 0.601$).

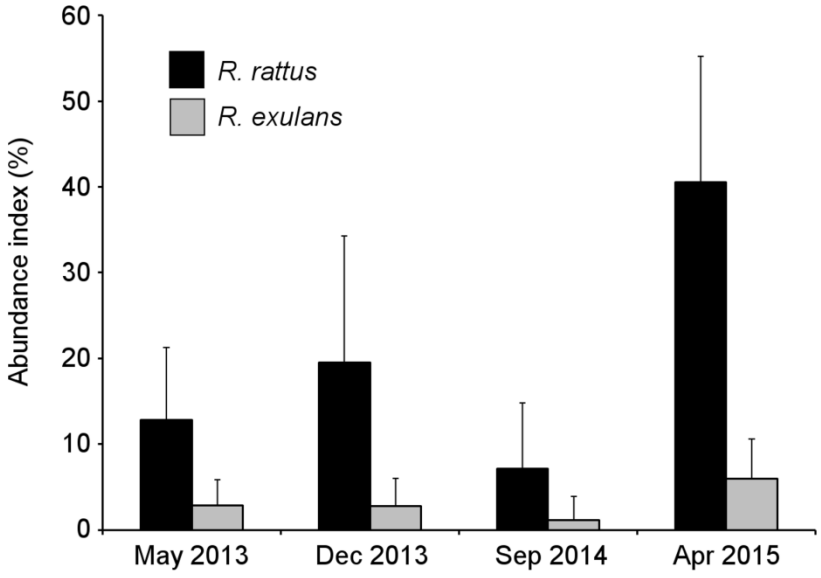


Figure IV-1 : Index of abundance for black rat (*R. rattus*) and Pacific rat (*R. exulans*) recorded during the first five days of trapping by snap trapping line captures in Mont Panié study area.

Sex-ratio varied, but was not significantly different between rat species (dev = 0.2%, p = 0.473) nor between capture sessions (dev = 1.76 %, p = 0.246) (**Figure IV-2a**). The proportion of juveniles in the population did not vary with species (dev = 0.17%, p = 0.772) (**Figure IV-2a**). However, the proportion of juveniles changed significantly across capture sessions (dev = 53.9%, $p < 0.001$) (**Figure IV-2b**). In September 2014, the proportion of juveniles was very low and significantly lower than in May 2013 (p = 0.011), December 2013 ($p < 0.001$) and April 2015 (p = 0.007). The highest proportion of juveniles was recorded in December 2013: 42.3% for the black rat and 65 % for the Pacific rat (**Figure IV-2b**). The overall mean black rat weight was about 149.09 ± 51.46 g (± SD) and the mean Pacific rat weight was about 61.13 ± 18.93 g (± SD).

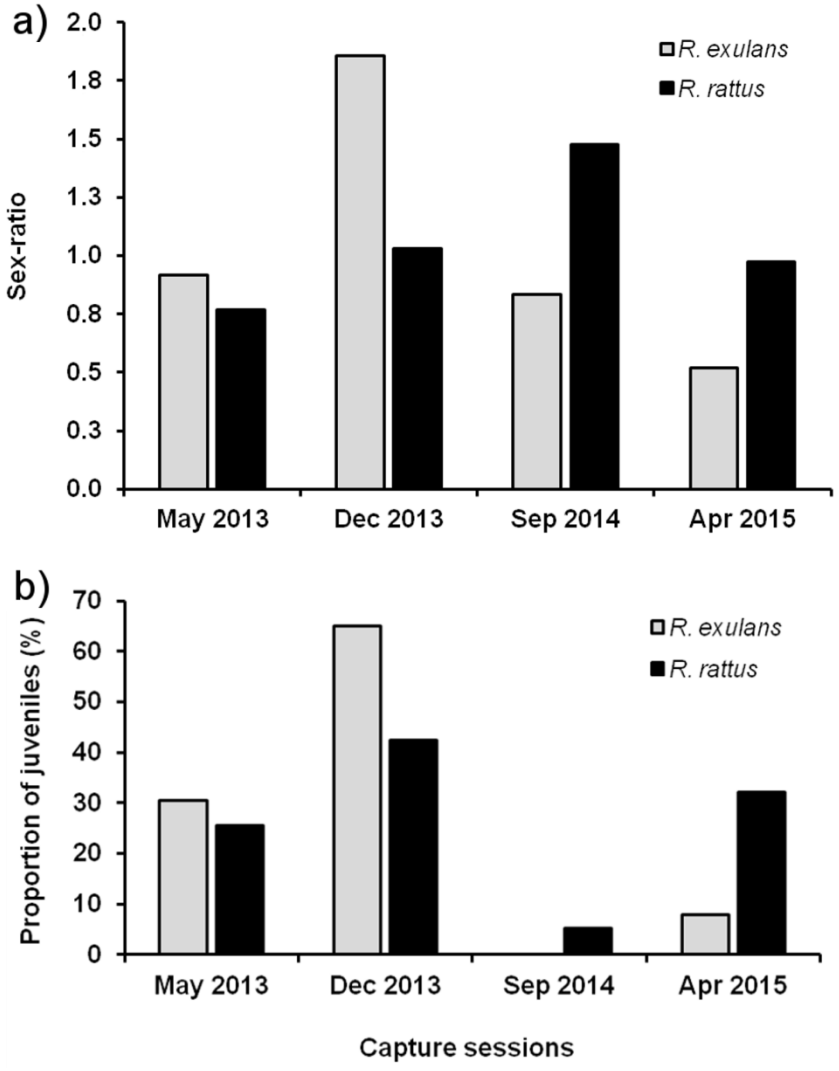


Figure IV-2: Sex-ratio (male : female) (a) and proportion of juveniles (%) (b) according to the different capture sessions for black (*R. rattus*) and Pacific rats (*R. exulans*)

IV.3.2. Rat diet

Rat stomachs and caeca were collected during each capture session (April-May 2013: *n* = 11; November-December 2013: *n* = 150; September 2014: *n* = 68; and April 2015: *n* = 131) for a total of 374 black rat and 87 Pacific rat samples (**Table IV-1**). We found rat diet in Mont Panié forest to be mainly composed of plants and invertebrates (**Figure IV-3a**). For plants, the frequency of occurrence (FO) was higher in black rat stomachs than in those of Pacific rats (deviance explained by the model (dev): 21.41%, $p < 0.001$). Conversely, Pacific rat stomachs contained invertebrates significantly more frequently than those of black rats (dev: 25.17%, $p < 0.001$). We did not find differences for the FO of Squamata or birds among the two rat species (respectively dev: 2.61%, $p = 0.106$ and dev: 1.68%, $p = 0.195$). Nonetheless, 9.20% of Pacific rat stomachs and 4.55% of black rat stomachs contained Squamata remains. No bird remains were found in Pacific rat stomachs and only 1.07% of black rat stomachs contained bird feathers (**Figure IV-3a**).

Table IV-1: Number of analyzed rat stomachs according to species, age, sex and trapping session.

	Pacific rats					Black rats				
	Adults		Juveniles			Adults		Juveniles		
Session	Females	Males	Females	Males	TOTAL	Females	Males	Females	Males	TOTAL
May 2013	7	6	5	4	**22**	37	29	12	12	**90**
Dec 2013	3	4	5	8	**20**	40	35	23	32	**130**
Sept 2014	6	5	0	0	**11**	21	33	2	1	**57**
April 2015	18	9	3	4	**34**	32	29	18	18	**97**
TOTAL	**34**	**24**	**13**	**16**	**87**	**130**	**126**	**55**	**63**	**374**

For each rat species, we examined if the FO for each food type varied with sex, age, or capture session. For black rat, we found that plant, invertebrate, and bird FO did not vary with sex, age, or capture session. However, Squamata FO varied with age (dev = 4.52%, $p = 0.012$) and capture session (dev = 12.48%, $p < 0.001$); juvenile rats had eaten more Squamata than adults, and more Squamata were observed in stomachs from April 2015 than in the other seasons in other years, or than in the same season two years earlier. For the Pacific rat, we found that plant FO varied with capture session (dev = 17.91%, $p = 0.01$). We observed significantly more plants in stomachs in May 2013 and December 2013 than in September

2014 (respectively $p = 0.018$ and $p = 0.007$). Invertebrate FO and Squamata FO did not show any significant variation according to sex, age, or capture session.

Relative volumes of the different item categories were significantly different according to rat species ($R^2 = 39$ %, $p = 0.001$, **Figure IV-3b**, **Annexe 5**). Black rats ate a higher volume of plants whereas Pacific rat ate more invertebrates (**Figure IV-3b**). For the black rat, the relative volume did not vary significantly with age ($R^2 = 0.45$%, $p = 0.228$), or sex ($R^2 = 0.01$%, $p = 0.828$) but did vary significantly with capture session ($R^2 = 6.04$ %, $p = 0.001$). Post-hoc tests revealed that the relative volume of insects and Squamata in black rat stomachs were significantly higher in September 2014 and April 2015 than in April-May and December 2013. For the Pacific rat, the relative volume did not vary with age ($R^2 = 1.11$%, $p = 0.358$) or sex ($R^2 = 3.57$ %, $p = 0.067$), nor with capture session ($R^2 = 7.85$ %, $p = 0.058$).

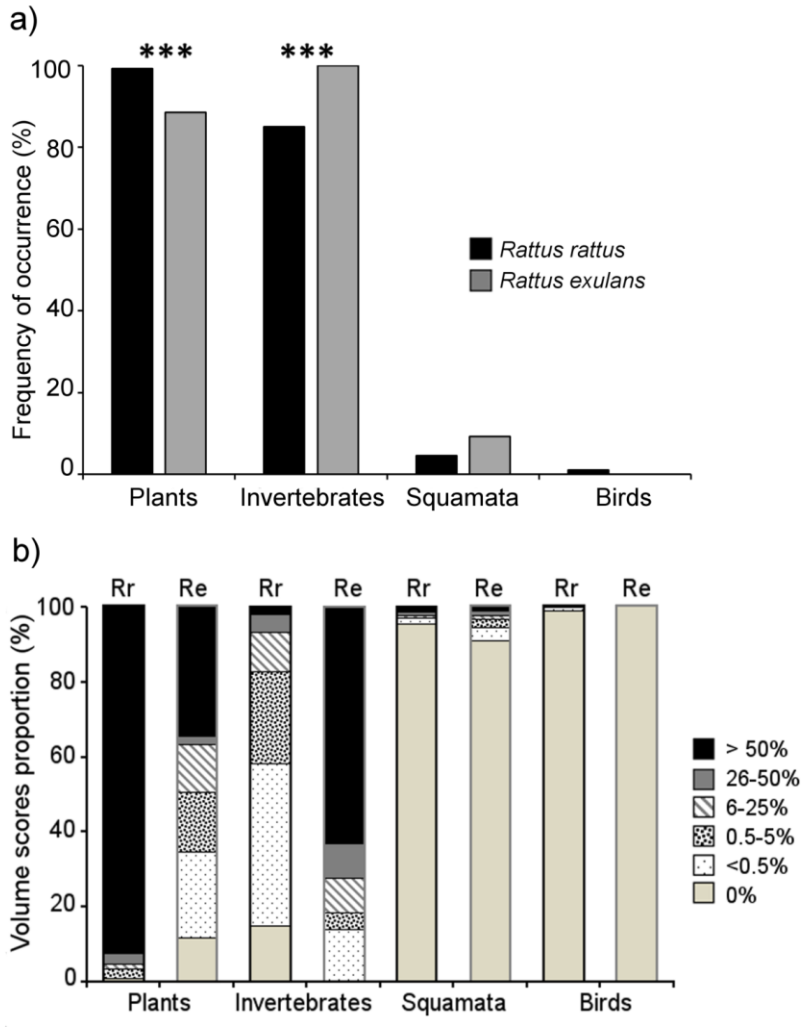


Figure IV-3 a) Frequency of occurrence and b) volume scores proportion for major prey groups found in black rat (*R. rattus*) and Pacific rat (*R. exulans*) stomachs. The number of * indicates the degree of significance (* p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001). Rr: *R. rattus* and Re: *R. exulans.*

Regarding plant material, we found that 35.0% of black rat stomachs contained seeds and 96.8% contained fruit pulp (**Table IV-2**). However, plant remains in stomachs were difficult to identify as precise taxa. Regarding seeds, we were able to identify seeds of *Freycinetia sulcata* and *Ficus* spp. For the Pacific rat, 27.6% of stomachs contained seeds and 77.0% contained fruit pulps. The invertebrates found were Arachnida, Chilopoda, Crustaceae, Insecta, Molusca and Annelida. Pacific rats ate more Arachnida, Chilopoda, Crustaceae, Coleoptera (Carabidae and Curculionidae), Orthoptera, Dictyoptera, Lepidoptera larvae, Gastropoda and Oligochaeta than black rats. By contrast, black rats ate more Formicidae than Pacific rats.

Squamata identifications were conducted for remains from both stomach and caecum contents. Studying both provided more remaining scales and information about Squamata species preyed upon by rats (**Table IV-2 Table IV-3**). The frequency of occurrence of Squamata in black rat stomachs was 4.55%, compared to 6.17% in both stomachs and caeca, and 9.20% compared to 23.26% for Pacific rats (**Table IV-3**). Regarding prey diversity, black rats preyed upon more species than Pacific rats, with eight species of diurnal skinks (Scincidae) and three species of geckos (Diplodactylidae). Conversely, Pacific rats preyed upon six species of diurnal skinks, mostly *Celatiscincus similis* and *Caledoniscincus aquilonius* (**Table IV-3**). Among the 15 Squamata species present at the Mont Panié study site, ten were found to be eaten by rats. Among these species, five were eaten by both rat species, and five were eaten by one rat species only. Concerning birds, only five black rat stomachs contained bird remains, and of these, only feathers of a native parakeet *Trichoglossus haematodus* in one stomach were identifiable.

Table IV-2: Frequency of occurrence (%) for plants, invertebrates, Squamata and bird taxa identified in black rat and Pacific rat stomach contents.

Group	Order/Family	Species or taxa identified	Black rat (*n* = 374)	Pacific rat (*n* = 87)
PLANTS			**99.20**	**88.50**
Seeds			35.29	27.59
	Pandanaceae	*Freycinetia sulcata*	14.97	2.3
	Moraceae	*Ficus* spp	1.34	0.00
	undefined seeds		23.8	25.29
Fruit pulp			96.79	77.01
Other plant material			32.62	32.18
INVERTEBRATES			**85.00**	**100.00**
Arachnida			14.17	45.98
	Araneae		13.64	45.98
	Opiliones		2.06	0.00
Chilopoda			7.49	62.07
Crustaceae		Amphipods and isopods	0.00	5.88
Insecta			81.82	97.7
	Coleoptera Scarabidae		5.88	16.09
	Coleoptera Curculionidae		0.27	5.75
	Coleoptera others	Cucujoidae, Staphilinidae and undefined species	17.65	20.69
	Blattodea	Cockroaches	7.75	28.74
	Hymenoptera Formicidae	mainly *Paraparatrechina* sp and *Pheidole* sp	25.4	10.34
	Hymenoptera others		5.08	3.45
	Orthoptera	Crickets, grasshoppers, wetas	12.03	26.44
	Phasmatodea	Stick insects	8.06	12.64
	Imago others	Dermaptera, Thysanoptera, Diptera, Hemiptera and undefined imago	43.85	41.38
	Larvae Lepidoptera	Caterpillars	17.11	59.77
	Larvae others	Coleoptera, Diptera, Hemiptera and undefined larvae	5.88	24.14
Gastropoda	Pulmonata	Snails and slugs	2.14	24.14
Annelida	Oligochaeta	Earthworms	2.41	18.39
REPTILES			**4.55**	**9.20**
Squamata	Scincidae	species specified in Table 4	2.94	11.49
	Diplodactylidae	species specified in Table 4	1.6	0.00
BIRDS			**1.07**	**0.00**
Psittaciformes	Psittacidae	*Trichoglossus haematodus*	0.27	0.00
	undefined birds		1.07	0.00

Table IV-3: List of Squamata observed in Mont Panié rainforest and their frequency of occurrence (%) in black rat and Pacific rat stomach and caecum contents.

			Frequency of occurrence (%) in stomachs and caeca	
	Binomen	IUCN status	Black rat	Pacific rat
Scincidae	*Caledoniscincus aquilonius*	NT	0.00	4.65
	Caledoniscincus festivus	LC	0.54	0.00
	Caledoniscincus haplorhinus	LC	0.54	1.16
	Caledoniscincus orestes	EN	0,00	0.00
	Epibator nigrofasciolatum	LC	0.54	1.16
	Caesoris novaecaledoniae	LC	0.27	1.16
	Lioscincus steindachneiri	EN	0.00	0.00
	Celatiscincus similis	EN	1.34	10.47
	Marmorosphax tricolor	LC	1.07	2.33
	Tropidoscincus boreus	LC	0.27	0.00
	Undefined scales		0.27	5.81
Gekkonidae	*Bavayia montana*	DD	0.54	0.00
	Bavayia sauvagii	DD	no data	no data
	Eurydactylodes agricolae	NT	0.80	0.00
	Paniegekko madjo	NT	0.00	0.00
	Rhacodactylus leachianus	LC	0.00	0.00
	Undefined species		0.54	0.00
TOTAL			6.17	23.26

IV.4. Discussion

Black and Pacific rats have coexisted for more than a century in New-Caledonian rainforests (Beauvais et al. 2006). Our study revealed that black rats largely dominated Pacific rats in abundance, and that both rat species were omnivorous, eating mainly plants, invertebrates and to a lesser extent, Squamata. However, proportions of each food type were different depending on the rat species: black rats were more frugivorous whereas Pacific rats were more omnivorous, eating a greater proportion of invertebrates and Squamata. Some prey taxa were predated upon by both black and Pacific rats, whereas other taxa were predated upon by one rat species only. These results show that black and Pacific rat trophic niches are both redundant and complementary. Moreover, for black rats, relative volume of each food type changed with age as well as year. Rat abundance fluctuated across years, and demographics (sex-ratio and proportion of juveniles) fluctuated across season and year but the proportion of each rat species did not. Therefore invasive rat diet and overall effects on biodiversity may also vary greatly according to season and year, and relative abundances of plants and animals available (Caut et al. 2008; Ruffino et al. 2011)

The magnitude of rat populations' effects on native species may depend on the abundance and population structure of each rat species. In Mont Panié study site, rat abundance index (IA) varied from 8.33 to 46.83 individuals per 100 trap-nights (100 TN) according to season and year. This abundance seems particularly high for tropical island rainforests, compared with other studies. In Hawaii, an IA of roughly 8-17 per 100 TN was recorded in wet forests on Maui (Sugihara 1997) and of roughly 11-25 per 100 TN in wet forests on Big Island (Lindsey et al. 1999). In our study, Pacific mean rat IA was around 3.2 per 100 TN and mean black rat IA was around 20.0 per 100 TN. Shiels et al. (2013) also highlighted the dominance in abundance of black rats over Pacific rats in Hawaii; data from capture-mark-recapture gave IA of 13.5 for black rats and of 0.7 for Pacific rat. In our study, black rats weighed around 149 g and Pacific rats around 61 g which are very close to weights found in other tropical forests, for example, by Sugihara (1997) and Rouys (2008). As rats consume about 10% of their weight each day (Long 2003), a black rat may eat more than 5 kg of food each year where as Pacific rat may eat around 2 kg of food. However, even if Pacific rats are present in lower abundance and are smaller than black rats, their presence likely

strengthens the overall rat impact on shared prey species, and broadens the rat overall impact by extending the number of native species impacted.

Our results also suggest that the overall effects of invasive rats in Mont Panié study site are likely particularly high for plants, invertebrates and Squamata. Regarding the high proportion of plant remains in rat diets and the occurrence of fragmented or intact seeds, black rats especially may contribute negatively (as seed destructors) or positively (as seed dispersers) to plant reproduction and dynamics (Williams et al. 2000; Meyer & Butaud 2008; Shiels & Drake 2011; Pender et al. 2013). Precise identification of consumed plants was almost impossible as fruit and seed remains were highly fragmented. Among intact seeds, *Freycinetia sulcata* and *Ficus* spp. were the only seeds identified in stomach contents, and are likely part of the set of plant species dispersed by rats (Duron et al, submitted). Unfortunately, we could not identify seeds destroyed by rats and so plant species potentially threatened by rats.

All the Pacific rats and 85% of black rat samples contained invertebrate remains. However, the predominant invertebrate prey taxa were different according to rat species. Invertebrates eaten by Pacific rats were mostly Arachnids, Chilopods, Coleoptera, Orthoptera, Dictyoptera, larvae of Lepidoptera, Gastropoda and Oligochaeta (earthworms). Black rats consumed far fewer invertebrates in general but many Hymenoptera, which may be ingested accidentally while eating fruits. In his review, St Clair (2011) reported that beetles (Coleoptera), Orthoptera, and terrestrial mollusks were the taxa most threatened by invasive rats. Macro-insects like stick insects (Phasmatodea) and wetas (Orthoptera), which are large-bodied insects with little defensive behavior, though present in lower quantities in rat stomachs, may also be highly threatened by rats (Gibbs 1998; Carlile et al. 2009; Watts et al. 2011).

Valuable information on the identity of the Squamata species potentially threatened by rats was provided in this study by the concurrent analysis of stomach and caeca contents. Mont Panié rainforest hosts at least 15 Squamata species (all endemic), 10 species of skinks and five species of geckos (Tron et al. 2013). Among these species, five were predated upon by both rat species and five by one rat species only, indicating that the presence of both rat species likely strengthens and broadens the overall impacts on Squamata species. The black

rat does not seem to be specialized and may eat opportunistically whereas Pacific rats seemed to prey preferentially on *Celatiscincus similis* and *Caledoniscincus aquilonius*, two species considered endangered (EN) and near threatened (NT) respectively under IUCN Red List criteria (IUCN 2016). The viability of their population may be particularly at risk due to Pacific rat predation pressure. In this context, invasive rat management may help to reduce threats to Squamata species. On islands of New Zealand, the abundances of skinks and geckos have already shown large increases after rat eradication (Towns & Broome 2003; Monks et al. 2014). At Mont Panié, rat predation rates on Squamata seem relatively high when compared with studies conducted in other tropical forest ecosystems. For example, in two Hawaiian forests (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013), no skink or gecko remains were found in black or Pacific rat stomachs. The high incidence of Squamata in our results may be due to exceptional Squamata fauna richness and abundance in New Caledonia (Bauer & Sadlier 2000).

Despite intensive sampling, we found no evidence that birds or bird eggs are part of Pacific rat diet, and birds only represented a minute part of the black rat diet. Eggs and birds have previously been found to be absent from rat stomach contents in other forests where plants and invertebrates appeared to be their primary food sources (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013). Artificial nest experiments conducted in Mont Panié rainforest also suggested a low level of predation on bird eggs by invasive rats in this ecosystem (**Chapitre V**).

Although the struggle against invasive species in New Caledonia in order to preserve its native and endemic native biodiversity is of primary importance (Beauvais et al. 2006; Pascal et al. 2008), very few studies have been conducted on rat population ecology and diet here (Robinet et al. 1998; Rouys 2008; Brescia 2011). Our study shows that both *Rattus* spp. likely play important and separate roles in depleting populations of certain native flora and fauna, which is much-needed information to inform management decisions (Simberloff et al. 2013; Keitt et al. 2015). Our results further suggest that secondary invasion by the black rat where the Pacific rat has already been introduced before is likely to result in a strengthening and broadening of overall rat impacts on native biodiversity. Indeed, partitioning of food resources among these two sympatric species is likely to foster their coexistence by limiting the competition between them. Therefore, preventing new rat species introduction on islands, even if one of them is already present, is a crucial conservation goal to avoid new and

enhanced risks for native species (Blackburn et al. 2004; Russell et al. 2008; Walsh et al. 2012b). When both species are present in the same habitat, Pacific rat abundance may be constrained by the dominance of the black rat (Yom-Tov et al. 1999; Russell & Clout 2004).

As many rat control operations (i.e. local limitation of rat abundance) are now being conducted on large islands where eradication is not feasible (Duron et al. in revision), it is important to ensure, when both rat species are concurrently present, that reduction of Pacific rat abundance operates in parallel with the reduction of the black rat. A reduction of black rat abundance during rat control may lead to competitor release effects (Caut et al. 2007), which could result in an increase of Pacific rat abundance and Pacific rat effects on threatened endemic invertebrates and Squamata. Rat community effects on native biodiversity will depend on the assortment of rodent species present, which may include two, three or four species (*R. norvegicus*, *R. rattus*, *R. exulans*, and *M. musculus*). The effects of rodent assortments in various habitats are little known, and thus there is great necessity for research to assess threats generated by various rodent assortments on native island biodiversity, in order to define action priorities in biodiversity conservation.

Acknowledgements

This study was funded by the Northern Province of New Caledonia to REFCOR project (Réponses des Ecosystèmes Forestiers au COntrôle des Rongeurs, Conventions n° 12C240, 14C330 and 15C154). We are grateful to Fabien Leprieur, Pedro Martinez Arbizu and Alexandre Millon, who provided great advices in statistical analyses. We also thank Josepho Bahormal, Benjamin Camier, and Frédéric Rigault for their help in the fieldwork, the team of Dayu Biik NGO for logistical assistance in the field, and Hervé Jourdan for his help in diet remains identification. We are also grateful for English advice and useful comments on the paper draft provided by Carol Frost.

Reference

Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral ecology **26**:32–46.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Bauer AM, Jackman T. 2006. Phylogeny and microendemism of the New Caledonian lizard fauna. Pages 9–13Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica.

Bauer AM, Sadlier RA. 2000. The herpetofauna of New Caledonia. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.

Beard KH, Pitt WC. 2006. Potential predators of an invasive frog (*Eleutherodactylus coqui*) in Hawaiian forests. Journal of Tropical Ecology **22**:345–347.

Beauvais M-L, Coléno A, Jourdan H, editors. 2006. Espèces envahissantes : risque environnemental et socio-économique majeurs pour l'archipel néo-calédonien. Coll. Expertise Collégiale, IRD Editions, Paris.

Bellard C, Leclerc C, Leroy B, Bakkenes M, Veloz S, Thuiller W, Courchamp F. 2014. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change: Biodiversity hotspots and global change. Global Ecology and Biogeography **23**:1376–1386.

Bettesworth DJ. 1972. *Rattus exulans* on Red Mercury Island. Tane **18**:117–118.

Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP, Evans KL, Gaston KJ. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. Science **305**:1955–1958.

Blackburn TM, Petchey OL, Cassey P, Gaston KJ. 2005. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. Ecology **86**:2916–2923.

Brescia F. 2011. Ecology and population trends in new-Caledonian *Placostylus* snails (Mollusca:Gastropoda: Bulimulidae). PhD Thesis. Massey University, Palmerston North, New Zealand.

Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A. 2014. Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. Mammal Review **44**:148–162.

Carlile N, Priddel D, Honan P. 2009. The recovery programme for the Lord Howe Island Phasmid (*Dryococelus australis*) following its rediscovery. Ecological Management & Restoration **10**:S124–S128.

Caut S, Casanovas JG, Virgos E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: Modelling the competitor release effect. Austral Ecology **32**:858–868.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. Journal of Applied Ecology **45**:428–437.

Clark DA. 1982. Foraging behavior of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*): meal structure, sampling, and diet breadth. Ecology **63**:763–772.

Clout MN. 1980. Ship rats (*Rattus rattus* L.) in a *Pinus radiata* plantation. New Zealand Journal of Ecology **3**:141–145.

Daniel M. 1973. Seasonal diet of the ship rat (*Rattus rattus*) in lowland forest in New Zealand. Pages 21–30 Proceedings New Zealand Ecological Society. JSTOR. Available from http://www.jstor.org/stable/24061506 (accessed June 14, 2016).

Delorme Q, Mille C, Jourdan H. 2016. A review of the genus *Kanakia* Distant, 1892 (Insecta: Hemiptera, Cicadoidea, Cicadidae) from New Caledonia. Zootaxa **4092**:301–338.

Dray S, Dufour A-B, Thioulouse J. 2016. Package "ade4": Analysis of Ecological Data, exploratory and euclidean methods. Available from http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.635.4619&rep=rep1&type=pdf (accessed June 18, 2016).

Duron Q, Shiels AB, Vidal E. in revision. A review of invasive rat control on islands and priorities for future actions. Conservation Biology.

Fall MW, Medina AB, Jackson WB. 1971. Feeding patterns of *Rattus rattus* and *Rattus exulans* on Eniwetok Atoll, Marshall Islands. Journal of Mammalogy **52**:69–76.

Ferreira SM, Atkins G, Marsh S, Petrove I, May W, Te Hira L. 2001. The limitations of using kiore (*Rattus exulans*) diet-sampling to determine woodrose (*Dactylanthus tay/ori*, Balanophoraceae) distribution on Hauturu (Little Barrier Island), New Zealand. New Zealand Journal of Botany **39**:465–470.

Gales RP. 1982. Age- and sex-related differences in diet selection by *Rattus rattus* on Stewart Island, New Zealand. New Zealand Journal of Zoology **9**:463–466.

Gibbs GW. 1998. Why are some weta (Orthoptera: Stenopelmatidae) vulnerable yet others are common? Journal of Insect Conservation **2**:161–166.

Gower JC. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics **27**:857–871.

Harper G, Veitch D. 2006. Population ecology of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and interference competition with Pacific rats (*R. exulans*) on Raoul Island, New Zealand. Wildlife Research **33**:539.

Harper GA. 2007. Detecting predation of a burrow-nesting seabird by two introduced predators, using stable isotopes, dietary analysis and experimental removals. Wildlife Research **34**:443–453.

Harper GA, Bunbury N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. Global Ecology and Conservation **3**:607–627.

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.

Innes J. 1979. Diet and reproduction of ship rats in the northern Tararuas. New Zealand Journal of Ecology **2**:85–86.

IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Available from http://www.iucnredlist.org/ (accessed May 14, 2016).

Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Howald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. Conservation Biology **22**:16–26.

Keitt B, Griffiths R, Boudjelas S, Broome K, Cranwell S, Millett J, Pitt W, Samaniego-Herrera A. 2015. Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. Biological Conservation **185**:17–26.

Kumschick S et al. 2015. Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. BioScience **65**:55–63.

Lindsey GD, Mosher SM, Fancy SG, Smucker TD. 1999. Population structure and

movements of introduced rats in an Hawaiian rainforest. Pacific Conservation Biology **5**:94–102.

Long J. 2003. Introduced mammals of the worldCSIRO Publishing. Canberra, Australia.

Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K, Studer M, Roudier P. 2016. Package "cluster" : Finding groups in data, Cluster analysis extended Rousseeuw et al. R-Cran project. Available from http://mirror.psu.ac.th/pub/cran/web/packages/secr/secr.pdf (accessed June 9, 2016).

Matisoo-Smith E, Robins JH. 2004. Origins and dispersals of Pacific peoples: evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **101**:9167–9172.

McQueen S, Lawrence B. 2008. Diet of ship rats following a mast event in beech (*Nothofagus* spp.) forest. New Zealand Journal of Ecology **32**:214–218.

Meyer J-Y, Butaud J-F. 2008. The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biological Invasions **11**:1569–1585.

Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. Pages 3–22 in F. E. Zachos and J. C. Habel, editors.Biodiversity Hotspots. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Monks JM, Monks A, Towns DR. 2014. Correlated recovery of five lizard populations following eradication of invasive mammals. Biological Invasions **16**:167–175.

Morat P et al. 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia **34**:179–221.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature **403**:853–858.

Nelson L Jr, Clark FW. 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. Journal of Mammalogy **54**:295–298.

O'Donnell CF, Hoare JM. 2012. Quantifying the benefits of long-term integrated pest control for forest bird populations in a New Zealand temperate rainforest. New Zealand Journal of Ecology **36**:131–140.

Oksanen J et al. 2016. Package "vegan" : Community Ecology Package. R-Cran project. Available from http://mirror.psu.ac.th/pub/cran/web/packages/secr/secr.pdf (accessed June 9, 2016).

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. Endangered Species Research **4**:267–276.

Pender RJ, Shiels AB, Bialic-Murphy L, Mosher SM. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba subsp. superba* (Campanulaceae). Biological Invasions **15**:213–223.

Perrin MR, Curtis BA. 1980. Comparative morphology of the digestive system of 19 species of Southern African myomorph rodents in relation to diet and evolution. South African Journal of Zoology **15**:22–33.

Platel K, Srinivasan K. 2001. Studies on the influence of dietary spices on food

transit time in experimental rats. Nutrition Research **21**:1309–1314.

Ringler D, Russell J, Jaeger A, Pinet P, Bastien M, Le Corre M. 2014. Invasive rat space use on tropical islands: Implications for bait broadcast. Basic and Applied Ecology **15**:179–186.

Ringler D, Russell J, Le Corre M. 2015. Trophic roles of black rats and seabird impacts on tropical islands: Mesopredator release or hyperpredation? Biological Conservation **185**:75–84.

Robinet O, Craig JL, Chardonnet L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. Biological Conservation **86**:223–232.

Rodríguez M. MA, Herrera M. LG. 2013. Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader. Oecologia **171**:537–544.

Rouys S. 2008. Ecologie des rats et leur impact sur le cagou et la perruche à front rouge en forêt humide et dans le maquis de Nouvelle-Calédonie. PhD unpublished thesis. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa.

Ruffino L, Russell JC, Pisanu B, Caut S, Vidal E. 2011. Low individual-level dietary plasticity in an island-invasive generalist forager. Population ecology **53**:535–548.

Russell JC, Clout MN. 2004. Modelling the distribution and interaction of introduced rodents on New Zealand offshore islands. Global Ecology and Biogeography **13**:497–507.

Russell JC, Beaven BM, MacKay JWB, Towns DR, Clout MN. 2008. Testing island biosecurity systems for invasive rats. Wildlife Research **35**:215-221.

Russell JC, Caut S, Anderson SH, Lee M. 2015. Invasive rat interactions and over-invasion on a coral atoll. Biological Conservation **185**:59–65.

Shiels AB, Drake DR. 2011. Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? Biological Invasions **13**:883–894.

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A, Krushelnycky PD, Mosher SM, Drake DR. 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). Biological Invasions **15**:1037–1048.

Simberloff DD, Rejmanek DM. 2011. Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California.

Simberloff D et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends in Ecology & Evolution **28**:58–66.

St Clair JJH. 2011. The impacts of invasive rodents on island invertebrates. Biological Conservation **144**:68–81.

Sugihara RT. 1997. Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pacific Science **51**:189–198.

Sweetapple PJ, Nugent G. 2007. Ship rat demography and diet following possum control in a mixed podocarp–hardwood forest. New Zealand Journal of Ecology **31**:186–201.

Thibault M, Brescia F, Jourdan H, Vidal E. in revision. Invasive rodents as an underlooked threat for skink conservation in a tropical island hotspot of biodiversity. New Zealand Journal of Ecology.

Towns DR, Broome KG. 2003. From small Maria to massive Campbell: forty years of rat eradications from New Zealand islands. New Zealand Journal of Zoology **30**:377–398.

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions **8**:863–891.

Tron FM, Franquet R, Larsen TH, Cassan JJ. 2013. Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle-Calédonie.Conservation International. Arlington, VA, USA.

Walsh JC, Venter O, Watson JEM, Fuller RA, Blackburn TM, Possingham HP. 2012a. Exotic species richness and native species endemism increase the impact of exotic species on islands. Global Ecology and Biogeography **21**:841–850.

Walsh JC, Wilson KA, Benshemesh J, Possingham HP. 2012b. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. Animal Conservation **15**:319–328.

Watts CH, Armstrong DP, Innes J, Thornburrow D. 2011. Dramatic increases in weta (Orthoptera) following mammal eradication on Maungatautari–Evidence from pitfalls and tracking tunnels. New Zealand Journal of Ecology **35**:261–272.

Williams PA, Karl BJ, Bannister P, Lee WG. 2000. Small mammals as potential seed dispersers in New Zealand. Austral Ecology **25**:523–532.

Yabe T, Hashimoto T, Takiguchi M, Aoki M, Kawakami K. 2009. Seabirds in the stomach contents of black rats *Rattus rattus* on Higashijima, the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. Marine Ornithology **37**:293–295.

Yom-Tov Y, Yom-Tov S, Moller H. 1999. Competition, coexistence, and adaptation amongst rodent invaders to Pacific and New Zealand islands. Journal of Biogeography **26**:947–958.

Zarzoso-Lacoste D, Bonnaud E, Corse E, Gilles A, Meglecz E, Costedoat C, Gouni A, Vidal E. 2016. Improving morphological diet studies with molecular ecology: an application for invasive mammal predation on island birds. Biological Conservation **193**:134–142.

Chapitre V.

Un renforcement de la pression de prédation par les rats invasifs sur les œufs d'oiseaux forestiers.

Evaluation au travers d'une expérimentation de nids artificiels.

Duron Q., Bourguet E., De Meringo H., Scussel S., Millon A. and Vidal E. [**soumis à Current Zoology**]. Invasive Rats Strengthen Predation Pressure on Bird Eggs in a South Pacific Island Rainforest.

Abstract

Invasive rats (*Rattus* spp.) are known to have pervasive impacts on island birds, particularly on their nesting success. To conserve or restore bird populations, numerous invasive rat control or eradication projects are undertaken on islands worldwide. However, such projects represent a huge investment and the decision-making process requires proper assessment of rat impacts. Here, we assessed the influence of two sympatric invasive rats (*Rattus rattus* and *R. exulans*) on native bird eggs in a New Caledonian rainforest, using artificial bird-nest monitoring. A total of 178 artificial nests containing two eggs of three different sizes were placed either on the ground or 1.5 meters high and monitored at the start of the birds' breeding season. Overall, 12.4% of the nests were depredated during the first seven days. At site 1, where nests were monitored during 16 days, 41.8% of the nests were depredated. The main predator was the native crow, *Corvus moneduloides,* responsible for 62.9% of the overall predation events. Rats were responsible for only 22.9% of the events, and ate only small and medium eggs at both heights. Our experiment suggests that predation by rats on native birds in New Caledonia strengthens overall bird-nest predation, adding to that by native predators. Moreover, invasive rats may also predate chicks or adult birds, as well as indirectly affecting birds through competition, disturbance or impact on the ecosystem.

Keywords: forest birds, bird nest predation, island conservation, rat management, invasive rodents.

Résumé

Les rats invasifs (*Rattus* spp.) sont connus pour avoir des impacts forts sur les communautés d'oiseaux insulaires, et plus particulièrement sur leur succès de reproduction. Pour conserver et restaurer des populations d'oiseaux, de nombreux projets de contrôle et d'éradication sont menés sur les îles de la Planète. Cependant, ces projets sont extrêmement coûteux et la mise en place d'un projet nécessite une évaluation propre des impacts des rats. Ici, nous avons cherché à évaluer l'influence de deux espèces de rats sympatriques (*R. rattus* et *R. exulans*) sur les populations d'oiseaux natifs dans une forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie au travers d'un suivi de prédation de nids artificiels. 178 nids contenant deux œufs de trois tailles différentes ont été placés au sol ou à 1,5m de hauteur et suivis pendant le début de la période de reproduction des oiseaux sur deux sites réplicas. Au total, 12,4% des nids artificiels ont été prédatés pendant les sept premiers jours. Sur le site 1, où les nids ont pu être suivis pendant 16 jours, 41,8% des nids ont été prédatés. Le prédateur principal était le corbeau natif, *Corvus moneduloides*, responsable de 62,9% des événements de prédation alors que les rats n'étaient responsables que de 22,9%. Les rats ont seulement consommé des petits et des œufs de moyenne taille aux deux hauteurs. Nos résultats suggèrent que la pression de prédation par les rats sur les œufs d'oiseaux s'ajoute à celle générée par les prédateurs natifs. Cependant, des possibilités d'impact directs des rats sur les poussins ou les oiseaux adultes ainsi que d'impacts indirects par compétition, perturbation ou au travers d'impacts plus globaux sur l'écosystème demeurent possibles.

Mots-clefs: oiseaux forestiers, prédation des nids d'oiseaux, conservation des îles, gestion des rats, rongeurs invasifs

V.1. Introduction

Invasive species are recognized as one of the greatest threats to biodiversity worldwide, especially for island ecosystems (Blackburn et al. 2004). Island ecosystems are particularly vulnerable to species invasion for several reasons: first, their simplicity, i.e. a limited number of species and lower redundancy of different functional types; second, their uniqueness, i.e. high levels of endemism and presence of novel forms; and third, the existence of fewer trophic levels, particularly the virtual absence of terrestrial top predators (Simberloff & Rejmanek 2011). As native island species have generally evolved in the absence of mammalian predators, they have developed slow life history traits and lack appropriate anti-predator responses, making them particularly vulnerable to invasive alien predators (Lecorre 2008; Carthey & Banks 2014).

Invasive rats represent a major threat to native island biodiversity, having been introduced by humans to more than 80% of the world's islands (Atkinson 1985; Towns et al. 2006; Harris 2009). *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758; the black rat), *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769; the Norway rat) and *Rattus exulans* (Peale, 1848; the Pacific rat) are considered to be among the most damaging of invasive species (Towns et al. 2006; Capizzi et al. 2014). These omnivorous and opportunistic rodent species have strong deleterious effects on overall island ecosystem functioning (Fukami et al. 2006; Towns et al. 2009), as well as on various island taxa such as plants (e.g., Meyer and Butaud 2008; Pender et al. 2013), invertebrates (e.g. Wagner and Van Driesche 2010), reptiles (Towns 1996) and birds (e.g. Brown et al. 1997; Robinet et al. 1998; VanderWerf 2009).

Over recent decades, the pervasive negative impacts of invasive rats on island birds in particular have been documented, both for seabirds (e.g. Jones et al. 2008; Harper & Bunbury 2015) and for land birds (e.g. Brown *et al.* 1997; Robinet et al. 1998; VanderWerf 2001; O'Donnell & Hoare 2012). Numerous species from different families and genera varying widely in ecology and size are impacted directly by rats, especially through predation of eggs, chicks and adults (Atkinson 1985). Rats can also have indirect effects on birds via competition for food (Shiels et al. 2014), competition for shelter (Matsui et al. 2010), or even by inducing changes in bird behavior through predation risk perception (Massaro et al. 2008). As birds play a key role in several ecosystem processes (e.g. plant pollination, plant dispersal, nutrient

depositing, etc.), bird decline may also cause major disruption to many important ecosystem functions, making it important to protect bird populations not just for their own sake, but also to preserve the ecosystem functions that they mediate (Sekercioglu 2006; Whelan et al. 2015).

To cope with these threats, many islands undertake invasive rat control or eradication projects to conserve and restore bird populations (e.g. Côté & Sutherland 1997; Howald et al. 2007; O'Donnell & Hoare 2012). The positive effects of rat control or eradication on bird populations are frequently cited, particularly on nesting success (e.g. VanderWerf 2001; Jones et al. 2008; Pascal et al. 2008; Smith et al. 2010). For example, on Lavezzu Island, the average breeding success of the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*) doubled when rats were controlled or eradicated (Pascal et al. 2008). In Hawaii, rodent control decreased predation on artificial and real nests placed on trees and the ground to mimic O'ahu 'Elepaio (*Chasiempsis sandwichensis ibidis*) nests by 45% and 55% respectively (VanderWerf 2001). However, the nature of rat impacts on birds is not always clear, and in some cases, bird populations may remain unaffected (Amar & Esselstyn 2014; Hervías et al. 2014). It is important to remember that the impacts of rats can vary according to ecological context (bird species, habitat, presence of other invasive predators, etc.), making generalization difficult (Ruffino et al. 2015). While most rat management projects have been conducted with the aim of protecting birds, they have not always been based on clear evidence of rat impacts on birds (Towns et al. 2006; Harris 2009). Since management projects involve a huge investment of time, resources and effort, assessing the effects of removal operations on native biodiversity is critical to ensuring optimal adaptive management (Westgate et al. 2013).

Rat impact is often assessed either by monitoring bird nesting success, by analyzing rat diet or by estimating bird population size via various methods (e.g. bird point counts, capture-mark-recapture (CMR), etc.; Towns et al. 2006; Ruffino et al. 2015). Contrary to population size estimation, which requires long-term monitoring to record bird population responses, nest success monitoring can help evaluate the short-term effects of rat removal on birds, and may be a good proxy for bird population dynamics (Jones et al. 2008). However, a large number of nests have to be monitored to obtain accurate results, and checking nests may disturb bird reproduction. This is especially problematic for forest birds, access to whose nests is limited, and monitoring can lead to unexpected nest abandonment (Major & Kendal 1996). For this reason, artificial nests are a good option when assessing rat-induced risk to bird nests,

affording larger sample sizes over a shorter period of time, and avoiding the risk of disturbing reproduction (for reviews, see Major & Kendal 1996; Moore & Robinson 2004). In addition to revealing relative predation rates before and after rat removal, artificial nests enable researchers to determine the influence of different factors such as egg size and nest height on nest survival (Stirnemann et al. 2015). Although rats are reported to impact all egg sizes, birds laying small eggs (e.g. passerines or small seabirds) are generally considered to be more vulnerable to rat predation than birds laying larger eggs (Prieto et al. 2003; Zarzoso-Lacoste et al. 2011; Latorre et al. 2013). Moreover, birds nest higher when predation risk is high (Thibault et al. 2002; Vanderwerf 2012), suggesting that predation risk decreases with nest height, even though rats are agile climbers (Foster et al. 2011).

Here, we sought to assess and better understand the influence of two sympatric invasive rats (*Rattus rattus* and *R. exulans*) on bird eggs in a dense evergreen rainforest of New Caledonia, using artificial nest monitoring. Our aims were to i) assess the relative impact of invasive rats and other predator species on experimental nest survival, ii) estimate the relative sensitivity of experimental nests to predation in relation to egg size and nest height, and iii) inform stakeholders responsible for conducting adaptive management of rat impacts on biodiversity.

V.2. Methods

V.2.1. Study site

This study was conducted in a dense evergreen rainforest (mean canopy height: 11m) located between 550 and 950 meters a.s.l. in the wilderness reserve of Mont Panié (20°37’30’’S, 164°46’56’’E, 5400 ha) in New Caledonia, South Pacific (**Figure V-3**). Mont Panié reserve has been protected since 1950 because of its cultural importance and the high micro-endemism rates observed for most taxa (plants, insects, squamata) (Tron et al. 2013). The climate is moist subtropical, with a hot season between December and mid-April and a cool season between mid-May and September. The location of the study site, at the core of a primary rainforest, eliminated any possibility of edge effects influencing nest predation rate

by altering nest visibility and accessibility to predators (Ruffell et al. 2014; Stirnemann et al. 2015)

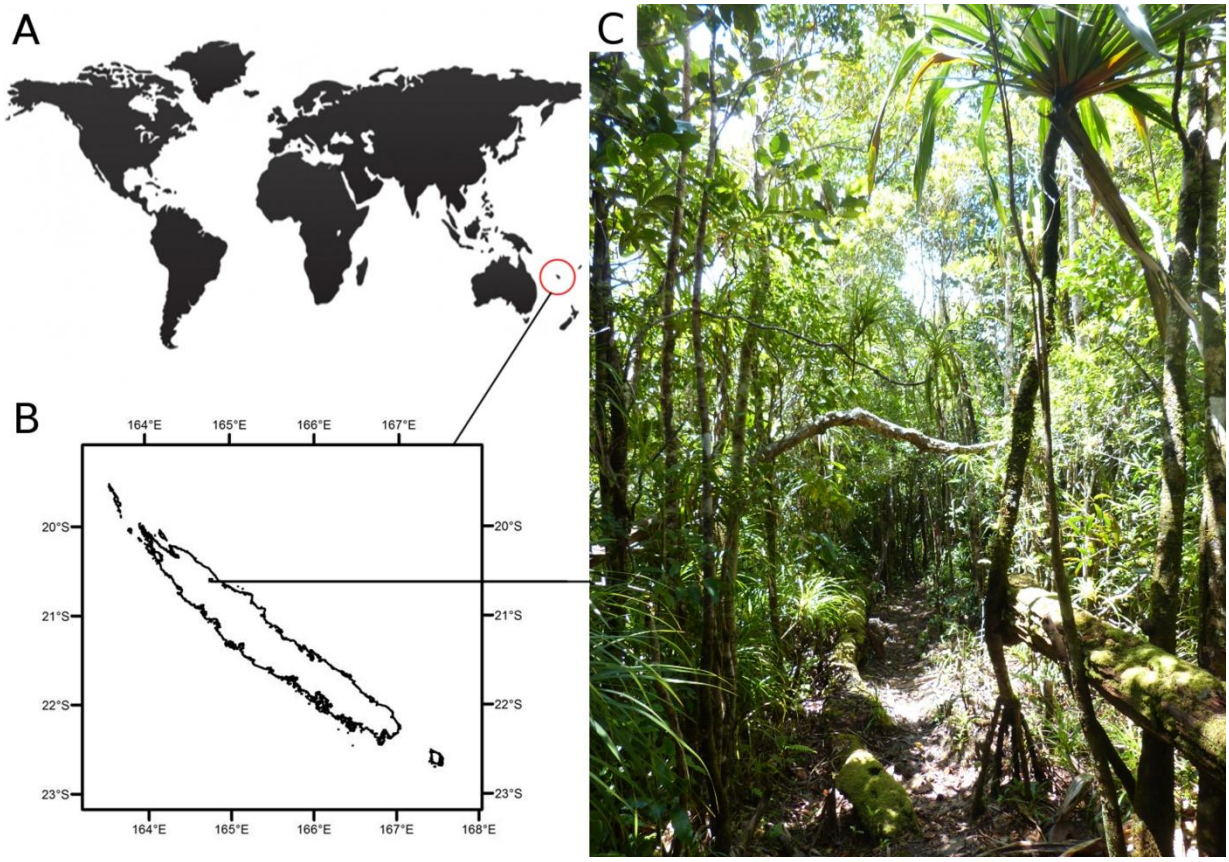


Figure V-1: Location of the study in the wilderness reserve of Mont Panié, northern New Caledonia. (a) Location in the world. (b) Location in New Caledonia. (c) The dense evergreen rainforest of Mont Panié.

Two species of invasive rats, *Rattus rattus* and *R. exulans,* are present in the study area. *R. exulans* was brought to New Caledonia around 3000 years ago with the first Austronesian colonizers, while *R. rattus* arrived later with European settlers about 150 years ago (Beauvais et al. 2006). Rat population assessments were conducted previous to and after the study at different seasons in Mont Panié at the two sites where the artificial bird nest experiment was carried out. The first trapping session was conducted on three line transects of 30 traps laid 20 meters apart, five months before the artificial nest experiment. A total of four trapping sessions, each conducted over five consecutive nights, took place in April-May 2013, November-December 2013, September 2014 and April 2015. This sampling configuration represented a capture pressure low enough to be assumed not to interfere with the artificial nest experiment. A rat abundance index (number of captures per 100 trap-nights adjusted for the corrected number of trap-nights, Nelson & Clark 1973) ranging between 8.3 ± 9.2 and 46.8 ± 16.2 per 100 corrected trap-nights was reported (**Figure V-3**). The proportion of *R. exulans* vs. *R. rattus* varied between 12.9 ± 18.1 and 30.6 ± 37.2 %, depending on the season.

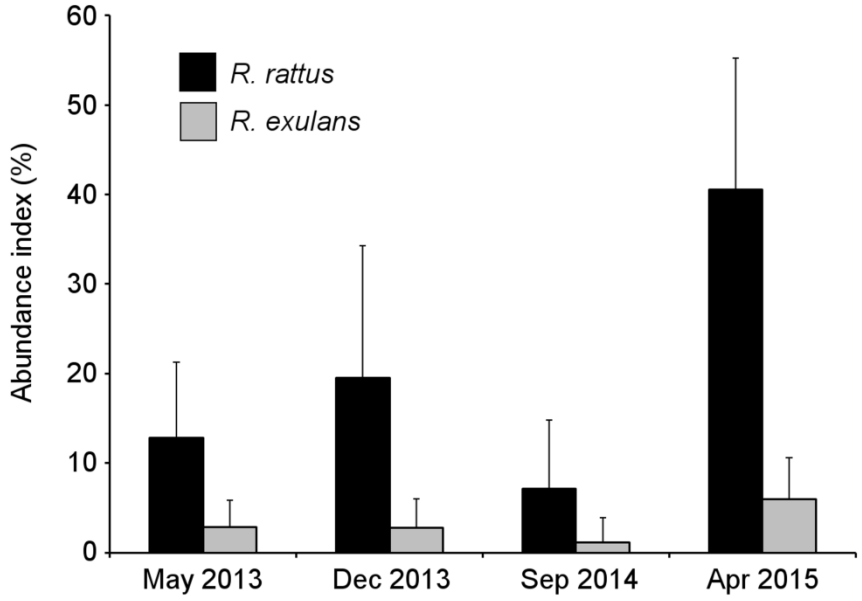


Figure V-2 : Abundance indexes of the two sympatric rat species during four trapping periods. Abundance indexes (mean ± 1SD), i.e. number of captures per 100 trap-nights, adjusted for the correct number of trap-nights, were provided for *R. rattus* and *R. exulans* during four five-day trapping sessions (May 2013, December 2013, September 2014, April 2015) in the Mont Panié reserve.

Twenty-six species of birds breed in the study area (Tron et al. 2013 and Q. Duron, personal observations, 2014; **Table V-1**), most of them between September and January.

Table V-1: List of bird species present in the study area. Levels of endemism are ES = Endemic Species, WD = Wide Distribution, ESS = Endemic Sub-Species. Reproduction period corresponds to the length of time from when eggs are first laid until chicks leave the nest. As no egg was measured in New Caledonia, measures were taken on related species (egg size proxy).

Family	Scientific name	Endemism	Reproduction period	Egg size category	Egg size proxy (L/l mm)	Nest height
Accipitridae	*Accipiter haplochrous*	ES	Oct-March	Large	no data	canopy
	Haliastur sphenurus	WD	Oct-January	Large	no data	canopy
Columbidae	*Columba vitiensis hypoenochroa*	ESS	June-January	Medium-Large	36-45 / 25-30	low height or on ground
	Ducula goliath	ES	June-December	Large	50 / 30	canopy
	Drepanoptila holosericea	ES	August-January	Medium-Large	no data	low height 2-3m
Psittacidae	*Trichoglossus haematodus deplanchei*	ESS	May-July, Nov-Dec	Medium	26-27 / 22-23	no data
Cuculidae	*Chrysococcyx lucidus layardi*	WD	no data	Small-Medium	no data	no data
Meliphagidae	*Myzomela caledonica*	ES	Nov-February	Small	no data	high in dense foliage
	Philemon diemenensis	ES	August-February	Small-Medium	no data	high in dense foliage
	Phylidonyris undulata	ES	Oct-January	Small	no data	low height 0.5-2m
Acanthizidae	*Gerygone f. flavolateralis*	ESS	Sept-January	Small	no data	low height 0-3m
Eopsaltridae	*Eopsaltria flaviventris*	ES	Sept-February	Small	no data	low height 0.7-2.2m
Pachycephalidae	*Pachycephala caledonica*	ES	Sept-January	Small	no data	low height 1-4m
	Pachycephala rufiventris xanthetraea	ESS	Nov-January	Small	no data	nov-january
Corvidae	*Corvus moneduloides*	ES	Oct-January	Medium-Large	39-45 / 25-29	medium height 2.5-10m
Campephagidae	*Coracina analis*	ES	Sept-January	Medium	no data	variable
	Coracina caledonica caledonica	ESS	Nov-February	Medium	32-36 / 22-23	canopy
	Lalage leucopyga montrosieri	ESS	Nov-January	Small	no data	canopy
Rhipiduridae	*Rhipidura fuliginosa bulgeri*	ESS	Sept-January	Small	15-16 / 11-12	low height 1.5-3m
	Rhipidura spilodera verreauxi	ESS	Oct-January	Small	no data	low height 2-3m
Monarchidae	*Clytorhynchus p. pachycephaloides*	ESS	Nov-January	Small	no data	high in dense foliage
	Myiagra caledonica caledonica	ESS	Nov-January	Small	18-19 / 13-14	medium height 2.5-10m
Sturnidae	*Aplonis striatus striatus*	ESS	Oct-January	Small-Medium	no data	variable
Zosteropidae	*Zosterops xanthochrous*	ES	Sept-February	Small	16 / 12.5	medium height 2-6m
Megaluridae	*Megalurulus mariei*	ES	Nov-January	Small	no data	on ground
Estrildidae	*Erythrura psittacea*	ES	Oct-January	Small	no data	trees hollows

Fourteen of the species are small passerines, such as white eyes (*Zosterops xanthochrous*), fantails (*Rhipidura* spp), and honeyeaters (Meliphagidae) all of which lay small eggs. Six are large species like raptors (Accipitridae), fruit doves (Columbidae) and crows (*Corvus moneduloides*), which lay large eggs. The 6 remaining species, like cuckooshrikes (*Chrysococcyx lucidus*) and starlings (*Aplonis striatus*), lay small-to-medium or medium-sized

eggs. Depending on the species, bird nest location ranges from ground-level to high in the canopy, and nest construction ranges from no nest on the bare ground to complex constructions (**Table V-1**).

V.2.2. Artificial bird nest predation experiment

An artificial bird nest predation experiment was conducted at two different sites (hereafter sites 1 and 2), located 500 meters apart. The study was conducted over September/October 2013, i.e. the start of the reproduction period for most native birds in the area (**Table V-1**, Barré et al. 2013). Artificial nests were constructed from wire mesh and garnished with moss, ferns and leaves to mimic the real nests of a variety of native birds (from passerines to pigeons). Each artificial nest contained two eggs. Three different egg sizes were selected to represent the three size categories of native bird eggs (mean ± 1SD of length × width in mm taken from 30 eggs): Large, using hen eggs (*Gallus gallus,* 55.2 ± 2.5 × 42.7 ± 0.8); Medium, using quail eggs (*Coturnix japonica,* 33.9 ± 1.5 × 25.9 ± 1.5); Small, using zebra finch eggs (*Taeniopygia guttata*, 15.7 ± 0.5 × 11.5 ± 0.4). Nests were placed at two different heights (on the ground and in trees at a height of 1.50 meters). In order to minimize the possibility of human scent affecting egg predation (Whelan et al. 1994), the eggs were handled with care after rubbing our hands in moss and leaf litter (Reitsma et al. 1990).

A total of 178 artificial nests were tested in five combinations (named hereafter "treatments") of egg size and nest height: large eggs on the ground, large eggs 1.5 meters high, medium eggs on the ground, medium eggs 1.5 meters high and small eggs 1.5 meters high (**Figure V-3**). Small eggs were not tested on the ground, as there is no small passerine species nesting on the ground in New Caledonia (**Table V-1**). Along a line transect, at each location, spaced 50 meters apart, a nest treatment was randomly selected from the five available and 20 nests per treatment were placed. However, because of the difficulty of obtaining small eggs, the "small egg 1.5 meters high" treatment could only be tested at site 1. At site 1, 48 nests out of a total of 98 were placed on the rat trapping transect, the others being at least 50 meters from the rat trapping transect. At site 2, 43 nests out of 80 were placed on the rat trapping transect. In order to verify that rat trapping (performed five months previously) had not interfered with the artificial nest experiment, we checked for a difference

in rat predation between nests placed on rat transects and nests placed outside rat transects, with a χ^2 test for homogeneity.



Figure V-3 : The five treatments of egg size and nest height tested. From top to bottom and left to right: large egg 1.5 meters high, small egg 1.5 meters high, large egg on the ground, medium egg 1.5 metres high and medium egg on the ground. The far left picture shows the camera trap used to detect egg predators.

Each nest was checked twice a day, at sunrise and sunset, to distinguish nocturnal from diurnal predation events over the first 7 days. Additional visits were then made, once a day, on days 11, 14 and 16 at site 1. If one of the two eggs was pierced, nibbled or had disappeared, the nest was considered to be depredated (Martin & Joron 2003). When possible, egg fragments were used to identify the likely predators: tooth marks were clues of rat predation and perforation suggested bird predation.

In parallel with the artificial bird nest predation experiment, 15 camera traps (11 Ambush Flash Cuddeback ® and 4 Ambush IR Cuddeback ®) were set up at both sites to identify predator species by monitoring additional nests containing large or medium eggs placed on the ground or 1.5 meters high. Cameras were not placed near the nests used for the artificial bird nest predation experiment, to avoid any possible influence on predator behavior (Richardson et al. 2009). The collected pictures, coupled with predation clues, helped to further identify the different species of predators involved.

To compare egg survival between the two sites, and according to egg size (three treatments) and nest height (two treatments), Kaplan Meier survival curves were drawn and their estimators were compared using Cox proportional hazards regression models and the Breslow χ^2 to test for significance, as described by (McKinnon et al. 2010). To assess any differences in predator identity among the five treatments, Fisher's exact test was used. These analyses were performed with R version 2.15.3 (R Core Team 2013).

V.3. Results

No difference in predation rate was recorded between nests placed on rat trapping transects and nests placed outside rat transects (χ^2 = 0.033, df = 1, p = 0.856). Overall, only 22 of the 178 artificial nests tested were depredated during the first seven days (12.4%). At site 1, where nests could be monitored over 16 days, 21 additional nests were depredated. For the purpose of comparison between sites, since the treatment involving small eggs at a height of 1.5 meters could only be set up at site 1, only medium and large eggs are considered hereafter. Predation at site 2 (3%, two nests) was significantly lower during the first seven days compared to site 1 (13%, ten nests; Breslow χ^2 = 6.3, p = 0.012).

For medium and large eggs only, over the seven days of the experiment, nest survival was not significantly affected by the interaction between egg size and nest height but a trend was observed (Breslow χ^2 = 7.74, p = 0.052, **Figure V-4**). The predation rates were 10% for large eggs on the ground, 10% for large eggs 1.5 meters high, 0% for medium eggs on the ground and 12.5% for medium eggs 1.5 meters high. At site 1, over the 16 days of the experiment, for large, medium and small eggs, nest survival was not affected by the interaction between egg size and nest height (Breslow χ^2 = 3.57, p = 0.467, **Figure V-5**). The predation rates were 30% for large eggs on the ground, 40% for large eggs 1.5 meters high, 45% for medium eggs on the ground, 40% for medium eggs 1.5 meters high and 50% for small eggs 1.5 meters high.

Of the 22 nests depredated during the 7 days of daily monitoring, 14 nests were depredated in daytime and 8 at night (Fig 3). Nests with large eggs were only depredated in daytime (36.4%), while medium and small eggs were depredated both during the day (27.3%) and at night (36.4%). There was no distinction between predation during the day and at night from day 8 to day 16 at site 1 (**Figure V-6**). Thanks to predation clues (shell remains, predator marks) and the timing of the event, a likely predator could be assigned to each of the 43 predation events. Predators identified were, by decreasing order of importance, New Caledonian crows (62.9%), rats (22.9%), ants (11.4%) and pigs (2.9%) (**Figure V-5**). The 15 camera traps detected 14 nocturnal rat visits (but no predation) and one diurnal predation by a New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). Predators varied in their choice of prey from the five treatments (p = 0.001, Fisher's exact test). Crows ate all egg sizes (but mainly large

eggs) at any height, rats consumed medium and small eggs at any height (but no large eggs), while ants ate only small eggs (**Figure V-5**). Moreover, as far as medium and large eggs are concerned, both crows and rats predated more eggs placed 1.5 meters high (respectively 14 and 3) than on the ground (respectively 6 and 1).

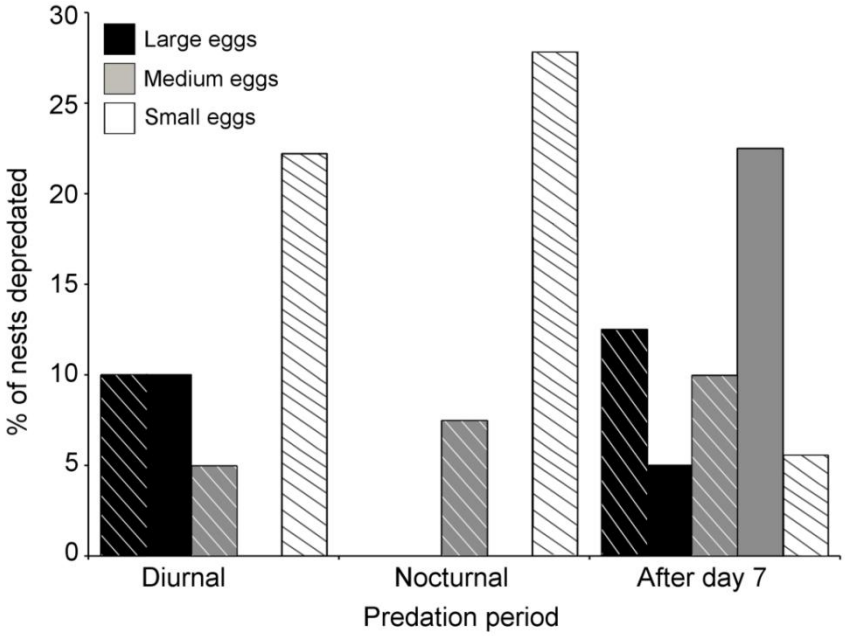


Figure V-7 : Proportion of nests depredated for the five treatments during each predation period. Proportion of nests depredated during day (diurnal) and night (nocturnal) over the first 7 days at sites 1 and 2, and day and night taken together thereafter at site 1 only. Nests located 1.5 meters high are hatched.

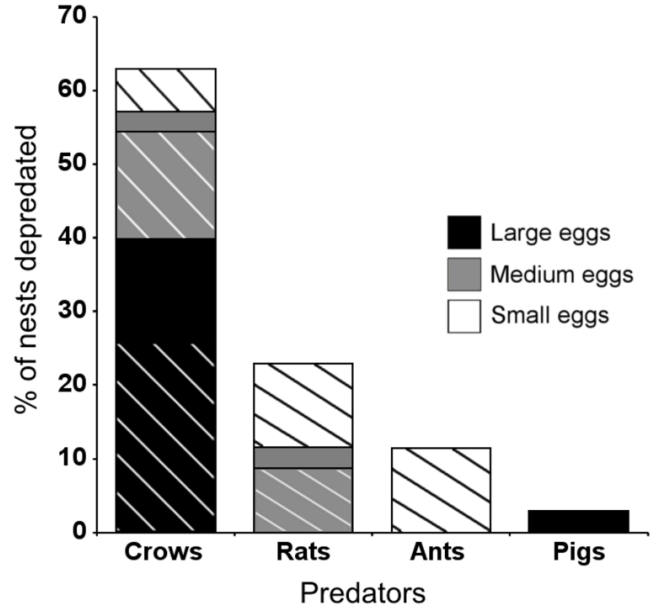


Figure V-8 : Nest predation for the five treatments showing the relative impact of the different predators. Nest predators were, in the order of importance, crows, rats, ants and pigs. Nests located 1.5 meters high are hatched.

V.4. Discussion

In this artificial bird-nest experiment carried out in a dense evergreen rainforest of New Caledonia, the main bird egg predators included a native bird, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*), and to a lesser extent invasive rats of genus *Rattus*. The artificial nest predation rate was more than three times lower for rats than for native crows. Corvids are already known to be major predators of bird nests (Ekanayake et al. 2015; Madden et al. 2015), and in our case, the native crow's impact on native bird nests is likely to be much higher than the invasive rat's impact. However, both corvids and rodents use distinctive cues to find nests and eggs, corvids being visual predators and rodents being olfactory predators (e.g. Ekanayake et al. 2015). Moreover, New Caledonian crows are known for their cognitive capabilities (Weir et al. 2002). We cannot, therefore, exclude the possibility that crows may have followed the investigators checking our nests, thereby finding the nests more easily than without a human presence.

Another possible limitation to our results is that artificial nests do not necessarily reflect predation rates for real nests. Their use has been criticized (Major & Kendal 1996; Moore & Robinson 2004) on the grounds that artificial nests may not be recognized as real nests by predators, in part because of the absence of parents protecting their nest and thus giving away its location. However, here our camera traps detected invasive rats actually visiting the artificial nests, showing that they were able to find them even if they did not necessarily prey upon the eggs. A possible reason is that they may not always have the required skills to break and consume these eggs (Zarzoso-Lacoste et al. 2011). Moreover, Major & Kendal (1996) emphasize that predation measured using artificial nests is frequently overestimated, which suggests that there may be even less predation on real nests. That said, artificial nests have been used successfully as a proxy for studying relative predation rate among different treatments (e.g. Robinet et al. 1998; VanderWerf 2001; Thibault et al. 2002). Furthermore, artificial nest studies are currently the only means of obtaining large sample sizes without disturbing real nests, and of carrying out studies with standardized parameters such as egg size and nest height (Stirnemann et al. 2015).

Similar artificial nest experiments conducted with quail eggs in Hawaii in mesic forests showed a predation rate by rats two to three times higher than in our experiment

(VanderWerf 2001). High predation by rats (51-87%) was also recorded during an artificial nest experiment conducted on Loyalty Islands (New Caledonia archipelago) (Robinet et al. 1998) and a 41% predation rate was also registered in Tahiti Island forests (Polynesian archipelago) (Thibault et al. 2002). On Mediterranean islands, experiments with artificial nests used to mimic the pallid swift nest (*Apus pallidus*) were conducted on rat-invaded and rat-free islands. The nest predation rate on the rat-invaded island was twice as high as that on the rat-free islands (93% vs. 47%). On rat-free islands, most predation was by the raven (*Corvus corax*), gulls and small birds (Penloup et al. 1997).

However, more in line with our results, in indigenous forests of New Zealand, predation rates recorded in rat control areas showed smaller or no differences from areas without rat control (respectively 37% vs. 12% in December and 20% for both areas in January) (Innes et al. 2015). Even lower predation rates (4%) were recorded in a Hawaiian montane forest in presence of rats (Amarasekare 1993). These differences indicate that the intensity of rat impacts on bird reproduction can vary greatly and the ecological conditions affecting the magnitude of rat impacts on birds remain poorly known (Ruffino et al. 2015). Amarasekare (1993) attributed their low predation rates either to low rat presence or to a great abundance of alternative foods. In our setting, the hypothesis of abundance of alternative food resources (Towns et al. 2006; Catry et al. 2007; Ruffino et al. 2015), i.e. plants, invertebrates and squamata, is plausible. Species composition and relative abundance of plants and animals in the environment can influence the rat diet (Catry et al. 2007; Shiels et al. 2013; Ruffino et al. 2012). Forest birds, contrary to colonial seabirds which breed in high densities and may be more attractive for rats, are less abundant and more scattered. Consequently, alternative food resources may be more abundant and less costly to find and forage upon than forest birds breeding in low densities with sparse distribution.

The second purpose of our artificial bird nest experiment was to detect differences in rat predation risk according to egg size and nest height. As very few eggs were actually eaten by rats, we were unable to accurately compare predation risk among the five treatments tested. However, we did determine that these few occurrences of rat predation concerned medium and small eggs alone. This result is consistent with other studies showing that predation risk decreases with increasing egg size (Zarzoso-Lacoste et al. 2011; Latorre et al. 2013). Regarding the effect of nest height on rat predation, in most cases predation occurred at a

height of 1.5 m. Consequently, though our results do not allow us to test statistical significance, we hypothesize that rat predation did not differ between ground nests and low-height nests. Rats are able to climb and forage in trees, especially *R. rattus* (Foster et al. 2011). In the same way, (Robinet et al. 1998) showed that the highest nest sites of a parakeet species did not offer better protection against *R. rattus* and *R. exulans* than lower ones, and (Stirnemann et al. 2015) observed that birds nesting both high and low in the canopy were at similar risk of predation by *R. rattus* in Samoan forests.

To conclude, even though invasive rats do not appear to be the main bird nest predators, their presence in Mont Panié forest area seems to strengthen overall bird-nest predation, adding to that by native predators. Moreover, invasive rats may also impact bird communities via other processes not investigated here. First, rats may also predate birds at chick and adult stages (Atkinson 1985, Jones *et al.* 2008). In addition to direct impacts by predation, invasive rats may have indirect impacts through food competition, particularly with frugivorous and insectivorous birds (Shiels et al. 2014), or by inducing changes in bird behavior due to predation risk perception (Massaro et al. 2008, Vanderwerf 2012). Contrary to predation, competition between invasive rats and birds is poorly documented. It may, however, be responsible for some bird population declines. For example, trophic niche overlap between the critically endangered Tuamotu Kingfisher (*Todiramphus gambieri)* and invasive rats (*R. rattus* and *R. exulans*) may induce competition for resources, particularly invertebrates and lizards, and may be a cause of depletion of Tuamotu Kingfisher populations (Zarzoso-Lacoste 2013). Latham (2006) suggested possible food competition between kiwi chicks (*Apteryx mantelli*) and *R. rattus* on Ponui Island, New Zealand. The perception of predation risk may also strongly influence bird reproduction. For example, Zanette (2011) found that, in song sparrows (*Melospiza melodia*), playback of predation calls reduced the number of offspring produced yearly by 40%. Similarly, the mere presence of rats may limit the suitability of some Mediterranean islets for breeding by Yelkouan shearwaters (*Puffinus yelkouan*, Bourgeois et al. 2013). All of this highlights the need for a more holistic ecosystem approach to studying rat impacts (Ruffino et al. 2015).

R. exulans and *R. rattus* are long- or medium-term standing inhabitants of New Caledonia, introduced respectively 3000 years ago and 150 years ago. We therefore cannot discard the hypothesis that invasive rats were responsible for an initial fall in bird community

diversity when they colonized New Caledonia (Harper & Bunbury 2015). A "filter effect" (Balmford 1996) may have favored bird species that are relatively less sensitive to rat impact. Indeed, the current New Caledonian forest bird community has been described as depauperate. For example, in three New Caledonian caves, 32 bird fossil species of which 11 are currently extinct were found in deposits contemporary with human and *R. exulans* arrival (Balouet & Olson 1989). Thus, ancient rat introductions may already have helped deplete the indigenous bird community. From that perspective, rat control could have positive effects on the bird community by limiting actual predation (VanderWerf 2001), perceived risk of predation (Massaro et al. 2008, Vanderwerf 2012), competition (Shiels et al. 2014), and indirect influences through the disruption of ecosystem function (Towns et al. 2009).

It seems that, in New Caledonian rainforests, there are justifications for implementing and continuing rat control projects. Rats strengthen the overall predation on bird eggs and impact other endemic and threatened taxa such as macro-insects (wetas, stick insects) or squamata (Duron et al. unpublished data). Experimental rat control operations may allow the recording of biodiversity responses after rat population reduction (VanderWerf 2001; Le Corre et al. 2015), which would pave the way towards optimal adaptive management (Westgate et al. 2013). Scientists and managers need to work together to ensure that rat control operations will enhance our knowledge of rats, which should lead to more effective conservation measures (Ruffino et al. 2015).

Acknowledgements

This study was funded by New-Caledonia's Province Nord. We are grateful to Jean-Jérome Cassan from Direction du Développement Economique et de l'Environnement, Province Nord for his support and valuable discussions on the REFCOR project and this experiment. We also thank Benjamin Camier, Frederic Rigault, Josepho Bahormal for help during the fieldwork, the team of Dayu Biik NGO for logistics support in the field, Raphaël Gouyet, Mathilde Méheut and Martin Thibaut for their valuable help in diet analyses, Hervé Jourdan for his help with diet remains identification, Jérémy Anso for his help in managing image software, and Carol Frost for English advice. Finally, we acknowledge the board of directors of Dayu Biik and the Mont Panié customary authorities for allowing us to conduct this study in this area.

References

Amar A, Esselstyn JA. 2014. Positive association between rat abundance and breeding success of the Critically Endangered Mariana Crow *Corvus kubaryi*. Bird Conservation International **24**:192–200.

Amarasekare P. 1993. Potential impact of mammalian nest predators on endemic forest birds of Western Mauna Kea, Hawaii. Conservation Biology **7**:316–324.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Balmford A. 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. Trends in Ecology & Evolution **11**:193–196.

Balouet JC, Olson SL. 1989. Fossil birds from late Quaternary deposits in New Caledonia. Smithsonian Institution Press. Available from http://www.sil.si.edu/smithsoniancontributions/zoology/pdf_hi/SCTZ-0469.pdf (accessed June 15, 2015).

Barré N, Tron F, Chartendrault V, Okahisa Y, Sato NJ, Legault A, Theuerkauf J. 2013. Breeding seasons of landbirds in New Caledonia. The Wilson Journal of Ornithology **125**:384–398.

Beauvais M-L, Coléno A, Jourdan H, editors. 2006. Invasive species in the New Caledonian archipelago. IRD, Paris. Available from http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010039995 (accessed November 9, 2015).

Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP, Evans KL, Gaston KJ. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. Science **305**:1955–1958.

Bourgeois K, Ouni R, Pascal M, Dromzée S, Fourcy D, Abiadh A. 2013. Dramatic increase in the Zembretta Yelkouan shearwater breeding population following ship rat eradication spurs interest in managing a 1500-year old invasion. Biological Invasions **15**:475–482.

Brown KP. 1997. Predation at nests of two New Zealand endemic passerines; implications for bird community restoration. Pacific Conservation Biology **3**:91–98.

Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A. 2014. Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. Mammal Review **44**:148–162.

Carthey AJR, Banks PB. 2014. Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. Biological Reviews **89**:932–949.

Catry P, Silva MC, MacKay S, Campos A, Masello J, Quillfeldt P, Strange IJ. 2007. Can thin-billed prions *Pachyptila belcheri* breed successfully on an island with introduced rats, mice and cats? The case of New Island, Falkland Islands. Polar Biology **30**:391–394.

Côté IM, Sutherland WJ. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. Conservation Biology **11**:395–405.

Ekanayake KB, Weston MA, Dann P, Sutherland DR. 2015. Corvids congregate to breeding colonies of a burrow-nesting seabird. Austral Ecology **41**:291–301

Foster S, King C, Patty B, Miller S. 2011. Tree-climbing capabilities of Norway and ship rats. New Zealand Journal of Zoology **38**:285–296.

Fukami T, Wardle DA, Bellingham PJ, Mulder CPH, Towns DR, Yeates GW, Bonner KI, Durrett MS, Grant-Hoffman MN, Williamson WM. 2006. Above-and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. Ecology Letters **9**:1299–1307.

Harper GA, Bunbury N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. Global Ecology and Conservation **3**:607–627.

Harris DB. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. Biological invasions **11**:1611–1630.

Hervías S, Ceia FR, Pipa T, Nogales M, de Ybáñez RR, Ramos JA. 2014. How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator? Zoology **117**:171–178.

Howald G et al. 2007. Invasive rodent eradication on islands. Conservation Biology **21**:1258–1268.

Innes J, King C, Bartlam S, Forrester G, Howitt R. 2015. Predator control improves nesting success in Waikato forest fragments. New Zealand Journal of Ecology **39**:245–253.

Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Howald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. Conservation Biology **22**:16–26.

Latham JE. 2006. The ecology of ship rats (*Rattus rattus*) on Ponui Island: implications for North Island brown kiwi (*Apteryx mantelli*). Master thesis. The University of Auckland, New Zealand. Available from https://researchspace.auckland.ac.nz/handle/2292/2142 (accessed September 28, 2015).

Latorre L, Larrinaga AR, Santamaría L. 2013. Rats and seabirds: effects of egg size on predation risk and the potential of conditioned taste aversion as a mitigation method. PLoS ONE **8**:e76138.

Le Corre M. 2008. Cats, rats and seabird. Nature **451**:133–134.

Le Corre M, Danckwerts DK, Ringler D, Bastien M, Orlowski S, Morey Rubio C, Pinaud D, Micol T. 2015. Seabird recovery and vegetation dynamics after Norway rat eradication at Tromelin Island, western Indian Ocean. Biological Conservation **185**:85–94.

Madden CF, Arroyo B, Amar A. 2015. A review of the impacts of corvids on bird productivity and abundance. Ibis **157**:1–16.

Major RE, Kendal CE. 1996. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. Ibis **138**:298–307.

Martin JL, Joron M. 2003. Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. Oikos **102**:641–653.

Massaro M, Starling-Windhof A, Briskie JV, Martin TE. 2008. Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand bird. PLoS One **3**:e2331.

Matsui S, Hisaka M, Takagi M. 2010. Arboreal nesting and utilization of open-cup bird nests by introduced Ship Rats Rattus rattus on an oceanic island. Bird Conservation International **20**:34–42.

McKinnon L, Smith PA, Nol E, Martin JL, Doyle FI, Abraham KF, Gilchrist HG, Morrison RIG, Bêty J. 2010. Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. Science **327**:326–327.

Meyer J-Y, Butaud J-F. 2008. The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biological Invasions **11**:1569–1585.

Moore RP, Robinson WD. 2004. Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. Ecology **85**:1562–1567.

Nelson L Jr, Clark FW. 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. Journal of Mammalogy **54**:295–298.

O'Donnell CF, Hoare JM. 2012. Quantifying the benefits of long-term integrated pest control for forest bird populations in a New Zealand temperate rainforest. New Zealand Journal of Ecology **36**:131–140.

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. Endangered Species Research **4**:267–276.

Pender RJ, Shiels AB, Bialic-Murphy L, Mosher SM. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba subsp. superba* (Campanulaceae). Biological Invasions **15**:213–223.

Penloup A, Martin J-L, Gory G, Brunstein D, Bretagnolle V, Gory G. 1997. Distribution and breeding success of Pallid Swifts, *Apus pallidus*, on Mediterranean Islands: nest predation by the Roof Rat, *Rattus rattus*, and nest site quality. Oikos **80**:78–88.

Prieto J, González-Solís J, Ruiz X, Jover L. 2003. Can rats prey on gull eggs? An experimental approach. Biodiversity & Conservation **12**:2477–2486.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. Available from http://www.R-project.org/.

Reitsma LR, Holmes RT, Sherry TW. 1990. Effects of removal of Red Squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, and Eastern Chipmunks, *Tamias striatus*, on nest predation in a Northern Hardwood forest: an artificial nest experiment. Oikos **57**:375–380.

Richardson T, Gardali T, Jenkins SH. 2009. Review and meta-analysis of camera effects on avian nest success. The Journal of Wildlife Management **73**:287–293.

Robinet O, Craig JL, Chardonnet L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. Biological Conservation **86**:223–232.

Ruffell J, Didham RK, Barrett P, Gorman N, Pike R, Hickey-Elliott A, Sievwright K, Armstrong DP. 2014. Discriminating the drivers of edge effects on nest predation: forest edges reduce capture rates of Ship Rats (*Rattus rattus*), a globally invasive nest predator, by altering vegetation structure. PLoS ONE **9**:e113098.

Ruffino L, Zarzoso-Lacoste D, Vidal E. 2015. Assessment of invasive rodent impacts on island avifauna: methods, limitations and the way forward. Wildlife Research **42**:185–195.

Sekercioglu C. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in Ecology & Evolution **21**:464–471.

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A, Krushelnycky PD, Mosher SM, Drake DR. 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). Biological Invasions **15**:1037–1048.

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW. 2014. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pacific Science **68**:145–184.

Simberloff DD, Rejmanek DM. 2011. Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press.

Smith RK, Pullin AS, Stewart GB, Sutherland WJ. 2010. Effectiveness of predator removal for enhancing bird populations. Conservation Biology **24**:820–829.

Stirnemann RL, Potter MA, Butler D, Minot EO. 2015. Compounding effects of habitat fragmentation and predation on bird nests. Austral Ecology **40**:974–981.

Thibault JC, Martin JL, Penloup A, Meyer JY. 2002. Understanding the decline and extinction of monarchs (Aves) in Polynesian Islands. Biological conservation **108**:161–174.

Towns DR. 1996. Changes in habitat use by lizards on a New Zealand island following removal of the introduced Pacific rat *Rattus exulans*. Pacific Conservation Biology **2**:286–292.

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions **8**:863–891.

Towns DR, Wardle DA, Mulder CPH, Yeates GW, Fitzgerald BM, Richard Parrish G, Bellingham PJ, Bonner KI. 2009. Predation of seabirds by invasive rats: multiple indirect consequences for invertebrate communities. Oikos **118**:420–430.

Tron FM, Franquet R, Larsen TH, Cassan JJ. 2013. Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle-Calédonie.Conservation International. Arlington, VA, USA.

VanderWerf EA. 2001. Rodent control decreases predation on artificial nests in O'ahu 'elepaio habitat. Journal of Field Ornithology **72**:448–457.

Vanderwerf EA. 2009. Importance of nest predation by alien rodents and avian poxvirus in conservation of Oahu Elepaio. Journal of Wildlife Management **73**:737–746.

Vanderwerf EA. 2012. Evolution of nesting height in an endangered Hawaiian forest bird in response to a non-native predator: evolution of Elepaio nesting height. Conservation Biology **26**:905–911.

Wagner DL, Van Driesche RG. 2010. Threats posed to rare or endangered insects by invasions of nonnative species. Annual review of entomology **55**:547–568.

Weir AA, Chappell J, Kacelnik A. 2002. Shaping of hooks in New Caledonian crows. Science **297**:981–981.

Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB. 2013. Adaptive management of biological systems: A review. Biological Conservation **158**:128–139.

Whelan CJ, Dilger ML, Robson D, Hallyn N, Dilger S. 1994. Effects of olfactory cues on artificial-nest experiments. The Auk **111**:945–952.

Whelan CJ, Şekercioğlu ÇH, Wenny DG. 2015. Why birds matter: from economic ornithology to ecosystem services. Journal of Ornithology **156**:227–238.

Zanette L. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. Science **334**:1394–1398.

Zarzoso-Lacoste D, Ruffino L, Vidal E. 2011. Limited predatory capacity of introduced black rats on bird eggs: an experimental approach. Journal of Zoology **285**:188–193.

Zarzoso-Lacoste D. 2013. Vers une meilleure compréhension des interactions trophiques directes et indirectes entre prédateurs invasifs et espèces natives au sein des écosystèmes insulaires. PhD unpublished thesis. Aix-Marseille University, France.

Chapitre VI.

Effets comparés des frugivores natifs et invasifs sur la germination de graines d'espèces des forêts denses humides en Nouvelle-Calédonie

Duron Q., Garcia-Iriarte O., Brescia F. and Vidal E. [**accepted in Biological Invasions**]. Comparative effects of native frugivores and introduced rodents on seed germination in New-Caledonian rainforest plants. **Annexe 6.**

Abstract

Native frugivores play an important role in native plant community dynamics by participating in seed dispersal. Today many island forests are invaded by introduced omnivores, such as rats, but their role in dispersing native plants is still little known. Here, we evaluated whether native seeds from New-Caledonian rainforests can germinate after passing through an invasive rat digestive tract and compared seed germinability and germination time between seeds ingested by invasive rats and native frugivores. We offered native fruits of *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata* to the rats *Rattus rattus* and *R. exulans*, three flying foxes *Pteropus* spp. and the pigeon *Ducula goliath.* Our results showed that seeds can germinate after passing through an invasive rat digestive tract, and suggest that rats can disperse seeds of both plant species. However, invasive rats may be less efficient than native frugivores, as more seeds were destroyed when passing through rat digestive tracts than through native frugivores, and because germinability was lower and germination time was longer for seeds passing through invasive rats than through native frugivores. The reduced efficiency of rats may result from their generalized diet, the structure of their digestive tract, and/or their feeding behavior. In New-Caledonian rainforests, dispersal services on both plant species are likely well fulfilled by flying foxes and *Ducula* pigeons, but rats do not seem to be as efficient dispersers. Consequently, management measures to protect native frugivores should help to conserve seed dispersal services.

Keywords: seed dispersal, seed destruction, *Rattus,* flying foxes, frugivorous pigeon

Résumé

Les frugivores natifs jouent un rôle important dans la dynamique des communautés des plantes natives en participant à la dispersion des graines. Aujourd'hui, de nombreuses forêts en milieu insulaire sont envahies par des omnivores introduits, comme les rats, mais le rôle de ces espèces introduites dans la dispersion d'espèces de plantes natives est peu connu. Au cours de ce travail, nous avons, d'une part, évalué si les graines d'espèces de plantes natives des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie pouvaient germer après passage dans le tractus digestif des rats invasifs et, d'autre part, comparé la proportion de graines germées et le temps de germination entre des graines ingérées par les rats invasifs et des graines ingérées par les frugivores natifs. Nous avons fait consommer des fruits de *Ficus racemigera* et de *Freycinetia sulcata* à deux espèces de rats *Rattus rattus* et *R. exulans*, trois espèces de roussettes *Pteropus* spp. et à un pigeon carpophage *Ducula goliath*. Nos résultats ont montré que les graines peuvent germer après passage dans le tractus digestif des rats invasifs et suggèrent que les rats peuvent disperser les graines des deux espèces de plantes. Cependant, les rats invasifs seraient moins efficaces que les frugivores natifs. En effet, plus de graines étaient détruites en passant au travers des tractus digestifs de rats que de frugivores natifs. De plus, la proportion de graines germées était plus faible et le temps de germination plus long pour les graines passant au travers des tractus de rats invasifs que des frugivores natifs. La moindre efficacité des rats pourrait résulter de leur régime alimentaire non spécialiste, de la structure de leur tractus digestif et/ou de leur comportement alimentaire. Dans les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie, le service de dispersion nécessaire à ces deux espèces de plantes est probablement bien assuré par les roussettes et les pigeons carpophages. Par conséquent, des mesures de gestion pour protéger les frugivores natifs pourraient aider à conserver ce service de dispersion.

Mots-clefs: dispersion de graines, destruction de graines, *Rattus,* roussettes, pigeons frugivores

VI.1. Introduction

Seed dispersal is a key process in plant community dynamics as it allows species to colonize new areas and avoid competition with siblings, predation, and spread of pathogens (Traveset et al. 2014). Frugivorous vertebrates, especially mammals and birds, play an important role in seed dispersal (Jordano 2014). Vertebrates disperse seeds from 70% to 94% of all woody species in tropical rainforests, and seeds from 65% to 74% in subtropical humid forest (Jordano 2014). One of the main ways for frugivores to disperse seeds is by endozoochory, i.e. by the ingestion and excretion of seeds. While frugivores benefit by obtaining energy and nutrients from the fruit pulp, endozoochory benefits the plant by facilitating the transport of seeds away from the parent plant location, and can also help germination (Traveset 1998; Reid and Armesto 2011; Jordano 2014). Passage through a frugivore's digestive tract can enhance germination success by abrasion of the seed coat and the removal of the pulp (Barnea et al. 1991; Traveset 1998; Jordaan et al. 2011). Endozoochory is crucial for the dispersal of many fleshy fruited plants (Traveset et al. 2014) and it is recognized that these mutualistic interactions are currently threatened by human disturbance and the drivers of global environmental change, such as invasive species (Tylianakis et al. 2008; Markl et al. 2012). On islands, endozoochory relations are even more particularly prone to be disturbed by invasive species because of the uniqueness and the low diversity of native frugivore assemblages (Traveset and Richardson 2006; Traveset et al. 2014).

Invasive species can affect dispersal processes negatively by disrupting plant-seed disperser interactions (Kelly et al. 2006; Traveset and Richardson 2006), or positively by compensating when native seed dispersers are few or have disappeared (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Pattemore and Wilcove 2011). For example, the efficiency of introduced birds as native seed dispersers was already demonstrated in Hawaiian forests (Foster and Robinson 2007), and the capacity of invasive rats to disperse small seeds of both native and invasive plants was studied in New Zealand and Hawaiian forests (Williams et al. 2000; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels 2011; Shiels and Drake 2011). However, invasive species can belong to groups or taxa that did not exist among native species, in particular flightless terrestrial mammals that have historically been absent from most oceanic islands (Lever 1985; Whittaker and Fernandez-Palacios 2007; Scheiner and Willig 2011) and did not evolve

together with native plant species (Nogales et al. 2005). These two particularities may result in lower seed dispersal performances of invasive vertebrates vs. native vertebrates. The effects of invasive species on seed dispersal can be ambiguous and our objective was to study the relative capacities of invasive rats and native frugivores to facilitate the dispersal process in an island system.

On islands, native vertebrate frugivores include birds, flying foxes and many Squamata but few terrestrial mammals (Olesen and Valido 2004; Nogales et al. 2005). Nonetheless, most islands have been invaded by exotic terrestrial mammals (Courchamp et al. 2003; Blackburn et al. 2004), some of them being partly frugivorous like pigs, deer, rabbits and rats. These species can strongly affect plant communities and mutualisms directly, through predation and competition (Traveset and Richardson 2006; Traveset et al. 2009). Invasive rats (*Rattus* spp.), and particularly the Black rat *Rattus rattus*, even if their diet is omnivorous and depends on seasonal resource availability (Caut et al. 2008; Shiels et al. 2014), feed mainly on plant material (seeds, fruits, vegetative parts; Sugihara 1997; Meyer and Butaud 2008; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels et al. 2012). Invasive rats are generally considered to be seed predators and are known for their detrimental effects on plants (Meyer and Butaud 2008; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels and Drake 2011), but they may also have positive effects by acting as seed dispersers (Williams et al. 2000; Grant-Hoffman and Barboza 2010). When eating fleshy fruits, small seeds may pass intact through the rat digestive tract and may be dispersed by endozoochory (Traveset 1998; Williams et al. 2000; Bourgeois et al. 2005; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels 2011). The length limit of seeds reported to pass intact through the rat digestive tract was about 2.0-2.5 mm for *R. rattus* and 0.11 mm for the Pacific rat *R. exulans* (Williams et al. 2000; Shiels 2011). However, our knowledge on the capacity of invasive rats to participate in native seed dispersal is still limited (Shiels and Drake 2011).

Since most of the world's islands (82%) are now occupied by invasive rats (Atkinson 1985; Capizzi et al. 2014), a better understanding of the role of invasive rats in their host ecosystems is essential before considering their management. In the New Caledonia archipelago, two common invasive rats *R. exulans* and *R. rattus* coexist in all natural areas from sea level to 1629 meters a.s.l (Beauvais et al. 2006). *R. exulans* reached the archipelago 3000 years ago with the initial Melanesian settlements, while *R. rattus* arrived with European

colonization about 150 years ago (Beauvais et al. 2006). New Caledonia is listed as one of 35 biodiversity hotspots with exceptional rates of floral endemism that reach 83.2% in rainforests (Mittermeier et al. 2011; Morat et al. 2012). A study conducted on 123 new-Caledonian rainforest tree species revealed that 72% have adaptations for dispersal by vertebrates (Carpenter et al. 2003), and pinpointed the importance of conserving native frugivorous species to maintain dispersal processes of endemic plants. Native frugivores on New Caledonia's main island (Grande Terre) include 47 species of Squamata (42 gekkos and 5 skinks) (Hervé Jourdan, personal communication), 15 species of birds (Barré and Dutson 2000; Tassin et al. 2010), and four species of flying foxes (Flannery 1995), and may have been more diversified before human and rat colonization (Balouet and Olson 1989; Balouet 1991).

Few comparisons of the effects of passage through invasive versus native species' digestive tracts on seed germination have been conducted (Nogales et al. 2005). To the best of our knowledge, only one study conducted in the Cook Islands, on *Ficus prolixa*, compared the differences in native seed germination after passage through native frugivorous (bird and flying foxes) and invasive rat species digestive tracts (Staddon et al. 2010). Therefore, the presence of both native frugivores (birds and flying foxes) and invasive rats in New-Caledonian rainforest represented a unique opportunity to test their relative effects on seed germination. In this study, we focused on the first steps of dispersal by endozoochory i.e. seed survival and germination after passing through the digestive tract, and compared these in native frugivores and invasive rats. Our aims were to evaluate whether seeds can survive and germinate after passing through the invasive rat digestive tract and to compare seed germination effectiveness (germinability and germination time), between non ingested seeds and seeds ingested by native frugivores or invasive rats.

VI.2. Methods

VI.2.1. Fruits and seeds characteristics

Two native plant species were selected based on morphological, ecological, and phenological criteria and their accessibility: *Ficus racemigera* (Bureau, Moraceae) and *Freycinetia sulcata* (Warb., Pandanaceae). Their fruits are known to be eaten by both native frugivorous birds and flying foxes, as well as by invasive rats in New Caledonia (M. Boissenin and H.Vandrot, personal communication). Moreover, species of the genera *Ficus* and *Freycinetia* are known to be eaten by flying foxes (Parsons et al. 2006; Nakamoto et al. 2009; Heer et al. 2010) and bats (Burrows 1996) in other parts of the world. *Ficus* species were also noted as the most common food source for *Ducula galeata* in the Marquesas archipelago (Blanvillain and Thorsen 2003) and are consumed by *Ducula pacifica* in Tonga (McConkey et al. 2005). *Ducula goliath* was observed feeding on *Freycinetia arborea*, a species closely related to *Freycinetia sulcata*, in Mont Panié, New Caledonia (personal observation). Seeds of both the genera *Ficus* and *Freycinetia* were found in *R. rattus* and *R. exulans* stomach and caecum contents for specimens collected in Mont Panié rainforest area, and these results oriented our choice to study germination of these two plant species. *Ficus* and *Freycinetia* have small seeds (<1.5 mm) which may allow dispersal by endozoochory by both native frugivores and invasive rats (Williams et al. 2000; Shiels 2011; Shiels and Drake 2011). For both species, a sample of fruits and seeds was weighed with a precision balance Mettler AE 240 (precision 0.1 mg), fruits were measured using a digital caliper (precision 0.001 mm) and seeds from binocular photography with "Image J" software (**Table VI-1**).

Ficus racemigera (hereafter *Ficus*) is a species of tree endemic to New Caledonia and Vanuatu, found in dense rainforests at various elevations. The fig "fruit", called a syconium, is a multiple pseudocarp, which includes several achene fruits. Each achene is made up of a seed surrounded by its calyx and fixed by a pedicel to the syconium fleshy receptacle. Each fig contains more than 300 small brown and rounded seeds (length 1.03 ± 0.89 mm ; width 0.72 ± 0.84 mm, **Figure VI-1**). Mature fruits, selected for their reddish color and smooth texture, were collected in rainforest areas on Mont Koghi (22°10'38'' S, 166°30'30'' E, 450 m a.s.l.) in February and March 2015. *Freycinetia sulcata* (hereafter *Freycinetia*) is a hemiepiphyte native liana. Their fruits, or berries, are gathered in a yellow scented infructescence. Each

infructescence contains more than 1000 seeds (length 1.15 ± 0.08 mm ; width 0.28 ± 0.03 mm), which are covered by a thick mucilaginous flesh. Seeds are slightly curved with hyaline membrane margins on each side (Stone et al. 1998, **Figure VI-2**). Mature fruits, distinguished by their yellow color and their strong scent, were collected on Mont Panié (20°37'30'' S, 164°46'56''E, 650 m a.s.l.) in March and May 2015.

Table VI-2 : Summary of fruit and seed color, size, weight, and numbers for *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata*. Fruits measures for *Freycinetia* were made on the whole inflorescence

	Ficus racemigera	*Freycinetia sulcata*
Family	Moraceae	Pandanaceae
Life form	shrub or tree	secondary hemiepiphyte
Fruit color	red	yellow
Fruit length(mm)	14.42 ± 1.47 (*n* = 33)	81.28 ± 11.1 (*n* = 21)
Fruit width (mm)	16.09 ± 1.85 (*n* = 33)	46.57 ± 7.03 (*n* = 21)
Fruit fresh mass (g)	2.00 ± 0.22 (*n* = 25)	70.45 ± 8.6 (*n* = 6)
Number of seeds per fruit	329 ± 15	> 1000
Seed color	brown	yellow
Seed length(mm)	1.03 ± 0.90 (*n* = 31)	1.15 ± 0.08 (*n* = 36)
Seed width (mm)	0.72 ± 0.85 (*n* = 31)	0.28 ± 0.04 (*n* = 36)
Seed mass (mg)	0.21 ± 0.04 (*n* = 100)	0.31 ± 0.00 (*n* = 90)
Seed shape	reniform	curved

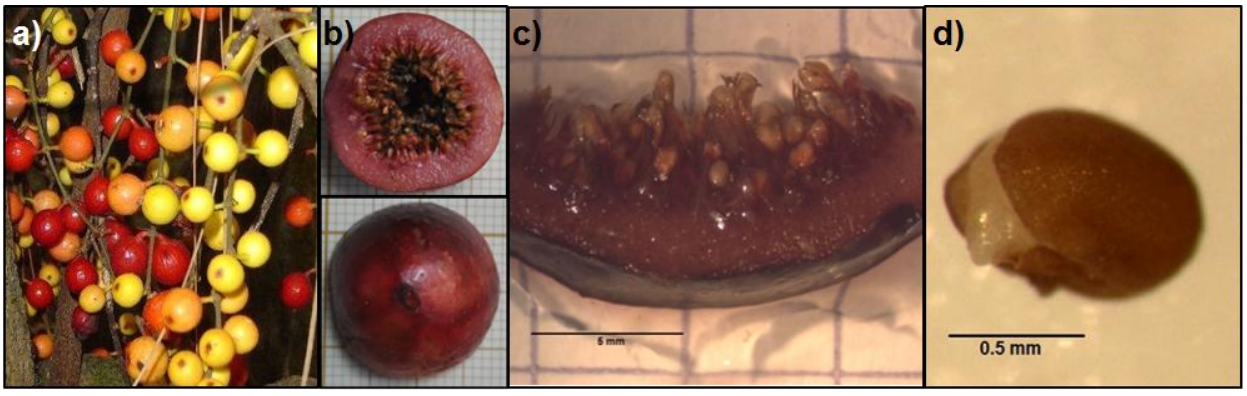


Figure VI-1: Fig fruits on *Ficus racemigera* tree (a), cross-section (b) and tangential section (c) of the fig, germinated seed (d). © Oriana Garcia-Iriarte.

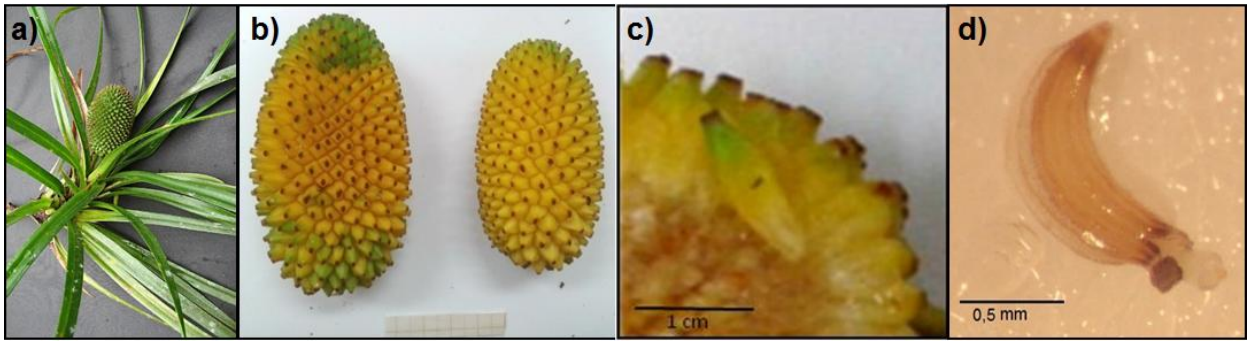


Figure VI-2: *Freycinetia sulcata* infructescence (a & b), cross-section of the infructescence (c), germinated seed (d). © Oriana Garcia-Iriarte.

VI.2.2. Frugivorous vertebrate species tested

We tested two groups of vertebrate disperser species i.e. native frugivores (three species of flying foxes, *Pteropus ornatus, P. tonganus* and *P. vetulus*, and the imperial pigeon, or Notou, *Ducula goliath*), and introduced omnivorous rodents (two invasive rat species, *R. rattus* and *R. exulans*). *P. ornatus* is endemic to New Caledonia. Adult males can weigh 570 g with body size of 23 cm (Flannery 1995). *P. tonganus* is native to New Caledonia and has a large distribution in the Pacific. Adults weigh between 530 g and 710 g (Flannery 1995). *P. vetulus* is endemic to New Caledonia and it is the smallest species of flying fox of the genus *Pteropus* in New Caledonia, weighing between 180 g and 220 g (Flannery 1995; Brescia 2007). *D. goliath* is reputedly the largest arboreal pigeon in the world and its exclusively frugivorous regime confers an essential role as dispersal agent for many fruit species in rainforests (Barré et al. 2003). The feeding experiments were done on animals held in captivity in a zoological park. For *P. ornatus*, we worked with a group of five males held in a 3.4 m x 3.1 m x 6.2 m aviary; for *P. tonganus*, we worked with one male and two females held in a 3 m x 2.5 m x 4.6 m aviary; and, for *P. vetulus* we worked with two males and four females held in a 3 m x 2.5 m x 7 m aviary. For *D. goliath*, we did the experiments with two males and three females, each one being held in an individual cage of 4.9 m x 2 m x 1.5 m. All the animals were fed daily in the morning by zookeepers, with fresh fruits and water was provided ad libitum.

The two invasive rats, *R. rattus* and *R. exulans*, were also considered. In Mont Panié area, adult *R. rattus* usually weigh around 177.4 ± 30.1 g (± SD, min = 120 g, max = 263 g) whereas adult *R. exulans* weigh around 69.5 ± 12.8 g (± SD, min = 50 g and max = 95 g). Ten adult *R.*

rattus and four *R. exulans* were live trapped from two locations in forests near Nouméa (Ouen Toro dry forest, 22°18′36′′S, 166°27′16′′E and Koghi rainforest, 22°10'38'' S, 166°30'30'' E). Each rat was held in an 40 cm x 33 cm x 28 cm or 60 cm x 41 cm x 37 cm individual metal mesh cage with bedding material and shelter. They were fed daily with mixed seeds and water was provided ad libitum.

VI.2.3. Fruit consumption trials

All the feeding trials were performed from February through May 2015 with fresh fruits of *Ficus* and *Freycinetia* collected the day before. Before each feeding trial, all the cages were cleaned entirely to remove all remains of old faeces and uneaten food, in order to facilitate faeces collection. For native frugivores, the fruits were offered at the same time as their usual diet during their morning meal for one or two days depending on the species. Fruits were offered to five *D. goliath*, five *P. ornatus*, three *P. tonganus*, and six *P. vetulus*. Rats were deprived of their usual food (mixed seeds) 24 h before feeding trials to ensure that they consumed the tested fruits. The fruits were offered to four *R. rattus* and four *R. exulans* by offering fruits in each cage for two days. Rats were returned to their regular diet for at least 48 h between feeding trials. The faecal material was collected 24 and/or 36 h after consumption tests. In order to avoid any influence on germination induction or a hypothetical dormancy, faeces were stored at room temperature and were rapidly processed for germination tests in the 24 h following collection.

VI.2.4. Assessment of seed survival rate

Visual inspection of faeces showed us that passage through native species digestive tracts did not destroy seeds, contrary to the passage through invasive rat digestive tracts. Moreover, *D. pacifica*, a species closely related to *D. goliath*, was observed defecating seeds up to at least 26 mm in diameter (McConkey et al. 2005), which is 20 times greater than the size of our tested seeds. Similarly, *Pteropus conspicillatus* can defecate seeds of at least 3.7 mm (Richards 1990). Consequently, we assumed that 100% of seeds ingested by native frugivores survived. For invasive rats, in parallel to the consumption trials described above, a parallel experiment was set up to estimate the percentage of seed survival when seeds were ingested by the two species of rats (Williams et al. 2000; Shiels & Drake 2011). The number of

seeds offered to rats was controlled by placing a precise number of seeds (100 seeds for *Ficus* and 50 seeds for *Freycinetia),* into a highly palatable bait composed of a mixture of crushed kibbles and peanut butter. This bait was offered individually to six *R. rattus* and four *R. exulans* but faeces could only be collected from five *R. rattus* and two *R. exulans*. All the droppings were carefully collected and inspected under a binocular microscope Leica MZ75 (4x magnification) in order to determine the percentages of damaged and undamaged seeds passing through the rat digestive tract. Seeds were considered undamaged when there was no visible change in the seed coat after passage through the digestive tract (Nogales et al. 2005). The removal of the calyx for the *Ficus* seeds was not considered to be damage.

VI.2.5. Germination trials

Undamaged seeds were removed from native and invasive species faeces and were cleaned with tap water in order to avoid the potential effects of nutrients coming from faeces. Then seeds were quickly placed on water-wet cotton (humidity 100%) in transparent Petri dishes. Four replicates of 25 seeds each (pooled from different individual plants and different individual animals) were tested for each treatment (Tassin et al. 2010; De Carvalho-Ricardo et al. 2014) except for *R. exulans,* for which very few seeds were obtained from the faeces (n = 12 for *Ficus* and n= 9 for *Freycinetia*). There were six ingested seed treatments: *R. rattus*, *R. exulans*, *P. ornatus*, *P. tonganus*, *P. vetulus*, and *D. goliath*. Non ingested seeds, used as a control treatment, were manipulated in the same manner as ingested seeds. In the case of *Ficus,* two sets of control treatments were carried out: seeds without calyx ("no calyx" treatment) and seeds with calyx ("calyx" treatment). The reason for this was that when non-ingested seeds were hand-extracted, the seeds came with the calyx, though ingested seeds were found without the calyx. *Freycinetia* seeds do not have an individual calyx, so the second control group was not necessary in this case. The Petri dishes were placed in an incubator at 26.5°C with a natural photoperiod. Germination, defined as the emergence of 2 mm of the primary root (De Carvalho-Ricardo et al. 2014), was checked daily with a binocular microscope Leica MZ75 (4x magnification). Germination was monitored 15 days after sowing for *Ficus* and after 49 days for *Freycinetia*.

VI.2.6. Statistical analysis

Seed percent survival was compared between rat and seed species with chi-square tests for homogeneity with Yates' continuity correction. Concerning germination data analysis, for each Petri dish, the percentage of seeds that had germinated ("germinability") at the end of germination monitoring was calculated. Germination times were also measured. The "date of germination start" was noted as the day when the first seed had germinated in a Petri dish, and "T50" corresponded to the number of days required to reach 50% germination of the total number of sown seeds.

We assessed whether the germinability varied according to the different treatments using Generalized Linear Models (GLMs, quasibinomial family to account for over- or under-dispersion). We used a chi-square test to assess the significance of the deviance change between the null model and the model with the "treatment" variable. GLMs were performed initially on data when grouped into four categories of treatments: controls (with and without calyx), invasive rats (*R. rattus* and *R. exulans*), native pigeons (*D. goliath*) and native flying foxes (*P. ornatus*, *P. tonganus*, and *P. vetulus*). Secondly, all treatments were compared by pairs using post-hoc Tukey's tests, with the Holm correction (Aickin and Gensler 1996).

The germination times for each treatment were analyzed using Generalized Additive Models (GAMs) with the proportion of seed germinated as a response variable and quasibinomial errors to account for over- or under-dispersion. Seed germination is not a linear function of time so we fitted change in number of seeds germinated with time using a thin plate regression spline (Wood 2006). We set the spline basis dimension '*k*' to 6 to limit the complexity of the splines and prevent overfitting. GAM model predictions were then used to calculate the T50 of each treatment. All analyzes were performed under R Version 3.1.2 with packages multcomp and mgcv.

VI.3. Results

VI.3.1. Assessment of seed survival rates

Visual inspections of faeces showed that 100% of seeds were undamaged after passing through native frugivore guts. By contrast, the seed survival results showed that the invasive rats destroyed a large proportion of the seeds that they ingested. For *Ficus*, the percentage of intact seeds passed through the *R. rattus'* digestive tract averaged 30.6 ± 13.5 % (± SD, n = 5) and was significantly higher than the percentage of intact seeds that passed through *R. exulans*: 14 ± 1.4 % (± SD, n = 2, $X^2\chi$= 7.02, df = 1, p = 0.008). For *Freycinetia*, 30 ± 19.0 % (± SD, n = 5) of seeds were found intact in *R. rattus* faeces and only 16 ± 2.8 % (± SD, n = 2; X^2 = 4.77, df = 1, p = 0.029) in *R. exulans* faeces. No difference in survival rates was recorded between *Ficus* and *Freycinetia* species (X^2= 0.014, df = 1, p = 0.905).

VI.3.2. Germinability

The low number of seeds (n = 12 for *Ficus* and n = 9 for *Freycinetia*) found in *R. exulans* faeces did not allow comparison of germinability and germination time with other treatments, so the *R. exulans* data were excluded from the statistical analysis of separate species. When analyzes were performed on treatment category, *R. exulans* data were grouped with *R. rattus* data in the "invasive rats" group.

For *Ficus*, the chi-square test conducted in GLM results showed the existence of a significant effect of the treatment category, i.e. a difference in germinability among controls, native pigeons, native flying foxes and invasive rats (deviance explained by the model: 6.69%, p < 0.001). Seeds passing through native flying foxes (*Pteropus* spp.) had a higher germinability than those passing through invasive rats (p = 0.012). However, no difference in germinability was recorded between invasive rats and the control treatments (p = 1) nor with native pigeons (*D. goliath*, p = 0.140). When all treatments were compared (**Table VI-2a, Figure VI-3**), control seeds with calyx had lower germinability than control seeds without calyx (p = 0.013). Control seeds with calyx also had lower germinability than seeds ingested by *Ducula goliath* (p = 0.004), *Pteropus ornatus* (p = 0.005), *P. tonganus* (p = 0.005) and *P. vetulus* (p = 0.005). However, no significant difference was registered between control seeds with calyx

and *R. rattus* ($p = 0.355$). For *R. rattus*, if we take into account the seed percent survival after gut passage, only 27% of ingested seeds are likely able to germinate.

For *Freycinetia*, the chi-square test conducted in GLM results also showed the existence of a significant effect of the treatment category on the germinability (deviance explained by the model: 24.8%, $p < 0.001$). Seeds ingested by invasive species (i.e. *Rattus* spp.) had a 50 % lower germinability than those ingested by native pigeons ($p < 0.001$), native flying foxes ($p < 0.001$) and the control seeds ($p < 0.001$). However, there was no difference between seeds ingested by native pigeons or native flying foxes and the control ($p = 0.191$ and $p = 0.086$ respectively). When regarding native species, seeds ingested by *D. goliath* had a higher germinability followed by *P. vetulus* and *P. tonganus*. In contrast, *P. ornatus* treatment had the lowest germinability among native species (**Table VI-2b, Figure VI-3**). Seeds ingested by *R. rattus* and *P. ornatus* had lower germinability than control seeds ($p < 0.001$ and $p = 0.006$ respectively). Seeds subjected to *R. rattus* treatment had lower germinability than those subjected to *D. goliath* ($p < 0.001$), *P. tonganus* ($p < 0.001$) and *P. vetulus* treatments ($p < 0.001$). For *R. rattus*, if we take into account the seed percent survival after gut passage, only 12% of ingested seeds are likely able to germinate.

Table VI-3 : Germinability (%, mean ± SE) for each treatment and significant differences between treatments, day of first germination, and T50, i.e. number of days required to reach 50% of the total number of sown seeds; for a) *Ficus racemigera* and b) *Freycinetia sulcata*. Treatment initials are used to indicate when a significant difference exists between treatments and the number of * indicates the degree of significance (.: $p = 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). Controls (non-ingested seeds) are denoted as ControlN when calyx was removed and ControlC with calyx.

a)

Treatment	Germinability (%)	Day of first germination	T50 (days)
ControlN (CN, *n* = 6)	99.0 ± 0.01 / CC*	4	6.04
ControlC (CC, *n* = 5)	75.0 ± 4.6 / CN*, DG**, PO**,PT**, PV**	4	7.58
R. rattus (RR, *n* = 4)	88.0 ± 3.4	5	8.25
P. ornatus (PO, *n* = 4)	96.0 ± 2.0 / CC**	2	5.65
P. tonganus (PT, *n* = 4)	98.0 ± 1.4 / CC**	3	4.06
P. vetulus (PV, *n* = 4)	98.0 ± 1.4 / CC**	3	4.1
D. goliath (DG, *n* = 4)	97.0 ± 1.7 / CC**	4	4.56

b)

Treatment	Germinability (%)	Day of first germination	T50 (days)
Control (CN, *n* = 5)	94.4 ± 2.1 / PO**, RR***	17	22.36
R. rattus (RR, *n* = 5)	39.7 ± 4.6 / DG***, PT***, PV***, PO***,CN***	20	70
P. ornatus (PO, *n* = 4)	78.0 ± 4.2 / DG**, RR***, PT., PV*, CN**	15	23.16
P. tonganus (PT, *n* = 5)	91.2 ± 2.5 / PO., RR***	18	26.21
P. vetulus (PV, *n* = 4)	93.0 ± 2.6 / PO*, RR***	15	19.95
D. goliath (DG, *n* = 4)	98.0 ± 1.4 / PO**, RR**	15	20.22

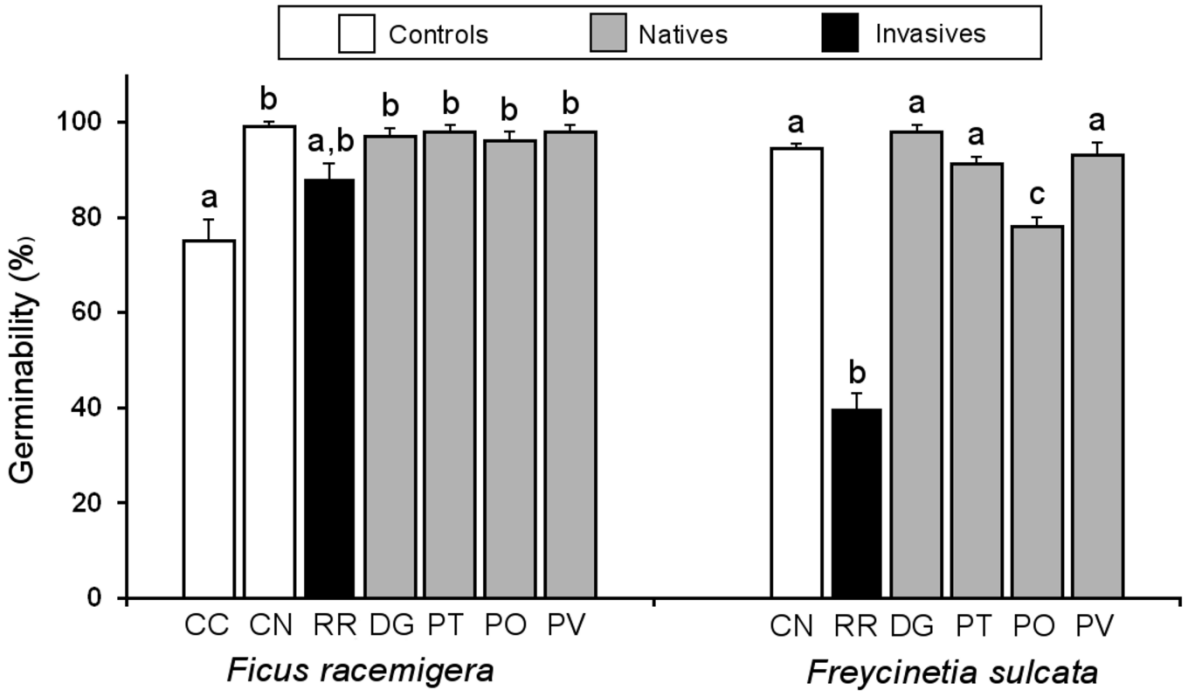


Figure VI-3 : Germinability (% mean ± 1SD) of *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata* seeds according to the following treatments: controls (i.e. non-ingested seeds: CN: control without calyx, and CC: control with calyx), invasive species: RR: *R. rattus*, and native species (DG: *Ducula goliath*, PT: *Pteropus tonganus*, PO: *P. ornatus* and PV: *P. vetulus*). Within a plant species, means sharing the same letter are not significantly different (p > 0.05)

VI.3.3. Germination time

First germinations of *Ficus* seeds were registered two days after sowing for seeds subjected to passage through *D. goliath* whereas seeds subjected to *R. rattus* treatment began to germinate five days after sowing (**Table VI-2a, Figure VI-4**). The last germination was recorded on day 13 for the control without calyx treatment. T50 (number of days required to reach 50% of the total number of sown seeds) differed for all treatments (**Table VI-2a, Figure VI-4**). Whereas seeds ingested by native species germinated quickly (4.35 < T50 < 5.65 days), seeds ingested by *R. rattus* reached T50 about three days later (T50 = 8.25 days, **Table VI-2a**).

First germinations of *Freycinetia* seeds were registered 15 days after sowing for seeds ingested by *D. goliath, P. ornatus* and *P. vetulus*, whereas seeds ingested by *R. rattus* began to germinate on day 20 (**Table VI-2b, Figure VI-5**). The last germinations were recorded on day 40 for *R. rattus* and *Pteropus* spp. treatments (**Table VI-2b, Figure VI-5**). For the native species

treatments, the smaller T50s were recorded for *P. vetulus* (T50 = 19.95 days), followed by *D. goliath* (T50 = 20.22 days), and the control treatment (T50 = 22.36 days, **Table VI-2b**). As only 39.7% of seeds have germinated with *R. rattus* treatment, the T50 was not estimated.

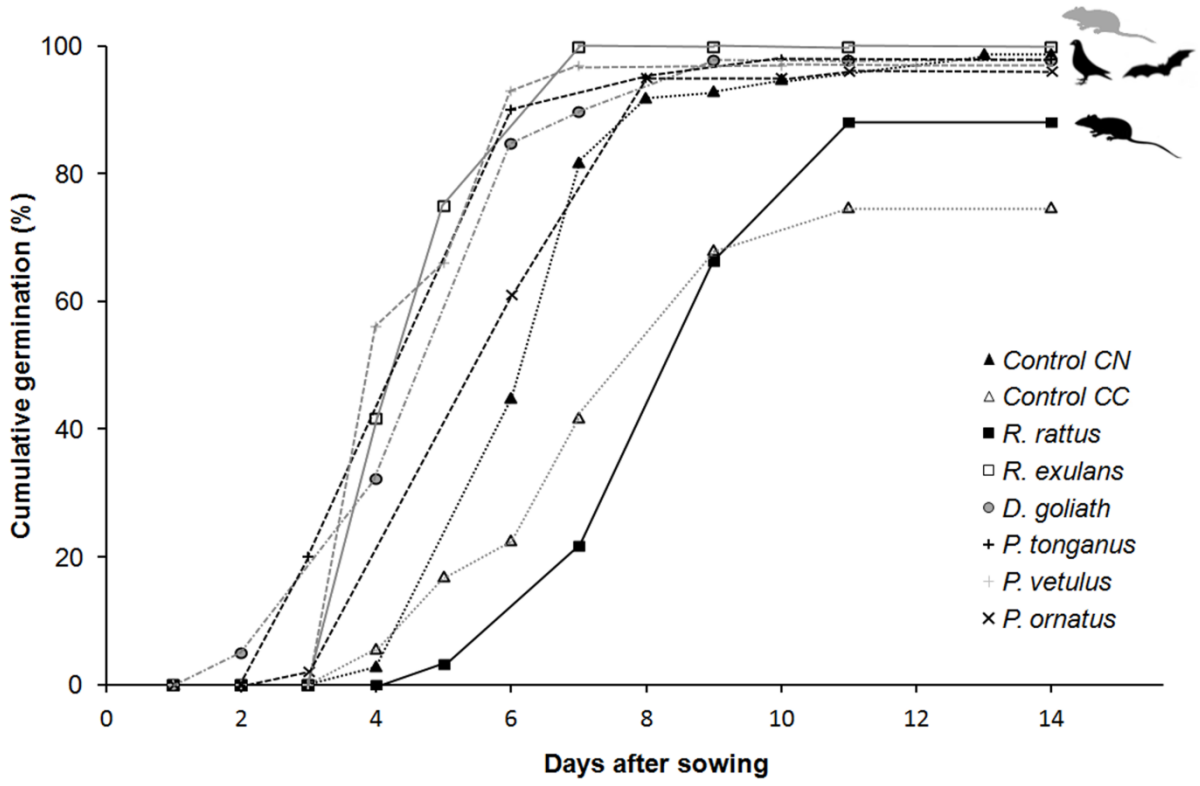


Figure VI-4 : Cumulative proportion of seeds (%) germinated of *Ficus racemigera* according to the treatment. Control CN: control without calyx and Control CC: Control with Calyx.

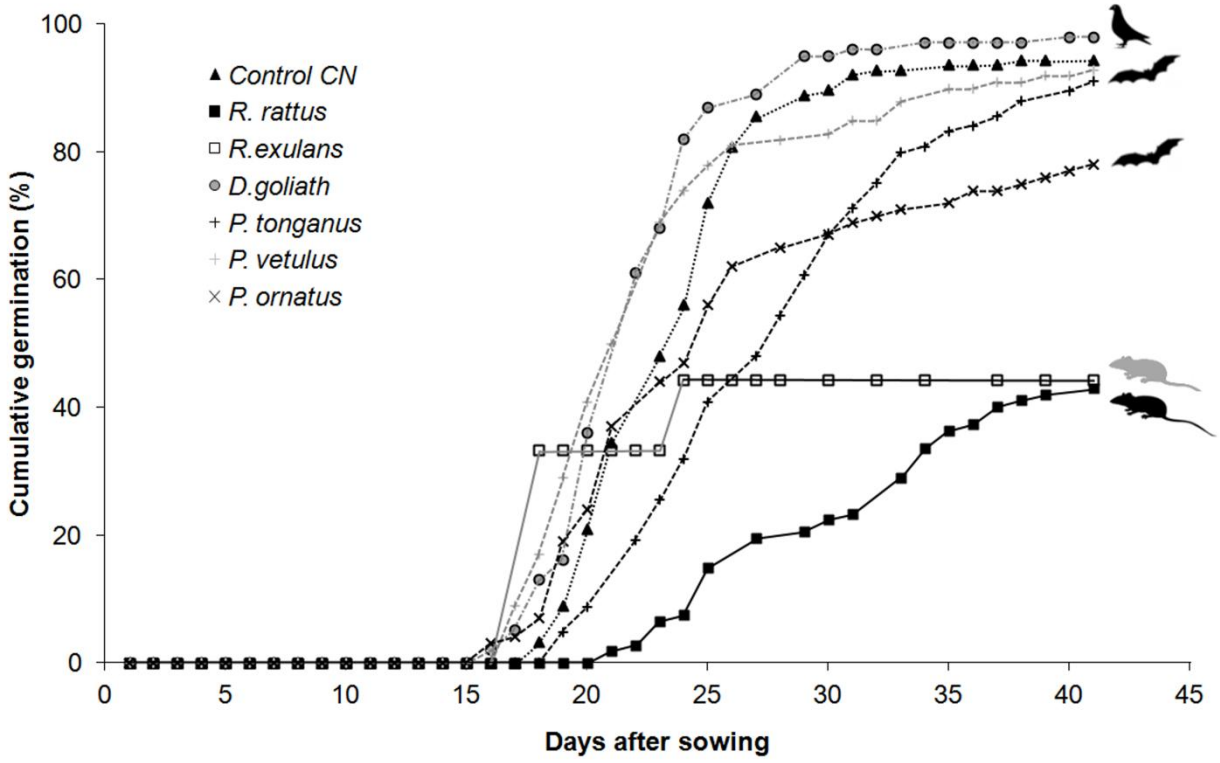


Figure VI-5: Cumulative proportion of seeds (%) germinated of *Freycinetia sulcata* according to the treatment.

VI.4. Discussion

Our results suggest that both native frugivorous vertebrates (*D. goliath* and *Pteropus* spp.) and introduced rodents (*Rattus* spp.) are potential dispersers of *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata* seeds. However, seed dispersal by invasive rats is likely less efficient than by native frugivores as i) more seeds were destroyed when passing through rats' digestive tracts than native frugivores', ii) germinability was lower for seeds passing through rat digestive tracts than native frugivores' and iii) T50 was longer when seeds were eaten by rats than by native frugivores. These results are consistent with other studies, which showed that invasive dispersers may be not as effective as native dispersers. For example, in the Canary Islands, invasive vertebrate frugivores defecated more damaged seeds of *Rubia fruticosa* than natives and fewer seeds germinated (Nogales et al. 2005). Invasive rats were found to be less effective than native species in dispersing *Ficus prolixa* in the Cook Islands (Staddon et al. 2010). This may be explained by the fact that, especially on islands, non-native seed dispersers generally have a more generalist and opportunistic diet than many native species, which are more specialized and so adapted to disperse native plant species (Aslan et al. 2012).

Differences in seed percent survival, germinability and germination time, may occur because of frugivore morphology and behavior, or from fruit and seed characteristics (Traveset 1998). First, vertebrate's body size determines the size of seeds that can pass intact through its digestive tract (Traveset 1998; Pérez-Méndez et al. 2015). Rats are smaller than flying foxes or imperial pigeons, and this difference may partly explain the lower percent survival for seeds in the rat treatment. The size limit for seeds passing intact through the digestive tract is reported to be 2.0-2.5 mm for *R. rattus* and 0.11 mm for *R. exulans* (Williams et al. 2000; Shiels 2011) whereas a limit of 3.7 mm has been noted for a species of flying fox (*Pteropus conspicillatus*) (Richards 1990). In our case, *Ficus* and *Freycinetia* seeds were about 1.0-1.15 mm which might explain the lower survival of seeds from rat treatment, particularly for *R. exulans*. Second, small ground-dwelling mammals, flying foxes, and birds differ in the structure of their digestive tracts, and seed survival and germination may be affected differently throughout the digestive process, from ingestion to excretion (Traveset 1998). For example, invasive rats can destroy seeds by chewing them with their teeth before swallowing fruit fragments, whereas birds do not have teeth and usually swallow the whole fruit without

mastication. Moreover, seed retention time in the digestive tract can influence the seed coat because the greater the retention time, the greater the mechanical and chemical abrasion to the seed coat which can lead to variable germination efficiency (Barnea et al. 1991; Traveset 1998). Seed retention times were noted to range from 12-45 min to several hours for some other species of the genus *Pteropus* (Funakoshi et al. 1993; Shilton et al. 1999; De Carvalho-Ricardo et al. 2014). According to the fruit species ingested seed retention time went from 37 to 181 min in a New Zealand frugivorous pigeon, *Hemiphaga novaeseelandiae,* (Clout and Tilley 1992; Wotton et al. 2008), and would be about 30 min for a New-Caledonian dove, *Ptinolopus greyii,* when eating *Ficus* spp. (Boissenin et al. 2006). By contrast, it is reported to range from 12 to 48 h for rats (Perrin and Maddock 1983; Sakaguchi et al. 1987). The longer time passed in the rat digestive tract may lead to an excessive seed chemical abrasion, which may explain the lower seed germinability (Traveset 1998).

In our experimentation, germinability differences between native and invasive treatments were higher for *Freycinetia sulcata* than for *Ficus racemigera*. As noted by Traveset (1998), a frugivorous species can have different effects on seed germination depending on fruit and seed traits, such as size, shape, pulp consistency, seed coat thickness, etc. Seeds with high permeability and a thin coat may germinate more rapidly thanks to faster water absorption (Traveset et al. 2008). *Freycinetia* seeds have thicker coats than *Ficus* (personal observation) which may explain why the first germination was on day 15 for *Freycinetia* and on day 2 for *Ficus*. For *Ficus*, a higher germinability was observed when seeds were ingested or when the calyx was removed. In other *Ficus* species, the effect of seed passage through various vertebrates (primates, bats and birds) has also generally been enhancement of germination (Traveset 1998). Likewise, regarding morphological features of *Freycinetia* fruits, the hypothesis that seeds need to be released from the mucus sheath through ingestion by frugivores is a possibility, but, to the best of our knowledge, it has never been experimentally demonstrated before.

When compared with non-ingestion of seeds and ingestion by flying foxes, ingestion by the native imperial pigeon (*Ducula goliath*) seemed to better enhance germination for *Freycinetia*. By contrast, for *Ficus*, the native pigeons did not have a greater facilitative effect than when no ingestion or ingestion by flying foxes occurred. The effects of birds on germination are variable according to seed species, sometimes enhancing and other times

inhibiting germination, whereas no influence of ingestion by flying foxes on seed germinability has been reported (Traveset 1998). However, flying foxes and frugivorous pigeons are recognized to play an important role in seed dispersal, as they can allow seeds to germinate far from the mother plant (Galindo-Gonzalez et al. 2000; Olesen and Valido 2004; Nakamoto et al. 2009). *Ficus* is a key genus for flying foxes; for example, *Pteropus dasymallus* in Japan consumed nine different species of *Ficus* (Nakamoto et al. 2009), and *Pteropus conspicillatus* in Australia ate 13 different species of *Ficus* (Parsons et al. 2006). *Ficus* species were frequently eaten by *Pteropus conspicillatus* in a study conducted in the Australian wet tropics (Parsons et al. 2006). In the Cook Islands, native pigeons and doves appeared to be the most effective native dispersers of *Ficus prolixa* (Staddon et al. 2010) and *Ducula galeata* fed principally on fruits of *Ficus* in the Marquesas archipelago (Blanvillain and Thorsen 2003). Likewise, *Ficus racemigera* may be well dispersed by native *Pteropus* spp. and *Ducula goliath* in New Caledonia. Almost no information on *Freycinetia* germination or dispersal is known except that *Freycinetia* spp. can be dispersed by bats (Van Der Pijl 1957; Lord 1991) and that *Ducula goliath* was observed feeding on *Freycinetia arborea* in Mont Panié (personal observation), a *Freycinetia sulcata* closely related species.

Seed survival and germination are just two of many required steps for the development of a new plant individual. Another important condition is that animals have to defecate in suitable sites for germination (Calviño-Cancela 2004). To avoid competition, it is better for seeds to be taken away from the mother tree. *Ducula* pigeons and flying foxes help fulfill this condition by travelling long distances. In New Caledonia, Boissenin and Brescia (2014) showed that by night *P. ornatus* and *P. tonganus* equipped with satellite transmitters can fly distances between 8 to 15 km, from their day roosts to feeding areas. In contrast, rats are territorial and do not travel long distances (Bramley 2014; Ringler et al. 2014). On an island in the Indian Ocean, spool-line experiments showed that *R. rattus* made trips from 63 m to 192 m inside the forest (Ringler et al. 2014). In a New-Caledonian rainforest, spatially explicit capture-recapture analyzes showed that *R. rattus* and *R. exulans* home ranges vary from 0.41 ha to 1.34 ha (Duron et al. unpublished results). These results suggest that invasive rats are not able to disperse seeds as far as native species. However, small movements may still help plants to avoid competition with siblings and, spread of pathogens and may allow colonization of treefall gaps (Traveset et al. 2014).

In view of these elements, invasive rats do not seem to be efficient dispersers when native pigeons and flying foxes are still present. Moreover, some species of passerines and Squamata are frugivorous or partly frugivorous and may play a disperser role in the rainforest, but very little is actually known. Nonetheless, the question of the importance of rats in the dispersal process is crucial as invasive rat populations are more and more subject to management operations i.e. eradication (complete removal) or control (rat population reduction). In New Caledonian rainforest, dispersal services for both species studied seem well-fulfilled by native flying foxes and imperial pigeons. However, flying foxes and imperial pigeons are popular game species in New Caledonia, and their populations are globally considered as decreasing (Mickelburgh et al. 1992; Barré and Dutson 2000; Brescia 2007). Low population densities i.e. less competition between individuals can lead to a cessation of dispersal function (McConkey and Drake 2006). If native dispersers' populations become small or disappear entirely, the role of invasive rats in seed dispersal may become more important (Staddon et al. 2010).

In New Caledonia, an assessment has been undertaken to determine whether controlling invasive rats would be beneficial for native biodiversity. Studying the trophic interactions and functional roles of invasive rats before making decisions about their management is crucial in order to avoid causing undesirable changes in the ecosystem (Zavaleta et al. 2001). Today, controlling rats in New Caledonia does not seem to pose a threat to essential seed dispersal services. Assuming that fruit resources may be limited, controlling rats may reduce competition with native frugivores. In some studies, a decrease in competition was hypothesized to foster seed dispersal (Bourgeois et al. 2005; Chimera and Drake 2010; Shiels 2011; Jordaan et al. 2011), but to the best of our knowledge, this has not been demonstrated. Moreover, in some cases, competition may reduce seed dispersal by reducing the necessity of longer travels for animals to find food (McConkey and Drake 2006; McConkey and O'Farrill 2016). Consequently, it is difficult to predict the effect of rat control on seed dispersal. Stringent management measures to protect native frugivores should be reinforced in order to maintain frugivore populations at high densities, in order to ensure continuing seed dispersal services.

Acknowledgements

This study was funded by the Northern Province of New Caledonia to REFCOR project (Réponses des Ecosystèmes Forestiers au COntrôle des Rongeurs, Convention n° 12C240). We are grateful to Mélanie Boissenin, Bruno Fogliani, Charly Zongo from IAC (Institut Agronomique Néo-Calédonien) and Philippe Marmey from IRD (Institut de Recherche pour le Développement) for the valuable discussions about the experiment. We thank Almudena Lorenzo, Oriane Lallemand and Marianne Bonzon from Michel Corbasson Zoological and Forest Park of Noumea, "Direction de l'Environnement" of the Southern Province of New Caledonia, who allowed us to work with imperial pigeons and flying foxes. We also thank Edouard Bourguet and Frédéric Rigault for their help in collecting fruits, Josepho Bahormal for his help in taking care of rats, and Carol Frost for English advice and useful comments on the paper draft.

References

Aickin AM, Gensler H. 1996. Adjusting for multiple testing when reporting research results: the Bonferroni vs Holm methods. American journal of public health **86**:726–728.

Aslan CE, Zavaleta ES, Croll D, Tershy B. 2012. Effects of native and non-native vertebrate mutualists on plants. Conservation Biology **26**:778–789.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Balouet JC. 1991. The fossil vertebrate record of New Caledonia. Pages 1383–1409in P. Vickers-Rich, J. M. Monaghan, R. F. Baird, and T. H. Rich, editors.Vertebrate palaeontology of Australasia.Pioneer Design Studio/ Monash University Publicartions Committee. Melbourne.

Balouet JC, Olson SL. 1989. Fossil birds from late Quaternary deposits in New Caledonia. Smithsonian Institution Press. Available from http://www.sil.si.edu/smithsoniancontributions/zoology/pdf_hi/SCTZ-0469.pdf (accessed June 15, 2015).

Barnea A, Yom-Tov Y, Friedman J. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? Functional Ecology **5**:394–402.

Barré N, de GWichatitsky M, Lecoq R, Maillard J-C. 2003. Contribution to the knowledge of the New Caledonian imperial pigeon *Ducula goliath* (Gray, 1859), with emphasis on sexual dimorphism. Notornis **50**:155–160.

Barré N, Dutson G. 2000. Oiseaux de Nouvelle Calédonie. Liste commentée. Alauda **68** (supplement):49p.

Beauvais M-L, Coléno A, Jourdan H, editors. 2006. Invasive species in the New Caledonian archipelago. IRD, Paris. Available from http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010039995 (accessed November 9, 2015).

Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP, Evans KL, Gaston KJ. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. Science **305**:1955–1958.

Blanvillain C, Thorsen M. 2003. The biology of the critically endangered Marquesan Imperial-Pigeon (*Ducula galeata*), Nuku Hiva, Marquesas Archipelago (French Polynesia). EMU **103**:381-386.

Boissenin M, Gomez S, Barré N, Chambrey C, Tassin J. 2006. Interactions entre l'avifaune frugivore et la flore ligneuse en forêt sèche de Nouvelle- Calédonie. Page 79pp. Research report 3. IAC, Dry forest programme, Nouméa, New Caledonia.

Boissenin M, Brescia F. 2014. Movements of the New Caledonian over-hunted flying foxes: implications for management. 16th Australasian Bat Society Conference. Townsville, Australia.

Bourgeois K, Suehs CM, Vidal E, Médail F. 2005. Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. Ecoscience **12**:248–256.

Bramley GN. 2014. Home ranges and interactions of kiore (*Rattus exulans*) and Norway rats (*R. norvegicus*) on Kapiti Island, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **38**:328–334.

Brescia F. 2007. Amélioration des connaissances et recommandations pour la sauvegarde des populations de Mégachiroptères (roussettes) en Province Sud de la Nouvelle-Calédonie. Page 147. Rapport d'Etude 2. Institut Agronomique néo-Calédonien.

Burrows CJ. 1996. Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Coprosma foetidissima*, *Freycinetia baueriana*, *Hoheria angustifolia*, and *Myrsine australis*. New Zealand Journal of Botany **34**:499–508.

Calviño-Cancela M. 2004. Ingestion and dispersal: direct and indirect effects of frugivores on seed viability and germination of *Corema album* (Empetraceae). Acta Oecologica **26**:55–64.

Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A. 2014. Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. Mammal Review **44**:148–162.

Carpenter RJ, Read J, Jaffr T. 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. Journal of Tropical Ecology **19**:351–365.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. Journal of Applied Ecology **45**:428–437.

Chimera CG, Drake DR. 2010. Patterns of seed dispersal and dispersal failure in a hawaiian dry forest having only introduced birds: introduced birds, invasion, and dispersal failure. Biotropica **42**:493–502.

Clout MN, Tilley JAV. 1992. Germination of miro (*Prumnopitys ferruginea*) seeds after consumption by New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*). New Zealand Journal of Botany **30**:25–28.

Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. Biological Reviews **78**:347–383.

De Carvalho-Ricardo MC, Uieda W, Fonseca RCB, Rossi MN. 2014. Frugivory and the effects of ingestion by bats on the seed germination of three pioneering plants. Acta Oecologica **55**:51–57.

Flannery TF. 1995. Mammals of the South-West Pacific and Moluccan Islands. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Foster JT, Robinson SK. 2007. Introduced birds and the fate of Hawaiian rainforests. Conservation Biology **21**:1248–1257.

Funakoshi K, Watanabe H, Kunisaki T. 1993. Feeding ecology of the northern Ryukyu fruit bat, *Pteropus dasymallus dasymallus*, in a warm-temperate region. Journal of Zoology **230**:221–230.

Galindo-Gonzalez J, Guevara S, Sosa VJ. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology **14**:1693–1703.

Grant-Hoffman MN, Barboza PS. 2010. Herbivory in invasive rats: criteria for food selection. Biological invasions **12**:805–825.

Heer K, Albrecht L, Kalko EKV. 2010. Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (*Ficus* sp., Moraceae). Oecologia **163**:425–435.

Jordaan LA, Johnson SD, Downs CT. 2011. The role of avian frugivores in germination of seeds of fleshy-fruited invasive alien plants. Biological Invasions **13**:1917–1930.

Jordano P. 2014. Fruits and frugivory. Pages 10–61 in R. S. Gallagher, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities 3rd Edition. CABI International.

Kaiser-Bunbury CN, Traveset A, Hansen DM. 2010. Conservation and restoration of plant–animal mutualisms on oceanic islands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **12**:131–143.

Kelly D, Robertson AW, Ladley JJ, Anderson SH, McKenzie RJ. 2006. Relative (un) importance of introduced animals as pollinators and dispersers of native

plants. Pages 227–245. Biological invasions in New Zealand. Springer. Available from http://link.springer.com/chapter/10.1007/3-540-30023-6_15 (accessed December 30, 2015).

Lord JM. 1991. Pollination and seed dispersal in *Freycinetia baueriana*, a dioecious liane that has lost its bat pollinator. New Zealand Journal of Botany **29**:83–86.

Markl JS, Schleuning M, Forget PM, Jordano P, Lambert JE, Traveset A, Wright SJ, Böhning-Gaese K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. Conservation Biology **26**:1072–1081.

McConkey KR, Meehan HJ, Drake DR. 2005. Seed dispersal by Pacific pigeons (*Ducula pacifica*) in Tonga, western Polynesia. Emu **104**:369–376.

McConkey KR, Drake DR. 2006. Flying foxes cease to function as seed dispersers long before they become rare. Ecology **87**:271–276.

Meyer J-Y, Butaud J-F. 2008. The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biological Invasions **11**:1569–1585.

Mickelburgh S, Hutson AM, Racey PA. 1992. Old World fruit bats: An action plan for their conservation. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, Gland, Switzerland.

Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. Pages 3–22 in F. E. Zachos and J. C. Habel, editors. Biodiversity Hotspots. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Morat P et al. 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia **34**:179–221.

Nakamoto A, Kinjo K, Izawa M. 2009. The role of Orii's flying-fox (*Pteropus dasymallus inopinatus*) as a pollinator and a seed disperser on Okinawa-jima Island, the Ryukyu Archipelago, Japan. Ecological Research **24**:405–414.

Nogales M, Nieves C, Illera JC, Padilla DP, Traveset A. 2005. Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. Functional Ecology **19**:429–436.

Olesen JM, Valido A. 2004. Lizards and birds as generalized pollinators and seed dispersers of island plants. Pages 229-249 in J. M. Fernandez-Palacios & C. Morici, editors. Ecologia Insular/Island Ecology. Cabildo Insular de la Palma: Asociación Espanola de Ecologıa Terrestre.

Parsons JG, Cairns A, Johnson CN, Robson SKA, Shilton LA, Westcott DA. 2006. Dietary variation in spectacled flying foxes (*Pteropus conspicillatus*) of the Australian Wet Tropics. Australian Journal of Zoology **54**:417.

Pattemore DE, Wilcove DS. 2011. Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. rspb20112036.

Pérez-Méndez N, Jordano P, Valido A. 2015. Downsized mutualisms: Consequences of seed dispersers' body-size reduction for early plant recruitment. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **17**:151–159.

Perrin MR, Maddock AH. 1983. Preliminary investigations of the digestive processes of the white-tailed rat *Mystromys albicaudatus* (Smith 1834). South African Journal of Zoology **18**:128–133.

Pijl L v d. 1957. The dispersal of plants by bats (chiropterochory). Acta Botanica Neerlandica **6**:291–315.

Reid S, Armesto JJ. 2011. Avian gut-passage effects on seed germination of shrubland species in Mediterranean central Chile. Plant Ecology **212**:1–10.

Richards GC. 1990. The spectacled flying-fox, *Pteropus conspicillatus* (Chiroptera: Pteropodidae), in North Queensland. 2. Diet, seed dispersal and feeding ecology. Australian Mammalogy **13**:25–31.

Ringler D, Russell J, Jaeger A, Pinet P, Bastien M, Le Corre M. 2014. Invasive rat space use on tropical islands: Implications for bait broadcast. Basic and Applied Ecology **15**:179–186.

Sakaguchi EI, Itoh H, Uchida S, Horigome T. 1987. Comparison of fibre digestion and digesta retention time between rabbits, guinea-pigs, rats and hamsters. British Journal of Nutrition **58**:149–158.

Shiels AB. 2011. Frugivory by introduced black rats (*Rattus rattus*) promotes dispersal of invasive plant seeds. Biological Invasions **13**:781–792.

Shiels AB, Drake DR. 2011. Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? Biological Invasions **13**:883–894.

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A, Krushelnycky PD, Mosher SM, Drake DR. 2012. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). Biological Invasions **15**:1037–1048.

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW. 2014. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pacific Science **68**:145–184.

Staddon SC, Compton SG, Portch A. 2010. Dispersal of fig seeds in the Cook Islands: introduced frugivores are no substitutes for natives. Biodiversity and Conservation **19**:1905–1916.

Stone BC, Huynh K-L, Poppendieck H-H. 1998. Pandanaceae. Pages 397–404 in P. D. K. Kubitzki, editor. Flowering Plants · Monocotyledons. Springer Berlin Heidelberg. Available from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-03533-7_47 (accessed November 16, 2015).

Sugihara RT. 1997. Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pacific Science **51**:189–198.

Tassin J, Boissenin M, Barré N. 2010. Can *Ptilinopus greyii* (Columbidae) disperse seeds in New Caledonia's dry forests? Pacific Science **64**:527–532.

Traveset A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. Perspectives in Plant ecology, evolution and systematics **1**:151–190.

Traveset A, Richardson D. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. Trends in Ecology & Evolution **21**:208–216.

Traveset A, Rodríguez-Pérez J, Pías B. 2008. Seed trait changes in dispersers'guts and consequences for germination and seedling growth. Ecology **89**:95–106.

Traveset A, Heleno R, Nogales M. 2014. The ecology of seed dispersal. Pages 62–93in R. S. Gallagher, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities 3rd Edition. CABI International.

Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. Ecology Letters **11**:1351–1363.

Williams PA, Karl BJ, Bannister P, Lee WG. 2000. Small mammals as potential seed

dispersers in New Zealand. Austral Ecology **25**:523–532.

Wood S. 2006. Generalized Additive Models: An Introduction with R. CRC Press.

Wotton DM, Clout MN, Kelly D. 2008. Seed retention times in the New Zealand pigeon (*Hemiphaga novaezeelandiae novaeseelandiae*). New Zealand Journal of Ecology **32**:1–6.

Zavaleta ES, Hobbs RJ, Mooney HA. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends in Ecology & Evolution **16**:454–459.

Chapitre VII.

Dynamique et gestion des populations de rats invasifs par piégeage au sein d'une forêt tropicale insulaire

Duron Q., Ruffino L., Cornulier T., Bourguet E. and Vidal E. [**en preparation pour Journal of Wildlife Management**]. Invasive Rat Population Dynamics and Management by Trapping in an Island Tropical Rainforest.

Abstract

Rodents include some of the world's most pervasive invasive species that greatly contribute to ecosystem degradation and biodiversity loss on islands. On large islands, where invasive rodent eradication through large-scale broadcasting of rodenticides is often not appropriate, population management using mechanical trapping may be a useful alternative. However, control by trapping is very time-consuming, and long-term effort is required to limit reinvasion risks. Invasive Black and Pacific rats (*Rattus rattus and R. exulans*) have a strong impact on endemic and micro-endemic species in the dense evergreen rainforests of Pacific islands. The main pristine remnants of these forests often lie in remote, mountainous areas, a logistics problem that challenges the feasibility and the sustainability of rodent control by trapping. This study aimed to provide background data on rat population dynamic parameters in a high-elevation protected rainforest of New Caledonia, in order to inform optimal long-term management design. We used a combination of experimental lethal control and live-trapping data. Spatially explicit capture-recapture (SECR) analyses allowed us to estimate rat densities, capture probabilities and spatial scale of the detection function (a proxy for home range size). Rat densities fluctuated seasonally (9.3 - 31.9 rats.ha^{-1}). Capture probability and home ranges varied greatly according to session, age class, sex and species. SECR estimates were used to parameterize simulation models of trapping efficiency, enabling us to identify the trapping grid layouts most appropriate to rat population characteristics and spatial and logistical constraints on control. Our study shows that non-toxic lethal control can be a viable approach even under very challenging environmental conditions, with the possible inclusion of community-based management to reinforce the available working effort. Our analytical approach could be used elsewhere to inform invasive species control strategies.

Keywords: predator control, rodent population dynamics, large-scale island conservation, modeling of management scenarios, invasive species, island biodiversity

Résumé

Parmi les rongeurs, plusieurs espèces du genre *Rattus* sont invasives et génèrent des dégradations importantes des écosystèmes ainsi que de fortes menaces pour la biodiversité insulaire. Sur les îles de grande taille, où l'éradication des rongeurs par distribution de raticides est souvent inappropriée, la gestion des populations par piégeage pourrait être une alternative utile. Cependant, contrôler les rats par piégeage demande un fort investissement en temps et des efforts sur le long terme sont nécessaires pour limiter les risques de réinvasion. Les rats noirs et les rats du Pacifique (*Rattus rattus* et *R. exulans*) ont un impact fort sur des espèces endémiques et micro-endémiques au sein des forêts denses humides des îles du Pacifique. Les principaux restes de fragments des forêts primaires sont souvent retrouvés dans des zones montagneuses isolées. Ces conditions particulières rendent la faisabilité et le maintien du contrôle des rongeurs difficile. Cette étude a pour but de fournir des données de référence sur la dynamique des populations de rats dans une forêt dense humide de moyenne altitude en Nouvelle-Calédonie afin d'offrir des informations nécessaires à la mise en place d'un design optimal de gestion sur le long terme. Nous avons utilisé une combinaison de données issues d'un contrôle létal expérimental et de capture-marquage-recapture. Des analyses spatialement explicites de capture-recapture (SECR) nous ont permis d'estimer les densités de rats, les probabilités de capture et les échelles spatiales de la fonction de détection (un proxy pour la taille des domaines vitaux). Les densités de rats ont fluctué suivant les saisons entre 9,3 et 31,9 rats. ha^{-1}. Les probabilités de capture et la taille des domaines vitaux varient fortement selon la session, la classe d'âge, le sexe et l'espèce considérée. Les paramètres estimés par SECR ont été utilisés pour paramétrer des simulations permettant d'identifier les grilles de piégeage les plus appropriées selon les caractéristiques des populations de rats et les contraintes logistiques et spatiales des projets de contrôle. Notre étude a montré que le contrôle par piégeage peut être une approche viable même dans des conditions difficiles avec la possibilité d'inclure éventuellement de la gestion communautaire pour renforcer l'effort de travail disponible. Notre approche analytique pourrait être utilisée partout pour choisir des stratégies de contrôle des espèces invasives.

Mots clefs : contrôle de prédateurs, dynamique des populations de rongeurs, conservation des îles, modèles de scénarios de gestion, espèces invasives, biodiversité insulaire.

VII.1. Introduction

Human activities like agriculture and international trade, modify habitats and disturb the composition, the richness and the diversity of animal and plant communities (Garrott et al. 1993; Vitousek et al. 1997). The increased abundance of some native or alien invasive mammals (e.g. roe deer and foxes in Europe, cats and rats on oceanic islands) can have detrimental effects on native species and ecosystems by predation, competition and spread of diseases (Garrott et al. 1993; Towns et al. 2006; Wäber et al. 2013; Medina et al. 2014; Lieury et al. 2015). Consequently, the control of alien invasive or native overabundant mammals, i.e. locally limiting their abundance, is widely used to enhance conservation of endangered species and ecosystems (Goodrich & Buskirk 1995; Doherty & Ritchie 2016). This approach has already shown significant positive effects on native species (Smith et al. 2010; Fletcher et al. 2010; Jones et al. 2016).

However, the culling or removal of mammal populations by trapping or poisoning is a labor-intensive and costly means of control, and compensatory effects often lead to population reinvasion (Gundersen et al. 2001). Decreased population density inside the removal area creates a demographic sink that can lead to changes in population dynamics. Density-dependent dispersal and decreased intraspecific and interspecific competition for food resources enable populations to recover via immigration from non-controlled surrounding areas (Efford et al. 2000; Gundersen et al. 2001; Beasley et al. 2013; Lieury et al. 2015). The task for scientific research here is to improve control design and limit the reinvasion process, by setting up appropriate, sustainable control programmes that induce positive effects on native ecosystems and biodiversity (Doherty & Ritchie 2016). This will require a better knowledge of controlled population dynamics, and various control designs will need to be tested.

Among the world's most pervasive invasive species, rats (*Rattus* spp.) greatly contribute to ecosystem degradation and biodiversity loss on islands (Atkinson 1985; Towns et al. 2006; Harper & Bunbury 2015). Rat management operations are therefore increasingly used to slow island biodiversity loss (Howald et al. 2007; Armstrong et al. 2014). Complete eradication of invasive rat populations is one of the most effective conservation tools on small or medium-sized islands, with many studies seeking to improve eradication success (Towns & Broome

2003; Howald et al. 2007; Keitt et al. 2015; Jones et al. 2016). However, where rat eradication on islands is not possible (very large islands, for example), rat population control is widely used as an alternative restoration tool (Bomford & O'Brien 1995; Armstrong et al. 2014). Although rat control projects represent a significant challenge for conservation biologists and biodiversity stakeholders, they have been far less often studied and evaluated than eradication projects (Duron et al. in revision). Improvement of control methods, local community involvement and adaptive management have been identified as key to improving the cost-efficiency and sustainability of such projects (Duron et al. in revision). Better knowledge and monitoring of rat populations, as well as more data on how rat control impacts rat population dynamics, should therefore improve rat management.

For rat control, poisoning is often preferred to trapping, as a more cost-effective way to remove rats from large areas (Russell et al. 2008). However, there are risks to non-target native species and ecosystems when rodenticides are used (Hoare & Hare 2006; Pitt et al. 2015). When the objective is rat eradication, these risks are occasional (Howald et al. 2005); however, rat control projects require regular baiting and therefore generate repeated long-term risks for native species and ecosystems (Duron et al. in revision). Consequently, when a rat control program to preserve native biodiversity is planned, trapping may be preferred to poisoning, both by stakeholders and by the local human population (Ogden & Gilbert 2008). Rat control by trapping has already proven effective, substantially reducing rat numbers in a short-term commitment (Stokes et al. 2009; King et al. 2011; Pender et al. 2013). However, control by trapping is challenging: a large workforce is required and long-term effort needs to be made to limit reinvasion risks. Thus, the optimization of the trapping strategy would be one good way to enhance project sustainability and restoration results.

Which trapping strategy is best should depend on rat population biology and dynamics, as well as on the available local workforce. Rat populations have a strong capacity to recover rapidly after control, through enhanced recruitment, breeding, survival and dispersal (Gundersen et al. 2001; Brown & Tuan 2005). Consequently, rat community composition (which species of rats in which proportions) and rat population dynamics parameters (densities, probabilities of capture and home ranges) need to be taken into account to design appropriate trapping layouts (Hooker & Innes 1995; Brown & Tuan 2005; Ringler et al. 2014). Simulation models of trapping efficiency according to the mesh of the trapping grid (i.e. the

space between traps and the space between trap lines) and to the duration of each rat control session can be implemented to this end.

In New Caledonia archipelago (South Pacific), black and Pacific rats (*Rattus rattus and R. exulans*) have a strong impact on endemic and micro-endemic species in the dense evergreen rainforests (Duron et al. *in prep*). The main island is inhabited and covers 15 971 km², making eradication impossible; consequently, rat population control over prolonged periods remains the sole viable way to restore native ecosystems. Most of the pristine remnants of New Caledonian rainforests lie in remote, montainous areas, which means the logistics of achieving effective management at a significant scale are challenging. Moreover, the local native Kanak communities have legitimate concerns about toxicity issues related to the use of rodenticides on their land (the source of food). There is therefore a need for control strategies involving rat trapping without rodenticide delivery. Rat populations in the mountainous rainforests of New Caledonia have not been studied in depth (Thibault et al. in revision; Rouys & Theuerkauf 2003). Their biology and population dynamics need to be better understood if effective management strategies are to be developed for these pristine remnants of rainforest.

This study aimed to provide background data on the population dynamics parameters of *R. rattus* and *R. exulans* in a mountainous protected rainforest of New Caledonia, in order to inform optimal long-term management design. We combined a capture-mark-recapture (CMR) study with a small-scale (5.5 ha) lethal trapping rat removal experiment to i) estimate rat densities and home ranges by rat species, sex and age across seasons; ii) assess the effects of a removal experiment on local rat population densities; iii) monitor changes in rat population structure within the removal area and provide insights on reinvasion processes that might have occurred via reproduction and immigration; and iv) identify trapping grid layouts that would maximize rat capture probability, given limited workforce availability, using simulations parameterized with rat population parameters derived from CMR data. This work will provide useful recommendations for local rainforest practitioners on how best to manage invasive rat populations, given spatial and logistical constraints as well as rat population characteristics.

VII.2. Materials and methods

VII.2.1. Study site

This study was conducted in a dense evergreen rainforest located between 550 and 950 meters a.s.l. in the wilderness reserve of Mont Panié (20°37'30''S, 164°46'56''E, 5400 ha) in New Caledonia, South Pacific (**Figure VII-1**). This area has been protected since 1950 because of the cultural importance of Mont Panié and the high micro-endemism rates observed for most taxa (plants, insects, reptiles) (Tron et al. 2013). The climate is moist subtropical, with a hot season between December and mid-April and a cool season between mid-May and September. Two invasive rat species, *Rattus rattus* and *R. exulans,* are present in the study area. *R. exulans* was introduced to New Caledonia around 3000 years ago by the first Austronesian colonizers, while *R. rattus* was introduced later by European settlers about 150 years ago (Beauvais et al. 2006). Both rat species are omnivorous, eating mainly plants, invertebrates and, to a lesser extent, Squamata, with *R. rattus* being more frugivorous and *R. exulans* more omnivorous (Duron et al. unpublished).

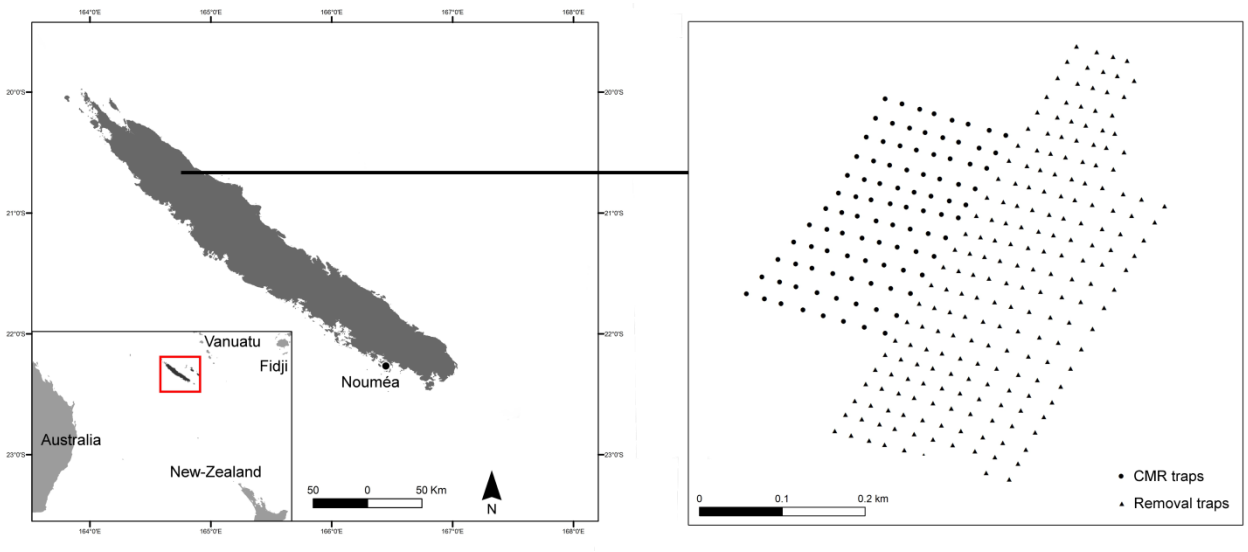


Figure VII-1 Location of the study in the Pacific, New Caledonia.The study was conducted in Mont Panié forest in northern New Caledonia on two 20 x 20 m grids: a CMR grid (96 live traps) and a removal grid (209 snap traps).

VII.2.2. Field sampling

VII.2.2.a. Rat capture-mark-recapture (CMR)

Rats were live-trapped six times between September 2014 and September 2015 in the vicinity of the small removal area defined below, in order to i) study rat population dynamics in the CMR area and ii) monitor possible movements between CMR and removal area in response to lethal trapping. Ninety-six wire live-traps were set 20 m apart on a 12 x 8 grid (3.08 ha, **Figure VII-1**). Six capture-mark-recapture sessions (of five to eight consecutive days each) were conducted during 28 September-02 October 2014, 26 November-02 December 2014, 18-23 March 2015, 21-26 May 2015, 4-10 July 2015 and 02-09 September 2015. Each trap was baited with fresh coconut chunks and checked every morning. Bedding material was placed within the trap to reduce mortality due to occasional rainy and cold conditions. Rats captured for the first time were individually marked with small subcutaneous Pit-tags (type Tiny chip iso 1.4 x 8 mm size; Biolog-id, Paris, France). Each new individual was species identified, sexed, weighed to the nearest 2.5 g, and checked for sexual maturity (females: perforate vagina and teat development status, males: presence of a scrotal sac). Sexual maturity and body mass were systematically checked at each capture. As we found that most *R. rattus* individuals weighing more than 120 g (94%) and most *R. exulans* individuals weighing more than 55 g (98%) were sexually mature, we considered black rats weighing ≥ 120 g and Pacific rats weighing ≥ 55 g as adults and the others as juveniles. Each rat was handled and released where it was captured.

VII.2.2.b. Rat removal experiment

We performed a small-scale removal experiment by snap-trapping adjacent to the CMR grid (**Figure VII-1**) between May and November 2015 in order to assess the effectiveness of lethal trapping in maintaining rat populations at low densities, and to study the reinvasion process. Rats were caught with the "Snap E Rat Trap" (Kness Mfg. Co., Albia, IA, USA) set 20 m apart on a 460 x 180 m grid (5.5 ha). As the grid was intercepted by a river, a total of 209 snap traps were set up (**Figure VII-1**). Four lethal trapping sessions took place in 2015 during 28 May-05 June (9 nights), 11-15 July (5 nights), 08-12 September (5 nights) and 28 October-01 November (5 nights). Traps were baited with coconut chunks and checked at sunrise. Animals

caught were identified to species, sexed, weighed, and classified as adults or juveniles (as for the CMR experiment). We also recorded individuals that had previously been pit-tagged, indicating movement between the CMR and removal grids.

VII.2.3. Data analysis

VII.2.3.a. Rat population densities and home ranges

Rat densities, home range and movements were estimated with spatially explicit capture-recapture (SECR) analysis (Efford 2004; Borchers & Efford 2008). SECR was shown to outperform other methods for estimating density, and is preferable when capture probabilities are low (Ivan et al. 2013; Blanc et al. 2013). Home ranges are assumed to be circular and range centers follow a Poisson distribution. The probability of capturing an animal at a particular trap location is a function of the distance between the trap and the animal's activity center. The probability of detection at range centers follows a half-normal distribution and is defined by two parameters: g_0 or the probability of capture at the center of the home range, and σ or the spatial scale over which capture probability declines. Models were fitted by maximizing the full likelihood on the number of individuals observed, and by implementing a 60 m buffer (3 x Root Pooled Spatial Variance) around the trapping area. Accidental deaths (n = 42) during CMR trapping and Pit-tagged individuals killed in the removal area (n = 17) in May and July were accounted for in capture histories, recapture probability being 0 following death. As no general likelihood adjustments are currently available for single-catch devices, we implemented a multi-catch device likelihood, which appears only slightly biased for single-catch data (Efford et al. 2009).

We explored differences in capture probability g_0 between i) species (*R. exulans* was supposed to be less competitive with regard to accessing traps than the larger *R. rattus,* as already demonstrated in a comparison with *R. norvegicus* (Harper & Veitch 2006)); ii) age and sex categories (variations among age and sex categories have been noted (e.g. Russell & Ruffino 2011; Ruffino et al. 2013; Ringler et al. 2014)), and iii) sessions (due to seasonal differences in food availability and rat densities (Ruffino et al. 2013; Ringler et al. 2014)). We also explored differences in σ between i) species (*R. rattus* generally have larger home ranges than *R. exulans* (Lindsey et al. 1999; Shiels 2010)), ii) age categories (juveniles may have larger

home ranges than adults, as they are more prone to disperse than *Rattus* genus adults (Brown & Tuan 2005)), iii) sex categories (males generally have larger home ranges than females because they are engaged in searching for mates (Dowding & Murphy 1994; Whisson et al. 2007)), iv) sessions (home ranges may be enlarged during seasons with lower food abundance and lower rat densities (Ringler et al. 2014)), and in response to v) a rat removal experiment in the immediate vicinity of the CMR grid which began in May 2015, following the fourth CMR session. An enlargement of the home ranges of resident rats from the adjacent CMR grid was expected to be observed after the beginning of the removal experiment, in response to a sink effect (Gundersen et al. 2001). Hence, we defined three two-level individual covariates: species, sex and age, and two session covariates: session (six levels) and presence of removal experiment adjacent to CMR grid (presence vs. absence). Due to the limited number of rat recaptures recorded per session in our dataset to estimate σ, we grouped together some sessions and rat individual categories based on the observed shape of data (i.e. distance moved between consecutive captures) distribution. Thus, sessions 1, 2, 6 (n = 44 recaptures) and 3, 4, 5 (n = 160 recaptures) were grouped together. We assigned each rat to one of four groups: *R. exulans* (n = 38), *R. rattus* juveniles (n = 68), *R. rattus* adult males (n = 52), *R. rattus* adult females (n = 46). Due to the limited number of data, we did not test interactions between covariates in SECR models.

We tested the effects of a learned response M_b (Otis et al. 1978), species, age, sex, session as well as groups of sessions and groups of individuals on g_0; and groups of sessions, groups of individuals and presence of the removal experiment on σ. The best model was chosen by comparing AICc of all defined models (Hurvich & Tsai 1989). From the best model, we calculated and compared derived density estimates for each group of sessions and eah group of individuals. For each group of individuals, from estimated σ and using a circular hazard distribution, we calculated the 95% and 50% probability density area of detection as surrogates for black rat home range (HR_{95}) and home range core area (HR_{50}), as described by (Ringler et al. 2014).

$HR_{95} = \pi \times (3.36 \times \sigma)^2$

$HR_{50} = \pi \times (1 \times \sigma)^2$

All the analyses described above were performed with the R package 'secr' (Borchers & Efford 2008; Efford 2016) in R version 2.15.3.

VII.2.3.b. Effects of rat removal experiment on rat population densities and structure

The number of rats killed each day allowed us to estimate rat abundance (R_{ab}) in the rat removal area for each of the four rat trapping sessions. We used the "Zippin removal" method, which assumes that there is no birth, death, immigration and emigration during the experiment, and that all individuals have the same capture probability (Zippin 1958). Population densities before removal (D_{before}) were estimated by dividing rat abundance (R_{ab}) estimates by the size of the removal area, with a boundary strip (S) added to prevent boundary effects on rat density estimations. The boundary strip corresponded to the radius of the average of the rat home ranges assessed by the CMR experiment. Population density after removal (D_{after}) was estimated by dividing the number of remaining rats (i.e. R_{ab} – total of rats killed during the session (R_k)) by the size S. Densities before and after removal were provided for each session, each species, each sex and each age.

$D_{before} = R_{ab} / S$

$D_{after} = (R_{ab}-R_k) / S$

These analyses were performed with the R package 'FSA' (Ogle 2016) in R version 2.15.3.

VII.2.3.c. Insights on reinvasion process: reproduction and immigration

We expected to observe a change in rat population structure in the removal area following the removal of a large number of resident individuals (Brown & Tuan 2005; King et al. 2011). Compensatory mechanisms may include i) enhanced reproduction rates, with a rapid increase in the proportion of breeding individuals and ii) enhanced immigration, with a possible bias towards more males and juveniles, the individual categories most prone to disperse (Gaines & McClenaghan 1980; King et al. 2011). To detect these potential changes, we compared the sex ratio, proportion of adults/juveniles, adult rat body masses and proportion of breeding individuals i) among the four sessions of the removal experiment and ii) between the removal experiment and CMR data for May, July and September 2015 sessions.

To detect any increase in immigration rates, for each removal session and trap night we calculated the average distance between trapping locations and the edge of the removal area

($Dist_{rats}$) and compared it to the average distance of the 209 traps from the edge of the removal area (29.28m) ($Dist_{traps}$). If rat immigration occurred, we assumed that more rats would be trapped near the edge of the grid; hence $Dist_{rats}$ would be lower than $Dist_{traps}$. Moreover, we expected that the best CMR model would include the effect of the removal experiment on σ, with enlargement of home ranges in response to a sink effect (Gundersen et al. 2001). Last, we expected that after the beginning of the removal experiment, the rats' home range centers might shift towards the removal area in response to a sink effect. To test this hypothesis, from the best SECR model, we applied the fxi function in 'secr' (probability density function of home range center) to estimate the coordinates of the rats' home range centers for each session. Then, we calculated the barycenter of these coordinates before ($Coord_{before}$) and after ($Coord_{after}$) the beginning of the removal experiment. Last, for individuals captured before and after the beginning of removal, we calculated the difference between $Coord_{before}$ and $Coord_{after}$ to estimate the direction and the distance (m) of each individual movement.

VII.2.3.d. Simulation of capture probabilities and control cost

Optimal management strategies were defined as the trapping grid layouts maximizing efficiency (i.e. rat capture probability) given a set of financial and logistics constraints. We simulated the capture probability of one individual rat for 10 different grids over 200 hectares (1000 x 2000 m, **Table VII-7**). This grid size already had local stakeholder approval as a possible management unit. Grid mesh varied according to distance between transects (25, 50, 75 or 100 m) and distance between traps (25, 50, 75 or 100 m). For each grid layout, we simulated 10 000 rat home range center locations and calculated the cumulative probability of capture of one individual rat over *n* trapping days.

The probability of capture of one rat with home range center at location *i* by trap *j* at time *t* is defined as follows (Efford 2004):

$$P(capt)_{ijt} = g_0 \, e^{\left(\frac{-d^2}{2\sigma^2}\right)}$$

where *d* is the distance between *i* and *j*, σ is the scale parameter of the detection function and g_0 is the probability of rat capture at trap location *j*. g_0 and σ parameters were estimated from our SECR models (see Results section).

The probability that one rat would be captured by any one of the *b* traps of a given grid layout over a *n*-day trapping session (or cumulative probability) is then:

$$P(capt)_{ij} = 1 - \prod_{b=1}^{b}\left(1 - P(capt)_{ijt}\right)^{n}$$

To assess the relative gains in trapping efficiency with increasing numbers of trapping days, for each grid layout we calculated the gain/expenditure ratio from day 1 to day 15. A gain in trapping efficiency was calculated as the difference in capture probability between day t+1 and day t. Expenditure was estimated as the number of working hours required to check and bait all the traps of a given grid layout. We estimated the average time required to check and bait each trap for the entire session, taking into account the decline in the number of rats captured over time. This time was taken as 37 seconds, estimating that an empty trap which only needs rebaiting would take 30 s per trap, and that a trap where a rat was captured would take 60 s. Based on our own field experience, we considered that it would take 10 minutes to walk 100 m through the rainforest. We then estimated the number of people required each day for each grid layout, assuming that each person would be willing to work four hours.day^{-1} (fieldwork is rough and physically demanding). The numbers required were compared to available workforces, in order to identify optimal strategies that comply with local financial constraints. In the Mont Panié area, where around 10-15 people are available for a period of 10-15 days, the local financial constraints were estimated as 400-900 available working hours.

VII.3. Results

VII.3.1. Rat population densities and home ranges

The best SECR model had 29.81% support (AICc = 4120.64) and included the effects of groups of individuals (*R. exulans*, *R. rattus* juveniles, *R. rattus* adult males, *R. rattus* adult females) and session on g_0 and, group of individuals on σ (**Table VII-1**).

Table VII-1 : Selection of the models for covariates of the probability of capture at the center of the home range (g_0) and the scale parameter (σ).

g_0	σ	N parameters	Log likelihood	AICc	% Weight
indcateg + session	indcateg	13	-2046.78	4120.64	29.81%
indcateg + session	indcateg + removal	14	-2045.91	4121.06	24.20%
age + session	indcateg	11	-2049.55	4121.87	16.09%
indcateg + session	indcateg + grsess	14	-2046.77	4122.77	10.28%
age + sex + session	indcateg	12	-2049.18	4123.27	8.01%
age + session	indcateg + grsess	12	-2049.55	4124.01	5.51%
M_b + indcateg + session	indcateg + grsess	15	-2046.50	4124.43	4.48%
M_b + species + age + session	indcateg + grsess	14	-2049.44	4128.12	0.7%
age + session	sex	9	-2060.66	4139.84	0
M_b + indcateg + grsess	indcateg + grsess	11	-2060.19	4143.14	0

The probability of capture g_0 was significantly lower for adult male *R. rattus* and significantly higher for juvenile *R. rattus* than for *R. exulans*, whereas there was no significant difference between adult female *R. rattus* g_0 and *R. exulans* (**Table VII-2**). Moreover, g_0 was significantly lower for sessions 2 (December 2014) and 6 (September 2015) than for session 1 (September 2014, **Table VII-2**). The parameter σ was significantly lower for juvenile *R. rattus* than *R. exulans,* and it was higher for adult male *R. rattus* than *R. exulans* (**Table VII-2** and **Table VII-4**).

Densities varied greatly across sessions, from 9.28 ± 1.95 ind.ha^{-1} in July 2015 to 31.89 ± 3.58 ind.ha^{-1} in March 2015 (**Table VII-3**, **Figure VII-2**). Female and male densities were quite similar, except in session 3 (March 2015), where the adult female *R. rattus* density was double the male density (**Table VII-3**). Juvenile densities increased considerably during sessions 2 and 3 (December 2014 and March 2015) and remained proportionally high up to session 4 (May 2015), showing the existence of a marked reproduction peak (**Table VII-3**). During the first two

trapping sessions, no *R. exulans* was captured. *R. exulans* were first observed in session 3 (March 2015) and their densities increased over sessions, overtaking *R. rattus* density during the last capture session on September 2015 (**Table VII-3**). Home range sizes (HR_{95} and HR_{50}) were larger for *R. rattus* adult males, with a mean of 1.41 ha, than for *R. rattus* adult females, with a mean of 0.43 ha (**Table VII-4**).

Table VII-2: Estimates of the beta parameters for the best SECR model (D ~ 1, g_0 ~ indcateg + session, σ ~ indcateg) with standard error and 95% confidence interval (lower class "lcl" and upper class "ucl"). Rr: *Rattus rattus* and Re: *R. exulans*.

Beta parameters	Estimate	SE	lcl	ucl
g_0	-1.98	0.34	-2.65	-1.31
g_0.indcateg (Rr-juveniles)	0.69	0.33	0.05	1.33
g_0.indcateg (Rr-adult-males)	-0.78	0.30	-1.37	-0.18
g_0.indcateg (Rr-adult-females)	-0.28	0.34	-0.94	0.38
g_0.session2	-1.57	0.36	-2.27	-0.86
g_0.session3	-0.16	0.25	-0.65	0.32
g_0.session4	0.22	0.26	-0.28	0.72
g_0.session5	0.00	0.33	-0.63	0.64
g_0.session6	-1.33	0.41	-2.13	-0.53
σ	2.70	0.10	2.50	2.90
σ.indcateg (Rr-juveniles)	-0.29	0.12	-0.52	-0.06
σ.indcateg (Rr-adult-males)	0.29	0.12	0.05	0.54
σ.indcateg (Rr-adult-females)	-0.17	0.13	-0.42	0.07

Table VII-3: Density of rats (ind.ha-1) according to capture session, species, sex and age. Density was estimated with the SECR model: D ~ 1, g_0 ~ indcateg + session, σ ~ indcateg.

Individual groups	Session 1	Session 2	Session 3	Session 4	Session 5	Session 6
Total	13.41 ± 2.40	26.70 ± 6.58	31.89 ± 3.58	17.58 ± 2.16	9.28 ± 1.95	16.23 ± 5.70
R. exulans	na	na	2.01 ± 0.73	4.28 ± 1.02	4.64 ± 1.24	3.75 ± 1.88
R. rattus	13.41 ± 2.40	26.70 ± 6.58	29.88 ± 3.48	13.30 ± 1.85	4.64 ± 1.24	12.48 ± 4.59
juveniles	0.52 ± 0.37	9.22 ± 2.85	10.98 ± 1.77	4.04 ± 0.99	1.55 ± 0.66	0
adult males	5.42 ± 1.33	9.71 ± 2.95	6.39 ± 1.39	4.51 ± 1.05	1.80 ± 0.72	7.49 ± 3.07
adult females	7.48 ± 1.63	7.77 ± 2.52	12.51 ± 2.45	4.75 ± 1.08	1.29 ± 0.60	4.99 ± 2.28

Table VII-4: Estimation of σ (m), the total home range (HR_{95}) and home range core area (HR_{50}, ha) for the four groups of individuals: *R. exulans*, *R. rattus* juveniles, *R. rattus* adult males, *R. rattus* adult females. σ was estimated with the SECR model: D ~ 1, g_0 ~ indcateg + session, σ ~ indcateg. $HR_{95} = \pi \times (3.36 \times \sigma)^2$ and $HR_{50} = \pi \times (1 \times \sigma)^2$.

Group of individuals	σ estimated (m)		HR_{95} (ha)		HR_{50} (ha)	
	mean	*range*	*mean*	*range*	*mean*	*range*
R. exulans	14.87	12.22 - 18.10	0.78	0.53 - 1.16	0.07	0.05 - 0.10
R. rattus juveniles	12.46	10.72 - 14.48	0.55	0.41 - 0.74	0.05	0.04 - 0.07
R. rattus adult males	19.97	17.31 - 23.04	1.41	1.06 - 1.88	0.13	0.09 - 0.17
R. rattus adult females	11.05	9.75 - 12.51	0.43	0.24 - 0.56	0.04	0.03 - 0.05

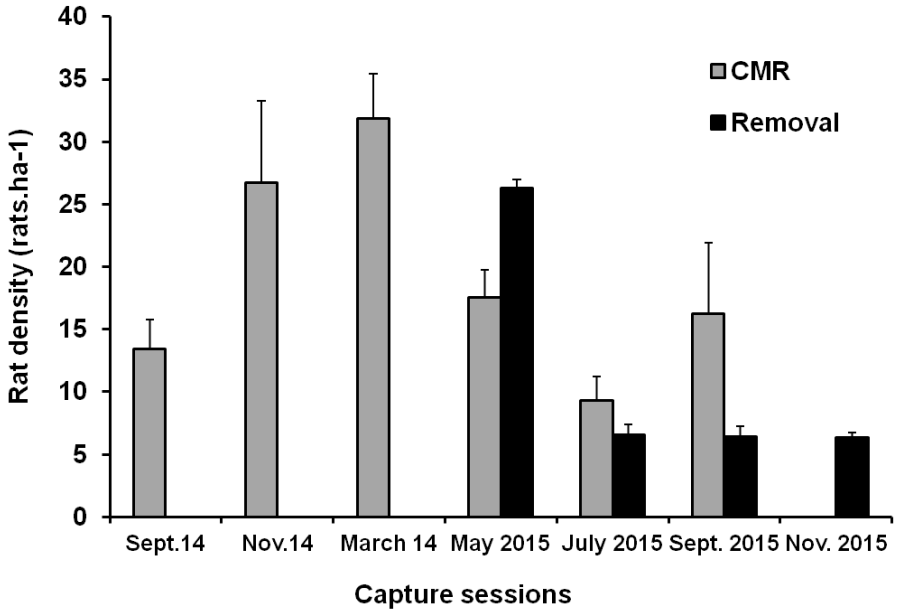


Figure VII-2: Density of rats (rats.ha^{-1}) estimated from capture-mark-recapture (SECR models) and removal data (Zippin removal method).

VII.3.2. Effects of rat removal experiment on rat population densities and structure

During the first rat removal session, it took nine days for the capture rate to fall to below 5%. However, during the subsequent capture sessions, a capture rate of below 5% only took two or three days. Density estimated (D_{before}) during the first trapping session (May 2015) was 26.27 rats.ha^{-1}, which dropped to 6.55 rats.ha^{-1} during the second trapping session (July

2015) and was maintained at around 6 rats.ha^{-1} during the last two trapping sessions (**Table VII-5**, **Figure VII-2**). Densities reached at the end of removal sessions (D_{after}) were comprised between 2.09 (May 2015) and 0.45 rats.ha^{-1} (November 2015, **Table VII-5**). *R. rattus* and *R. exulans* densities were similar; however, the *R. exulans* density estimation was given with large standard errors (**Figure VII-3**). A larger proportion of *R. exulans* was detected during the removal experiment than during CMR (**Table VII-6**).

Table VII-5: Rat abundance and density (rats.ha^{-1}) before and after rat removal for the four sessions of rat removal. The total number of individuals in the removal area was estimated with the "Zippin removal" method. Densities were estimated on the rat removal area plus a boundary strip i.e. 11 hectares.

Removal session	Number of rats killed R_k	Number of individuals estimated R_{ab}	Number of remaining individuals	Density before D_{before} (rats.ha^{-1})	Density after D_{after} (rats.ha^{-1})
May	266	289 ± 8.05	23 ± 8.05	26.27 ± 0.73	2.09 ± 1.46
July	59	72 ± 9.06	13 ± 9.06	6.55 ± 0.82	1.18 ± 1.65
September	57	71 ± 9.14	14 ± 9.14	6.45 ± 0.83	0.59 ± 1.66
November	65	70 ± 3.86	5 ± 3.86	6.36 ± 0.35	0.45 ± 0.35

Table VII-6 : Rat population characteristics during the last four sessions of capture on the rat removal and CMR areas. Rr ad: *Rattus rattus* adults and Re ad: *R. exulans* adults.

Session	Census Method	Number of rats	Proportion of *R. exulans* (%)	Proportion of juveniles (%)	Sex-ratio	Mean weight Rr ad. (± se, g)	Mean weight Re ad. (± se, g)	Proportion of males with scrotal sac (%)
May 2015	Removal	266	48.14	13.24	0.95	168.07 ± 30.04	62.24 ± 7.58	9.02
	CMR	74	24.35	35.15	0.95	158.51 ± 26.02	57.92 ± 5.59	2.86
July 2015	Removal	59	51.43	2.82	1.03	173.11 ± 39.64	66.97 ± 11.37	75.00
	CMR	36	50	41.70	1.00	147.00 ± 25.67	59.08 ± 7.80	22.22
Sept. 2015	Removal	57	33.82	13.64	0.97	175.13 ± 29.98	79.82 ± 10.55	86.21
	CMR	26	23.11	0	1.36	173.16 ± 34.34	67.83 ± 10.52	73.33
Nov. 2015	Removal	65	46.91	32.47	1.62	177.26 ± 27.15	85.42 ± 9.41	76.32
	CMR	no data	no data	no data	no data	no data	no data	no data

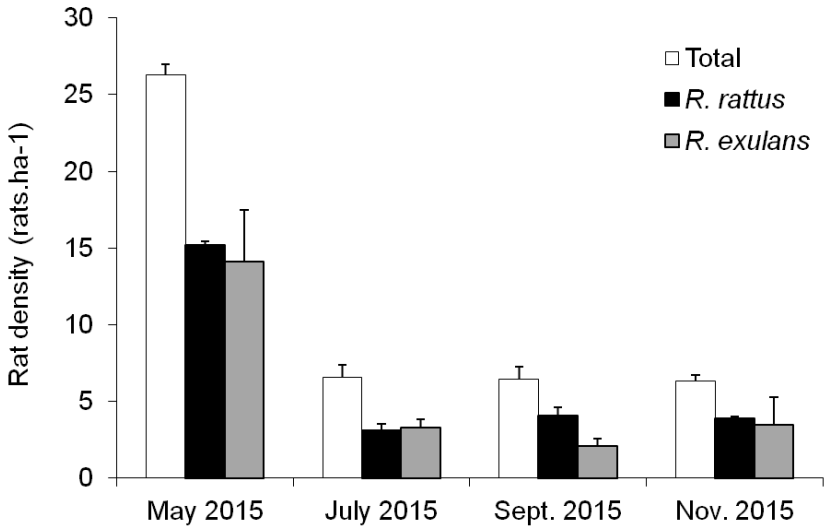


Figure VII-3: Density of *R. rattus* and *R. exulans* (rats.ha^{-1}) estimated from removal data (Zippin removal method) across the four sessions of trapping.

VII.3.3. Insights on reinvasion process: reproduction and immigration

During CMR, the largest proportions of juveniles were recorded in May (35.15%) and July (41.70%), whereas in September no juvenile was observed (**Table VII-6**). The proportions of juveniles were lower during the removal experiment, in May (13.24%) and July (2.82%), but they rose in September (13.64%) and November (32.47%) (**Table VII-6**). Sex-ratios were balanced during May and July, but were biased towards males both in September in the CMR area (1.36) and in November in the removal area (1.62, **Table VII-6**). Heavier adult *R. rattus* and *R. exulans* were generally found in the removal area than in the CMR area (**Table VII-6**). The proportion of males with well-developed scrotal sacs increased earlier in the removal area (75% in July) than in the CMR area (22.22% in July, **Table VII-6**).

Mean distances of trapped rats from the edge of the removal area ($Dist_{rats}$) fluctuated greatly during the four removal sessions. In July, most rats were captured close to the edge of the removal area, whereas in May, September and November, rat captures were distributed more evenly within the removal area (**Annexe** . However, we did not find a significant effect of the beginning of the removal experiment on σ adjacent to the CMR grid (**Table VII-1**). Twenty-seven individuals were captured on the CMR grid at least once before and once after the beginning of the removal experiment. The barycenters of their home range centers'

coordinates did not shift towards the adjacent removal area after the beginning of the removal experiment (**Figure VII-4**). Moreover, 27, i.e. six *R. exulans* and 21 *R. rattus* (12 females: eight adults and four juveniles, and nine males) equipped with Pit-tags in the CMR area were recaptured in the removal area (**Figure VII-4; Annexe**). The longest distance was travelled by a *R. exulans* adult male (203.78 m). On average, adult male *R. exulans* and juvenile female *R. rattus* were the individual categories that travelled the longest distances, with respectively 138.30 ± 79.28 m and 145.01 ± 69.12 m travelled. Nineteen individuals travelled between 50 and 100 meters and only six travelled more than100 meters before being captured in the removal area.

VII.3.4. Simulation of capture probabilities and control cost

We used the means of capture probability g_0 (0.09) and the spatial scale σ (14.6 m) estimated with the best SECR model to implement the following simulations. Capture probabilities were highest for trapping grid layout 1, with the smallest mesh (25 x 25 m), and lowest for grid layout 10, with the largest mesh (100 x 100 m) (**Figure VII-5**). After 15 days of trapping, layouts 1, 2 and 3 led to a cumulative capture probability of respectively 95%, 75% and 54%. In none of the seven other layouts did the cumulative capture probability reach 50%. Trapping using layout 1 requires more than 42 people to check and bait all the traps at once, while layout 2 requires 23 people and layout 3 requires 15 people. Consequently, when the gain in capture probability per extra trapping day is calculated relative to the number of working hours required daily for each layout, trapping grid layout 1 shows a rapid decline in daily gain, as opposed to layouts 2, 3 and 4 (**Figure VII-6**). Note that, if we only have 10 people available to implement trapping over 200 hectares in the Mont Panié area, only layouts 7, 9 and 10 can be used. However, capture probabilities for these trapping grid layouts are low, respectively 0.25, 0.18, and 0.15 (**Figure VII-5**). Cumulative capture probabilities obtained with 400, 600 or 900 working hours were similar between layouts 1 and 2, and only slightly lower for layout 3 (**Table VII-7**).

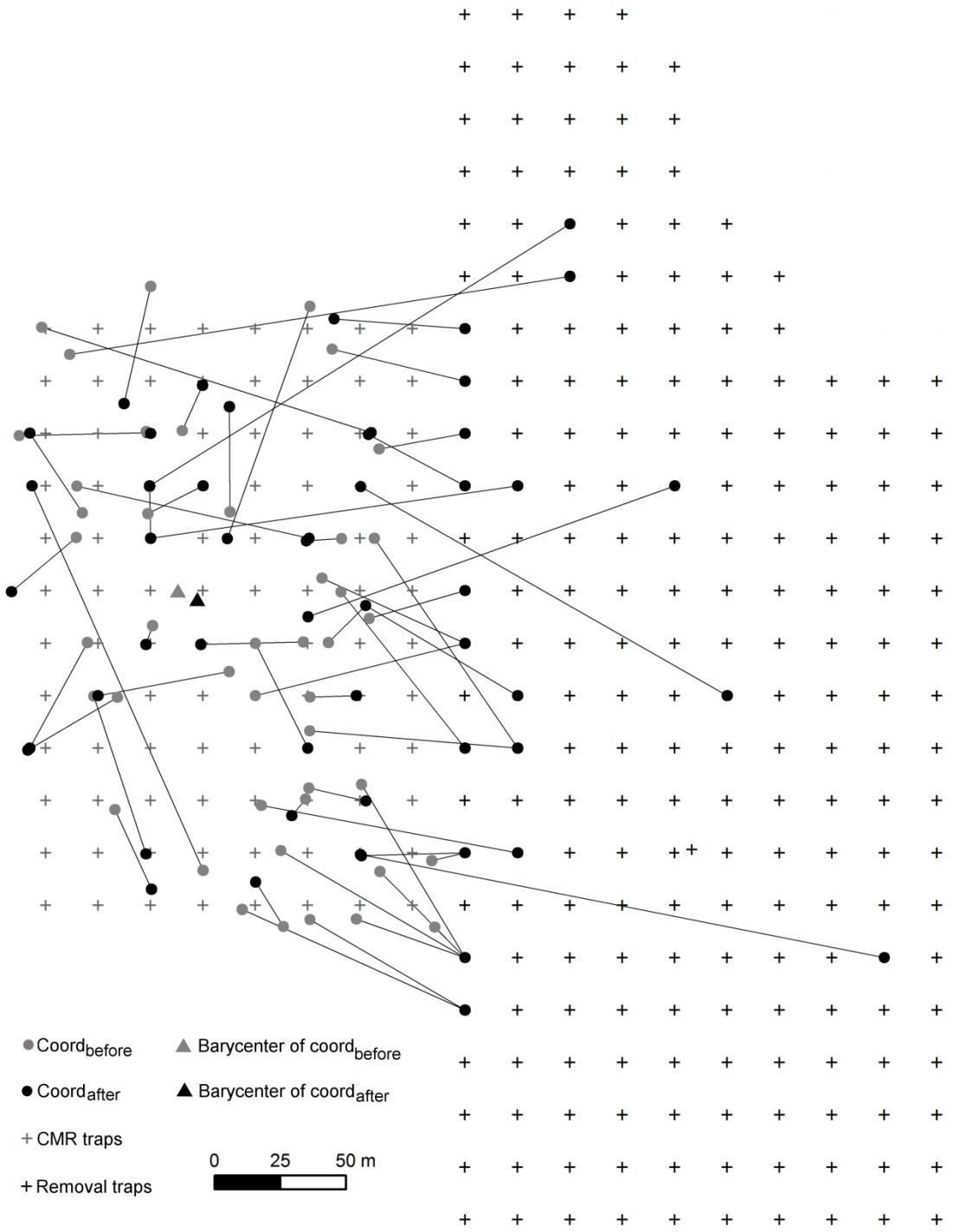


Figure VII-4: Translation inside the CMR area of the barycenters of rat home range centers between the period before (Coord$_{before}$) and the period after (Coord$_{after}$) the beginning of removal for 27 individuals. Twenty-seven individuals captured in the CMR area first were recaptured and killed in the removal area. Grey and black triangles represent the mean barycenter of the 27 home range centers respectively before and after the beginning of rat removal.

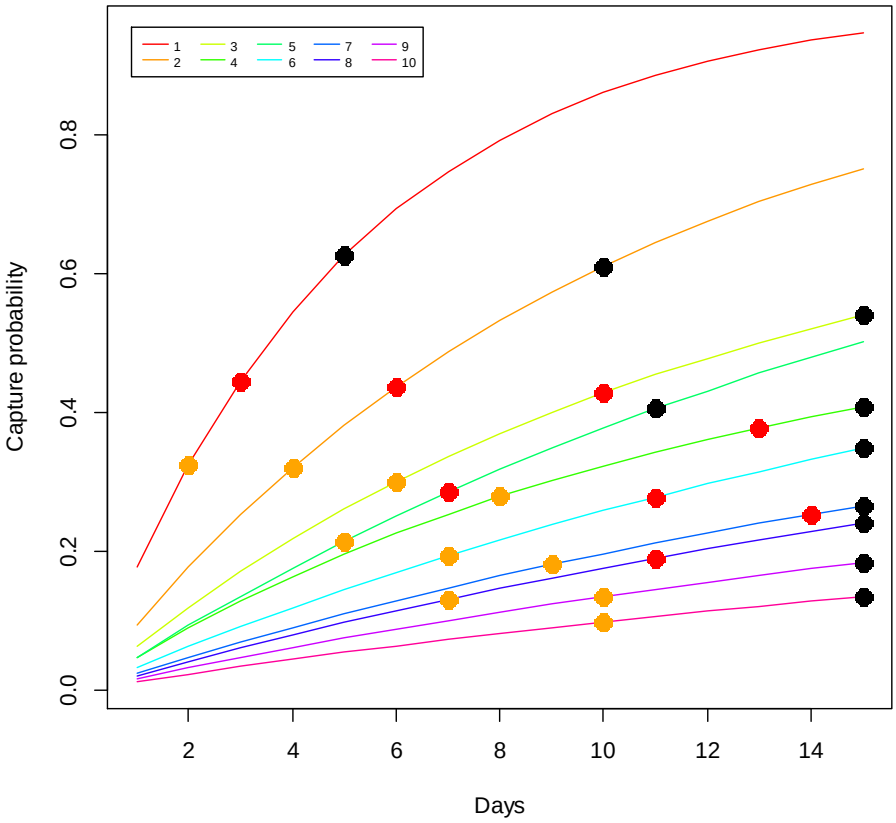


Figure VII-5: Cumulative capture probability per rat across 15 days of capture according to the ten trapping grid layouts. The points indicate capture probabilities for 400 (orange), 600 (red) and 900 (black) available working hours.

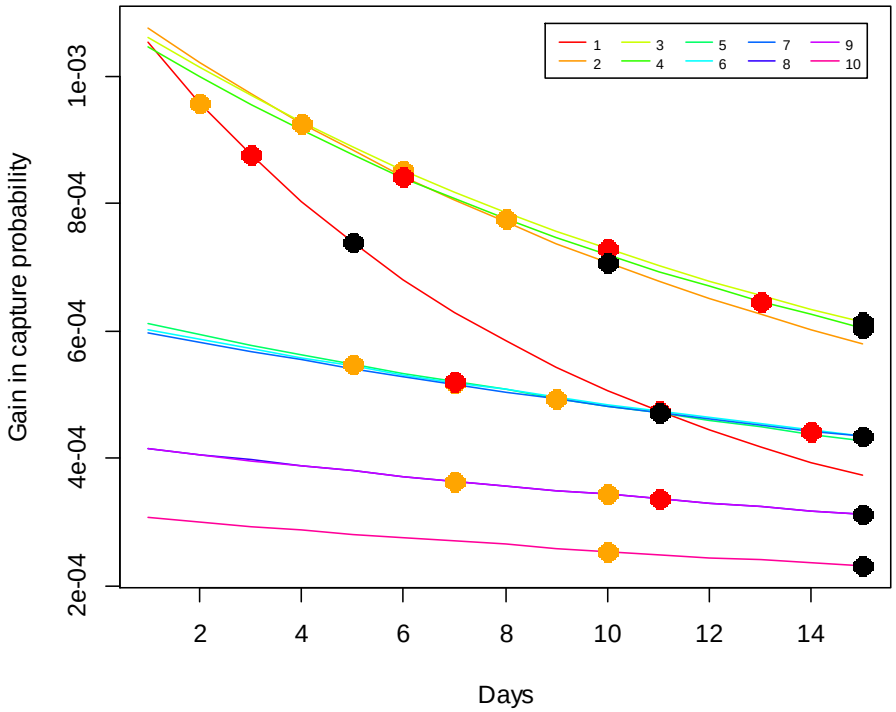


Figure VII-6: Gain in capture probability depending on time spent according to trapping layout. The points indicate the gain in capture probabilities after 400 (orange), 600 (red) and 900 (black) available working hours.

Table VII-7: Characteristics of the 10 trapping grid layouts: grid mesh, time (hours) required to travel throughout the grid per day, number of people required to travel throughout the grid per day, cumulative capture probabilities obtained after 400, 600 and 900 hours of work.

Layout	Distance between transects (m)	Distance between traps (m)	Time (hours) to travel the grid.day^{-1}	Number of people.day^{-1} to travel the grid	Capture probability after 400 hours	Capture probability after 600 hours	Capture probability after 900 hours
1	25	25	169.6	42.4	0.33	0.45	0.63
2	50	25	86.4	21.6	0.32	0.44	0.61
3	75	25	58.7	14.7	0.3	0.42	0.54
4	100	25	44.9	11.2	0.28	0.38	0.41
5	50	50	78.2	19.6	0.22	0.29	0.41
6	75	50	53.3	13.3	0.19	0.27	0.34
7	100	50	40.8	10.2	0.18	0.24	0.26
8	75	75	51.4	12.8	0.13	0.19	0.24
9	100	75	39.4	9.8	0.13	0.18	0.18
10	100	100	38.7	9.7	0.1	0.14	0.14

VII.4. Discussion

Rat population biology and dynamics on tropical islands, particularly in rainforest habitats, remain poorly known, yet basic biological data are essential for management planning (Ringler et al. 2014; Harper & Bunbury 2015). Although rat control methods clearly need to be improved (Duron et al. in revision), to the best of our knowledge, no peer-reviewed publication provides trapping efficiency assessment and cost-benefit analysis. Our rat CMR experiment performed over one full year in a New Caledonian rainforest provides essential data on rat population dynamics and recommends trapping grid layouts that will maximize management efficiency under a set of financial and logistical constraints. Moreover, our rat removal experiment conducted over six months yields insights on the reinvasion process and shows that, by using a particular trapping grid layout (20 x 20 m), rat populations can be maintained at low densities over a 5.5 ha area in a challenging environment.

VII.4.1. Estimation of rat population densities and home ranges

Rat densities estimated during our study with CMR data varied greatly across seasons, from 9.28 ± 1.95 ind.ha^{-1} in July (austral winter) to 31.89 ± 3.58 ind.ha^{-1} in March (end of austral summer). In another New Caledonian rainforest at low altitude, in July, high densities

of 25.4 ind.ha^{-1} were estimated with the Zippin removal method (Brescia 2011), which is close to the 26.3 ind.ha^{-1} estimated during our removal experiment at the end of May. Rat densities in New Caledonia appear relatively high compared to densities recorded in a Hawaiian mesic forest, where *R. rattus* densities averaged 7.1 ind.ha^{-1} and *R. exulans* densities averaged 0.3 ind.ha^{-1} (Shiels 2010); or in a New Zealand forest, where *R. rattus* densities were estimated as 6.2 ind.ha^{-1} at the end of the breeding season (Hooker & Innes 1995). By contrast, very high densities of *R. rattus* were found in dry tropical forests of Europa Island in the Indian Ocean (Russell et al. 2011). Surprisingly, no *R. exulans* was captured during the first two CMR sessions and the species was trapped only during the third session. However, *R. exulans* densities remained low, fluctuating between 2.0 ind.ha^{-1} in March and a maximum of 4.6 ind.ha^{-1} in July. By contrast, for *R. rattus*, the highest densities were recorded in March, with 29.9 ind.ha$^{-1,}$ and the lowest were recorded in July, with 4.6 ind.ha^{-1}. *R. rattus* densities are generally regulated by bottom-up processes depending on food resource availability (Harris & Macdonald 2007; Russell et al. 2011) and a related reproduction break during austral winter (Harper & Bunbury 2015). Two non mutually-exclusive hypotheses may explain the apparent low and roughly constant densities of *R. exulans* in our study system: i) food availability during the austral winter is high enough to sustain *R. exulans* without affecting its densities, ii) *R. exulans* densities in summer may be under-estimated if *R. exulans* is inferior in the competition for traps with *R. rattus* (Yom-Tov et al. 1999; Harper & Veitch 2006). During the removal experiment, similar densities were estimated for *R. exulans* and *R. rattus* by lethal trapping, suggesting possible competition between the two species. This result shows the importance of trapping rats over a sufficiently long time to catch most individuals of both species.

R. rattus home ranges in the studied New Caledonian rainforest varied between 0.4 ha and 1.4 ha according to age and sex, which is much smaller than in a Hawaiian forest, where the *R. rattus* mean home range was 3.8 ha (Shiels 2010), but larger than on Europa Island (Russell et al. 2011). These home range differences, although possibly due to the different methods used to estimate home ranges, may be related to rat densities, with home range sizes decreasing with increasing density. Or home range sizes may also differ with available food resources, seasons and rat phenology (Russell et al. 2011; Harper et al. 2015; Harper & Bunbury 2015). In our study, home ranges did not seem to vary significantly across seasons, despite wide variations in rat densities. However, it is possible that we could not detect home

range variations across seasons because of insufficient recapture data by session. In this case, telemetry data might have led to more accurate home range estimates. *R. rattus* female home ranges were smaller than those of males, suggesting that it is the size of the female home range that should be taken into account when deciding on the optimal distance between traps for rat control. Depending on the site and ecosystem studied, results on rat densities and home ranges vary widely. This indicates that it is impossible to generalize, and that data on rat populations need to be collected in situ before implementing management measures (Ruffino et al. 2015; Doherty & Ritchie 2016).

VII.4.2. Rat removal effects on rat population densities

Our rat removal experiment on 5.5 ha (20 x 20 m grid), conducted first for nine days to induce an initial knock-down and then for five days every two months, prevented the rat population from recovering to its initial level (26 ind.ha^{-1}) and maintained rat densities at around 6 ind.ha^{-1} (as against densities of between 9-16 ind.ha^{-1} estimated with the CMR method). In a mesic forest in Hawaii, a rat removal experiment was conducted on 26 ha (25 x 50 m grid with trap spacing along the perimeter of 12.5 m): traps were checked daily for two weeks, then every two weeks thereafter. In this experiment, rat removal allowed the rat population to be maintained at below 15% of capture rate (as against 44% at the beginning of the removal experiment), and was shown to enhance reproduction of an endangered endemic plant *Cyanea superba* subsp. *superba* predated by invasive rats (Pender et al. 2013). In Australia, a removal experiment conducted with live traps was carried out, first intensively for two months and then by three-day capture sessions every 4-8 weeks. This maintained *R. rattus* densities at below 3.7 ind.ha^{-1}, whereas untreated sites showed densities of 12.3 ind.ha^{-1}. It also favored the native rat *R. fuscipes,* whose populations substantially increased when *R. rattus* density decreased (Stokes et al. 2009). These examples and many others show that rat removal can be highly benificial for native biodiversity (Duron et al. in revision). However, in some cases, invasive mammal population decrease may lead to unexpected effects, such as invasive prey release effects (Ruscoe et al. 2011; Walsh et al. 2012). This underlines the importance of monitoring rat removal effects on biodiversity, in addition to monitoring effects on invasive rat densities (Doherty & Ritchie 2016, Duron et al. in revision).

VII.4.3. Insights on rat reinvasion process

A reduction in rodent abundance may be followed by a rapid reinvasion induced by enhanced immigration, breeding and survival of remaining adults and juveniles (Innes et al. 1995; Gundersen et al. 2001; King et al. 2011). In austral winter (July), rats were trapped mainly at the edge of the removal area, which would suggest a reinvasion mainly by immigration. In the removal area, the proportion of males with well-developed scrotal sacs increased and juveniles appeared earlier than in the CMR area, suggesting a possible density-dependent enhancement of breeding. Consequently, during austral winter, when there is no rat reproduction, reinvasion may essentially occur through immigration, whereas during other seasons, reinvasion may result both from reproduction and from immigration. In the Vietnamese farming system, the populations of *Rattus argentiventer* and *R. losea* were shown to compensate for removal principally through high recruitment, high immigration and better survival of residents, but not through enhanced breeding (Brown & Tuan 2005). In New Zealand, in eight forest fragments where rats were eradicated, *R. rattus* was shown to travel up to 600 m in a few days, and may thus rapidly reinvade controlled areas (King et al. 2011).

However, based on our Spatially Explicit Capture Recapture (SECR) models, we did not observe an increase in rat home ranges, nor any obvious change in the average direction of rat movements on the CMR grid, before and after the beginning of the rat removal experiment. *R. rattus* adult females had home ranges three times smaller than adult males, suggesting that adult females are more sedentary than adult males and may therefore be slower at reinvading than males (Hooker & Innes 1995; King et al. 2011). Twenty-seven rats from the CMR area were recaptured in the removal area, the longest distances being travelled by *R. exulans* adult males (138 ± 79 m) and *R. rattus* juvenile females (145 ± 69 m). Moreover, we did not observe a biased sex-ratio in the removal area, except in November. Consequently, males did not seem to recolonize more than females. These results, even given the limited size of our dataset, are surprising, as dispersal is commonly observed to be male-biased and principally realized by juveniles in most rodents, including *Rattus* spp. (Brown & Tuan 2005; King et al. 2011; Krebs et al. 2011). More insights into the immigration process could have been provided by the removal experiment had we marked rats from surrounding areas more intensively, for example with rhodamine B biomarkers (King et al. 2011).

VII.4.4. Optimal trapping layout

The estimation of population parameters g_0 and σ from CMR data allowed us to explore capture probabilities and costs of rat removal according to trapping grid layout. In Mont Panié, a management unit (200 ha) with a 10-person workforce available for 10 days can only implement rat control on a large-mesh grid (100 x 50, 100 x 75 or 100 x 100), which would be ineffective (max. capture probability 0.25). In this case, with the available working effort, the only option would be to reduce the size of the control area. An alternative way to obtain better capture probabilities with a 10-person workforce for 10 days would be to divide a small-mesh grid into two or four parts (100 or 50 ha) and treat the parts consecutively (e.g. 5 days on 100 ha x 2).

As capture probability g_0 varies with season, the number of days required to reach a given capture rate would change per season. Consequently, it would be interesting to run simulations with different g_0 in order to adapt trapping effort to seasons. Another possible improvement would be to use the g_0 obtained during the removal experiment, as it is based on snap-trapping results and not live-trapping results. In the same vein, to avoid failure to trap one individual category (e.g. females, who need to be trapped to prevent reproduction enhancement), we should consider their smaller σ when running simulations. Our analytical approach can be widely adapted for use in numerous situations to help stakeholders choose a trapping grid layout and size of removal area according to rat population parameters and the workforce available.

VII.4.5. Recommendations on rat-control management

Our results show that there is great seasonality in rat densities, reproduction and potential immigration, which suggests that management strategies should differ according to season in subtropical areas. As already recommended to improve rodent eradication success (Ringler et al. 2014; Keitt et al. 2015), we suggest beginning rat control during austral winter, so as to generate the initial population knock-down when rat densities are lowest. During austral winter, there is no reproduction and any rat reinvasion only occurs by immmigration; consequently, rat trapping can be intensified on the removal grid perimeter during winter. Conversely, during a period of high rat reproduction, it may be useful to trap rats throughout

the grid and increase the frequency of trapping periods. The choice of trapping grid layout should take into account i) rat capture probabilities and home ranges, as well as ii) the available working effort and budget and iii) observed beneficial effects on native biodiversity.

Community-based management may be one way to increase the available working effort and implement efficient rat control operations on larger areas (Bryce et al. 2011; King & Scurr 2013; Danielsen et al. 2014). However, when community members do not benefit directly from the project (the presence of rats in the forest does not have negative repercussions on their wellbeing), they need to understand the relevance of the project and receive financial remuneration if they are to sustain interest in such repeated operations (Souto et al. 2014).

Moreover, for each operation, it is essential to assess the effects of rat control on native biodiversity, as these effects may differ according to each situation and choice of management strategies (Ruffino et al. 2015; Stringham & Robinson 2015; Doherty & Ritchie 2016). Yet we do not know exactly which rat densities will lead to positive effects on biodiversity. Monitoring native biodiversity may help us define a rat density threshold where positive effects on biodiversity are observed, which may also help convince funding bodies of the importance of continuing the operation (Ferraro & Pattanayak 2006). Thus, in view of the current uncertainty over rat control effects on rat populations and native biodiversity, we recommend adopting an adaptive management approach, to improve management outcomes by adjusting in response to initial results obtained (Innes et al. 1999; Westgate et al. 2013; Williams & Brown 2016).

Acknowledgements

This study was funded by the Northern Province of New Caledonia to REFCOR project (Convention n° 12C240, 14C330 and 15C154). We are grateful to Josepho Bahormal, Oriana Garcia-Iriarte, Raphaël Gouyet, Matthieu Mativet, Mathilde Méheut, Martin Thibault from IRD for their help in the fieldwork. We thank the team of Dayu Biik NGO, Alain Couhia, Ismaël Farino, Djaèk Folger, Ronald Tein, Aldo Tiempouène, Josine Tiavouane, Silvano Wanguène for field logistics and their help in the rat capture experiments. We also thank Frederic Rigault and Jérémy Anso for their help in preparing maps and figures.

References

Armstrong DP, Gorman N, Pike R, Kreigenhofer B, Mcarthur N, Govella S, Barrett P, Richard Y. 2014. Strategic rat control for restoring populations of native species in forest fragments. Conservation Biology **28**:713–723.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Beasley JC, Olson ZH, Beatty WS, Dharmarajan G, Rhodes OE. 2013. Effects of culling on mesopredator population dynamics. PLoS ONE **8**:e58982.

Beauvais M-L, Coléno A, Jourdan H, editors. 2006. Invasive species in the New Caledonian archipelago. IRD, Paris. Available from http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010039995 (accessed November 9, 2015).

Blanc L, Marboutin E, Gatti S, Gimenez O. 2013. Abundance of rare and elusive species: Empirical investigation of closed versus spatially explicit capture-recapture models with lynx as a case study. The Journal of Wildlife Management **77**:372–378.

Bomford M, O'Brien P. 1995. Eradication or control for vertebrate pests? Wildlife society bulletin **23**:249–255.

Borchers DL, Efford MG. 2008. Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. Biometrics **64**:377–385.

Brescia F. 2011. Ecology and population trends in new-Caledonian *Placostylus* snails (Mollusca:Gastropoda: Bulimulidae). PhD Thesis. Massey University, Palmerston North, New Zealand.

Brown PR, Tuan NP. 2005. Compensation of rodent pests after removal: control of two rat species in an irrigated farming system in the Red River Delta, Vietnam. Acta Oecologica **28**:267–279.

Bryce R, Oliver MK, Davies L, Gray H, Urquhart J, Lambin X. 2011. Turning back the tide of American mink invasion at an unprecedented scale through community participation and adaptive management. Biological Conservation **144**:575–583.

Danielsen F et al. 2014. A multicountry assessment of tropical resource monitoring by local communities. BioScience **64**:236–251.

Doherty TS, Ritchie EG. 2016. Stop jumping the gun: A call for evidence-based invasive predator management. Conservation Letters. Available from http://doi.wiley.com/10.1111/conl.12251 (accessed June 15, 2016).

Dowding JE, Murphy EC. 1994. Ecology of ship rats (*Rattus rattus*) in a kauri (*Agathis australis*) forest in Northland, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **18**:19–28.

Duron Q, Shiels AB, Vidal E. in revision. A review of invasive rat control on islands and priorities for future actions. Conservation Biology.

Efford M, Warburton B, Spencer N. 2000. Home-range changes by brushtail possums in response to control. Wildlife research **27**:117–127.

Efford M. 2004. Density estimation in live-trapping studies. Oikos **106**:598–610.

Efford MG, Borchers DL, Byrom AE. 2009. Density estimation by Spatially Explicit Capture–Recapture : likelihood-based methods. Page in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. Modeling demographic processes in marked populationsSpringer Science and Business Media.

Efford M. 2016. Package "secr" : Spatially Explicit Capture-Recapture. R-Cran project. Available from http://mirror.psu.ac.th/pub/cran/web/packages/secr/secr.pdf (accessed June 9, 2016).

Ferraro PJ, Pattanayak SK. 2006. Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. PLoS Biology **4**:e105.

Fletcher K, Aebischer NJ, Baines D, Foster R, Hoodless AN. 2010. Changes in breeding success and abundance of ground-nesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. Journal of Applied Ecology **47**:263–272.

Gaines MS, McClenaghan LR. 1980. Dispersal in small mammals. Annual Review of Ecology and Systematics **11**:163–196.

Garrott RA, White PJ, Vanderbilt White CA. 1993. Overabundance: an issue for conservation biologists. Conservation Biology **7**:946–949.

Goodrich JM, Buskirk SW. 1995. Control of abundant native vertebrates for conservation of endangered species. Conservation Biology **9**:1357–1364.

Gundersen G, Johannesen E, Andreassen HP, Ims RA. 2001. Source–sink dynamics: how sinks affect demography of sources. Ecology Letters **4**:14–21.

Harper G, Veitch D. 2006. Population ecology of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and interference competition with Pacific rats (*R. exulans*) on Raoul Island, New Zealand. Wildlife Research **33**:539-548.

Harper GA, Bunbury N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. Global Ecology and Conservation **3**:607–627.

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.

Harris DB, Macdonald DW. 2007. Interference competition between introduced black rats and endemic Galápagos rice rats. Ecology **88**:2330–2344.

Hoare JM, Hare KM. 2006. The impact of brodifacoum on non-target wildlife: gaps in knowledge. New Zealand Journal of Ecology **30**:157–167.

Hooker S, Innes J. 1995. Ranging behaviour of forest-dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. New Zealand Journal of Zoology **22**:291–304.

Howald GR, Faulkner KR, Tershy B, Keitt B, Gellerman H, Creel EM, Grinnell M, Ortega ST, Croll DA. 2005. Eradication of black rats from Anacapa Island: biological and social considerations. Pages 299–312 Proceedings of the 6th California Islands symposium. Institute for Wildlife Studies, Arcata.

Howald G et al. 2007. Invasive rodent eradication on islands. Conservation Biology **21**:1258–1268.

Hurvich CM, Tsai C-L. 1989. Regression and time series model selection in small samples. Biometrika **76**:297–307.

Innes J, Warburton B, Williams D, Speed H, Bradfield P. 1995. Large-scale poisoning of ship rats (*Rattus rattus*) in indigenous forests of the North Island, New Zealand. New Zealand journal of ecology **19**:5–17.

Innes J, Hay R, Flux I, Bradfield P, Speed H, Jansen P. 1999. Successful recovery of North Island kokako *Callaeas cinerea wilsoni*populations, by adaptive management. Biological Conservation **87**:201–214.

Ivan JS, White GC, Shenk TM. 2013. Using simulation to compare methods for estimating density from capture-recapture data. Ecology **94**:817–826.

Jones HP et al. 2016. Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. Proceedings of the National Academy of Sciences **113**:4033–4038.

Keitt B, Griffiths R, Boudjelas S, Broome K, Cranwell S, Millett J, Pitt W, Samaniego-Herrera A. 2015. Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. Biological Conservation **185**:17–26.

King CM, Innes JG, Gleeson D, Fitzgerald N, Winstanley T, O'Brien B, Bridgman L, Cox N. 2011. Reinvasion by ship rats (*Rattus rattus*) of forest fragments after eradication. Biological Invasions **13**:2391–2408.

King CM, Scurr D. 2013. Efficacy of a community-led rat control programme at Lake Taupo, New Zealand. Conservation Evidence **10**:85–88.

Krebs CJ, Boonstra R, Gilbert S, Reid D, Kenney AJ, Hofer EJ. 2011. Density estimation for small mammals from livetrapping grids: rodents in northern Canada. Journal of Mammalogy **92**:974–981.

Lieury N, Ruette S, Devillard S, Albaret M, Drouyer F, Baudoux B, Millon A. 2015. Compensatory immigration challenges predator control: An experimental evidence-based approach improves management. The Journal of Wildlife Management **79**:425–434.

Lindsey GD, Mosher SM, Fancy SG, Smucker TD. 1999. Population structure and movements of introduced rats in an Hawaiian rainforest. Pacific Conservation Biology **5**:94–102.

Medina FM, Bonnaud E, Vidal E, Nogales M. 2014. Underlying impacts of invasive cats on islands: not only a question of predation. Biodiversity and Conservation **23**:327–342.

Ogden J, Gilbert J. 2008. Prospects for the eradication of rats from a large inhabited island: community based ecosystem studies on Great Barrier Island, New Zealand. Biological Invasions **11**:1705–1717.

Ogle D. 2016. Package "FSA" : Simple Fisheries Stock Assessment Methods. R-Cran project. Available from http://archneur.jamanetwork.com/data/Journals/PSYCH/12561/archpsyc_51_1_002.pdf (accessed June 9, 2016).

Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. Wildlife Monographs **62**:3–135.

Pender RJ, Shiels AB, Bialic-Murphy L, Mosher SM. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba subsp. superba* (Campanulaceae). Biological Invasions **15**:213–223.

Pitt WC, Berentsen AR, Shiels AB, Volker SF, Eisemann JD, Wegmann AS, Howald GR. 2015. Non-target species mortality and the measurement of brodifacoum rodenticide residues after a rat (*Rattus rattus*) eradication on Palmyra Atoll, tropical Pacific. Biological Conservation **185**:36–46.

Ringler D, Russell J, Jaeger A, Pinet P, Bastien M, Le Corre M. 2014. Invasive rat space use on tropical islands: Implications for bait broadcast. Basic and Applied Ecology **15**:179–186.

Rouys S, Theuerkauf J. 2003. Factors determining the distribution of introduced mammals in nature reserves of the southern province, New Caledonia. Wildlife Research **30**:187–191.

Ruffino L, Russell J, Vidal E. 2013. Anthropogenic subsidies mitigate

environmental variability for insular rodents. Oecologia **172**:737–749.

Ruffino L, Zarzoso-Lacoste D, Vidal E. 2015. Assessment of invasive rodent impacts on island avifauna: methods, limitations and the way forward. Wildlife Research **42**:185–195.

Ruscoe WA et al. 2011. Unexpected consequences of control: competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. Ecology Letters **14**:1035–1042.

Russell JC, Towns DR, Clout MN. 2008. Review of rat invasion biology: implications for island biosecurity. Science & Technical Publishing, Dept. of Conservation, Wellington, N.Z.

Russell JC, Ringler D, Trombini A, Corre M. 2011. The island syndrome and population dynamics of introduced rats. Oecologia **167**:667–676.

Russell JC, Ruffino L. 2011. The influence of spatio-temporal resource fluctuations on insular rat population dynamics. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **279**:767–774.

Shiels AB. 2010. Ecology and impacts of introduced rodents (*Rattus* spp. and *Mus musculus*) in the Hawaiian islands. PhD thesis. University of Hawai'i.

Smith RK, Pullin AS, Stewart GB, Sutherland WJ. 2010. Effectiveness of predator removal for enhancing bird populations. Conservation Biology **24**:820–829.

Souto T, Deichmann JL, Núñez C, Alonso A. 2014. Classifying conservation targets based on the origin of motivation: implications over the success of community-based conservation projects. Biodiversity and Conservation **23**:1331–1337.

Stokes VL, Banks PB, Pech RP, Spratt DM. 2009. Competition in an invaded rodent community reveals black rats as a threat to native bush rats in littoral rainforest of south-eastern Australia. Journal of Applied Ecology **46**:1239–1247.

Stringham OC, Robinson OJ. 2015. A modeling methodology to evaluate the efficacy of predator exclosures versus predator control. Animal Conservation **18**:451–460.

Thibault M, Brescia F, Jourdan H, Vidal E. in revision. Invasive rodents as an underlooked threat for skink conservation in a tropical island hotspot of biodiversity. New Zealand Journal of Ecology.

Towns DR, Broome KG. 2003. From small Maria to massive Campbell: forty years of rat eradications from New Zealand islands. New Zealand Journal of Zoology **30**:377–398.

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions **8**:863–891.

Tron FM, Franquet R, Larsen TH, Cassan JJ. 2013. Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle-Calédonie.Conservation International. Arlington, VA, USA.

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science **277**:494–499.

Wäber K, Spencer J, Dolman PM. 2013. Achieving landscape-scale deer management for biodiversity conservation: The need to consider sources and sinks. The Journal of Wildlife Management **77**:726–736.

Walsh JC, Wilson KA, Benshemesh J, Possingham HP. 2012. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. Animal Conservation **15**:319–328.

Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB. 2013. Adaptive management of

biological systems: A review. Biological Conservation **158**:128–139.

Whisson DA, Quinn JH, Collins KC. 2007. Home range and movements of roof rats (*Rattus rattus*) in an old-growth riparian forest, California. Journal of Mammalogy **88**:589–594.

Williams BK, Brown ED. 2016. Technical challenges in the application of adaptive management. Biological Conservation **195**:255–263.

Yom-Tov Y, Yom-Tov S, Moller H. 1999. Competition, coexistence, and adaptation amongst rodent invaders to Pacific and New Zealand islands. Journal of Biogeography **26**:947–958.

Zippin C. 1958. The removal method of population estimation. The Journal of Wildlife Management **22**:82–90.

Chapitre VIII.

Synthèse, discussion générale et perspectives de recherche

VIII.1. Synthèse et discussion générale

Ce travail de thèse, qui s'est intéressé aux populations de rats invasifs et à leurs interactions avec la biodiversité native, a été réalisé dans le cadre de l'amélioration des stratégies de gestion des rats invasifs en milieu insulaire lorsque l'éradication n'est pas envisageable. Après avoir présenté une synthèse et une analyse des projets de contrôle de rats invasifs réalisés dans les milieux naturels des îles du monde (**Chapitre III**), nous nous sommes intéressés aux caractéristiques des populations de rats invasifs, leurs interactions avec la biodiversité native, ainsi qu'aux possibilités de leur contrôle dans les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Cette thèse a permis d'améliorer les connaissances actuelles sur la biologie et l'écologie des rats invasifs notamment en situation de sympatrie et dans un écosystème forestier tropical où les recherches sont actuellement peu nombreuses. Nous avons notamment montré que le rat noir et le rat du Pacifique n'ont pas les mêmes impacts sur la biodiversité native des forêts denses humides (**Chapitre IV**). Nous avons également fourni des résultats concernant l'effet des rats sur le processus de reproduction des oiseaux (**Chapitre V**) et le processus de dispersion de certaines espèces de plantes (**Chapitre VI**). Enfin, à partir d'une étude sur la dynamique des populations des deux espèces de rats, nous avons pu proposer des stratégies de piégeage afin de contrôler efficacement les populations de rats invasifs (**Chapitre VII**).

VIII.1.1. Vers une amélioration de l'efficacité des projets de contrôle

Aujourd'hui, de nombreuses actions d'éradication des prédateurs invasifs réalisées avec succès permettent de conserver ou de restaurer la biodiversité d'îles de petite taille ou de taille modérée (Howald et al. 2007; Keitt et al. 2015). Dans le cas d'îles de grande taille, où l'éradication n'est pas possible, des projets de contrôle (i.e. limitation locale de l'abondance de rats) sont de plus en plus souvent mis en place (Bomford & O'Brien 1995; Armstrong et al. 2014) mais aucune synthèse ni analyse de ces projets de contrôle n'était auparavant disponible. Devant ce manque d'information et l'absence de cadre décisionnel et méthodologique clair, nous avons analysé 136 projets obtenus à partir d'une analyse de la littérature scientifique et de la littérature grise, d'un questionnaire adressé aux gestionnaires de projets de contrôle et de la visite de sites Internet de projets (**Chapitre III**).

Parmi les priorités de recherche et d'actions à venir, nous avons identifié la nécessité de i) élargir le champ géographique et écologique des projets de contrôle en développant notamment des projets dans d'autres points chauds insulaires de biodiversité, ii) considérer et envisager les effets des projets à l'échelle des écosystèmes et non seulement à l'échelle d'une espèce cible, iii) trouver des solutions pour augmenter le rapport coût/bénéfice et la durabilité des projets de contrôle, iv) améliorer les méthodes de contrôle existantes et développer des nouvelles méthodes moins néfastes pour les écosystèmes et les espèces non-cibles et, v) réaliser une meilleure évaluation de l'efficacité des projets de contrôle afin de les améliorer par une gestion adaptative. Les constats réalisés au cours de notre synthèse à l'origine de la définition des priorités énoncées ci-dessus ainsi que des pistes pour y répondre sont résumés au sein de la **Table VIII-1**. Ce travail de thèse s'insère directement dans cette dynamique en apportant des nouveaux éléments pour chacune des priorités définies à l'issue de cette synthèse (**Table VIII-1**)

Table VIII-1 : Priorité de recherche ou d'actions à développer afin d'améliorer l'efficacité des projets de contrôle de rats, définies en fonction des résultats obtenus lors de la synthèse des 136 projets de contrôle. Des pistes pour améliorer chacun des points sont proposées et les apports de ce travail de thèse pour chacune de ces priorités de recherche ou d'actions sont précisés.

Priorités de recherche ou d'actions à développer	Constat obtenu à l'issue de la synthèse	Pistes d'amélioration proposées	Application dans le cadre de cette thèse
Elargir le champ géographique et donc écologique des projets	Concentration des projets en Nouvelle-Zélande et dans le Pacifique tropical (Hawaii)	- Transfert des connaissances, expertise et financements vers d'autres points chauds et/ou pays en développement - Priorisation des îles à protéger	**Chapitre II** : contexte du hotspot néo-calédonien
Envisager les effets des projets à l'échelle de l'écosystème	Projets souvent motivés et mis en place pour conserver les oiseaux sans évaluation préalable de l'impact des rats	Etude des interactions entre les rats invasifs et différents taxons	**Chapitres IV, V, VI** : régime alimentaire des rats, influence des rats sur reproduction oiseaux et plantes
Augmenter le rapport coût/bénéfice et la durabilité des projets	- Durée des projets généralement courte - Opérations coûteuses	- Plannification en amont avec objectifs clairs - Implication de volontaires et des populations locales	**Chapitre VII :** connaissances des populations de rats et simulations de design de piégeage
Améliorer les méthodes de contrôle	Utilisation majoritaire de poisons impliquant des risques pour les écosystèmes et la biodiversité native	Développement de méthodes non toxiques comme le piégeage ou de méthodes alternatives (génétique, fertilité, "norbormide"…)	**Chapitre VII** : évaluation et amélioration des stratégies de piégeage
Evaluer l'efficacité des projets (réduction de l'abondance de rats, effets sur la biodiversité native?)	Efficacité du contrôle sur les populations de rats et la biodiversité souvent non évaluée	- Mise en place de suivis des populations de rats et de la biodiversité native avant et après contrôle - Mise en place d'une gestion adaptative	**Chapitres IV, V, VI, VII** : évaluation avant projet des effets des rats sur la biodiversité et test d'une opération de contrôle de rats à petite échelle

Un des principaux constats de ce travail de synthèse est que seuls 38% des projets incluaient, en amont du projet de contrôle, une phase de recherche sur les populations de rats invasifs et leurs effets sur la biodiversité native, et seuls 62% et 58% des projets évaluaient l'effet du contrôle sur respectivement les populations de rats et la biodiversité native. Or, les suivis des effets du contrôle sont indispensables afin d'évaluer l'efficacité des projets à diminuer l'abondance des populations de rats ainsi que l'intérêt de ces projets pour la conservation de la biodiversité native. En effet, les impacts des rats sur les espèces et les écosystèmes natifs sont complexes et variés (Towns et al. 2006; Catry et al. 2007; Pattemore & Wilcove 2011) et les effets d'un contrôle sur la biodiversité native sont difficilement

prévisibles, tant en direction qu'en intensité. L'évaluation des effets du contrôle sur les populations de rats et la biodiversité native doit également permettre d'améliorer le rapport coût-bénéfice des projets en ajustant les efforts de contrôle au travers d'une gestion adaptative (Westgate et al. 2013; Williams & Brown 2016, **Figure VIII-1**). L'évaluation des projets et de leurs effets sont également des éléments importants pour motiver la participation et le maintien de financeurs mais également des participants qu'il s'agisse des employés ou plus encore des volontaires (Ferraro & Pattanayak 2006). Néanmoins, les méthodes utilisées pour évaluer l'évolution des populations végétales et animales impliquent souvent des suivis à long terme qui peuvent être coûteux et nécessiter une main d'œuvre importante. Aussi, afin d'encourager l'évaluation des projets de contrôle, des méthodes d'évaluation rapide des effets du contrôle de rats sur la biodiversité native doivent être réfléchies.

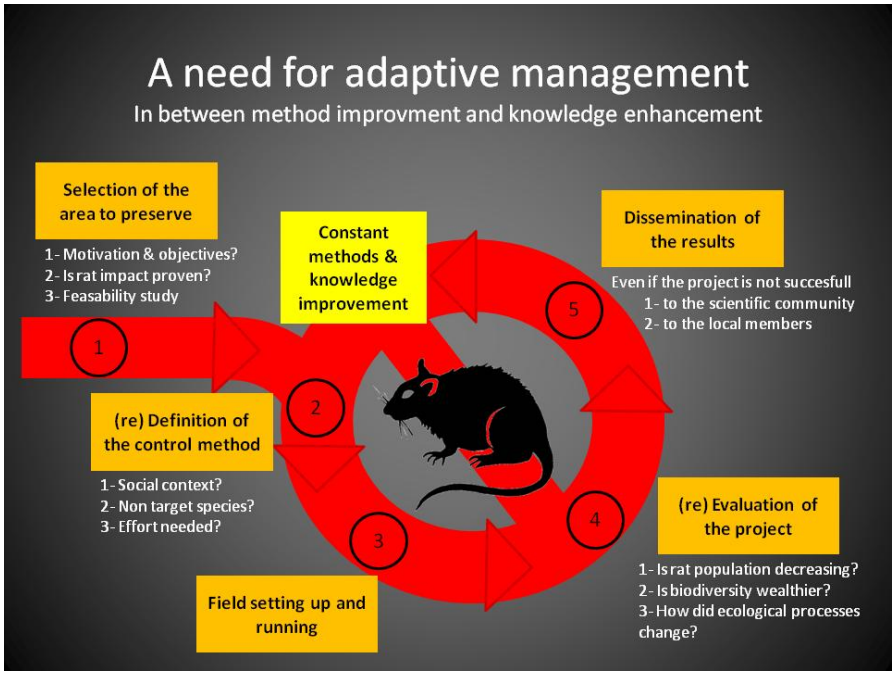


Figure VIII-1 : Etapes de mise en place d'un projet de contrôle de rats et gestion adaptative (modifié d'après la présentation au colloque de la SERA (Society for Ecological Restoration Australasia) à Nouméa : « Duron et al. 2014. Invasive rat control in island natural areas: when does the game be worth the candle? »).

Un des autres résultats principaux est que 77% des projets reposent sur l'utilisation de poisons. Contrairement aux projets d'éradication où l'utilisation et l'impact des poisons est

transitoire, les projets de contrôle nécessitent une utilisation répétée de poisons et représentent un risque accru pour l'environnement et la biodiversité native. Aussi, des méthodes alternatives doivent être développées et des recherches sont actuellement en cours afin de développer des poisons plus spécifiques aux rats comme le norbormide, ou des modes de contrôle agissant sur la génétique ou la fertilité des rats (Campbell et al. 2015). Parmi les méthodes plus classiques et efficaces, le contrôle par piégeage est plus respectueux de l'environnement mais requiert une main d'œuvre importante afin de couvrir des larges zones. Le développement de pièges se réarmant automatiquement pourrait permettre de réduire la main d'œuvre nécessaire ; cependant ces systèmes sont actuellement onéreux et leur efficacité encore en phase d'évaluation (Franklin 2013; Campbell et al. 2015). Une autre perspective complémentaire serait donc d'optimiser les stratégies de piégeage afin de réduire le rapport coût-bénéfice des opérations de piégeage (**Chapitre VII**) tout en maximisant les effets positifs sur la biodiversité native.

VIII.1.2. Vers une meilleure connaissance de la biologie et des effets des communautés de rats invasifs sur la biodiversité native

Très peu d'études se sont intéressées à la biologie et l'écologie de plusieurs espèces de rats introduits en condition de sympatrie (Harper 2006; Shiels et al. 2013; Russell et al. 2015) alors que de nombreuses îles ont été successivement colonisées par deux voire trois espèces de rats invasifs (Atkinson 1985). Dans le contexte de la gestion des populations de rats invasifs et notamment du contrôle de leurs populations, une meilleure connaissance de la dynamique des populations de rats et de leurs effets sur la biodiversité native permettrait de savoir si la gestion des rats doit être envisagée globalement ou en considérant chaque espèce séparément. A notre connaissance, aucune étude n'avait cherché à évaluer l'existence d'un renforcement (i.e. augmentation de la pression de prédation exercée sur une espèce native donnée) et d'un élargissement des effets (i.e. augmentation du nombre total d'espèces natives prédatées) dus à la présence de plusieurs espèces de rats.

Lors de notre étude (**Chapitre IV**), la communauté de rats était composée de 80-90% de rats noirs et 10-20% de rats du Pacifique. Ces deux espèces, bien que toutes deux omnivores et se nourrissant principalement de végétaux et d'invertébrés, se sont avérées avoir des

régimes alimentaires relativement différents. Le rat noir était principalement végétarien alors que le rat du Pacifique était davantage omnivore, comptant une forte proportion d'invertébrés et de Squamates dans son régime. La distinction des groupes de végétaux consommés n'a pas pu être réalisée en raison d'une trop grande dégradation des restes alimentaires. En revanche, une identification à l'ordre ou à la famille a été obtenue pour les invertébrés et à l'espèce pour les Squamates permettant de différencier plus nettement les groupes prédatés par les rats noirs des groupes prédatés par les rats du Pacifique. Les résultats obtenus montrent que l'impact global des rats sur la biodiversité native est à la fois renforcé (effet plus fort sur une espèce de proie donnée) et élargi (nouvelles espèces prédatées) par la présence du rat noir et du rat du Pacifique. Néanmoins, une amélioration de la compréhension de ces effets différenciés nécessiterait une identification plus fine des taxons prédatés, notamment au niveau végétal.

Compte tenu de ces résultats, dans le cadre d'opérations de contrôle où deux ou trois espèces de rats invasifs sont présentes, il parait important de bien vérifier que la réduction de l'abondance d'une espèce n'entraine pas une augmentation de l'autre via un effet de relâche des compétiteurs (Caut et al. 2007; Ruscoe et al. 2011). En effet, bien qu'ils soient moins abondants et plus petits que les rats noirs, les rats du Pacifique se situent plus haut dans la chaîne trophique et pourraient ainsi constituer une menace importante pour les invertébrés et les Squamates. Une augmentation de leur abondance pourrait ainsi engendrer une augmentation de la pression de prédation sur ces taxons le plus souvent endémiques et parfois menacés (IUCN 2016). Le renforcement et l'élargissement des effets générés par la présence d'une nouvelle espèce de rat soulignent l'importance d'éviter l'introduction de nouvelles espèces de rats sur les îles, même si une des espèces est déjà présente. Pour cela, des dispositifs de biosécurité doivent être mis en place afin de limiter le risque d'introduction d'une seconde ou troisième espèce de rats (Russell et al. 2008; Jarrad et al. 2011). En Nouvelle-Calédonie, c'est par exemple le cas de l'île d'Ouvéa (Iles Loyauté) où seul le rat du Pacifique est actuellement présent (Robinet & Salas 1995; Robinet et al. 1998). La répartition des différentes espèces de rats introduits sur les différentes îles et îlots de Nouvelle-Calédonie n'est pas toujours connue mais certains ne sont certainement pas encore colonisés par les deux espèces, soulignant l'importance de la mise en place de dispositifs de biosécurité.

Les processus expliquant la coexistence des deux espèces ainsi que la dominance d'abondance d'une espèce de rats par rapport à l'autre sont très peu connus (Yom-Tov et al. 1999; Harper & Veitch 2006; King et al. 2011). En Nouvelle-Calédonie, les rats noirs sont plus abondants dans les forêts du Nord et de la chaîne centrale alors que dans les forêts du massif du Sud, les rats du Pacifique sont les plus abondants (Thibault et al. in revision; Rouys 2008). Des processus de compétition par interférence (agressivité, territorialité) et par exploitation (partage d'une ressource limitée) sont possiblement à l'œuvre (Yom-Tov et al. 1999; Stokes et al. 2009; King et al. 2011). King et al. (2011) se sont intéressés aux mécanismes expliquant la dominance du rat noir sur le rat surmulot en Nouvelle-Zélande et celle du rat surmulot sur le rat noir en Angleterre. Selon eux, la dominance du rat surmulot en Angleterre serait gouvernée par de la compétition par interférence, i.e. le rat surmulot plus gros serait plus compétitif que le rat noir. Au contraire, en Nouvelle-Zélande, la dominance du rat noir serait gouvernée par de la compétition par exploitation i.e. le rat noir serait plus compétitif lorsque les ressources sont limitées ou pour l'exploitation d'un certain type de ressource que le rat surmulot. En Nouvelle-Calédonie, lorsque les ressources sont abondantes, le rat noir, plus gros que le rat du Pacifique, pourrait avoir un avantage compétitif par interférence. Au contraire, lorsque les ressources sont plus faibles, le rat du Pacifique, plus petit, pourrait être avantagé. Les forêts du Grand Sud de Nouvelle-Calédonie reposent sur des sols ultramafiques alors que les forêts du Nord reposent pour la plupart sur des sols volcano-sédimentaires et diffèrent fortement par leur flore et leur faune. Ces différences d'abondance, de variété et de stabilité temporelle des ressources alimentaires (présence d'arbres avec des graines/fruits appétants, groupes d'invertébrés et de Squamates présents) pourraient être à l'origine d'une variation de l'avantage compétitif entre les deux espèces de rats.

A notre connaissance, une nette différence de régime alimentaire entre rat noir et rat du Pacifique n'a pour l'instant été observée qu'en milieu forestier (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013). La stratification du milieu forestier pourrait permettre aux deux espèces de rats d'exploiter des micro-habitats différents. Le rat noir, plus agile (Foster et al. 2011) pourrait davantage fourrager dans les arbres et la canopée alors que le rat du Pacifique pourrait davantage exploiter des espèces présentes au sol. Lors de notre étude (**Chapitre IV**), seuls les tractus digestifs de rats noirs comprenaient des restes de geckos, lesquels sont nocturnes et se retrouvent sur les troncs, les branches ou les feuilles d'arbres, lianes et arbustes. Cette

observation pourrait aller dans le sens d'un partage de micro-habitats avec un rat noir plus arboricole et un rat du Pacifique restant davantage au sol (Shiels 2010). Ce partage des micro-habitats pourrait en partie expliquer la coexistence des deux espèces de rats en forêt ainsi que l'élargissement des effets de ces deux espèces sur la biodiversité native.

VIII.1.3. Vers une meilleure connaissance des effets des rats sur la reproduction des oiseaux et des plantes.

Les rats introduits sont des prédateurs omnivores et opportunistes qui, par conséquent, ont des effets sur de nombreuses espèces floristiques et faunistiques et sur l'ensemble de leur écosystème d'accueil (Towns et al. 2006; Shiels et al. 2014; Harper & Bunbury 2015). Les projets de gestion sont souvent mis en place en considérant l'impact des rats a priori, c'est à dire en se basant sur d'autres études réalisées dans des contextes différents ou de simples observations. Or, une meilleure compréhension des effets des rats avant la mise place d'un projet de gestion est nécessaire pour mieux évaluer l'intérêt d'un contrôle de rats pour la conservation de la biodiversité native (**Chapitre III**, et partie **VIII.1.1**). Dans ce cadre, nous nous sommes intéressés aux effets des rats invasifs sur la reproduction des oiseaux forestiers (**Chapitre V**) ainsi qu'à leurs effets potentiels sur la dispersion de graines de plantes natives (**Chapitre VII**) au travers des deux questions suivantes.

VIII.1.3.a. Les rats invasifs ont-ils toujours un impact fort par prédation sur la reproduction des oiseaux ?

Une majorité des études disponibles conclue à des impacts forts des rats sur la reproduction des oiseaux (Jones et al. 2008; Harper & Bunbury 2015) mais ces impacts pourraient varier en fonction des études, de leur contexte écologique et des méthodes d'évaluation des impacts utilisées (Ruffino et al. 2015). En effet, les impacts des rats invasifs sur les populations d'oiseaux semblent parfois négligeables (Amar & Esselstyn 2014; Hervías et al. 2014; Jones et al. 2015) et ne justifieraient pas à eux seuls la nécessité d'une opération de contrôle de rats pour restaurer ou conserver l'avifaune locale. Notre étude (**Chapitre IV**), basée sur deux méthodes complémentaires: une expérimentation de type nids artificiels (différentes modalités: nids placés au sol ou dans les arbres contenant deux œufs de petite, moyenne ou grosse taille) et une analyse du régime alimentaire des rats, n'a pas permis de

d'affirmer l'existence actuelle d'une prédation forte des rats sur les oiseaux. En effet, la plupart des évènements de prédation (n = 22) des nids artificiels provenaient des corbeaux natifs (*Corvus moneduloides*) alors que trois fois moins d'événements (n = 8) provenaient des rats invasifs. Aucun estomac de rat du Pacifique ne contenait des traces de prédation d'oiseau et seuls huit estomacs de rat noir contenaient des morceaux de plumes ou de duvet.

Malgré la mise en œuvre d'une combinaison de deux méthodes indirectes et malgré les biais inhérents aux méthodes employées (Ruffino et al. 2015), il semblerait que l'impact exercé par les rats invasifs sur les populations d'oiseaux forestiers du Mont Panié puisse être plus réduit qu'imaginé, ou pour le moins, n'a pas pu être mis clairement en évidence. Cependant, il ne faut pas oublier que la prédation générée par les rats invasifs, même faible, s'ajoute à la prédation générée par les corbeaux natifs, et pourrait donc générer des effets négatifs supplémentaires sur la guilde des oiseaux forestiers. De plus, cette étude n'exclut pas la possibilité d'impacts indirects des rats invasifs sur les oiseaux que ce soit, par exemple, par compétition pour les ressources (oiseaux frugivores ou insectivores par exemple) ou par induction de modifications comportementales (Massaro et al. 2008; Vanderwerf 2012).

VIII.1.3.b. Les rats invasifs contribuent-ils au processus de dispersion de plantes natives ?

Les fruits et les graines constituent une grande part du régime alimentaire des rats, notamment en milieu forestier (Sugihara 1997; Shiels et al. 2013). Les rats invasifs sont le plus souvent reconnus comme d'importants perturbateurs de la reproduction des plantes par destruction de leurs graines ou de leurs plantules (Allen et al. 1994; Shiels et al. 2014). Néanmoins, plusieurs études ont montré que les rats invasifs pourraient également être des disperseurs de graines de petite taille qui peuvent être ingérées, transportées puis déféquées intactes (Williams et al. 2000; Bourgeois et al. 2005; Shiels & Drake 2011). Lorsque les populations de frugivores natifs ont été réduites ou ont disparu, les rats pourraient même parfois assurer un service de dispersion de substitution (Staddon et al. 2010; Shiels & Drake 2011). Dans le cadre de la mise en place d'un projet de contrôle de rats, il est donc important d'évaluer l'existence d'éventuels effets positifs des rats sur la biodiversité native (Zavaleta et al. 2001) et en l'occurrence de s'assurer que les espèces natives jouent toujours leur rôle de disperseur.

Dans ce cadre, nous avons évalué et comparé les effets de la consommation par les rats invasifs (rat noir et rat du pacifique) et des espèces frugivores natives (pigeon frugivore (*Ducula goliath*) et roussettes (*Pteropus* spp.)) sur la germination de deux espèces de plantes natives à petites graines (*Freycinetia sulcata* et *Ficus racemigera*). Nous avons pu montrer i) que les fèces de rats contenaient moins de graines intactes que les fèces des frugivores natifs, et ii) que les graines intactes germaient après passage dans le tractus digestif des rats bien que la proportion de graines germées soit plus forte et que le temps de germination des graines soit globalement plus rapide après être passées au travers des tractus digestifs des frugivores natifs. De plus, les rats invasifs sont très territoriaux et se déplacent sur des distances beaucoup moins longues que les roussettes ou les pigeons frugivores. Par conséquence, les rats seraient des moins bons disperseurs que les espèces natives aujourd'hui encore présentes. La mise en place d'un projet de contrôle de rats ne devrait donc actuellement pas perturber le processus de dispersion de ces deux espèces de plantes. Au contraire, comme les rats semblent être de moins bons disperseurs que les espèces natives et constituent des compétiteurs potentiels pour les fruits de ces deux espèces, leur contrôle pourrait avoir des effets positifs sur les populations de frugivores natifs (par relâchement de compétition) et sur la dispersion des graines.

Les résultats obtenus lors de ces deux volets renforcent l'idée que les impacts des rats sur la biodiversité native sont variés et hétérogènes selon les situations écologiques et les sites considérées, et ne peuvent, par conséquence, pas être généralisés. Au regard des résultats de régime alimentaire (**Chapitre IV**) et de prédation de nids artificiels (**Chapitre V**), le nombre d'études portant sur l'impact des rats sur les oiseaux (Ruffino et al. 2015) et le nombre de projets de contrôle de rats mis en place pour protéger les oiseaux par rapport aux autres taxa (**Chapitre III**) peuvent sembler disproportionnés. Le régime alimentaire des rats étant principalement composé de végétaux, d'invertébrés et de Squamates, un effort de recherche devrait être réalisé pour mesurer l'importance de l'effet des rats sur leurs populations (St Clair 2011). Aussi, l'impact des rats sur ces groupes pourrait parfois fournir une meilleure justification pour la mise en oeuvre de projets de contrôle. Ces groupes, et en particulier les invertébrés au cycle de vie court, pourraient également être de meilleurs bio-indicateurs de l'effet du contrôle des rats sur la biodiversité native.

Seuls les impacts directs des rats par prédation ont été abordés au cours de cette thèse alors que les rats peuvent également avoir des effets sur la biodiversité native par compétition (Stokes et al. 2009; Shiels et al. 2014) ou en modifiant le comportement de leurs proies (Bourgeois et al. 2013; Gérard et al. 2014). Les invasions de rats peuvent perturber les interactions mutualistes (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Pattemore & Wilcove 2011) et entrainer des effets trophiques en cascade (Fukami et al. 2006; Mulder et al. 2009). L'étude de certains de ces aspects pourrait également contribuer à une meilleure et plus globale compréhension des impacts des rats sur les écosystèmes et la biodiversité native.

VIII.1.4. Vers une meilleure connaissance de la dynamique des populations de rats pour une amélioration des stratégies de piégeage

La plupart des projets de contrôle de rats introduits dans les îles sont menés par empoisonnement (35%) ou en combinant piégeage et empoisonnement (42%) (**Chapitre III**). Cependant, les opérations de contrôle nécessitent une utilisation répétée de poisons pouvant entrainer des effets négatifs sur des espèces natives non cibles ainsi que sur les écosystèmes (Hoare & Hare 2006; Pitt et al. 2015). Comme nous l'avons spécifié précédemment, les opérations de contrôle par piégeage sont plus respectueuses de l'environnement mais elles nécessitent d'être optimisées car elles sont très coûteuses en temps et en main d'œuvre. L'établissement de stratégies de piégeage adéquates requiert une bonne connaissance de la dynamique des populations de rats mais aussi la prise en compte du budget et des moyens humains disponibles (Hooker & Innes 1995; Ringler et al. 2014).

Au cours du dernier volet de cette thèse (**Chapitre VII**), nous avons présenté des informations sur la dynamique des populations de rats au travers d'une étude de capture-marquage-recapture (CMR) et d'une opération de contrôle à petite échelle. Les données de CMR ont permis d'estimer à l'aide de modèles de capture-recapture spatialement explicites (SECR), les probabilités de capture, les densités et la taille des domaines vitaux des rats. Nos résultats ont montré que les probabilités de capture et les densités variaient fortement en fonction des saisons et des espèces, et que la taille des domaines vitaux dépendait de la catégorie d'individus (rat du Pacifique, rat noir juvénile, rat noir adulte femelle, rat noir adulte

mâle). A partir des probabilités de capture et d'un paramètre lié à la taille des domaines vitaux, nous avons pu réaliser des simulations d'efficacité de différentes stratégies de piégeage en fonction de la grille de piégeage utilisée (espacement entre transects et entre tapettes) et des contraintes logistiques (nombre de personnes et de jours disponibles). Les résultats obtenus permettent d'orienter les gestionnaires impliqués dans de futures opérations de contrôle, vers une stratégie de piégeage qui soit adaptée aux paramètres démographiques des populations de rats et aux contraintes logistiques et financières locales. Une fois la stratégie de piégeage choisie et l'opération de contrôle mise en place, les simulations peuvent à nouveau être réalisées en fonction des saisons afin d'optimiser le plan de piégeage (activation ou non des transects, nombre de jours de piégeage etc.). Une des limites de cette méthode est qu'elle se base sur des paramètres estimés pour des populations locales de rats. Compte tenu d'une grande variabilité de ces paramètres (probabilité de capture, densité de rats, taille des domaines vitaux) en fonction des sites (Shiels 2010; Russell et al. 2011), il est préférable de les estimer pour chaque nouveau site traité.

Concernant la probabilité de capture, celle-ci peut être estimée en réalisant une opération de contrôle à petite échelle qui permettrait de calibrer l'opération de contrôle à grande échelle. Ces opérations de contrôle à petite échelle permettent aussi d'avoir une idée de la vitesse de réinvasion et des processus impliqués (immigration, reproduction). Une des améliorations des modèles de simulations pourrait résider en l'incorporation de paramètres d'immigration et de reproduction. Ceci permettrait d'estimer la fréquence à laquelle les opérations de piégeage doivent être réalisées pour maintenir les populations de rats à des densités faibles.

VIII.2. Perspectives

VIII.2.1. Mieux connaitre la biologie et les effets des rats sur la biodiversité en condition de sympatrie

Lorsque plusieurs espèces de rats invasifs partagent le même habitat, les relations existant entre les différentes espèces et leurs effets respectifs sur la biodiversité native sont actuellement peu connus (Harper 2006; Shiels et al. 2013). Ces connaissances sont néanmoins primordiales si l'on souhaite préciser et prioriser les objectifs de conservation ainsi qu'améliorer la gestion des populations de rats invasifs (Harper & Veitch 2006; St Clair 2011). Les résultats obtenus lors de ce travail de thèse amènent à se poser différentes questions sur i) l'évaluation de la dynamique des populations des différentes espèces de rats et leurs impacts sur la biodiversité en situation de sympatrie, et ii) les effets du contrôle de leurs populations sur leur dynamique et leurs impacts sur la biodiversité.

VIII.2.1.a. Les abondances et les proportions des différentes espèces de rats obtenues par piégeage reflètent-elles leurs proportions réelles ?

Les opérations de piégeage réalisées au cours de ce travail (**Chapitre IV** et **VII**) ont montré que les proportions de rats du Pacifique / rats noirs variaient de 0 à 50% selon les méthodes de piégeage utilisées (transects de piégeage létal, grille de piégeage létal, grille de CMR) et les dates de piégeage. A titre d'exemple, en mai 2015, une proportion de 24% de rat du Pacifique était calculée sur la grille de CMR alors qu'elle était estimée à 48% quelques jours après sur la grille de piégeage létal située en périphérie de la grille de CMR. Dans une étude menée en Nouvelle-Zélande, les rats surmulots apparaissaient plus abondants que les rats du Pacifique et semblaient avoir un avantage compétitif pour l'accès aux pièges (Harper & Veitch 2006). Par conséquent, lors de suivis de populations, l'espèce dominée pourrait avoir un accès moins important aux pièges, menant à une sous-estimation de leur abondance ou même parfois à une non-détection de leur présence (Weihong et al. 1999; Harper & Veitch 2006). Ce constat pose l'interrogation suivante: l'espèce dominée est-elle sous échantillonnée par piégeage ?

Afin de pallier à ce biais potentiel, les configurations de piégeage utilisées pour estimer des populations de rats doivent être réfléchies afin d'approximer au mieux les proportions des espèces de rats. Parmi les recommandations potentielles, préférer l'utilisation de grilles de piégeage létal aux transects, permettrait d'éliminer l'espèce dominante et favoriserait l'accès de l'espèce subordonnée aux pièges. Des expérimentations réalisées en milieu fermé avec différents assemblages d'espèces de rats d'abondances connues et différentes techniques de piégeage pourraient permettre de répondre à ces questions mais ne sont pas faciles à mettre en œuvre. Alternativement, des séries temporelles d'abondance de rats obtenues à partir de différentes méthodes de piégeage (transect, grille, différents types de pièges et appâts) pourraient être comparées sur un site donné.

VIII.2.1.b. Le régime alimentaire (et donc l'impact) d'une espèce de rat invasif varie-t-il en fonction de la présence d'autres espèces de rats ?

Comme nous avons vu au **Chapitre IV**, le régime alimentaire des rats introduits en situation insulaire a souvent été étudié pour une espèce seule. Bien qu'un début de synthèse sur le régime alimentaire des rats ait été réalisé à partir de 55 études au cours de cette thèse, une synthèse plus exhaustive et plus détaillée semble être nécessaire afin de déterminer les facteurs qui pourraient influencer le régime alimentaire des rats et donc les impacts associés, dans le cas d'une seule espèce présente ou de plusieurs espèces vivant en sympatrie. Ces facteurs pourraient inclure : i) la situation géographique (latitude, altitude), ii) le type et donc la complexité de l'écosystème étudié, iii) l'ancienneté d'introduction et de coexistence de chaque espèce de rat, iv) la/les saison(s) à laquelle/auxquelles a été réalisée l'étude, v) la présence d'autres vertébrés invasifs compétiteurs ou prédateurs, etc.

Quelques études comparent le régime alimentaire d'espèces de rats introduits partageant le même habitat (Sugihara 1997; Harper 2006; Shiels et al. 2013) mais aucune n'a essayé de comparer le régime alimentaire d'espèces de rats présentes seules *versus* en sympatrie dans des sites et des écosystèmes similaires. En condition de sympatrie, on s'attend à ce que la compétition interspécifique pour la ressource modifie les régimes alimentaires préférentiels des rats par rapport aux régimes qu'ils adopteraient en l'absence de compétiteur interspécifique dans un site similaire (Luo & Fox 1995). Ainsi, une espèce de rat seule pourrait avoir un régime alimentaire différent du régime observé en sympatrie.

Cette hypothèse pourrait être testée en comparant les régimes alimentaires observés dans des sites proches avec des écosystèmes similaires et des assemblages de rats différents. Ces situations peuvent être retrouvées au sein d'archipels ou de séries d'îlots correspondant à des situations quasi-expérimentales où seul le paramètre étudié, i.e. la composition de la communauté de rats, varie (Whittaker & Fernandez-Palacios 2007; Kueffer et al. 2014). En Nouvelle-Calédonie, par exemple, sur les îles Loyauté, l'île d'Ouvéa a seulement été colonisée par le rat du Pacifique alors que les îles de Lifou et Maré sont toutes deux doublement envahies par le rat du Pacifique et le rat noir (Robinet & Salas 1995; Robinet et al. 1998). Cette situation permettrait de comparer le régime alimentaire du rat du Pacifique et donc son impact en présence ou en absence du rat noir.

VIII.2.1.c. Les proportions observées entre les différentes espèces de rats sympatriques sont-elles susceptibles de changer lors d'un contrôle de leurs populations ?

Compte tenu des relations de dominance entre espèces de rats sympatriques, il serait intéressant de savoir comment varient les proportions des deux espèces de rats lors d'un contrôle de leurs populations. On ne peut pas en effet exclure que l'abondance relative de l'espèce dominée puisse augmenter en réponse à une relâche de compétition (diminution de la compétition par interférence et de la compétition par exploitation, Caut et al. 2007). Par conséquent, les proportions entre les deux espèces de rats pourraient être modifiées. Lors du contrôle à petite échelle réalisée sur six mois au cours de cette thèse (**Chapitre VII**), les proportions de rats du Pacifique / rats noirs sont restées stables (autour de 50%). Néanmoins, ce résultat est à tempérer puisqu'une durée de six mois peut être trop courte pour détecter des variations démographiques significatives des populations de rats.

Selon les espèces de rats, la réponse au contrôle de leur population pourrait varier avec pour conséquence des vitesses de réinvasion différentes. Afin de répondre à ces questions, il faudrait étudier plus précisément la dynamique des populations de rats et en particulier s'intéresser à leurs paramètres de reproduction, de survie et d'immigration sur un pas de temps plus long que celui que nous avons pu réaliser. Une opération de piégeage létal réalisée sur une zone (zone de contrôle) entourée entièrement par une zone de capture-marquage-recapture (zone de CMR) pourrait permettre de mieux estimer les événements de

recolonisation et donc les paramètres d'immigration des rats. Dans la zone de contrôle, une alternance d'opérations de CMR et de piégeage létal permettrait de mieux estimer les paramètres de survie et de reproduction et de les comparer avec ceux obtenus dans la zone de CMR. Ce couplage entre opérations de CMR et une expérimentation de contrôle à large échelle (200 ha) planifiée par nos partenaires dans le cadre du programme REFCOR, etait intitialement prévu dans ce travail de thèse (**Chapitre II**).

VIII.2.1.d. Le régime alimentaire des rats invasifs (et donc leurs effets sur la biodiversité native) est-il susceptible de changer lors d'un contrôle des populations ?

Les rats invasifs sont des espèces omnivores et opportunistes dont le régime alimentaire peut être très large et varier en fonction des ressources disponibles (Caut et al. 2008). Lorsque les densités de populations de rats chutent, la disponibilité des ressources alimentaires par individu devrait augmenter entraînant une diminution de la compétition interspécifique et intraspécifique pour la ressource. Dans ce contexte, on peut s'attendre à un éventuel report de prédation vers certaines ressources préférentielles. Ce phénomène a déjà été observé chez les opossums (*Trichosurus vulpecula*) suite à un contrôle de leurs populations (Sweetapple et al. 2013). Ces changements de régime alimentaire ont entraîné une quasi-absence de bénéfices du contrôle pour les proies préférentielles et une augmentation des bénéfices pour les proies non préférentielles. Ces changements de régime alimentaire et donc de pression de prédation, peuvent être à l'origine de modifications dans la composition des communautés de proies (Sweetapple et al. 2013). Ainsi, un contrôle des populations de rats pourrait induire des changements de régime alimentaire et par conséquent, des déséquilibres dans les communautés de proies. Si certaines espèces rares et/ou menacés (e.g. wetas, phasmes, squamates) que l'on cherche à conserver, constituent des proies préférentielles pour les rats, alors leurs populations pourraient continuer à subir une pression de prédation à peu près similaire malgré une diminution des densités de populations de rats.

De plus, la diminution de densité des rats pourrait entraîner un relâchement de compétition pour les espèces subordonnées, ce qui a déjà été modélisé pour la souris domestique (Caut et al. 2007). Lors d'un contrôle réduisant les populations de l'espèce

dominante, l'espèce de rongeur subordonnée pourrait avoir accès à des ressources normalement exploitées par l'espèce de rongeur dominante et modifier son régime (Luo & Fox 1995). Ainsi, encore une fois, une chute des populations de rats ne signifierait pas forcément une diminution d'impact pour les proies préférentielles.

Une analyse du régime alimentaire des espèces de rats présentes avant (densité « normales ») et après contrôle des populations (faible densité) pourrait permettre de répondre à ces questions. Cette comparaison etait intitialement prévue dans ce travail de thèse en lien avec l'opération de contrôle sur 200 ha planifiée par nos partenaires dans le cadre du programme REFCOR (**Chapitre II**).

VIII.2.2. De combien faut-il abaisser les densités de rats pour obtenir les effets positifs recherchés sur la biodiversité ?

Les opérations de contrôle ont pour but d'abaisser les densités de population de l'espèce invasive jusqu'à « un minimum » mais souvent sans objectif précis en termes de densité (absolue ou relativement à la densité de départ), ni d'effets sur la biodiversité native (Norbury et al. 2015). Différentes études mettent en avant les réponses positives de la biodiversité native à un contrôle des populations invasives (Howald et al. 2015) mais le lien entre densité des espèces invasives et taille des effets sur les espèces natives a été très peu étudié (e.g. Basse et al. 2003; Armstrong et al. 2006a). Connaître les relations existant entre les densités d'une espèce invasive et la taille des effets induits sur la biodiversité native permettrait d'identifier quelle densité de population de l'espèce invasive viser et ainsi de diminuer au minimum le rapport coût-bénéfice des opérations de contrôle (Norbury et al. 2015).

Selon les objectifs poursuivis en termes de conservation ou de restauration motivant l'opération de contrôle de rats, il faudrait pouvoir mesurer la direction et la taille des effets observés sur les espèces natives visées en fonction de différentes densités de rats. Ceci est important pour dimensionner correctement et faire évoluer les opérations de contrôle. L'absence d'objectif précis en termes de densité (absolue ou relative) est un obstacle à l'établissement d'un cadre logique pertinent pour les opérations de contrôle, ce qui n'est pas le cas pour les opérations d'éradication où l'objectif est de « zéro ». Les relations entre densité

de rats et effets sur la biodiversité native ne sont en général pas simples à étudier car les réponses des espèces natives peuvent montrer un décalage dans le temps ainsi qu'être influencées par des facteurs extérieurs au contrôle de rats (Norbury et al. 2015). De plus, les effets induits par un contrôle de rats pourraient différer selon les espèces considérées et les relations qu'elles entretiennent avec les populations de rats ainsi qu'avec les autres espèces natives ou introduites présentes dans l'écosystème.

Les relations entre densité et réponse des espèces et/ou communautés natives sont complexes puisque toutes les espèces natives ne répondent pas de la même manière à une diminution de densité des espèces invasives. Ces différentes relations de « densité-impact » ont été classées en six grandes fonctions théoriques types par Norbury et al. (2015). Certaines espèces peuvent répondre proportionnellement positivement à une diminution de densité de l'espèce invasive. Dans ce cas, quelle que soit la diminution de densité de l'espèce invasive, les effets sur la biodiversité sont positifs et l'intensité de l'effet est inversement proportionnelle à la densité de rats (**Figure VIII-2a**). Ce type de relation a par exemple été observé entre la couverture forestière d'une espèce de fuchsia (*Fuchsia excorticata*) qui s'élargissait proportionnellement avec la diminution d'abondance d'opossums dans des forêts de *Nothofagus* en Nouvelle-Zélande (Pekelharing et al. 1998) D'autres espèces peuvent être fortement affectées pour de très faibles densités de l'espèce invasive, et la simple présence de l'espèce invasive peut entraîner des effets négatifs importants (**Figure VIII-2b**). Ceci a pu être montré dans des forêts de Nouvelle-Zélande où l'abondance des wetas (*Hemideina thoracica*) n'augmentait que lorsque les densités de populations de rats noirs étaient inférieures à 4 individus.ha^{-1} (Ruscoe et al. 2013). D'autres espèces peuvent être plus ou moins résistantes à la présence de l'espèce invasive et les effets négatifs sont particulièrement ressentis à partir d'une densité seuil de l'espèce invasive (**Figure VIII-2c, d**). Enfin, d'autres espèces peuvent ne pas réagir à une diminution de l'espèce invasive (**Figure VIII-2e**) ou au contraire réagir positivement lors d'une augmentation de densité de l'espèce invasive (**Figure VIII-2f**). Ce dernier type de relation est par exemple suggéré par des changements des communautés d'oiseaux observés après l'augmentation de l'abondance d'opossums. Les populations de certaines espèces natives déclinent alors que les populations d'autres espèces natives voient leurs populations croître, peut-être favorisées par une diminution de compétition avec les autres espèces d'oiseaux (Elliott et al. 2010).

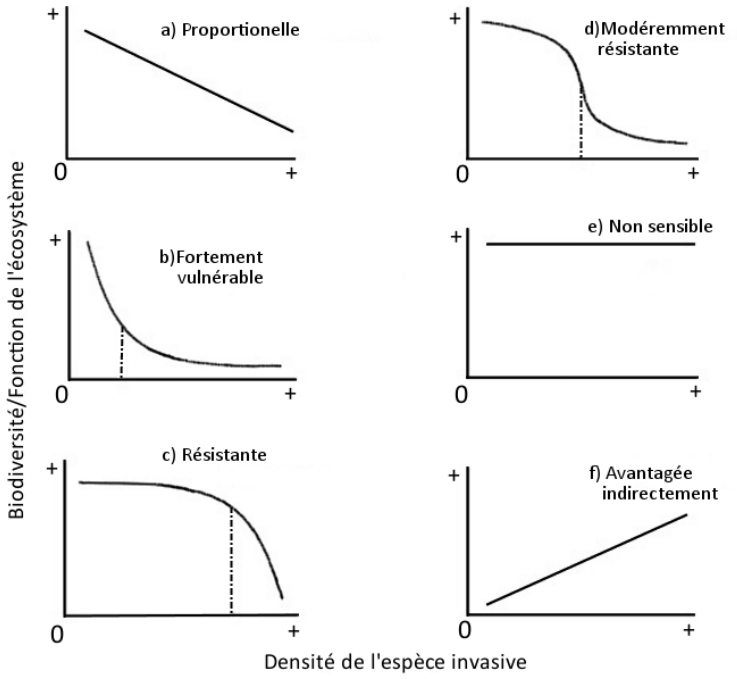


Figure VIII-2 : Six relations théoriques simples entre la densité de l'espèce invasive et des variables relatives à la biodiversité native ou à une fonction écologique (e.g. richesse spécifique, abondances, fécondité, survie, pollinisation). Modifiée d'après Norbury et al. (2015).

L'intégration d'objectifs quantitatifs de réduction des densités des rats invasifs dans les projets de conservation de la biodiversité nécessite donc davantage de résultats expérimentaux sur les réponses des espèces natives aux différentes modalités de densité de rats (Armstrong et al. 2006a, 2006b). Des travaux complémentaires de modélisation et de simulations peuvent également aider à répondre à ces questions (Choquenot & Parkes 2001; Basse et al. 2003; Armstrong et al. 2006b; Baxter et al. 2008).

VIII.2.3. Une nécessité de méthodes intégratives d'évaluation rapide de la biodiversité

Faute de temps et de moyens, de trop nombreuses opérations de contrôle ne sont jamais évaluées, que ce soit en termes de réduction des populations de rats ou en termes d'effets induits sur la biodiversité native (**Chapitre III**). Afin d'évaluer la réduction des populations de rats, plusieurs méthodes peu coûteuses existent déjà et sont couramment utilisées en Nouvelle-Zélande comme les tunnels à empreintes (Brown et al. 1996; Blackwell

et al. 2002), les blocs de cire (marques de dents, Thomas (1999)), et les cartes à empreintes qui couplent empreintes dans la cire et l'encre (Sweetapple & Nugent 2011). Par contre, l'évaluation des effets du contrôle sur la biodiversité native nécessite souvent plus d'investissement en temps et en moyens. De nombreux projets sont évalués par un suivi du succès de reproduction des oiseaux (VanderWerf & Smith 2002; Powlesland et al. 2003) ou des suivis d'abondance d'oiseaux ou d'invertébrés (Green et al. 2011; O'Donnell & Hoare 2012). Cependant, ces méthodes présentent deux désavantages importants : d'une part, elles ne considèrent que les effets induits sur une espèce ou un groupe d'espèces (et non sur le fonctionnement de l'écosystème), et d'autre part, elles nécessitent la formation du personnel à ces suivis et à l'identification des espèces, ainsi que la réalisation d'opérations de terrain souvent chronophages. Cette constatation nous amène à réfléchir à des méthodes alternatives aux suivis de biodiversité classiques, plus intégratives c'est-à-dire permettant de suivre plusieurs taxons à la fois mais également moins coûteuses en termes de temps, de main d'œuvre et de matériel scientifique (Lawton 1998; Sueur et al. 2008).

Parmi ces méthodes, les suivis bio-acoustiques se développent considérablement et sont de plus en plus utilisés en biologie de la conservation afin d'évaluer l'état de conservation des écosystèmes et leur biodiversité (Laiolo 2010; Pijanowski et al. 2011; Depraetere et al. 2012; Tucker et al. 2014). Leur développement suit celui des améliorations technologiques qui permettent de fournir des outils d'enregistrements et d'analyses des signaux de plus en plus performants. Notamment, des appareils permettant de réaliser des écoutes passives de la biodiversité acoustique ont vu le jour (**Figure VIII-3**). Ces appareils permettent d'enregistrer et donc de suivre plusieurs taxons à la fois (par exemple les oiseaux et les insectes) sans intervenir sur le milieu et sans perturber l'activité des taxons suivis. Les bandes sonores peuvent ensuite être réécoutées sur ordinateur et être analysées spécifiquement (identification à l'espèce des chants) ou globalement (indice(s) d'activité acoustiques) (Gage et al. 2001; Sueur et al. 2012; Gasc et al. 2013).

Différents indices d'activités acoustiques, à l'échelle de la communauté, ont été mis en place ces dernières années et peuvent permettre une évaluation rapide de la santé de la biodiversité (Gage et al. 2001). Ces méthodes de suivi ont déjà permis de mettre en avant des différences de communautés acoustiques face à différentes perturbations comme la fragmentation ou le degré d'urbanisation des habitats (Tucker et al. 2014). Une étude réalisée

au sein de notre équipe a permis de démontrer des différences de communautés acoustiques entre des zones envahies ou non par des fourmis invasives en Nouvelle Calédonie (Anso 2016). L'activité et la complexité acoustique des communautés sont nettement plus faibles en zone envahies qu'en zone non envahies par les fourmis envahissantes. Aussi, cette technique de suivi et de quantification de la biodiversité acoustique à l'échelle de la communauté pourrait être appliquée dans le cadre de l'évaluation de projets de contrôle de rats.

Sur le terrain, la mise en place des enregistreurs ne nécessite pas de compétence particulière et peut donc être facilement réalisée par du personnel non scientifique. Les enregistrements acoustiques permettent de récolter des données très nombreuses sur les groupes chanteurs comme, par exemple en Nouvelle-Calédonie, les oiseaux, les grillons et les cigales. Cependant, la phase d'analyse peut être complexe et fastidieuse surtout si l'on souhaite réaliser des identifications à l'espèce (Aide et al. 2013). Pour une évaluation globale, les indices d'activité acoustiques représentent alors un bon compromis pour une évaluation plus rapide et plus intégrative de la biodiversité (Farina et al. 2011; Anso 2016). Cette méthode ne permet cependant pas d'échantillonner les groupes de biodiversité silencieuse (e.g. flore, faune du sol, squamates).



Figure VIII-4 : Enregistreur automatique (SM2+, Wildlife Acoustics, NY, USA) sur le terrain en forêt dense humide, Mont Panié, Nouvelle-Calédonie.

D'autres méthodes comme celle du metabarcoding pourraient également permettre d'obtenir des informations plus intégratives sur l'évolution des écosystèmes (Ji et al. 2013; Cristescu 2014). En effet, à partir d'ADN environnemental provenant d'un échantillon, par exemple d'eau ou de sol, la technique du metabarcoding permet d'identifier automatiquement les espèces présentes dans l'échantillon par comparaison avec une base de données de barcoding (Taberlet et al. 2012). Bien qu'il soit actuellement difficile de déterminer des variations d'abondances précises des espèces entre échantillons, le metabarcoding pourrait permettre de comparer des indices de diversité alpha et beta entre

différents sites (Yu et al. 2012; Elbrecht & Leese 2015). Cette méthode est pour l'instant encore coûteuse et difficile à mettre en place puisqu'elle nécessite, entre autres, des amplifications d'ADN par PCRs et de solides bases de données taxonomiques et génétiques (Taberlet et al. 2012). Néanmoins, avec le développement rapide des techniques actuelles, le metabarcoding pourrait être de plus en plus utilisé en biologie de la conservation et notamment permettre d'évaluer la composition de la biodiversité avant et après contrôle des rats invasifs.

VIII.2.4. Peut-on impliquer les communautés locales dans la gestion des rats invasifs en milieux naturels ?

La conservation communautaire (« community-based management »), c'est-à-dire impliquant les membres des communautés locales, représente une approche intéressante pour la conservation de la biodiversité (Souto et al. 2014). Elle vise à rendre les communautés locales actives dans la conservation de leur patrimoine naturel (Campbell & Vainio-Mattila 2003). La participation des communautés locales permet notamment d'acquérir des informations sur les écosystèmes qu'elles côtoient actuellement et que leurs ancêtres ont côtoyés (Raymond et al. 2010; Ens et al. 2015b). Ces connaissances locales permettent d'estimer plus précisément comment les écosystèmes ont évolué et quelles espèces sont devenues rares (Ziembicki et al. 2013). Les locaux peuvent également accéder plus facilement à certaines zones de la forêt qu'ils connaissent et ainsi acquérir des informations parfois difficiles à obtenir pour des scientifiques extérieurs (Danielsen et al. 2014). La conservation communautaire permet également de développer des compétences locales, et de maintenir des bonnes relations entre les communautés autochtones et les autorités nationales (Larrazábal et al. 2012). La prise en compte de la perception du projet de conservation par les communautés locales et leur participation à sa mise en place sont également importantes afin d'augmenter le taux d'acceptation et de participation au projet (Ogden & Gilbert 2008; Souto et al. 2014).

De nos jours, de plus en plus d'études scientifiques ou d'opérations de gestion sont menées en s'appuyant sur des volontaires non scientifiques et obtiennent de bons résultats (Dickinson et al. 2012). De la même manière, au sein de forêts tropicales, des membres de communautés locales, avec peu ou aucune formation scientifique, ont montré qu'ils

pouvaient réaliser des suivis de biodiversité avec autant de précision que ne le font les scientifiques (Danielsen et al. 2014). La nature des raisons qui motivent la participation des locaux est un facteur important, dont dépend le succès des projets de conservation communautaire (Danielsen et al. 2014; Souto et al. 2014). Lorsque le projet permet directement d'améliorer la qualité de vie (e.g. conservation d'une espèce chassée, lutte contre une espèce ravageuse de culture), la motivation est plus forte et le travail demandé est en général réalisé plus objectivement par les communautés locales. Lorsque le projet n'apporte pas de bénéfices directs aux communautés locales, la seule motivation est souvent celle de la compensation financière et la qualité du travail fourni n'est pas toujours optimale (Souto et al. 2014).

En ce qui concerne la lutte contre les espèces invasives, différents projets de gestion communautaire ont été mis en place à travers le monde et permettent d'améliorer la qualité de vie des communautés locales (Ens et al. 2015a, 2015b). Brown et al. (2006) ont travaillé avec des agriculteurs locaux sur un projet de contrôle expérimental des rats dans des rizières du Vietnam. Le contrôle réalisé par les agriculteurs était aussi efficace que celui réalisé par l'équipe scientifique. En revanche, les agriculteurs n'arrivaient pas à recueillir des renseignements détaillés sur les caractéristiques des individus piégés (sexe, maturité sexuelle, poids) utiles pour l'amélioration des connaissances sur les rats et l'efficacité de leur piégeage (Brown & Tuan 2005). En Nouvelle-Zélande, sur l'île Great Barrier, un sondage de la population locale pour la mise en place d'un projet d'éradication de rats a montré que les locaux avaient du mal à apprécier les menaces induites par la présence des rats pour la biodiversité et n'arrivaient pas à faire le lien entre éradication des rats et avantages pour l'économie locale (Ogden & Gilbert 2008). Ces exemples montrent que la conservation communautaire nécessite une phase de préparation incluant à la fois des explications sur l'impact des rats et les avantages possibles de leur gestion pour les populations locales ainsi que des explications sur les méthodes de piégeage des rats et de suivis de la biodiversité.

Bien que la participation des communautés locales à la gestion des populations de rats invasifs soit également encouragée au sein d'écosystèmes naturels, le maintien de la motivation des locaux à contrôler les rats peut paraître difficile puisqu'aucun bénéfice direct (outre financier) n'est apporté. En Nouvelle-Calédonie, le patrimoine naturel fait partie intégrante de l'héritage culturel (Horowitz 2008). En plus d'une motivation financière, la

conservation de la richesse de la biodiversité des forêts pourrait ainsi constituer une motivation conséquente pour la participation à la gestion des rats. Néanmoins, intriqué entre un gouvernement provincial post-colonial et les autorités coutumières traditionnelles, le contexte politique local rend la mise en place de projet de conservation communautaire difficile (Horowitz 2008). De plus, les communautés locales sont souvent propriétaires des terres (terres coutumières généralement en indivision entre les membres de la famille ou de la tribu) ce qui peut entraîner des problèmes de maîtrise foncière lors des projets de conservation *in situ* d'espèces et de restauration d'habitats.

Dans le cadre du programme REFCOR, une opération de contrôle de rats sur 200ha (autour de laquelle devait s'articuler cette thèse) devait être mise en place sur des terres coutumières et devait être dirigée par l'ONG Dayu Biik, composée de membres des communautés locales. Cependant, cette opération a du être reportée pour une durée indéterminée pour des raisons coutumières et d'autres raisons peu connues. Cet exemple montre qu'avant la mise en place d'un projet de gestion communautaire des rats invasifs en Nouvelle Calédonie, des études socio-anthropologiques seraient nécessaires. Ces dernières permettraient de comprendre, d'une part, les motivations potentielles des autorités coutumières et, d'autre part, celles des membres des communautés locales pour ces projets de gestion des rats en milieu naturel.

Références

Aide TM, Corrada-Bravo C, Campos-Cerqueira M, Milan C, Vega G, Alvarez R. 2013. Real-time bioacoustics monitoring and automated species identification. PeerJ **1**:e103.

Allen RB, Lee WG, Rance BD. 1994. Regeneration in indigenous forest after eradication of Norway rats, Breaksea Island, New Zealand. New Zealand journal of botany **32**:429–439.

Amar A, Esselstyn JA. 2014. Positive association between rat abundance and breeding success of the Critically Endangered Mariana Crow *Corvus kubaryi*. Bird Conservation International **24**:192–200.

Anso J. 2016. Maintien à long terme des communautés d'insectes forestiers dans un contexte de changement global : Réponses écologiques des communautés d'Orthoptères dans une succession forestière et face à la progression d'espèces invasives. Thèse de doctorat. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Armstrong DP, Gorman N, Pike R, Kreigenhofer B, Mcarthur N, Govella S, Barrett P, Richard Y. 2014. Strategic rat control for restoring populations of native species in forest fragments. Conservation Biology **28**:713–723.

Armstrong DP, Raeburn EH, Lewis RM, Ravine D. 2006a. Modeling vital rates of a reintroduced New Zealand Robin population as a function of predator control. Journal of Wildlife Management **70**:1028–1036.

Armstrong DP, Raeburn EH, Lewis RM, Ravine D. 2006b. Estimating the viability of a reintroduced New Zealand robin population as a function of predator control. Journal of Wildlife Management **70**:1020–1027.

Atkinson IAE. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ **3**:35–81.

Basse B, Flux I, Innes J. 2003. Recovery and maintenance of North Island kokako (*Callaeas cinerea wilsoni*) populations through pulsed pest control. Biological Conservation **109**:259–270.

Baxter PWJ, Sabo JL, Wilcox C, McCarthy MA, Possingham HP. 2008. Cost-effective suppression and eradication of invasive predators: Conservation Biology **22**:89–98.

Blackwell GL, Potter MA, McLennan JA. 2002. Rodent density indices from tracking tunnels, snap-traps and Fenn traps: do they tell the same story? New Zealand Journal of Ecology **26**:43–52.

Bomford M, O'Brien P. 1995. Eradication or control for vertebrate pests? Wildlife society bulletin **23**:249–255.

Bourgeois K, Suehs CM, Vidal E, Médail F. 2005. Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. Ecoscience **12**:248–256.

Bourgeois K, Ouni R, Pascal M, Dromzée S, Fourcy D, Abiadh A. 2013. Dramatic increase in the Zembretta Yelkouan shearwater breeding population following ship rat eradication spurs interest in managing a 1500-year old invasion. Biological Invasions **15**:475–482.

Brown KP, Moller H, Innes J, Alterio N. 1996. Calibration of tunnel tracking rates to estimate relative abundance of ship rats (*Rattus rattus*) and mice (*Mus musculus*) in a New Zealand forest. New Zealand Journal of Ecology **20**:271–276.

Brown PR, Tuan NP. 2005. Compensation of rodent pests after removal: control of two rat species in an irrigated farming system in the Red River Delta, Vietnam. Acta Oecologica **28**:267–279.

Brown PR, Tuan NP, Singleton GR, Ha PTT, Hoa PT, Hue DT, Tan TQ, Tuat NV, Jacob J, Müller WJ. 2006. Ecologically based management of rodents in the real world: applied to a mixed agroecosystem in Vietnam. Ecological Applications **16**:2000–2010.

Campbell KJ et al. 2015. The next generation of rodent eradications: Innovative technologies and tools to improve species specificity and increase their feasibility on islands. Biological Conservation **185**:47–58.

Campbell LM, Vainio-Mattila A. 2003. Participatory development and community-based conservation: Opportunities missed for lessons learned? Human Ecology **31**:417–437.

Catry P, Silva MC, MacKay S, Campos A, Masello J, Quillfeldt P, Strange IJ. 2007. Can thin-billed prions *Pachyptila belcheri* breed successfully on an island with introduced rats, mice and cats? The case of New Island, Falkland Islands. Polar Biology **30**:391–394.

Caut S, Casanovas JG, Virgos E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: Modelling the competitor release effect. Austral Ecology **32**:858–868.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. Journal of Applied Ecology **45**:428–437.

Choquenot D, Parkes J. 2001. Setting thresholds for pest control: how does pest density affect resource viability? Biological Conservation **99**:29–46.

Cristescu ME. 2014. From barcoding single individuals to metabarcoding biological communities: towards an integrative approach to the study of global biodiversity. Trends in Ecology & Evolution **29**:566–571.

Danielsen F et al. 2014. A multicountry assessment of tropical resource monitoring by local communities. BioScience **64**:236–251.

Depraetere M, Pavoine S, Jiguet F, Gasc A, Duvail S, Sueur J. 2012. Monitoring animal diversity using acoustic indices: Implementation in a temperate woodland. Ecological Indicators **13**:46–54.

Dickinson JL, Shirk J, Bonter D, Bonney R, Crain RL, Martin J, Phillips T, Purcell K. 2012. The current state of citizen science as a tool for ecological research and public engagement. Frontiers in Ecology and the Environment **10**:291–297.

Elbrecht V, Leese F. 2015. Can DNA-based ecosystem assessments quantify species abundance? Testing primer bias and biomass–sequence relationships with an innovative metabarcoding protocol. PLOS ONE **10**:e0130324.

Elliott GP, Wilson PR, Taylor RH, Beggs JR. 2010. Declines in common, widespread native birds in a mature temperate forest. Biological Conservation **143**:2119–2126.

Ens E, Fisher J, Costello O, editors. 2015. Indigenous people and invasive species: Perceptions, management, challenges and usesIUCN Commission on Ecosystem Management Community Report.

Ens EJ et al. 2015. Indigenous biocultural knowledge in ecosystem science and management: Review and insight from Australia. Biological Conservation **181**:133–149.

Farina A, Lattanzi E, Malavasi R, Pieretti N, Piccioli L. 2011. Avian soundscapes and

cognitive landscapes: theory, application and ecological perspectives. Landscape Ecology **26**:1257–1267.

Ferraro PJ, Pattanayak SK. 2006. Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. PLoS Biology **4**:e105.

Foster S, King C, Patty B, Miller S. 2011. Tree-climbing capabilities of Norway and ship rats. New Zealand Journal of Zoology **38**:285–296.

Franklin K. 2013. Informational report on the use of Goodnature A24 rat traps in Hawaii. Pacific Cooperative Studies Unit, Research Corp. of the University of Hawaii, Oahu Army Natural Resources Program.

Fukami T, Wardle DA, Bellingham PJ, Mulder CPH, Towns DR, Yeates GW, Bonner KI, Durrett MS, Grant-Hoffman MN, Williamson WM. 2006. Above-and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. Ecology Letters **9**:1299–1307.

Gage SH, Napoletano BM, Cooper MC. 2001. Assessment of ecosystem biodiversity by acoustic diversity indices. The Journal of the Acoustical Society of America **109**:2430–2430.

Gasc A, Sueur J, Pavoine S, Pellens R, Grandcolas P. 2013. Biodiversity sampling using a global acoustic approach: contrasting sites with microendemics in New Caledonia. PLoS ONE **8**:e65311.

Gérard A, Jourdan H, Cugnière C, Millon A, Vidal E. 2014. Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two endemic island reptiles. Naturwissenschaften **101**:921–927.

Green CJ, Gibbs GW, Barrett PA, City M. 2011. Wetapunga (*Deinacrida heteracantha*) population changes following Pacific rat (*Rattus exulans*) eradication on Little Barrier Island. Island invasives: eradication and management:305–308.

Harper GA. 2006. Habitat use by three rat species (*Rattus* spp.) on an island without other mammalian predators. New Zealand Journal of Ecology **30**:321–333.

Harper G, Veitch D. 2006. Population ecology of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and interference competition with Pacific rats (*R. exulans*) on Raoul Island, New Zealand. Wildlife Research **33**:539.

Harper GA, Bunbury N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. Global Ecology and Conservation **3**:607–627.

Hervías S, Ceia FR, Pipa T, Nogales M, de Ybáñez RR, Ramos JA. 2014. How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator? Zoology **117**:171–178.

Hoare JM, Hare KM. 2006. The impact of brodifacoum on non-target wildlife: gaps in knowledge. New Zealand Journal of Ecology **30**:157–167.

Hooker S, Innes J. 1995. Ranging behaviour of forest-dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. New Zealand Journal of Zoology **22**:291–304.

Horowitz LS. 2008. "It's up to the clan to protect": Cultural heritage and the micropolitical ecology of conservation in New Caledonia. The Social Science Journal **45**:258–278.

Howald G et al. 2007. Invasive rodent eradication on islands. Conservation Biology **21**:1258–1268.

Howald G, Ross J, Buckle AP. 2015. Rodent control and island conservation. Pages 366–396. Rodent pests and their

control. 2nd Edition. Buckle A.P and Smith R., CAB International UK.

IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Available from http://www.iucnredlist.org/ (accessed May 14, 2016).

Jarrad FC, Barrett S, Murray J, Parkes J, Stoklosa R, Mengersen K, Whittle P. 2011. Improved design method for biosecurity surveillance and early detection of non-indigenous rats. New Zealand Journal of Ecology **35**:132-144.

Ji Y et al. 2013. Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. Ecology Letters **16**:1245–1257.

Jones C, Lyver P, Whitehead A, Forrester G, Parkes J, Sheehan M. 2015. Grey-faced petrel (*Pterodroma gouldi*) productivity unaffected by kiore (Pacific rats, *Rattus exulans*) on a New Zealand offshore island. New Zealand Journal of Zoology:1–14.

Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Howald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. Conservation Biology **22**:16–26.

Kaiser-Bunbury CN, Traveset A, Hansen DM. 2010. Conservation and restoration of plant–animal mutualisms on oceanic islands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **12**:131–143.

Keitt B, Griffiths R, Boudjelas S, Broome K, Cranwell S, Millett J, Pitt W, Samaniego-Herrera A. 2015. Best practice guidelines for rat eradication on tropical islands. Biological Conservation **185**:17–26.

King CM, Foster S, Miller S. 2011. Invasive European rats in Britain and New Zealand: same species, different outcomes. Journal of Zoology **285**:172–179.

Kueffer C, Drake DR, Fernandez-Palacios J.M. 2014. Island biology: looking towards the future. Biology Letters **10**: 20140719.

Laiolo P. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. Biological Conservation **143**:1635–1645.

Larrazábal A, McCall MK, Mwampamba TH, Skutsch M. 2012. The role of community carbon monitoring for REDD+: a review of experiences. Current Opinion in Environmental Sustainability **4**:707–716.

Lawton C. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature **391**:69–72.

Luo JIA, Fox BJ. 1995. Competitive effects of *Rattus lutreolus* presence on food resource use by *Pseudomys gracilicaudatus*. Australian Journal of Ecology **20**:556–564.

Massaro M, Starling-Windhof A, Briskie JV, Martin TE. 2008. Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand bird. PLoS One **3**:e2331.

Mulder CPH, Grant-Hoffman MN, Towns DR, Bellingham PJ, Wardle DA, Durrett MS, Fukami T, Bonner KI. 2009. Direct and indirect effects of rats: does rat eradication restore ecosystem functioning of New Zealand seabird islands? Biological Invasions **11**:1671–1688.

Norbury GL, Pech RP, Byrom AE, Innes J. 2015. Density-impact functions for terrestrial vertebrate pests and indigenous biota: Guidelines for conservation managers. Biological Conservation **191**:409–420.

O'Donnell CF, Hoare JM. 2012. Quantifying the benefits of long-term integrated pest control for forest bird populations in a

New Zealand temperate rainforest. New Zealand Journal of Ecology **36**:131–140.

Ogden J, Gilbert J. 2008. Prospects for the eradication of rats from a large inhabited island: community based ecosystem studies on Great Barrier Island, New Zealand. Biological Invasions **11**:1705–1717.

Pattemore DE, Wilcove DS. 2011. Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. p. rspb20112036.

Pekelharing CJ, Parkes JP, Barker RJ. 1998. Possum (*Trichosurus vulpecula*) densities and impacts on fuchsia (*Fuchsia excorticata*) in South Westland, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **22**:197–203.

Pijanowski BC, Farina A, Gage SH, Dumyahn SL, Krause BL. 2011. What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. Landscape Ecology **26**:1213–1232.

Pitt WC, Berentsen AR, Shiels AB, Volker SF, Eisemann JD, Wegmann AS, Howald GR. 2015. Non-target species mortality and the measurement of brodifacoum rodenticide residues after a rat (*Rattus rattus*) eradication on Palmyra Atoll, tropical Pacific. Biological Conservation **185**:36–46.

Powlesland RG, Wills DE, August ACL, August CK. 2003. Effects of a 1080 operation on kaka and kereru survival and nesting success, Whirinaki Forest Park. New Zealand Journal of Ecology **27**:125–137.

Raymond CM, Fazey I, Reed MS, Stringer LC, Robinson GM, Evely AC. 2010. Integrating local and scientific knowledge for environmental management. Journal of Environmental Management **91**:1766–1777.

Ringler D, Russell J, Jaeger A, Pinet P, Bastien M, Le Corre M. 2014. Invasive rat space use on tropical islands: Implications for bait broadcast. Basic and Applied Ecology **15**:179–186.

Robinet O, Salas M. 1995. Absence of Ship rat *Rattus rattus*, and Norway rat *Rattus norvegicus*, on Ouvea (Loyalty Islands, New Caledonia): consequences for conservation. Pacific Conservation Biology **2**:390–397.

Robinet O, Craig JL, Chardonnet L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. Biological Conservation **86**:223–232.

Rouys S. 2008. Ecologie des rats et leur impact sur le cagou et la perruche à front rouge en forêt humide et dans le maquis de Nouvelle-Calédonie. Thèse de Doctorat. Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Ruffino L, Zarzoso-Lacoste D, Vidal E. 2015. Assessment of invasive rodent impacts on island avifauna: methods, limitations and the way forward. Wildlife Research **42**:185–195.

Ruscoe WA et al. 2011. Unexpected consequences of control: competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. Ecology Letters **14**:1035–1042.

Russell JC, Beaven BM, MacKay JWB, Towns DR, Clout MN. 2008. Testing island biosecurity systems for invasive rats. Wildlife Research **35**:215.

Russell JC, Ringler D, Trombini A, Corre M. 2011. The island syndrome and population dynamics of introduced rats. Oecologia **167**:667–676.

Russell JC, Caut S, Anderson SH, Lee M. 2015. Invasive rat interactions and over-

invasion on a coral atoll. Biological Conservation **185**:59–65.

Shiels AB. 2010. Ecology and impacts of introduced rodents (*Rattus* spp. and *Mus musculus*) in the Hawaiian islands. PhD thesis. University of Hawai'i.

Shiels AB, Drake DR. 2011. Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? Biological Invasions **13**:883–894.

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A, Krushelnycky PD, Mosher SM, Drake DR. 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). Biological Invasions **15**:1037–1048.

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW. 2014. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pacific Science **68**:145–184.

Souto T, Deichmann JL, Núñez C, Alonso A. 2014. Classifying conservation targets based on the origin of motivation: implications over the success of community-based conservation projects. Biodiversity and Conservation **23**:1331–1337.

St Clair JJH. 2011. The impacts of invasive rodents on island invertebrates. Biological Conservation **144**:68–81.

Staddon SC, Compton SG, Portch A. 2010. Dispersal of fig seeds in the Cook Islands: introduced frugivores are no substitutes for natives. Biodiversity and Conservation **19**:1905–1916.

Stokes VL, Banks PB, Pech RP, Spratt DM. 2009. Competition in an invaded rodent community reveals black rats as a threat to native bush rats in littoral rainforest of south-eastern Australia. Journal of Applied Ecology **46**:1239–1247.

Sueur J, Gasc A, Pavoine S. 2012. Global estimation of animal diversity using automatic acoustic sensors. Pages 99–117Sensors for ecologyCNRS. Paris. Available from http://isyeb.mnhn.fr/IMG/pdf/Sueuretal_INEE_2012.pdf (accessed June 26, 2016).

Sueur J, Pavoine S, Hamerlynck O, Duvail S. 2008. Rapid acoustic survey for biodiversity appraisal. PLoS One **3**:e4065.

Sugihara RT. 1997. Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pacific Science **51**:189–198.

Sweetapple P, Nugent G. 2011. Chew-track-cards: a multiple-species small mammal detection device. New Zealand Journal of Ecology **35**:153.

Sweetapple PJ, Ruscoe WA, Nugent G. 2013. Dietary changes in response to population reduction in the possum *Trichosurus vulpecula* in New Zealand. Wildlife Research **40**:561–569.

Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Brochmann C, Willerslev E. 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. Molecular ecology **21**:2045–2050.

Thibault M, Brescia F, Jourdan H, Vidal E. in revision. Invasive rodents as an underlooked threat for skink conservation in a tropical island hotspot of biodiversity. New Zealand Journal of Ecology.

Thomas MD. 1999. Feasibility of using wax-blocks to measure rodent and possum abundance and changes in population size. Science for Conservation C **127**:39–48.

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions 8:863–891.

Tucker D, Gage SH, Williamson I, Fuller S. 2014. Linking ecological condition and the soundscape in fragmented Australian forests. Landscape Ecology **29**:745–758.

Vanderwerf EA. 2012. Evolution of nesting height in an endangered Hawaiian forest bird in response to a non-native predator: evolution of Elepaio nesting height. Conservation Biology **26**:905–911.

VanderWerf EA, Smith DG. 2002. Effects of alien rodent control on demography of the O'ahu 'Elepaio, an endangered Hawaiian forest bird. Pacific Conservation Biology **8**:73–81.

Weihong J, Veitch CR, Craig JL. 1999. An evaluation of the efficiency of rodent trapping methods: the effect of trap arrangement, cover type, and bait. New Zealand Journal of Ecology **23**:45–51.

Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB. 2013. Adaptive management of biological systems: A review. Biological Conservation **158**:128–139.

Whittaker, R.J., Fernandez-Palacios, J.M., 2007. Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation., Oxford University Press. ed. New York, US.

Williams BK, Brown ED. 2016. Technical challenges in the application of adaptive management. Biological Conservation **195**:255–263.

Williams PA, Karl BJ, Bannister P, Lee WG. 2000. Small mammals as potential seed dispersers in New Zealand. Austral Ecology **25**:523–532.

Yom-Tov Y, Yom-Tov S, Moller H. 1999. Competition, coexistence, and adaptation amongst rodent invaders to Pacific and New Zealand islands. Journal of Biogeography **26**:947–958.

Yu DW, Ji Y, Emerson BC, Wang X, Ye C, Yang C, Ding Z. 2012. Biodiversity soup: metabarcoding of arthropods for rapid biodiversity assessment and biomonitoring. Methods in Ecology and Evolution **3**:613–623.

Ziembicki MR, Woinarski JCZ, Mackey B. 2013. Evaluating the status of species using Indigenous knowledge: Novel evidence for major native mammal declines in northern Australia. Biological Conservation **157**:78–92.

ANNEXES

Annexe 1

Rat control in New-Caledonian "mainland island" forests: will the game worth the candle?

Authors: DURON Quiterie, BOURGUET Edouard, FRANQUET Romain, FOLGER Djaèk, TEIMPOUENE Gabriel, WANGUENE Maurice, CASSAN Jean-Jérome, Frédéric RIGAULT, Hélène DE MERINGO, Alexandre MILLON & VIDAL Eric.

"Proceedings of the 26th Vertebrate Pest Conference", 2014, Pp 83 – 90

Rat Control in New Caledonian "Mainland Island" Rainforests: Will the Game be Worth the Candle?

Quiterie Duron and **Edouard Bourguet**
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université/ CNRS/IRD/UAPV, Centre IRD Nouméa, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie, France
Romain Franquet, **Djaèk Folger**, **Gabriel Teimpouene**, and **Maurice Wanguene**
Association pour la Conservation en Cogestion du Mont Panié, Dayu Biik, Kumanim, Hienghène, Nouvelle-Calédonie, France
Jean-Jérome Cassan
Province Nord, Direction du Développement Economique et de l'Environnement, Koohnê (Koné), Nouvelle-Calédonie, France
Frédéric Rigault
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université/ CNRS/IRD/UAPV, Centre IRD Nouméa, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie, France
Hélène De Meringo and **Alexandre Millon**
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université/ CNRS/IRD/UAPV, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemin,Aix-en-Provence, France
Eric Vidal
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université/ CNRS/IRD/UAPV, Centre IRD Nouméa, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie, France

ABSTRACT: Due to its unique biodiversity and extreme endemism rates, New Caledonia archipelago is listed as one of Earth's 35 biodiversity hotspots. New Caledonian biota is now threatened by invasive species, with introduced rats considered to be particularly damaging. At the initiative of local institutions and NGOs, an innovative scientific experiment has been launched to quantify the Response of Forest Ecosystems to Rodent and Cat Control (REFCOR) and to test the relevance of such control at a large spatial scale (200 ha) on a dense evergreen rainforest (Mont Panié Wilderness Nature Reserve). Rat control will begin mid-2014 with a short toxin knockdown, and will thereafter involve intensive trapping sessions over the next 6 years, together with biodiversity monitoring and experiments. Rat impact studies initiated in early 2013 also aim to identify possible biodiversity indicators that could be used for a rapid assessment of rat control efficiency and effects. One of the major impacts of invasive rats is the disruption caused to plant and bird reproduction processes, placing them at high risk. Pre-and post-control experiments include the assessment of palm fruit consumption rates and of predation risk to artificial bird nests. Initial surveys of both rat populations and palm fruits (2 species), as well as artificial bird nest predation experiments, were conducted in 2013. Rat abundance was high, fluctuating among study areas and seasons, with more individual reproducers in December than in May. Fruit predation was high for one of the two species, in line with the rat abundance pattern. Surprisingly, artificial bird nest predation by rats was far lower than expected. These first results corroborate the influence of rats on some taxa. Monitoring and experiments will be repeated after and throughout rat control. This "before-after-control-impact" project, conducted in close collaboration with local stakeholders (Dayu Biik NGO), offers a unique opportunity to evaluate 1) the feasibility of controlling rat populations in the New Caledonian rainforest by trapping as an alternative to long-term poisoning, and 2) the benefits of rat control for native biodiversity and rainforest ecosystem functioning.

KEY WORDS: native biodiversity, New Caledonia, rainforest, *Rattus*, rodent control, trapping, tropical island

Proc. 26th Vertebr. Pest Conf. (R. M. Timm and J. M. O'Brien, Eds.)
Published at Univ. of Calif., Davis. 2014. Pp. 83-90.

INTRODUCTION

Rats, introduced by humans to over more than 80% of the islands of the planet (Atkinson 1985, Harris 2009), represent a major threat to native island biodiversity (Towns et al. 2006). *Rattus rattus* (black rats), *R. norvegicus* (Norway rats), and *R. exulans* (Pacific rats) are the most damaging species, particularly for insular ecosystems (Towns et al. 2006, Harris 2009). These omnivorous and opportunistic species are known to have strong deleterious effects on different taxa such as plants (e.g., Meyer and Butaud 2009, Pender et al. 2013), birds (e.g., Robinet et al. 1998, VanderWerf 2001, Jones et al. 2008), reptiles (Towns 1996), invertebrates (e.g., Wagner and Van Driesche 2010, Ruscoe et al. 2013), as well as on overall ecosystem functioning (Fukami et al. 2006, Towns et al. 2009). For example, rats can disrupt plant dispersal (Wegmann 2009), pollination (Pattemore and Wilcove 2012), germination (Perez et al. 2008), and mutualism (Aizen et al. 2008). Moreover, they usually prey extensively on bird eggs and chicks, and also induce changes in birds' behavior (Towns et al. 2006).

Currently, eradication of invasive rats is one of the most effective conservation tools to preserve or restore native communities on small or medium-sized islands (Brooke et al. 2007, Howald et al. 2007). However, on very large islands, eradication is impossible, and population control (i.e., limiting rat abundance by recurrent poisoning and trapping), is one alternative. To date, few

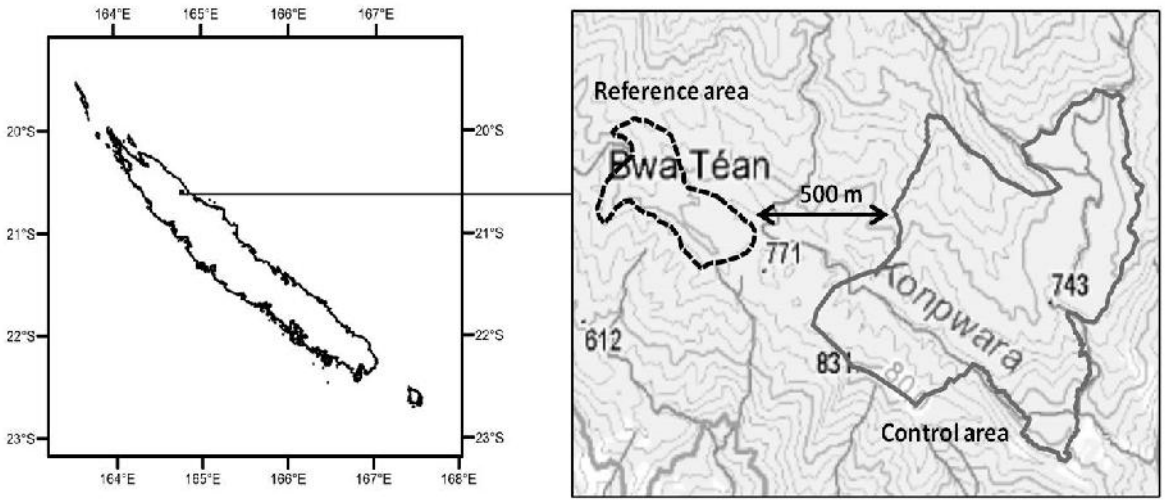


Figure 1. Location of REFCOR project in New Caledonia, Mont Panié. The bounds of the Control Area are represented by a solid line and those of the Reference Area by a dotted line.

studies have evaluated the impact of rats and the effects of rat control on "mainland island" forest ecosystems (e.g., King et al. 2011, Ruscoe et al. 2013).

With endemism rates among the highest on Earth, New Caledonia archipelago is listed as one of 35 global biodiversity hotspots (Mittermeier et al. 2012). Unfortunately, New Caledonian biota is highly threatened by invasive species (Beauvais et al. 2006, Pascal et al. 2008), with introduced rats considered to be particularly damaging for the forest ecosystem. Two species of invasive rats are particularly present: *R. exulans* and *R. rattus*. *R. exulans* reached New Caledonia 3,000 years ago with the Melanesians, while *R. rattus* arrived with European settlers about 150 years ago (Beauvais et al. 2006). However, their impact on the New Caledonian forest remains largely unknown (Pascal et al. 2006, Rouys 2008). The New Caledonia mainland is large (Grande Terre: 16,360 km²), mountainous (reaching 1,629 m above sea level) and megadiverse due to its peculiar geological structure and its isolation from the ancient Gondwana continent (Grandcolas et al. 2008). Despite the need to protect its original biodiversity, the size of the island precludes the eradication of rats. Consequently, less ambitious alternative pest control solutions need to be sought for New Caledonian fauna and flora conservation, particularly in areas known for their biodiversity richness.

The REFCOR project (Response of Forest Ecosystems to Rodent and Cat Control) implemented in a New Caledonian rainforest involves a local authority (the Northern Province), a local NGO (Dayu Biik) for management implementation, and a local research team (IMBE-IRD) for scientific assessment and planning. The aim of the REFCOR project is to test the feasibility of a large-scale (200-ha) rat control project, mainly based on intensive trapping in a remote rainforest, and to assess the benefits induced by rat control on rainforest biodiversity and ecosystem functioning. This "before-after-control-impact" (BACI) project offers a unique opportunity to 1) investigate the little-known effects of two species of invasive rats (*R. rattus* and *R. exulans*) on tropical rainforest biodiversity and ecosystem functioning, and 2) evaluate the feasibility of such challenging projects led by local stakeholders. Ultimately, the results of this pioneering work will inform and guide future conservation plans for New Caledonia.

Here, we present the structure of the REFCOR project and the strategy used to evaluate the feasibility and the benefits of control, as well as initial results from the rat population survey and biodiversity monitoring. The population dynamics of the two species of rats was assessed via trapping: fluctuations in population structure, morphology, and breeding biology were examined. Different biodiversity monitoring experiments were also set up to estimate the extent to which rat control could be of benefit to native fauna and flora and critical ecosystem processes. Here, we focus on fruit survival analysis for palm species, along with differential sensitivity of artificial bird broods to rat predation according to egg size and nest height.

METHODS

Study Site and BACI Experiment

This study was conducted in a dense evergreen rainforest located between 550 and 950 meters above sea level on the slopes of Mont Panié (20°37'30"S, 164°46'56"E, 5400 ha) in the northern province of New Caledonia (Figure 1). The climate is moist subtropical with a hot season between December and mid-April and a cool season between mid-May and September. Tropical depressions tend to bring most rains in the hottest period, from December to March. Mean annual precipitation in the rainforest is probably around 3,500-4,000 mm, while mean temperatures range from about 18°C to about 25°C throughout the year. Minimum temperatures can approach 0°C.

Because of the cultural importance of Mont Panié and the high endemism rates in local fauna and flora, this area has been protected since 1950, becoming a wilderness

reserve in 2009 (IUCN category 1b). It is mainly covered by rainforest lying on a special metamorphic substrate that induces a high rate of micro-endemism. In 2010, a rapid assessment survey (RAP) evaluated the fauna and flora biodiversity of the Mont Panié region, listing 617 species of plants, 29 of birds, 18 of reptiles, 19 of freshwater fishes and crustaceans, and 23 odonates (Tron et al. 2013). Unfortunately, the RAP also confirmed the presence of exotic species such as rusa deer (*Rusa timorensis russa*), feral pig (*Sus scrofa*), feral cat (*Felis s. catus*), stray dog (*Canis lupus familiaris*), and rats (*R. rattus* and *R. exulans*) (Theuerkauf et al. 2013).

The REFCOR project will examine two study areas 500 m apart (to allow for rat mobility and study site topography): the "control area" (CA), where a rat control program will be underway by July 2014; and the "reference area" (RA), where there will be no rat control (Figure 1). Rat control will begin in mid-2014 by a short toxin-based knockdown and will thereafter involve intensive trapping sessions over the 6 subsequent years, together with biodiversity monitoring and experiments. The originality of this conservation project lies in the strong involvement of the local Melanesian community, so the operation plan must respect their cultural beliefs and their way of life. This is why intensive trapping will be used in preference to poison drops. However, intensive trapping is more time-consuming and labor-intensive, and consequently the efficiency and sustainability of such a project need to be assessed.

Monitoring of Rat Populations

Our survey performed two-season-specific monitoring of rat abundance, population structure, and diet both before and after control as well as between seasons. Rats were caught with the "Snap E Rat Trap" (Kness Mfg. Co., Albia, IA, USA) on 3 distinct line-transects in RA and CA. Thirty traps were set up every 20 m along 600-m transects. Two trapping sessions (over 5 consecutive nights) took place in April-May 2013 and in November-December 2013, and several more sessions will take place in the years to come. Traps were baited with coconut chunks at sunset and checked at sunrise. Animals caught were identified (*R. rattus* versus *R. exulans*), sexed, aged (juvenile or adult), weighed, and measured. Their stomachs and guts were collected for diet analyses. We calculated an index of abundance (IA) as the number of captures per 100 trap-nights adjusting for the corrected number of trap-nights (Nelson and Clark 1973). We examined for any effect by season, area (RA or CA), night of trapping (1 to 5) on the IA, the proportion of *Rattus* species, the weight and body size of adult rats.

Fruit Predation Experiment

A fruit predation experiment (Chimera 2004, Pender et al. 2013) was carried out in both areas (CA and RA) prior to rat control in July and November-December 2013; it will be performed again after rat control. To assess the rate of fruit predation due to rats, ripe and intact palm fruits were collected from two abundant species: *Burretiokentia vieillardii* (BU) and *Cyphophoenix alba* (CY). For each species and each area, we set up 30 experimental feeding stations on the bare ground. The stations were all at least 50 m apart, so as to avoid any possibility of one rat feeding over multiple stations. The feeding stations carried a number of fruits varying with the size of the chosen species (BU: 5 fruits, CY: 10 fruits). The fruits were put in place just before nightfall and checked at the beginning and the end of the following days, so as to distinguish between diurnal and nocturnal predation. The number of fruits consumed was recorded daily over 7 nights. Missing or nibbled fruits were counted as consumed fruits; a feeding station with at least one fruit consumed was considered to be predated. In addition, 4 infrared cameras (Ambush IR Cuddeback®, Cuddeback, Green Bay, WI, USA) were used to check for predators other than rats. They were placed at the base of tree trunks 50 cm from the feeding station. All the photos were analyzed and visitors or predators were identified. The Kaplan Meier survival curves for both species were drawn and their estimators were compared between seasons and areas.

Artificial Bird Nest Predation Experiment

This pre-rat-control experiment took place in both areas (CA and RA) from September 30 to October 16, 2013, coinciding with the start of the reproduction period for most native birds. The aim was to provide a proxy for rat predation on bird nests respecting egg size and nest height. Artificial nests were constructed with wire mesh and garnished with moss, ferns, and leaves in order to mimic real nests of a variety of native birds (from pigeons to passerines). They were filled with 2 eggs each of 3 different sizes: large – hen eggs [(*Gallus gallus*), 55.2 ±2.5 SD × 42.7 ±0.8 SD mm]; medium – quail eggs [(*Coturnix japonica*) 33.9 ±1.5 SD × 25.9 ±1.5 SD mm]; small – zebra finch [(*Taeniopygia guttata*), 15.7 ±0.5 SD × 11.5 ±0.4 SD mm], and placed at two different heights (on the ground and in trees 1.50 m high). Five combinations of egg size and nest height were tested: large egg on the ground, large egg 1.5 m high, medium egg on the ground, medium egg 1.5 m high, and small egg 1.5 m high. For each of these 5 combinations, in both areas 20 nests were randomly placed 50 m apart; a total of 178 artificial nests were tested. Nests were checked at sunrise and sunset to discern nocturnal predation from diurnal predation over 7 days, additionally being checked on days 11, 14, and 16 in CA. If one of the two eggs was pierced, nibbled or had disappeared, the nest was considered as depredated (Martin and Joron 2003). When possible, eggs remaining were used to identify the predators. To further identify the different species of predators involved, 15 cameras (11 Ambush Flash Cuddeback® and 4 Ambush IR Cuddeback®) were used.

Statistical Analysis

Generalized linear models for data with binomial errors and Wilcoxon tests as well as fruit and nest predation analysis were implemented with R version 2.15.3 (R Development Core Team 2013). Model selection was based on Akaike's information criterion for small samples (AICc, Burnham and Anderson 2002).

RESULTS

General Structure of REFCOR Project

Because of its complexity and its originality, designing the project involved a lengthy process of reflection and consultation with various stakeholders, taking over 10 years (Figure 2). The project officially began in 2013 with 1) the redaction of a protocol reference document listing the main monitoring and experiments to be implemented before and after rat control, and 2) the rat survey, the fruit and egg predation experiments, and insect and reptile monitoring. Once these operations have been repeated following the rat control, we should be able to evaluate the usefulness of the project.

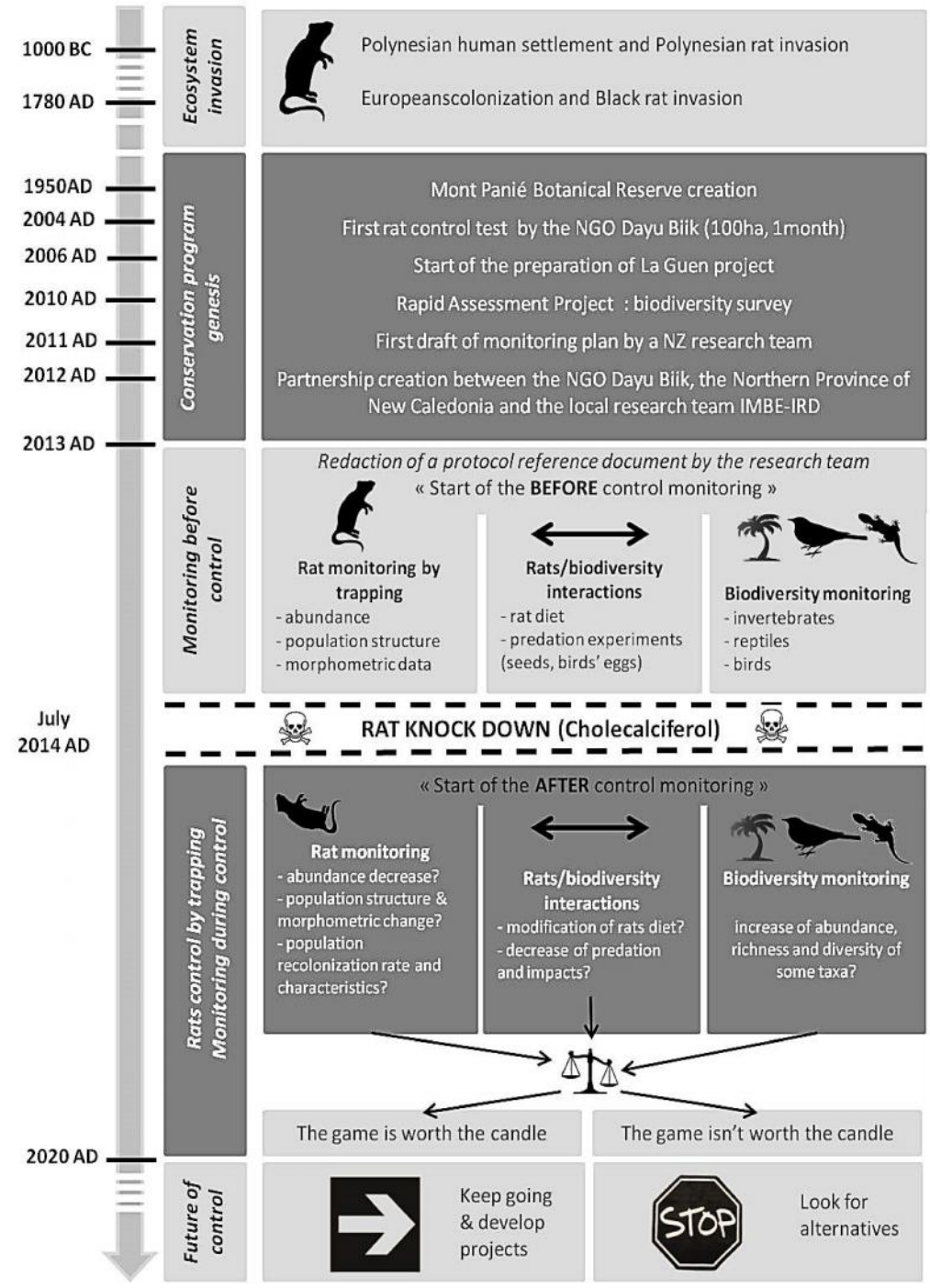


Figure 2. Genesis and presentation of the REFCOR project's scientific structure.

Monitoring of Rat Populations

The rat abundance index was significantly higher in the hot season than in the cool season in CA (W = 119, P = 0.002) because of the high number of rats caught in CA in December (Table 1). In December, the abundance index was higher in CA than in RA (W = 185, P = 0.003). Abundance decreased significantly with the night of trapping in May (Z = -3.12, P = 0.002) but not in December, where there was almost no drop. *R. exulans* (RE) were less abundant than *R. rattus* (RR), with a proportion varying between 9% and 22%. This proportion decreased with RR abundance (Z = -3.04, P = 0.002).

Table 1. Population structure (Index of Abundance - IA, proportion of *Rattus exulans*) and morphological data for *Rattus rattus* and *Rattus exulans* of trapped rats. Mean weight (± es), mean body size (± es), sex ratio, and proportion of juveniles for both species in Control Area (CA) and Reference Area (RA) during cool and hot seasons.

	CA cool	RA cool	CA hot	RA hot
Mean IA ±es	13.6 ±9.5	18.9 ±9.3	31.5 ± 5.7	13.3 ±9.0
Proportion of RE	22%	16%	9%	20%
Rattus rattus				
Number	40	61	102	43
Mean Weight ±es	177.7 ±23.3	174.5 ±24.6	184.9 ±36	185.4 ±35.7
Mean Size ±es	18.9 ±1.1	19.0 ±1.0	18.7 ±1.4	18.6 ±1.7
Sex ratio	0.5	1.03	1.09	0.83
% Juveniles	37%	34%	38%	52%
Rattus exulans				
Number	11	12	10	11
Mean Weight ±es	76.4 ±10.5	69.8 ±9.7	90.3 ±2.3	76.5 ±23.3
Mean Size ±es	14.6 ±0.3	14.8 ±0.6	15.3 ±0.3	14.0 ±1.5
Sex ratio	1.4	0.57	1.5	1.75
% Juveniles	42%	55%	70%	82%

We recorded 137 adults of RR and 17 adults of RE. There were too few RE to detect morphological differences by area and by season, so we only analyzed morphological data for RR. There were no significant differences in adult mean weight and size between areas, nor between males and females. However, the adult RRs were heavier in December than in May (W = 2804, P = 0.02). The sex ratio was between 0.5% and 1.09% and the proportion of juveniles was between 34% and 52% (Table 1). Adult females and males showed more development of sexual characteristics in December than in May: in May, 1.5% of adult females were lactant as opposed 32% in December, and adult males had bigger testicles and epididymis in December.

Fruit Predation Experiment

Rats were the sole predators observed via the camera traps set up during this experiment. Fruits were either eaten on the spot or transported one by one outside the area during the night. The fruit consumption rate differed between tree species. Few CY fruits were consumed, with only 27.5% of fruits eaten after 7 days, and no difference between seasons and areas was noted. For BU fruits, consumption was high: after 7 days, 91.7% of fruits were consumed.

When the Kaplan Meier estimators were compared between seasons and areas, the BU survival rate for RA was found to be significantly higher in December than in July ($Chi^2 = 6.3$, P = 0.012) and significantly lower in CY than in RA in December ($Chi^2 = 11.2$, P < 0.001). These results point to the fact that the main differences in survival appear from the December data (Figure 3). When the Kaplan Meier estimators were compared with the index of abundance of rats in December, we found that survival rate decreased with increasing abundance of rats.

Artificial Nest Experiment

In total, 24.2% of the nests were depredated. The 15 camera traps detected nocturnal rat visits (but no predation) and one diurnal predation by a Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). For all the nests in both areas (n = 178), the identified predators (n = 43) were, in order of importance, Caledonian crows (62.9%), rats (22.9%), ants (11.4%), and pigs (2.9%) (Figure 4). Predation varied over the 5 combinations of egg size and nest height. Crows ate all egg sizes (mostly large eggs) at any height; rats did not consume large eggs but only medium and small eggs; and ants ate small eggs with thin shells. On the first 7 days, 10 nests in CA and only 2 nests in RA were attacked. This difference could be explained by the fact that many eggs were preyed on by a single family of crows in CA (pers. observ.).

DISCUSSION

Estimated rat abundances based on the number of individuals per 100 trap-nights varied from 13.3 to 31.5. These abundances seem particularly high for a tropical rainforest, compared with findings from other studies. For example, in Hawaii an abundance index of roughly 8-17 was recorded in wet forest on Maui (Sugihara 1997) and of roughly 11-25 in wet forest on Hawai'i Island (Lindsey et al. 1999). On Mont Panié, rat populations exhibit fluctuations of abundance, structure, and morphometrical characteristics between areas and seasons. More rats were caught in December during the hot season, which is also the reproduction season as the higher number of lactating females and the enlarged testicles and epididymis in males indicate (Efford et al. 2006). The difference in rat abundance between areas was greater in December, with more rats in the future control area than in the reference area. This difference remains, however, unexplained. These fluctuations in abundance highlight the need for preliminary studies on population dynamics, enabling the start of control to be programmed for a time with lower abundance and fewer reproducers. *R. rattus* currently prevail over *R. exulans*, accounting for 80% of the rats trapped. However, our results show that the proportion of *R. exulans* trapped depends on the abundance of *R. rattus*, which means that checks should be made for expected release effects (Caut

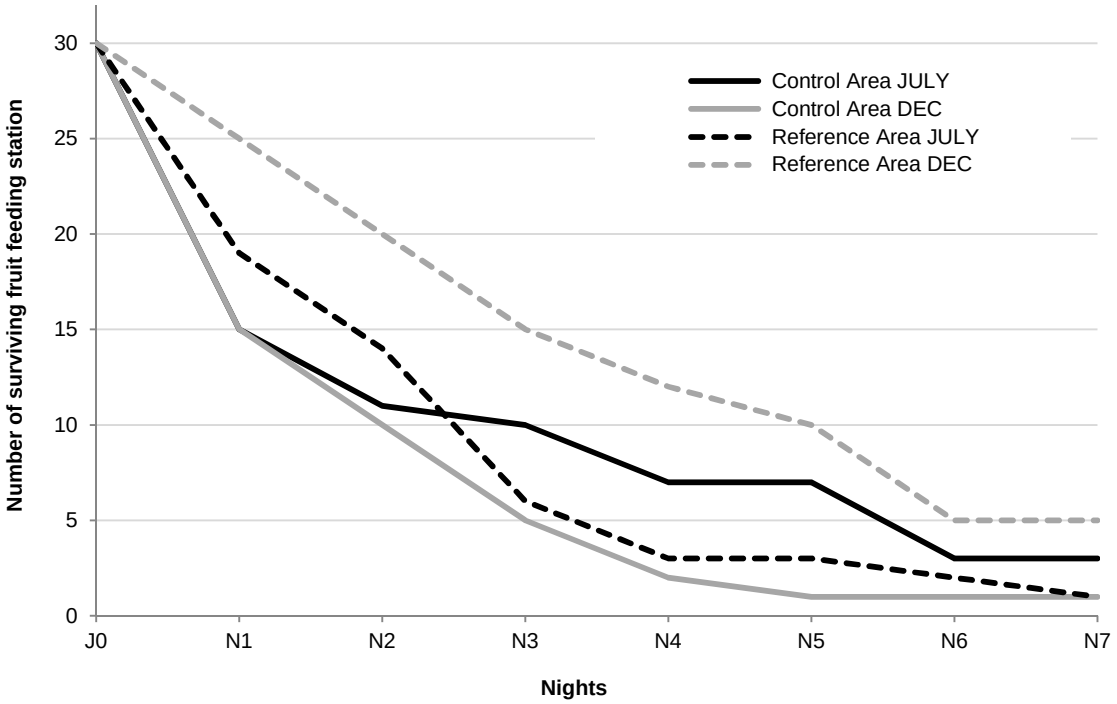


Figure 3. Number of surviving fruits at feeding stations of *Burretiokentia vieillardii* over a 7-night survey for both areas [Control Area CA (*solid line*) and Reference Area RA (*dotted line*)] and both seasons [July (*black*) and December (*grey*)].

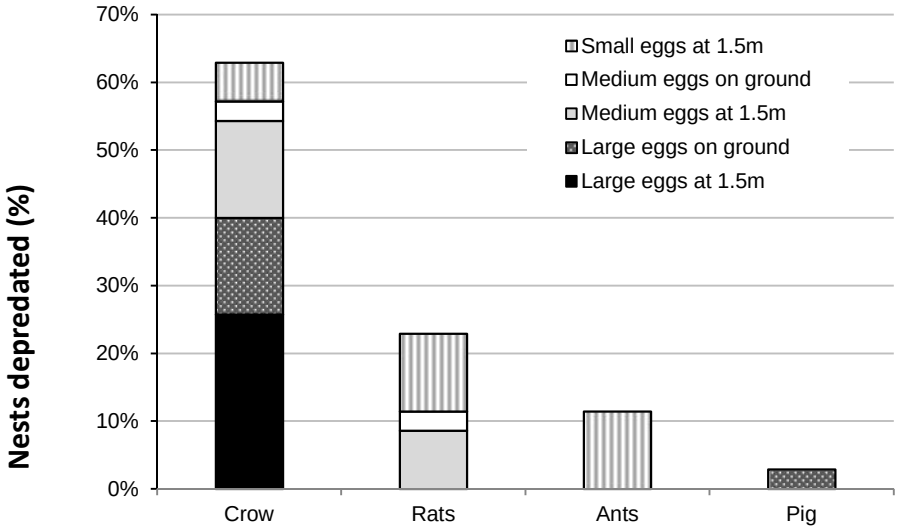


Figure 4. Nest predation on 5 combinations of egg size and nest height, showing impact of the different kinds of predators (crows, rats, ants, and pigs).

et al. 2007, Ruscoe et al. 2011). Useful further steps towards understanding rat biology and ecology would be a diet study based on stomach contents analysis, and a study of recolonization of the area by rats from adjacent uncontrolled areas.

The fruit predation experiment revealed the same pattern as for the rat population, with faster consumption of fruits in December in CA than in RA for BU. Increased consumption coincided with higher rat abundance. In total, only 8.3% of feeding stations remained intact. By reducing rat abundance, therefore, we can expect to increase fruit survival and enhance the germination recruitment process. Using a similar experiment, Pender et al. (2013) showed that controlling rats increases fruit survival from 0 to 73% for an endangered tree, *Cyanea superba*. In the same way, Auld et al. (2010)

reduced the impact of rats on palm trees by poisoning. In our case, only BU is found to be a good indicator to quantify rat predation, and more candidate species will need to be identified, despite the inherent difficulty of collecting large quantities of ripe fruits from high-canopy trees.

The main purpose of the artificial bird nest experiment was to detect differences in sensitivity to rat predation risk according to egg size and nest height. Surprisingly, very few eggs were eaten by rats, so that we are unable to compare predation risk among the 5 combinations. Most studies (see Towns et al. 2006 for a review) conclude that rats are a highly threatening species for bird communities. However, in a Hawaiian forest, Amarasekare (1993) revealed that only 4% of artificial nests were depredated by rats, and attributed these results either to low rat presence or to a great abundance of alternative foods. Moreover, birds' eggs and birds have been found to be absent from rat stomach contents in forest (Sugihara 1997, Shiels et al. 2013). In our case, the abundance of rats was high, ruling out the low rat presence hypothesis. However, the hypothesis of alternative food resources could usefully be verified through a rat diet study. In conclusion, egg predation was not found to be a good indicator to monitor any decrease in the impact of rats on birds on Mont Panié.

The REFCOR project is a mid- to long-term experiment combining scientific research and conservation actions to evaluate 1) the feasibility of controlling rat populations in New-Caledonian rainforests by trapping as an alternative to long-term poisoning, and 2) the benefits of rat control for native biodiversity and rainforest ecosystem functioning. This project officially started in 2013 and rat control begins mid-2014. The monitoring and experiments performed prior to commencing rat control point to a major impact of rats on the rainforest ecosystem. Further project assessment will involve the study of rat (2 species) population dynamics, structure, and diet, along with the monitoring of several biodiversity groups potentially impacted by rat populations [palms, snails, insects (particularly stick insects), wetas and crickets, reptiles (skinks and geckos), and nesting birds]. Large-scale trapping itself will be studied, to assess the trapping effort required to reduce rat density to low rates and to limit rat colonization from adjacent untreated areas. The success of the REFCOR project will be judged not only on recovery of biodiversity or ecosystem functioning, but also on socio-economic or technical parameters such as how far biodiversity monitoring operations can be transferred from scientific teams to local NGOs, or whether the long-term trapping program is successfully implemented by local NGO rangers (Lund 2014). The results obtained will be vital both to the future of the REFCOR project and to the genesis of other similar projects.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for the invaluable help provided in the field by the team of Dayu Biik rangers. This study was funded by the Northern Province of New Caledonia (Convention No.12C240).

LITERATURE CITED

Aizen, M. A., C. L. Morales, and J. M. Morales. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. PLoS Biol. 6:396-403.

Amarasekare, P. 1993. Potential impact of mammalian nest predators on endemic forest birds of Western Mauna Kea, Hawaii. Conserv. Biol. 7:316-324.

Atkinson, I. A. E. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. Pp. 35-81 *in*: P. J. Moors (Ed.), Conservation of Island Birds. ICBP Technical Publication No. 3.

Auld, T. D., I. Hutton, M. K. J. Ooi, and A. J. Denham. 2010. Disruption of recruitment in two endemic palms on Lord Howe Island by invasive rats. Biol. Invas. 12:3351-3361.

Beauvais, M. L., A. Coléno, and H. Jourdan (Editors). 2006. Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien. Institut de Recherche pour le Développement, Nouvelle-Calédonie. 259 pp.

Brooke, M. de L., G. M. Hilton, and T. L. F. Martins. 2007. Prioritizing the world's islands for vertebrate-eradication programmes. Anim. Conserv. 10:380-390.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer-Verlag, New York, NY. 488 pp.

Caut, S., J. G. Casanovas, E. Virgos, J. Lozano, and F. Courchamp. 2007. Rats dying for mice: Modelling the competitor release effect. Austral Ecol. 32:858-868.

Chimera, C. G. 2004. Investigating seed dispersal and seed predation in a Hawaiian dry forest community. M.S. thesis, University of Hawai'i, Honolulu, HI. 124 pp.

Efford, M. G., B. M. Fitzgerald, B. J. Karl, and P. H. Berben. 2006. Population dynamics of the ship rat *Rattus rattus* L. in the Orongorongo Valley, New Zealand. NZ J. Zool. 33: 273-297.

Fukami, T., D. A. Wardle, P. J. Bellingham, C. P. H. Mulder, D. R. Towns, G. W. Yeates, K. I. Bonner, M. S. Durrett, M. N. Grant-Hoffman, and W. M. Williamson. 2006. Above and below ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. Ecol. Letters 9:1299-1307.

Grandcolas, P., J. Murienne, T. Robillard, L. Desutter-Grandcolas, H. Jourdan, E. Guilbert and L. Deharveng. 2008. New Caledonia: A very old Darwinian island? Philosophical Trans. Royal Soc. B: Biol. Sci. 363:3309-3317.

Harris, D. B. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. Biol. Invas. 11: 1611-1630.

Howald, G., C. J. Donlan, J. P. Galvan, J. C. Russell, J. Parkes, A. Samaniego, Y. Wang, D. Veitch, P. Genovesi, M. Pascal, A. Saunders, and B. Tershy. 2007. Invasive rodent eradication on islands. Conserv. Biol. 21:1258-1268.

Jones, H. P., B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, D. A. Croll, B. S. Keitt, M. E Finkelstein, and G. R. Howald. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. Conserv. Biol. 22:16-26.

King, C. M., J. G. Innes, D. Gleeson, N. Fitzgerald, T. Winstanley, B. O'Brien, L. Bridgman, and N. Cox. 2011. Reinvasion by ship rats (*Rattus rattus*) of forest fragments after eradication. Biol. Invas. 13:2391-2408.

Lindsey, G. D., S. M. Mosher, S. G. Fancy, and T. Y. D. Smucker. 1999. Population structure and movements of introduced rats in an Hawaiian rainforest. Pacific Conserv. Biol. 5:94-102.

Lund, J. F. 2014. Towards a more balanced view on the potentials of locally-based monitoring. Biodivers. Conserv. 23:237-239.

Martin, J. L., and M. Joron. 2003. Nest predation in forest birds: Influence of predator type and predator's habitat quality. Oikos 102:641-653.

Meyer, J.-Y., and J.-F Butaud. 2009. The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): Drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biol. Invas. 11:1569-1585.

Mittermeier, R. A., W. R. Turner, F. W. Larsen, T. M. Brooks, and C. Gascon. 2012. Global biodiversity conservation: The critical role of hotspots. Pp. 3-22 *in*: F. E. Zachos and J. C. Habel (Eds.), Biodiversity Hotspots Distribution and Protection of Conservation Priority Areas. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Nelson, L. Jr., and F. W. Clark. 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. J. Mammal. 54:295-298.

Pascal, M., N. Barré, M. De Garine-Wichatitsky, O. Lorvelec, T. Frétey, F. Brescia, and H. Jourdan. 2006. Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés : invasions, disparitions. Cédérom. Pp. 111-162 *in*: M.-L. Beauvais et al. (Eds.), Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien. IRD Éditions, Paris, France.

Pascal, M., B. R. De Forges, H. Le Guyader, and D. Simberloff. 2008. Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. Conserv. Biol. 22:498-499.

Pattemore, D. E., and D. S. Wilcove. 2012. Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci. 279:1597-1605.

Pender, R. J., A. B. Shiels, L. Bialic-Murphy, and S. M. Mosher. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba* subsp. *superba* (Campanulaceae). Biol. Invas. 15:213-223.

Pérez, H. E., A. B. Shiels, H. M. Zaleski, and D. R. Drake. 2008. Germination after simulated rat damage in seeds of two endemic Hawaiian palm species. J. Trop. Ecol. 24:555-558.

R Development Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Robinet, O., J. L. Craig, and L. Chardonnet. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea parakeet. Biol. Conserv. 86:223-232.

Rouys, S. 2008. Ecologie des rats et leur impact sur le cagou et la perruche à front rouge en forêt humide et dans le maquis de Nouvelle Calédonie. Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle Calédonie. 241 pp.

Ruscoe, W. A., D. S. L. Ramsey, R. P. Pech, P. J. Sweetapple, I. Yockney, M. C. Barron, M. Perry, G. Nugent, R. Carran, R. Warne, C. Brausch, and R. P. Duncan. 2011. Unexpected consequences of control: Competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. Ecol. Letters 14:1035-1042.

Ruscoe, W. A., P. J. Sweetapple, M. Perry, and R.P. Duncan. 2013. Effects of spatially extensive control of invasive rats on abundance of native invertebrates in mainland New Zealand forests. Conserv. Biol. 27:74-82.

Shiels, A. B., C.A. Flores, A. Khamsing, P. D. Krushelnycky, S. M. Mosher, and D. R. Drake. 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus, R. exulans, Mus musculus*). Biol. Invas. 15: 1037-1048.

Sugihara, R. T. 1997. Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pacific Sci. 51:189-198.

Theuerkauf, J., F. M. Tron, and R. Franquet. 2013. Distribution and ecological impacts of invasive mammals of the Mont Panié and Roches de la Ouiaème region, New Caledonia. *in*: F. M. Tron, R. Franquet, T. H. Larsen, and J. J. Cassan (Eds.), Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle Calédonie. RAP Bulletin of Biological Assessment 65. Conservation International, Arlington, VA.

Towns, D. R. 1996. Changes in habitat use by lizards on a New Zealand island following removal of the introduced Pacific rat *Rattus exulans*. Pacific Conserv. Biol. 2:286-292.

Towns, D. R., I. A. E. Atkinson, and C. H. Daugherty. 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biol. Invas. 8:863-891.

Towns, D. R., D. A. Wardle, C. P. H. Mulder, G. W. Yeates, B. M. Fitzgerald, G. R. Parrish, P. J. Bellingham, and K. I. Bonner. 2009. Predation of seabirds by invasive rats: Multiple indirect consequences for invertebrate communities. Oikos 118:420-430.

Tron, F. M., R. Franquet, T. H. Larsen, and J. J. Cassan (Editors). 2013. Evaluation rapide de la biodiversité du massif du Panié et des Roches de la Ouaième, province Nord, Nouvelle Calédonie. RAP Bulletin of Biological Assessment 65. Conservation International, Arlington, VA. 153 pp.

VanderWerf, E. A. 2001. Rodent control decreases predation on artificial nests in O'ahu 'elepaio habitat. J. Field Ornithol. 72:448-457.

Wagner, D. L., and R. G. Van Driesche. 2010. Threats posed to rare or endangered insects by invasions of nonnative species. Ann. Rev. Entomol. 55:547-568.

Wegmann, A. 2009. Limitations to tree seedling recruitment at Palmyra atoll. Ph.D. dissert., University of Hawaii, Honolulu, HI. 102 pp.

Annexe 2

Questionnaire realisé dans le cadre de la synthèse des projets de contrôle (Chapitre III)

Annexe 2: The email soliciting the questionnaire and presenting the goals of the study (Part A). The email was sent in English, French, and Spanish through weblists like Aliens-L, Pacific Invasive Initiative, Islands-L, and our personal networks. The questionnaire (Part B) was available on-line in English and French.

A)
[ENGLISH]

Hello,
We are conducting a survey about rat control operations on island natural areas in order to evaluate the costs and benefits of such projects in conserving island biodiversity and managing invasive rodents. This will help for the community to build a first general framework for rodent controls on islands. Today, rat population control is largely used as an alternative restoration tool to eradication when eradication is not an option (too large of an island, for example). Despite the fact that invasive rat control is "routinely" performed on world islands and represents a challenging issue for biodiversity managers, the characteristics of rat control projects on island natural areas have not been previously examined. The goal of our work is to help fill this knowledge gap by analyzing a large sample of rat control projects worldwide by quantifying motivations of control, characteristics of control sites, methods used, duration of control, and economic cost or efficiency of the operation. The questionnaire results will be included in a review.To achieve this, we will need the help of all the people who worked on rat control projects in island natural areas.If you are one of those, may you please answer to this **questionnaire**? If you know people working on rat control, may you relay the information to them. Your help will be essential to prioritize, orient, and design island biodiversity restoration efforts dealing with invasive rat control.
Many thanks in advance.
Quiterie DURON*, Aaron SHIELS & Eric VIDAL*
*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS - IRD – UAPV, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

[FRENCH]

Bonjour,
Nous conduisons actuellement une étude sur les projets de contrôle de rats en milieu naturel insulaire afin d'en évaluer les coûts et les bénéfices pour la conservation de la biodiversité insulaire et la gestion des rats invasifs. Cette étude permettra aux scientifiques et gestionnaires d'établir un cadre général pour le contrôle des rongeurs sur les îles. Aujourd'hui, les opérations de contrôle sont largement utilisées comme un outil de restauration alternatif à l'éradication quand l'éradication n'est pas envisageable (îles trop grandes par exemple). Bien que les contrôles de rats invasifs soient réalisés de manière routinière sur les îles de la Planète et qu'ils représentent un défi important pour les gestionnaires de la biodiversité, les caractéristiques des projets de contrôle de rats en milieu naturel insulaire n'ont pas encore été étudiées. L'objectif de notre travail est d'aider à combler ces lacunes en analysant un large échantillon de projets de contrôle de rats réalisés dans le monde entier. Aussi, nous souhaitons analyser les motivations ayant conduites à la mise en place d'un projet de contrôle des rats, les caractéristiques des sites choisis pour le contrôle, les méthodes de contrôle utilisées, les durées de chaque projet de contrôle, leur coût financier ainsi que l'efficacité de l'opération. Dans ce but, nous proposons à toutes les personnes ayant travaillé sur des projets de contrôle de rats en milieux naturels insulaires de répondre à ce **questionnaire**. Si cela est votre cas, nous vous invitons à y répondre. Si vous connaissez des personnes travaillant sur des projets de contrôle, nous vous remercions de leur relayer ce mail. Les résultats de ce questionnaire seront inclus dans une synthèse qui fera un bilan de ces opérations. Votre participation est essentielle pour nous aider à prioriser, orienter et concevoir des opérations de contrôle efficaces et utiles pour la conservation de la biodiversité insulaire.
En vous remerciant,
Quiterie DURON*, Aaron SHIELS & Eric VIDAL*
*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS - IRD – UAPV, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

[ESPAÑOL]

Hola,
Estamos realizando un estudio sobre proyectos de control de ratas en ambientes naturales en islas a fin de evaluar los costos y beneficios de tales proyectos en la conservación de la biodiversidad insular. Esto ayudará a la comunidad a desarrollar un primer marco de trabajo general para el control de roedores en islas. Hoy en día, el control poblacional de ratas es usado como herramienta de conservación cuando su erradicación no es una opción viable (por ejemplo cuando la isla es muy grande). A pesar de que el control de ratas invasoras es implementado de forma rutinaria en diversas islas del mundo, su aplicación correcta es un reto para quienes manejan vida silvestre y las características de los proyectos de control no han sido evaluadas. El objetivo de nuestro estudio es ayudar a cerrar los vacíos de información mediante el análisis de una muestra grande de proyectos de control alrededor del mundo y la evaluación de los motivos, características de los sitios, métodos, duración del control, así como costo financiero y eficacia de cada operación. Los resultados de las encuestas serán publicados. Para lograr esto, necesitamos ayuda de toda la gente que ha trabajado con control de ratas en ambientes naturales en islas. Si eres una de estas personas, por favor contesta este cuestionario. Si conoces a alguien trabajando en el tema, por favor envía esta información.Con la ayuda de todos podremos priorizar, orientar y diseñar esfuerzos de restauración a favor de la biodiversidad insular a través del control de roedores invasores.
Muchas gracias de antemano.
Quiterie DURON*, Aaron SHIELS & Eric VIDAL*
*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS - IRD – UAPV, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

B)
Assessment and review of rat control operation in island natural areas
We are conducting a survey about rat control operations on island natural areas in order to evaluate the costs and benefits of such projects in conserving island biodiversity and managing invasive rodents. This will help the community to build a first general framework for rodent control on islands. Today, rat population control is largely used as an alternative restoration tool to eradication when eradication is not an option (too large of an island, for example). Despite the fact that invasive rat control is "routinely" performed on world islands and represents a challenging issue for biodiversity managers, the characteristics of rat control projects on island natural areas have not been previously examined. The goal of our work is to help fill this knowledge gap by analyzing a large sample of rat control projects worldwide by quantifying motivations of control, characteristics of control sites, methods used, duration of control, and economic cost or efficiency of the operation. To achieve this, we will ask you to answer the questionnaire below; your help will be essential to prioritize, orient, and design island biodiversity restoration efforts dealing with invasive rat control.
BE CAREFUL: this questionnaire is only about rat control and NOT eradication.
Many thanks in advance.
A review paper about control operations in island natural areas will be prepared and will include this survey.
Quiterie DURON*, Aaron SHIELS & Eric VIDAL*
*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS - IRD – UAPV, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie
contact email : quiterie.duron@ird.fr

Your information

- ✓ Name:
- ✓ Affiliation:
- ✓ Job title (e.g., biologist, land manager...):
- ✓ Email address (for any follow-up questions):

Project information

✓ Motivations of the project (you may choose more than one)

What were the elements which motivated this control operation?

-to protect a special ecosystem
- to protect endangered birds
- to protect endangered reptiles
- to protect endangered invertebrates
- to protect endangered plants
- to protect other endangered species
- to set up a scientific experiment operation
- to reintroduce endangered species

✓ May you please specify your answer to the previous question?

Which ecosystems, which species, which experiments?

✓ What is the start date of your project?

✓ What is the end date of your project?

✓ What are the species of rats targeted?

- *Rattus rattus*
- *Rattus exulans*
- *Rattus norvegicus*
- Others

✓ What is/are the date(s) of rat species introduction in your island/ site?

✓ Are there other invasive species causing threat to the natural resource you are attempting to preserve?

Yes
No

✓ What are these invasive species?

✓ Do the rats pose the greatest threat?

Yes
No

Characteristics of treated areas

In this section, we will ask you to describe the area where you do/did your control project, hereafter named "treated area"

✓ In which island and country is/was the control operation operated?

✓ What is the name of the treated area?

✓ Were the impact of rats assessed before rat control in this area?
Yes
No

✓ If yes, how were the impact of rats assessed before rat control in this area?

✓ Was it what triggered the decision to control rats in this area?
Yes
No

✓ If not, why did you decide to control rats in this area?

✓ What kind(s) of ecosystem do you find in the treated area?
coastal, wet forest, dry forest, shrubland, meadows...

✓ Is the island inhabited by humans or not?
Yes
No

✓ Is the treated area inhabited by humans or not?
Yes
No

✓ What is the size of the treated area?

✓ What is the elevation (m) of the area treated?

Control methods used
Here, we would like to know which method(s) you use/used to control rats in order to draw up a report about the most effective methods.

✓ What kind of control method do/did you use?
- Poison
- Traps
- Other

✓ Why do/did you choose one method rather than another?

✓ If you use/used both poison and traps, do/did you begin with poison or with traps?
Poison first
Trapping first

✓ Do/did you have two distinct phases in your control operation, one using poison and other using traps, or do you alternate between both methods?
Two distinct phases
Alternate methods

Poison
If you used poison, may you please answer to the following questions to specify your operational mode?

✓ What kind of poison do/did you use?
e.g cholecalciferol, brodifacoum...

✓ What is/was the frequency of re-baiting/re-poisoning?

✓ What kinds of bait do/did you use?
peanut butter, oats with peanut butter, coconut etc.?

✓ How do/did you broadcast the poison?
- Aerial broadcast
- Hand broadcast without bait station
- Hand broadcast with bait stations

✓ What is/was the space used between stations?

✓ How many people does/did it take to conduct each re-baiting?

✓ Do/did you quantify the number of baits removed during each period?
- Yes, all the times
- Yes, at the beginning of the project
- No, none at all

Traps
If you use/used traps to control rats, may you please answer to the following questions to specify your operational mode?

✓ What kind of traps do/did you use?

✓ What is/was the frequency of resetting?

✓ What kinds of bait do/did you use?
peanut butter, oats with peanut butter, coconut etc.?

✓ What is/was the space used between stations?

✓ How many people does/did it take to conduct each trapping session?

✓ Do/did you quantify the number of rats killed during each period?
- Yes, all the times
- Yes, at the beginning of the project
- No, none at all

Non target species
The impact of rat control operations on non target species is an important issue

✓ Do/did you assess whether there is/was a non-target species at risk before implementing the control operation?
Yes
No

✓ If yes, which species are/were considered at risk?

✓ How do/did you assess whether a non-target species is/was suffering from the rat control efforts?

✓ Do/did you use special devices to avoid non target species accidents?
e.g. bait stations, boxes for rat traps...

✓ Does/did any non-target species suffer from the rat control efforts?
Yes
No

✓ If yes, which species suffer/suffered from the rat control operation?

People involved in the project

✓ Are there other people/groups involved in the project besides you?
Yes
No

If so, please list them here, indicate their affiliation (scientific laboratories, NGOs, native communities, volunteers...) and their role in the project (scientific support, fieldwork...)

Budget of the rat control project

✓ What was the whole budget for the project up to now?
($US unless otherwise specified)

✓ What is/was the budget per year?

✓ What is/was the most expensive part of the rat control operation?
- Material purchase
- Personal payment
- Travel fare
- Other

✓ What is the second most expensive part of the rat control operation?

✓ What is/was the most expensive phase of the project?
- Conception of the project
- Preparation of fieldwork
- Fieldwork operations
- Evaluation and data analysis
- Other

Evaluation of the project

✓ Do/did you monitor rat population abundance/density before and after the beginning of rat control operation?
Yes
No

✓ If yes, which method do/did you use to assess rat population status?
(trapping, tracking tunnels, chewing block...)

✓ How often do/did you test whether your control efforts are/were successful at reducing rat abundance to a low level?
- Monthly
- Bi-yearly
- Yearly
- Never

✓ Do/did you monitor biodiversity before and after the beginning of rat control operation?
Yes
No

✓ If yes, which taxa/species do/did you monitor?

✓ Is/did the trapping/poisoning effort assess and readjust during the control operation?
Yes
No

✓ How do/did you gauge whether your control efforts are/were successful in reducing rat abundance and protecting biodiversity?

Communication of the results

✓ Have/had the results been published in peer-reviewed publication(s)?
Yes
No

✓ May you please indicate the reference of your publication(s) below?

✓ Have/had the results been published in grey litterature?
(e.g. government reports, newsletter, magazine...)
Yes
No

✓ May you please indicate the reference of these grey publications?

✓ Did/will you present the results of the control operation to locals?
Yes
No

✓ What kind of communication medium will/did you choose to present feedbacks to locals?
simplified reports, oral presentation, discussion...

Rat control operation conclusion

✓ Do you consider your rat control operation as successful?
Yes
No

- ✓ Why do you consider this operation as successful or not?

- ✓ Now, that you have been controlling rats using your methodology, would you do anything different if you were to start the control efforts today? What would you do differently?

THANK YOU FOR YOUR PARTICIPATION

Your participation will allow us to synthethize the control practices and give advices to researcher and stakeholders for more successful control operations.

We would highly appreciate if you could send us a copy of the reports and publications related to your project. Please send it to Quiterie DURON (email: quiterie.duron@ird.fr).

All the participants of this survey will be cited in a synthetic publication.

Thank you again for your participation and good luck with your projects.

Annexe 3

Caractéristiques des 136 projets de contrôles de rats analysés
(Chapitre III)

Annexe 3 : Location, rat species targeted (Rr : *Rattus rattus*; Re: *R. exulans*; Rn: *R. norvegicus*; Rsp : *Rattus* sp), method(s) of control used (TR : trapping and PO : poison), and origin of the information for the 136 control projects reviewed.

Ocean	Country	Island(s)	Name of the area	Rat species	Method(s)	Origin of the information
Australasia	Australia	Australia	Beecroft peninsula	Rr	TR	Stokes et al. 2009
Australasia	Australia	Lord Howe		Rr	TR + PO	Questionnaire
Australasia	Australia	Lord Howe		Rr	PO	(Billing 2000; Billing & Harden 2000; Department of Environment and Climate Change 2007; Auld et al. 2010)
Australasia	Cook Islands	Rarotonga		Rr	PO	Robertson et al. 1994, 2008
Australasia	France	Futuna		Rr	TR + PO	Questionnaire
Australasia	France	Alofi		Rr	TR + PO	Questionnaire
Australasia	France	New Caledonia (Grande Terre)	Dzumac	Rr + Re	PO	Personal communication
Australasia	France	New Caledonia (Grande Terre)	Nekoro	Rr + Re	PO	Questionnaire
Australasia	France	New Caledonia (Grande Terre)	Thoven	Rr + Re	TR	Questionnaire
Australasia	New Zealand	Big South Cap Island		Rr	TR	Harper 2007
Australasia	New Zealand	Coppermine		Re	PO	Pierce 2002
Australasia	New Zealand	Browns Island		Rn	TR	Questionnaire
Australasia	New Zealand	Great Barrier	Windy Hill sanctuary	Rr + Re	TR + PO	Questionnaire
Australasia	New Zealand	North Island	Waitakere ranges national park	Rr + Rn	TR + PO	Bellingham et al. 2009; questionnaire
Australasia	New Zealand	North Island	Cape Maria	Rsp	PO	Sherley et al. 1998
Australasia	New Zealand	North Island	Kaharoa forest	Rr	PO	Innes et al. 1995, 1999
Australasia	New Zealand	North Island	Whirinaki forest park	Rr	TR + PO	Ruscoe et al. 2012

Australasia	New Zealand	North Island	Makino	Rr	PO	Innes et al. 1995
Australasia	New Zealand	North Island	Mapara	Rr	PO	Buckle & Fenn 1992; Innes et al. 1995, 1999; Basse et al. 2003
Australasia	New Zealand	North Island	Mokaihaha ecological area	Rr	TR + PO	Ruscoe et al. 2012
Australasia	New Zealand	North Island	Motatau forest	Rr	PO	Innes et al. 2004
Australasia	New Zealand	North Island	Whirinaki forest park	Rr	PO	Powlesland et al. 2003
Australasia	New Zealand	North Island	Paengaroa mainland island	Rsp	PO	Armstrong et al. 2006a, 2006b
Australasia	New Zealand	North Island	Pikiariki ecological area	Rr	TR	Innes et al. 1995
Australasia	New Zealand	North Island	Rereahu	Rsp	TR + PO	Armstrong et al. 2014
Australasia	New Zealand	North Island	Rotoehu forest	Rr	PO	Innes et al. 1999
Australasia	New Zealand	North Island	Pukawa	Rr	TR + PO	King & Scurr 2013
Australasia	New Zealand	North Island	Trounson kauri park	Rr + Rn	TR + PO	Gillies & Pierce 1999; Gillies et al. 2003
Australasia	New Zealand	North Island	Kaimai ranges	Rr	TR + PO	Ruscoe et al. 2012
Australasia	New Zealand	North Island	Waiaro sanctuary	Rr	TR	Thomas et al. 2011
Australasia	New Zealand	North Island	Waikato region	Rr	no data	King et al. 2011
Australasia	New Zealand	North Island	Waipapa ecological area	Rr	PO	Murphy et al. 1998
Australasia	New Zealand	North Island	Wenderholm regional park	Rr	PO	Clout et al. 1995; James & Clout 1996
Australasia	New Zealand	North Island	Te Urewera national park	Rr	TR + PO	Ruscoe et al. 2012a, 2012b
Australasia	New Zealand	North Island		Rr	TR + PO	Questionnaire
Australasia	New Zealand	North Island	Ohope scenic reserve	Rr + Rn + Rsp	PO	Questionnaire
Australasia	New Zealand	North Island	Puketi forest	Rr	TR + PO	Questionnaire

Australasia	New Zealand	North Island	Pouiatoa forest	Rr + Rn	PO	Questionnaire
Australasia	New Zealand	North Island	Maungaharuru range	Rr + Rn	PO	Website (1)
Australasia	New Zealand	North Island	Eastbourne	Rsp	no data	Website (2)
Australasia	New Zealand	North Island	Maungataniwha	Rsp	PO	Website (3)
Australasia	New Zealand	North Island	Ngapukeariki	Rsp	TR + PO	Website (4)
Australasia	New Zealand	North Island	Otanewainuku forest	Rsp	PO	Website (5)
Australasia	New Zealand	North Island	Otari native botanical garden and Wilton's bush	Rsp	TR + PO	Website (6)
Australasia	New Zealand	North Island	Port Charles	Rsp	no data	Website (7)
Australasia	New Zealand	North Island	Hawke's bay	Rsp	no data	Website (8)
Australasia	New Zealand	North Island	Pukaha Mount Bruce	Rr + Rn	TR + PO	Website (9)
Australasia	New Zealand	North Island	Taranaki forest	Rsp	PO	Website (10)
Australasia	New Zealand	North Island	Waikawau bay	Rsp	TR + PO	Website (11)
Australasia	New Zealand	North Island	Whakaangi	Rsp	no data	Website (12)
Australasia	New Zealand	North Island	Whakatene	Rsp	no data	Website (13)
Australasia	New Zealand	North Island	Whangarei	Rsp	PO	Website (14)
Australasia	New Zealand	North Island	Pukenui forest	Rr + Rn	no data	Questionnaire
Australasia	New Zealand	Quail Island		Rr	PO	Bowie et al. 2011
Australasia	New Zealand	South Island	Landsborough valley	Rr	PO	O'Donnell & Hoare 2012
Australasia	New Zealand	South Island	Rotoiti forest	Rr	TR + PO	Moorhouse et al. 2003
Australasia	New Zealand	South Island	Silver peak	Rr	PO	Schadewinkel et al. 2014
Australasia	New Zealand	South Island	Waimangara bush	Rsp	PO	Starling-Windhof et al. 2011

Australasia	New Zealand	South Island	Eglinton	Rr	PO	O'Donnell et al. 2011; Pryde et al. 2013; questionnaire
Australasia	New Zealand	South Island	Rotoiti forest	Rr	PO	Questionnaire
Australasia	New Zealand	South Island	Abel Tasman national park	Rr	PO	Website (15)
Australasia	New Zealand	South Island	Sinbad gully	Rsp	PO	Website (16)
Australasia	New Zealand	Stewart Island	Halfmoon bay	Rr + Rn + Re	TR	Website (17)
Carribean	Great Britain	Bermudes: Nonsuch Island		Rsp	no data	Carlile et al. 2003
Carribean	France	Martinique: Boisseau		Rr	TR + PO	Questionnaire
Carribean	France	Martinique: Madame		Rr	TR + PO	Questionnaire
Carribean	France	Martinique: Petit Piton		Rr	TR + PO	Questionnaire
Carribean	France	Martinique: Grotte		Rr	TR + PO	Questionnaire
Carribean	France	Martinique: Sainte Marie		Rr	TR + PO	Questionnaire
Carribean	France	Martinique: Pointe pain de sucre		Rr	TR + PO	Questionnaire
Carribean	France	Martinique: Caravelle Peninsula		Rr	TR	Questionnaire
Carribean	Great Britain	Montserrat		Rr + Rn	TR + PO	Questionnaire
Carribean	Puerto Rico	Culebra		Rr	TR + PO	Schaffner 1991
Carribean	Puerto Rico	Culebra		Rr	TR	Questionnaire
Carribean	Puerto Rico	Maria Langa islet		Rsp	TR	Ruiz 2014
Indian Ocean	France	Europa		Rr	TR	Questionnaire
Indian Ocean	France	Mayotte: Hajangoua		Rr	TR + PO	Questionnaire

Indian Ocean	France	Mayotte: Gombé Ndroumé		Rr	TR + PO	Questionnaire
Indian Ocean	France	La Réunion	La Roche Ecrite	Rr	PO	Salamolard & Fouillot 2012, questionnaire
Indian Ocean	France	M'Bouzi		Rr	TR	Questionnaire
Indian Ocean	Mauritius	Mauritius	Black river gorge national park	Rsp	TR + PO	Maggs et al. 2015
Indian Ocean	Mauritius	Mauritius	Black river gorge national park	Rr + Rn	TR + PO	Questionnaire
Indian Ocean	Seychelles	Mahé		Rr + Rn	TR + PO	Questionnaire
Indian Ocean	Seychelles	Sainte Anne		Rr + Rn	TR + PO	Questionnaire
Indian Ocean	Seychelles	Silhouette		Rr	PO	Questionnaire
Mediterranean	France	Lavezzu		Rr	PO	Pascal et al. 2008
Mediterranean	Italia	Zannone		Rr	PO	Questionnaire
Mediterranean	Spain	Congreso		Rr	TR + PO	Igual et al. 2006
Mediterranean	France	Pomegue		Rr	TR	Questionnaire
Mediterranean	France	Jarre		Rr	TR	Questionnaire
Mediterranean	France	Riou		Rr	TR	Questionnaire
Mediterranean	Spain	Dragonera		Rr	TR + PO	Questionnaire
Mediterranean	Spain	Vedra		Rr	TR + PO	Questionnaire
Mediterranean	Spain	Colom		Rr	TR + PO	Questionnaire
Mediterranean	Spain	Cabrera		Rr	TR + PO	Questionnaire
North Atlantic	Denmark	no data		Rn	PO	Møller 1983; questionnaire
North Atlantic	Portugal	Corvo		Rr + Rsp	TR + PO	Questionnaire

North Atlantic	Portugal	Madeira		Rr	PO	Buckle & Fenn 1992; Zino et al. 1995; Carlile et al. 2003; questionnaire
North Atlantic	Spain	Cíes archipelago		Rr	PO	Carro et al. 2006
South Atlantic	Great Britain	Ascension Island		Rr	TR + PO	Questionnaire
South Pacific	Chile	Juan Fernández: Robinson Crusoe		Rr + Rn + Rsp	TR + PO	Questionnaire
Sub-Antarctic	France	Crozet: Possession		Rr	TR + PO	Jouventin et al. 2003
Tropical Pacific	Ecuador	Galapagos: Floreana		Rr	PO	Cruz & Cruz 1996
Tropical Pacific	Ecuador	Galapagos: Isabela		Rsp	PO	Fessl et al. 2010
Tropical Pacific	Ecuador	Galapagos: Pinzon		Rr	no data	Rodent Workshop, Puerto Ayora (Galapagos) 2007
Tropical Pacific	Ecuador	Galapagos: Santa Cruz		Rr	no data	Cruz & Cruz 1996
Tropical Pacific	Ecuador	Galapagos: Santiago		Rr	PO	Cruz & Cruz 1996
Tropical Pacific	Fidji	Laucala		Rr + Rsp	TR + PO	Questionnaire
Tropical Pacific	France	French Polynesia: Raiatea		Rr + Re	TR + PO	Questionnaire
Tropical Pacific	France	French Polynesia: Tahiti		Rr + Re	PO	Blanvillain et al. 2003, questionnaire
Tropical Pacific	France	French Polynesia: Fatu Hiva		Rr + Re	PO	Blanvillain et al. 2003, questionnaire
Tropical Pacific	Marshall Islands	Enemanit Islet		Re+ Rn	TR + PO	Questionnaire
Tropical Pacific	Tonga	Vava'u		Rr + Rn + Re	PO	Questionnaire
Tropical Pacific	Tonga	Tongatapu		Rr + Rn + Re	PO	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Big Island	Hakalau forest national wildlife refuge	Rr + Re	TR + PO	Nelson et al. 2002
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Big Island	Kaupulehu preserve	Rr + Re	PO	Cabin et al. 2000
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Big Island	Saddle road kipuka	Rr + Rn + Re	TR	Questionnaire

Tropical Pacific	USA	Hawaii, Kauai	Alakai wilderness preserve	Rr + Re + Rsp	TR	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Kauai	Limahuli preserve	Rr + Re	TR	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Kauai	Hono o Na Pali natural area reserve	Rr + Re	TR	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Kauai	Kawaikoi stream	Rsp	TR + PO	Tweed et al. 2006
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Kauai	Mohihi	Rr	PO	Snetsinger et al. 2005
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Maui	Haleakala national park	Rr + Rn	TR + PO	Carlile et al. 2003
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Maui	Hanawi natural area reserve	Rr + Re	TR + PO	Malcolm et al. 2008; Sparklin et al. 2010
Tropical Pacific	USA	Hawaii, Maui	Kealia pond national wildlife refuge	Rr + Rn + Re	TR + PO	Underwood et al. 2014
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Pearl Harbor national wildlife refuge	Rr + Rn + Re	TR + PO	Underwood et al. 2014
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Kahanahaiki management unit	Rr + Re	TR	Pender et al. 2013
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Ko’olau range	Rr + Rn + Re	TR + PO	VanderWerf & Smith 2002; Mosher et al. 2010
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	James Campbell national wildlife refuge	Rsp	TR + PO	Underwood et al. 2014
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Waianae mountains	Rr + Re	TR + PO	Mosher et al. 2010
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Pahole	Rr + Rn + Re	no data	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Kaala	Rr + Rn + Re	no data	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Ka Iwi coast	Rr	TR + PO	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu		Rr	TR + PO	Questionnaire
Tropical Pacific	USA	Hawaii, O'ahu	Honolulu watershed forest reserve	Rr	TR + PO	VanderWerf 2001; questionnaire
Tropical Pacific	USA	Channel islands: San Clemente		Rr	PO	Heath et al. 2008

Litterature cited

Armstrong DP, Gorman N, Pike R, Kreigenhofer B, Mcarthur N, Govella S, Barrett P, Richard Y. 2014. Strategic rat control for restoring populations of native species in forest fragments. Conservation Biology **28**:713–723.

Armstrong DP, Raeburn EH, Lewis RM, Ravine D. 2006a. Modeling Vital Rates of a Reintroduced New Zealand Robin Population as a Function of Predator Control. Journal of Wildlife Management **70**:1028–1036.

Armstrong DP, Raeburn EH, Lewis RM, Ravine D. 2006b. Estimating the viability of a reintroduced New Zealand robin population as a function of predator control. Journal of Wildlife Management **70**:1020–1027.

Auld TD, Hutton I, Ooi MKJ, Denham AJ. 2010. Disruption of recruitment in two endemic palms on Lord Howe Island by invasive rats. Biological Invasions **12**:3351–3361.

Basse B, Flux I, Innes J. 2003. Recovery and maintenance of North Island kokako (*Callaeas cinerea wilsoni*) populations through pulsed pest control. Biological Conservation **109**:259–270.

Bellingham M, Jack S, Makan T, Sumich J, De Poorter M. 2009. Ark in the park, restoration plan. Royal Forest & Bird Protection Society, Auckland, N.Z.

Billing J. 2000. The control of introduced <i>Rattus rattus <i> L. on Lord Howe Island. II. The status of warfarin resistance in rats and mice. Wildlife Research **27**:659.

Billing J, Harden B. 2000. Control of introduced *Rattus rattus* L. on Lord Howe Island. I. The response of mouse populations to warfarin bait used to control rats. Wildlife Research **27**:655–658.

Blanvillain C, Salducci JM, Tutururai G, Maeura M. 2003. Impact of introduced birds on the recovery of the Tahiti Flycatcher (*Pomarea nigra*), a critically endangered forest bird of Tahiti. Biological Conservation **109**:197–205.

Bowie MH, Kavermann M, Ross JG. 2011. The Quail Island story - thirteen years of multi-species pest control: successes, failures and lessons learnt. in C. R. Veitch, M. N. Clout, and D. R. Towns, editors. Island invasives: eradication and management. IUCN, Gland, Switzerland.

Buckle AP, Fenn MGP. 1992. Rodent control in the conservation of endangered species. Pages 36–41 in J. E. Borrecco and R. E. Marsh, editors. Proceedings of the 15th Vertebrate Pest Conference. University of California, Davis.

Cabin RJ, Weller SG, Lorence DH, Flynn TW, Sakai AK, Sandquist D, Hadway LJ. 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of a Hawaiian tropical dry forest. Conservation Biology **14**:439–453.

Carlile N, Priddel D, Zino F, Natividad C, Wingate DB. 2003. A review of four successful recovery programmes for threatened sub-tropical petrels. Marine Ornithology **31**:185–192.

Carro F, Schmalenberger HP, Rodríguez A, Soriguer RC. 2006. Control de una especie invasora: la rata negra (*Rattus rattus*) en las islas Cies (Parque Nacional das Illas Atlanticas). Pages 299–303. Especies exoticas invasoras en Andalucia; Talleres provinciales 2004-2006.

Clout MN, Denyer K, James RE, McFadden IG. 1995. Breeding success of New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*) in relation to control of introduced mammals. New Zealand Journal of Ecology **19**:209–212.

Cruz JB, Cruz F. 1996. Conservation of the Dark-rumped Petrel *Pterodroma phaeopygia* of the Galápagos Islands, 1982–1991. Bird Conservation International **6**:23–32.

Department of Environment and Climate Change. 2007. Lord Howe Island: biodiversity management plan. Lord Howe Island Board (N.S.W.), South Sydney, N.S.W.

Fessl B, Young GH, Young RP, Rodríguez-Matamoros J, Dvorak M, Tebbich S, Fa JE. 2010. How to save the rarest Darwin's finch from extinction: the mangrove finch on Isabela Island. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **365**:1019–1030.

Gillies CA, Leach MR, Coad NB, Theobald SW, Campbell J, Herbert T, Graham PJ, Pierce RJ. 2003. Six years of intensive pest mammal control at Trounson Kauri Park, a Department of Conservation "mainland island", June 1996—July 2002. New Zealand Journal of Zoology **30**:399–420.

Gillies CA, Pierce RJ. 1999. Secondary poisoning of mammalian predators during possum and rodent control operations at Trounson Kauri Park, Northland, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **23**:183–192.

Harper GA. 2007. Detecting predation of a burrow-nesting seabird by two introduced predators, using stable isotopes, dietary analysis and experimental removals. Wildlife Research **34**:443–453.

Heath SR, Kershner EL, Cooper DM, Lynn S, Turner JM, Warnock N, Farabaugh S, Brock K, Garcelon DK. 2008. Rodent control and food supplementation increase productivity of endangered San Clemente Loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus mearnsi*). Biological Conservation **141**:2506–2515.

Igual JM, Forero MG, Gomez T, Orueta JF, Oro D. 2006. Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. Animal Conservation **9**:59–65.

Innes J, Hay R, Flux I, Bradfield P, Speed H, Jansen P. 1999. Successful recovery of North Island kokako *Callaeas cinerea wilsoni*populations, by adaptive management. Biological Conservation **87**:201–214.

Innes J, Nugent G, Prime K, Spurr EB. 2004. Responses of kukupa (*Hemiphaga novaeseelandiae*) and other birds to mammal pest control at Motatau, Northland. New Zealand Journal of Ecology **28**:73–81.

Innes J, Warburton B, Williams D, Speed H, Bradfield P. 1995. Large-scale poisoning of ship rats (*Rattus rattus*) in indigenous forests of the North Island, New Zealand. New Zealand journal of ecology **19**:5–17.

James RE, Clout MN. 1996. Nesting success of New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*) in response to a rat (*Rattus rattus*) poisoning programme at Wenderholm Regional Park. New Zealand Journal of Ecology **20**:45–51.

Jouventin P, Bried J, Micol T. 2003. Insular bird populations can be saved from rats: a long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet archipelago). Polar Biology **26**:371–378.

King CM, Innes JG, Gleeson D, Fitzgerald N, Winstanley T, O'Brien B, Bridgman L, Cox N. 2011. Reinvasion by ship rats (*Rattus rattus*) of forest fragments after eradication. Biological Invasions **13**:2391–2408.

King C, Scurr D. 2013. Efficacy of a community-led rat control programme at Lake Taupo, New Zealand. Conservation Evidence **10**:85–88.

Maggs G, Nicoll M, Zuël N, White PJC, Winfield E, Poongavanan S, Tatayah V, Jones CG, Norris K. 2015. Rattus management is essential for population persistence in a critically endangered passerine: Combining small-scale field experiments and population modelling. Biological Conservation **191**:274–281.

Malcolm TR, Swinnerton KJ, Groombridge JJ, Sparklin BD, Brosius CN, Vetter JP, Foster JT. 2008. Ground-based rodent control in a remote Hawaiian rainforest on Maui. Pacific Conservation Biology **14**:206.

Møller AP. 1983. Damage by rats *Rattus norvegicus* to breeding birds on Danish islands. Biological Conservation **25**:5–18.

Moorhouse R, Greene T, Dilks P, Powlesland R, Moran L, Taylor G, Jones A, Knegtmans J, Wills D, Pryde M. 2003. Control of introduced mammalian predators improves kaka *Nestor meridionalis* breeding success: reversing the decline of a threatened New Zealand parrot. Biological Conservation **110**:33–44.

Mosher SM, Rohrer JL, Costello V, Burt MD, Keir M, Beachy J, Kawelo H., Mansker M. 2010. Rat control for the protection of endangered birds, plants, and tree snails on the island of Oahu, Hawaii. Pages 14–17 in R. M. Timm and K. A. Fagerstone, editors. Proceedings of the 24th Vertebrate Pest Conference. University of California, Davis.

Murphy EC, Clapperton BK, Bradfield PMF, Speed HJ. 1998. Brodifacoum residues in target and non-target animals following large-scale poison operations in New Zealand podocarp-hardwood forests. New Zealand Journal of Zoology **25**:307–314.
Nelson JT, Woodworth BL, Fancy SG, Lindsey GD, Tweed EJ. 2002. Effectiveness of rodent control and monitoring techniques for a montane rainforest. Wildlife Society Bulletin **30**:82–92.
O'Donnell CF, Hoare JM. 2012. Quantifying the benefits of long-term integrated pest control for forest bird populations in a New Zealand temperate rainforest. New Zealand Journal of Ecology **36**:131–140.
O'Donnell CFJ, Edmonds H, Hoare JM. 2011. Survival of PIT-tagged lesser short-tailed bats (*Mystacina tuberculata*) through a pest control operation using the toxin pindone in bait stations. New Zealand Journal of Ecology **35**:291.
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. Endangered Species Research **4**:267–276.
Pender RJ, Shiels AB, Bialic-Murphy L, Mosher SM. 2013. Large-scale rodent control reduces pre-and post-dispersal seed predation of the endangered Hawaiian lobeliad, *Cyanea superba subsp. superba* (Campanulaceae). Biological Invasions **15**:213–223.
Pierce RJ. 2002. Kiore (*Rattus exulans*) impact on breeding success of Pycroft's petrels and little shearwaters.
Powlesland RG, Wills DE, August ACL, August CK. 2003. Effects of a 1080 operation on kaka and kereru survival and nesting success, Whirinaki Forest Park. New Zealand Journal of Ecology **27**:125–137.
Pryde M, Pickerell G, Coats G, Hill G, Greene T, Murphy E. 2013. Observations of South Island Robins eating Racumin®, a toxic paste used for rodent control. New Zealand Journal of Zoology **40**:255–259.
Robertson HA, Rod Hay J, Saul EK, McCormack GV. 1994. Recovery of the Kakerori : an endangered forest bird of the Cook Islands. Conservation Biology **8**:1078–1086.
Robertson HA, Saul EK, New Zealand, Department of Conservation. 2008. Conservation of kakerori (*Pomarea dimidiata*) in the Cook Islands in 2006/07. Science & Technical Pub., Dept. of Conservation, Wellington, N.Z.
Ruiz H. 2014. Rat control with a new technique at mangrove keys in southern Puerto Rico. 26th Vertebrate Pest Conference. Waikoloa, Hawaii, USA.
Ruscoe WA et al. 2012a. Unexpected consequences of control: competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. Ecology Letters **14**:1035–1042.
Ruscoe WA, Sweetapple PJ, Perry M, Duncan RP. 2012b. Effects of spatially extensive control of invasive rats on abundance of native invertebrates in mainland New Zealand forests. Conservation Biology **27**:74–82.
Salamolard M, Fouillot D. 2012. Plan national d'actions en faveur de l'Echenilleur de La Réunion, *Coracina newtoni* 2013-2017. Page 146. Ministère de l'écologie, du développement durable, des transports et du logement, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement. Parc national de La Réunion / Société d'Etudes Ornithologiques de La Réunion.
Schadewinkel RB, Senior AM, Wilson DJ, Jamieson IG. 2014. Effects on South Island robins (*Petroica australis*) from pest control using aerially applied 1080 poison. New Zealand Journal of Ecology **38**:315–321.
Schaffner FC. 1991. Nest-site selection and nesting success of white-tailed tropicbirds (<i>Phaethon lepturus<i>) at Cayo Luis Peña, Puerto Rico. The Auk **108**:911–922.
Sherley GH, Stringer IAN, Parrish GR, Flux I. 1998. Demography of two landsnail populations (*Placostylus ambagiosus*, Pulmonata: Bulimulidae) in relation to predator control in the far north of New Zealand. Biological conservation **84**:83–88.
Snetsinger TJ, Herrmann CM, Holmes DE, Hayward CD, Fancy SG. 2005. Breeding ecology of the Puaiohi (*Myadestes palmeri*). The Wilson Bulletin **117**:72–84.

Sparklin BD, Malcolm TR, Brosius CN, Vetter JP. 2010. Effects of *Rattus* spp. control measures and nesting substrate on nest depredation, East Maui, Hawaii. Proceedings of the 24th Vertebrate Pest Conference:18–22.
Starling-Windhof A, Massaro M, Briskie JV. 2011. Differential effects of exotic predator-control on nest success of native and introduced birds in New Zealand. Biological Invasions **13**:1021–1028.
Stokes VL, Banks PB, Pech RP, Spratt DM. 2009. Competition in an invaded rodent community reveals black rats as a threat to native bush rats in littoral rainforest of south-eastern Australia. Journal of Applied Ecology **46**:1239–1247.
Thomas B, Taylor R, Dunlevy P, Mouritsen K, Kemp J. 2011. The Ka Mate reverse-bait snap trap–a promising new development. Available from http://www.issg.org/pdf/publications/Island_Invasives/pdfwebview/2Thomas.pdf (accessed October 26, 2014).
Tweed EJ, Foster JT, Woodworth BL, Monahan WB, Kellerman JL, Lieberman A. 2006. Breeding biology and success of a reintroduced population of the critically endangered Puaiohi (*Myadestes palmeri*). The Auk **123**:753–763.
Underwood JG, Silbernagle M, Nishimoto M, Uyehara KJ. 2014. Non-native mammalian predator control to benefit endangered Hawaiian waterbirds. Pages 32–39 in R. M. Timm and J. M. O'Brien, editors. Proceedings of the 26th Vertebrate Pest Conference.
VanderWerf EA. 2001. Rodent control decreases predation on artificial nests in O'ahu 'elepaio habitat. Journal of Field Ornithology **72**:448–457.
VanderWerf EA, Smith DG. 2002. Effects of alien rodent control on demography of the O'ahu 'Elepaio, an endangered Hawaiian forest bird. Pacific Conservation Biology **8**:73–81.
Zino F, Heredia B, Biscoito M. 1995. Action plan for Zino's Petrel (*Pterodroma madeira*). Seminar for the presentation of Action Plans for European Globally Threatened Birds. Convention for the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Strasbourg.

Webpages

1. Boundary stream. Available from http://www.doc.govt.nz/our-work/mainland-islands/boundary-stream/.
2. Eastbourne. Available from http://www.miro.org.nz/.
3. Maungataniwha. Available from http://www.forestlifeforce.org.nz/.
4. Ngapukeariki. Available from http://www.sanctuariesnz.org/projects/omaio.asp.
5. Otanewainuku. Available from http://www.kiwitrust.org/.
6. Otari Native Botanic Garden. Available from http://www.sanctuariesnz.org/projects/otari.asp.
7. Port Charles. Available from http://www.sanctuariesnz.org/projects/meg.asp.
8. Hawke's bay. Available from http://www.poutiri.co.nz/about/landscape-scale-animal-pest-control/.
9. Pukaha Mount Bruce. Available from http://www.pukaha.org.nz/sites/default/files/Restoration%20report%202015.pdf.
10. Taranaki. Available from http://www.etet.org.nz/.
11. Waikawau bay. Available from http://meg.org.nz/projects/waikawau-bay-wetland/.
12. Whakaangi. Available from http://whakaangi.kiwi/.
13. Whakatene. Available from http://www.whakatanekiwi.org.nz/project/.
14. Whangarei. Available from https://www.kiwisforkiwi.org/what-we-do/who-are-kiwis-for-kiwi/kiwi-sanctuaries/whangarei/.
15. Abel Tasman. Available from http://www.janszoon.org/.
16. Sinbad. Available from http://www.fiordlandconservationtrust.org.nz/general/sinbad-sanctuary-project.

17. Halfmoon bay. Available from http://www.sircet.org.nz/Halfmoon_Bay_Project.php.

Names (last, first) and affiliations of the questionnaire respondents

Béchet, Laurence. Ark in the Park, New Zealand.
Béranger, Christelle. Parc Naturel Régional de la Martinique, France.
Blanvillain, Caroline. BirdLife International, French Polynesia, France.
Bodey, Thomas. University of Exeter, UK.
Bogardus, Tyler. Oahu Army Natural Resources Program, Hawaii, USA.
Bower, Hank. Lord Howe Island Board NSW, Australia.
Brescia, Fabrice. Institut Agronomique Néo-Calédonien, Nouvelle-Calédonie, France.
Colatosti, Pamela. Corpo Forestale dello Stato - Ufficio Territoriale Biodiversità di Fogliano, Italia.
Colon-Merced, Ricardo. US Fish and Wildlife Service, USA.
Crampton, Lisa. Kauai Forest Bird Recover Project, Hawaii,USA.
Dawn, John. Puketi Forest Trust, New Zealand.
Franklin, Katie. Oahu Army Natural Resources Program, Hawaii, USA.
Gerlach, Justin. Nature Protection Trust of Seychelles.
Ghestemme, Thomas. Société d'Ornithologie de Polynésie (SOP MANU), France.
Giardina, Christian. US Department of Agriculture, Forest Service, USA.
Gilbert, Judy. Windy Hill Rosalie Bay Catchment Trust, New Zealand.
Hakaumotu, Viliami. Environment Department, Tonga.
Harper, Grant. Department of Conservation, New Zealand.
Hardman, Amanda. DLNR-DOFAW Oahu NARS, Hawaii, USA.
Hervías Parejo, Sandra. Portuguese Society for the Study of Birds, Portugal.
Hill, Gerard. Department of Conservation, New Zealand.
Jacq, Frédéric. Private consultant, French Polynesia, France.
Labrousse, Didier. Service Environnement Wallis et Futuna.
Le Scao, Rozenn. Parc Naturel Régional de la Martinique, France.
Mayol, Joan. Wildlife Responsible for Balerics Islands, Spain.
Miller, Nigel. Department of Conservation, New Zealand.
Møller, Anders Pape. Centre National de la Recherche Scientifique, France.

Nagle, Chiemi. National Tropical Botanical Garden, Hawaii, USA.
Oppel, Steffen. Royal Society for the Protection of Birds, Centre for Conservation Science, UK.
Paine, David. Bay of Plenty regional Council Whakatane, New Zealand.
Peters, Darren. Department of Conservation, New Zealand.
Pott, Madeleine. Island Conservation, USA.
Reid, Garry. Pest Contractor, New Zealand.
Ringler, David. Terres Australes et Antarctiques Françaises, France.
Rocamora, Gérard. University of Seychelles.
Roussel, Thomas. Les Naturalistes de Mayotte, France.
Salamolard, Marc. Parc National de La Réunion, France.
Shapira, Idan. Institute of Natural and Mathematical Science, Massey University, Auckland, New Zealand.
Sweetapple, Peter. Landcare Research, New Zealand.
Tanguy, Nicolas. Les Naturalistes de Mayotte, France.
Thomas, Alexandrine. Parc Naturel Régional de la Martinique, France.
Trevor, Michael. College of the Marshall Islands.
VanderWerf, Eric. Pacific Rim Conservation, Hawaii, USA.
Weber, Nicola. Ascension Island Government, UK.
Wilson Ian, Puketi Forest Trust, New Zealand.
Zino, Francis. Freira Conservation Project, Madeira, Portugal.
Zito, Jason. Kauai Natural Area Reserves System, Hawaii, USA.
Zuel, Nicolas. Mauritian Wildlife Foundation, Mauritius.

Annexe 4

Liste des 55 publications sur le régime alimentaire des rats
(Chapitre I et IV)

Annexe 4: Rat diet studies including at least one species of *Rattus* (*R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*)

Baker RH. 1946. A study of rodent populations on Guam, Mariana Islands. Ecological Monographs **16**:393–408.

Beard KH, Pitt WC. 2006. Potential predators of an invasive frog (*Eleutherodactylus coqui*) in Hawaiian forests. Journal of Tropical Ecology **22**:345–347.

Bettesworth DJ. 1972. *Rattus exulans* on Red Mercury Island. Tane **18**:117–118.

Bunn TJ, Craig JL. 1989. Population cycles of *Rattus exulans*: Population changes, diet, and food availability. New Zealand Journal of Zoology **16**:409–418.

Cassaing J, Derré C, Moussa I, Cheylan G. 2007. Diet variability of Mediterranean insular populations of *Rattus rattus* studied by stable isotope analysis. Isotopes in Environmental and Health Studies **43**:197–213.

Caut S, Angulo E, Courchamp F. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. Journal of Applied Ecology **45**:428–437.

Clark DA. 1982. Foraging behavior of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*): meal structure, sampling, and diet breadth. Ecology **63**:763–772.

Clout MN. 1980. Ship rats (*Rattus rattus* L.) in a *Pinus radiata* plantation. New Zealand Journal of Ecology **3**:141–145.

Cole FS, Loope L., Medeiros AC, Howe CE, Anderson LJ. 2000. Food habits of introduced rodents in high-elevation shrubland of Haleakala National Park, Maui, Hawai'i1. Pacific Science **54**:313–329.

Copson GR. 1986. The diet of the introduced rodents *Mus musculus* L and *Rattus rattus* L on sub-Antarctic Macquarie Island. Wildlife Research **13**:441–445.

Daniel M. 1973. Seasonal diet of the ship rat (*Rattus rattus*) in lowland forest in New Zealand. Pages 21–30 Proceedings New Zealand Ecological Society. JSTOR. Available from http://www.jstor.org/stable/24061506 (accessed June 14, 2016).

Drever MC, Harestad AS. 1998. Diet of Norway rats, *Rattus norvegicus* , on Langara Island, Queen Charlotte Islands, British Columbia : Implications for conservation of breeding seabirds. The Canadian field naturalist **112**:676–683.

Drummond DC. 1960. The food of *Rattus norvegicus* Berk. in an area of sea wall, saltmarsh and mudflat. The Journal of Animal Ecology **29**:341–347.

Fall MW, Medina AB, Jackson WB. 1971. Feeding patterns of *Rattus rattus* and *Rattus exulans* on Eniwetok Atoll, Marshall Islands. Journal of Mammalogy **52**:69–76.

Ferreira SM, Atkins G, Marsh S, Petrove I, May W, Te Hira L. 2001. The limitations of using kiore (*Rattus exulans*) diet-sampling to determine woodrose (*Dactylanthus tay/ori*, Balanophoraceae) distribution on Hauturu (Little Barrier Island), New Zealand. New Zealand Journal of Botany **39**:465–470.

Gales RP. 1982. Age- and sex-related differences in diet selection by *Rattus rattus* on Stewart Island, New Zealand. New Zealand Journal of Zoology **9**:463–466.

Harper GA. 2007. Detecting predation of a burrow-nesting seabird by two introduced predators, using stable isotopes, dietary analysis and experimental removals. Wildlife Research **34**:443–453.

Harrison JL. 1955. Data on the reproduction of some Malayan mammals. Proceedings of

the Zoological Society of London **125**:445–460.

Hervías S, Ceia FR, Pipa T, Nogales M, de Ybáñez RR, Ramos JA. 2014. How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator? Zoology **117**:171–178.

Innes J. 1979. Diet and reproduction of ship rats in the northern Tararuas. New Zealand Journal of Ecology **2**:85–86.

Kami HT. 1966. Food of rodents in the Hamakua district, Hawaii. Pacific Science **20**:367–373.

Major HL, Jones IL, Charette MR, Diamond AW. 2007. Variations in the diet of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) inferred using stable isotope analysis. Journal of Zoology **271**:463–468.

Marshall JT. 1955. Rats of Arno atoll, Marshall Islands. Journal of Mammalogy **36**:259–263.

McQueen S, Lawrence B. 2008. Diet of ship rats following a mast event in beech (*Nothofagus* spp.) forest. New Zealand Journal of Ecology **32**:214–218.

Miller CJ, Miller TK. 1995. Population dynamics and diet of rodents on Rangitoto Island, New Zealand, including the effect of a 1080 poison operation. New Zealand Journal of Ecology **19**:19–27.

Moors PJ. 1985. Norway rats (*Rattus norvegicus*) on the Noises and Motukawao Islands, Hauraki Gulf, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology **8**:37–54.

Mosby JM, Wodzicki K, Thompson HR. 1973. Food of the kimoa (*Rattus exulans*) in Tokelau Islands and other habitats in the Pacific. New Zealand Journal of Science **16**:799–810.

Navarrete SA, Castilla JC. 1993. Predation by Norway rats in the intertidal zone of central Chile. Marine Ecology-Progress Series **92**:187–187.

Newman DG, McFadden I. 1990. Seasonal fluctuations of numbers, breeding, and food of kiore (*Rattus exulans*) on Lady Alice Island (Hen and Chickens group), with a consideration of kiore: tuatara (*Sphenodon punctatus*) relationships in New Zealand. New Zealand Journal of Zoology **17**:55–63.

Norman FI. 1970. Food preferences of an insular population of *Rattus rattus*. Journal of Zoology **162**:493–503.

Pisanu B, Caut S, Gutjahr S, Vernon P, Chapuis J-L. 2010. Introduced black rats *Rattus rattus* on Ile de la Possession (Iles Crozet, Subantarctic): diet and trophic position in food webs. Polar Biology **34**:169–180.

Quillfeldt P, Schenk I, McGill RAR, Strange IJ, Masello JF, Gladbach A, Roesch V, Furness RW. 2008. Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. Polar Biology **31**:333–349.

Ringler D, Russell J, Le Corre M. 2015. Trophic roles of black rats and seabird impacts on tropical islands: Mesopredator release or hyperpredation? Biological Conservation **185**:75–84.

Riofrío-Lazo M, Páez-Rosas D. 2015. Feeding habits of introduced black rats, *Rattus rattus*, in nesting colonies of Galapagos petrel on San Cristóbal Island, Galapagos. PLOS ONE **10**:e0127901.

Robinet O, Craig JL, Chardonnet L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. Biological Conservation **86**:223–232.

Rodríguez M. MA, Herrera M. LG. 2013. Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader. Oecologia **171**:537–544.

Ruffino L, Russell JC, Pisanu B, Caut S, Vidal E. 2011. Low individual-level dietary

plasticity in an island-invasive generalist forager. Population ecology **53**:535–548.

Ruscoe WA, Sweetapple PJ, Perry M, Duncan RP. 2013. Effects of spatially extensive control of invasive rats on abundance of native invertebrates in mainland New Zealand forests. Conservation Biology **27**:74–82.

Russell CA. 1980. Food habits of the roof rat *Rattus rattus* in two areas of Hawaii Volcanoes National Park. Pages 269–272 Proceedings of the third conference in natural sciences, Hawai 'i Volcanoes National Park. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawai 'i, University of Hawai 'i, Honolulu.

Russell JC, Ringler D, Trombini A, Corre M. 2011. The island syndrome and population dynamics of introduced rats. Oecologia **167**:667–676.

Samaniego-Herrera A. 2014. Ecology and impacts of invasive rodents on tropical islands, in relation to eradication operations. University of Auckland, New Zealand.

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A, Krushelnycky PD, Mosher SM, Drake DR. 2013. Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). Biological Invasions **15**:1037–1048.

Stapp P. 2002. Stable isotopes reveal evidence of predation by ship rats on seabirds on the Shiant Islands, Scotland. Journal of Applied Ecology **39**:831–840.

Strecker RL, Jackson WB. 1962. Intra- and interspecific behavior. Pages 173–176in T. I. Storer, editor.Pacific island rat ecology.

Sugihara RT. 1997. Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pacific Science **51**:189–198.

Sweetapple PJ, Nugent G. 2007. Ship rat demography and diet following possum control in a mixed podocarp-hardwood forest. New Zealand Journal of Ecology **31**:186–201.

Thibault M, Brescia F, Jourdan H, Vidal E. in revision. Invasive rodents as an underlooked threat for skink conservation in a tropical island hotspot of biodiversity. New Zealand Journal of Ecology.

Tobin ME, Koehler AE, Sugihara RT. 1994. Seasonal patterns of fecundity and diet of roof rats in a Hawaiian macadamia orchard. Wildlife Research **21**:519–525.

Vernes K, McGrath K. 2009. Are introduced black rats (*Rattus rattus*) a functional replacement for mycophagous native rodents in fragmented forests? Fungal Ecology **2**:145–148.

Wirtz WO. 1972. Population ecology of the Polynesian rat, *Rattus exulans*, on Kure Atoll, Hawaii. Pacific Science **26**:433–464.

Witmer G, Burke P, Jojola S, Dunlevy P. 2006. The biology of introduced Norway rats on Kiska Island, Alaska, and an evaluation of an eradication approach. Northwest Science **80**:191–198.

Yabe T. 1979. The relation of food habits to the ecological distributions of the Norway rat *Rattus norvegicus* and the roof rat *Rattus rattus*. The Ecological Society of Japan **29**:235–244.

Yabe T, Hashimoto T, Takiguchi M, Aoki M, Kawakami K. 2009. Seabirds in the stomach contents of black rats *Rattus rattus* on Higashijima, the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. Marine Ornithology **37**:293–295.

Yabe T, Wada Y. 1983. Food habit and population changes of the roof rat *Rattus rattus* in sugar cane fields on Tokunoshima Island. The Japan Society of Medical Entomology and Zoology **34**:21–24.

Zarzoso-Lacoste D. 2013. Vers une meilleure compréhension des interactions trophiques directes et indirectes entre prédateurs invasifs et espèces natives au sein des écosystèmes insulaires. PhD unpublished thesis. Aix-Marseille University, France.

Annexe 5

Résultats des PERMANOVA réalisées dans le cadre des analyses de régime alimentaire des rats (Chapitre IV)

Annexe 5: PERMANOVA results on the effects of various rat variables and capture session variables on relative volume scores of plants, invertebrates, reptiles and birds. Rat variables include species (*R. rattus* and *R. exulans*), age (adult, juvenile), sex (male, female) and capture session variables included four sessions of rat trapping (May 2013, December 2013, September 2014, April 2015). Distances between each individual were calculated with the "gower" method. For PERMANOVA conducted on capture session variables, post hoc tests allowed conducting pairwise comparisons; the p values were adjusted with the Holm correction.

Differences between rat species

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Species	1	4.034	4.034	288.89	38.63	0.001
Residuals	459	6.410	0.014		61.37	
Total	460	10.444				

Rattus rattus

Differences between adults and juveniles

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Age	1	0.028	0.027	1.688	0.45	0.222
Residuals	372	6.052	0.016		99.55	
Total	373	6.080				

Differences between males and females

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Sex	1	0.0008	0.0008	0.051	0.014	0.844
Residuals	372	6.079	0.0163		99.99	
Total	373	6.080				

Differences between the four capture sessions

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Session	3	0.367	0.122	7.932	6.04	0.001
Residuals	370	5.712	0.015		93.96	
Total	373	6.080				

Session pairs	F.Model	R2	p.value	p.adjusted
May 2013 vs December 2013	0.916	0.42	0.4027	0.5328
May 2013 vs September 2014	12.408	7.88	0.0003	0.0012**
May 2015 vs Avril 2015	15.251	7.62	0.0001	0.0006***
December 2013 vs September 2014	7.588	3.94	0.0023	0.0069**
December 2013 vs Avril 2015	10.734	4.55	0.0002	0.0010**
September 2014 vs Avril 2015	1.427	0.93	0.2664	0.5328

Rattus exulans

Differences between adults and juveniles

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Age	1	0.029	0.029	0.96078	1.12	0.366
Residuals	85	2.530	0.030	0.98882		
Total	86	2.559				

Differences between males and females

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Sex	1	0.091	0.091	3.1475	3.57	0.07
Residuals	85	2.467	0.029	0.96429		
Total	86	2.559				

Differences between the four capture sessions

	d.f.	SS	MS	F	R^2 (%)	P
Session	3	0.201	0.067	2.3558	7.85	0.069
Residuals	83	2.358	0.028	0.92153		
Total	86	2.559				

Annexe 6

Comparative effects of native frugivores and introduced rodents on seed germination in New-Caledonian rainforest plants

Authors: DURON Quiterie, GARCIA-IRIARTE Oriana, BRESCIA Fabrice, VIDAL Eric

"Biological Invasions", 2016, DOI 10.1007/s10530-016-1284-1

Biol Invasions
DOI 10.1007/s10530-016-1284-1

ORIGINAL PAPER

Comparative effects of native frugivores and introduced rodents on seed germination in New-Caledonian rainforest plants

Quiterie Duron · Oriana Garcia-Iriarte · Fabrice Brescia · Eric Vidal

Received: 29 March 2016 / Accepted: 25 September 2016
© Springer International Publishing Switzerland 2016

Abstract Native frugivores play an important role in native plant community dynamics by participating in seed dispersal. Today many island forests are invaded by introduced omnivores, such as rats, but their role in dispersing native plants is still little known. Here, we evaluated whether native seeds from New-Caledonian rainforests can germinate after passing through an invasive rat digestive tract and compared seed germinability and germination time between seeds ingested by invasive rats and native frugivores. We offered native fruits of *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata* to the rats *Rattus rattus* and *R. exulans*, three flying foxes *Pteropus* spp. and the pigeon *Ducula goliath.* Our results showed that seeds can germinate after passing through an invasive rat digestive tract, and suggest that rats can disperse seeds of both plant species. However, invasive rats may be less efficient than native frugivores, as more seeds were destroyed when passing through rat digestive tracts than through native frugivores, and because germinability was lower and germination time was longer for seeds passing through invasive rats than through native frugivores. The reduced efficiency of rats may result from their generalized diet, the structure of their digestive tract, and/or their feeding behavior. In New-Caledonian rainforests, dispersal services on both plant species are likely well fulfilled by flying foxes and *Ducula* pigeons, but rats do not seem to be as efficient dispersers. Consequently, management measures to protect native frugivores should help to conserve seed dispersal services.

Keywords Seed dispersal · Seed destruction · *Rattus* · Flying foxes · Frugivorous pigeon

Q. Duron (✉) · O. Garcia-Iriarte · E. Vidal
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Univ, Univ Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia, France
e-mail: quiterie.duron@ird.fr

F. Brescia
Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres - BP 73, 98890 Païta, New Caledonia, France

Introduction

Seed dispersal is a key process in plant community dynamics as it allows species to colonize new areas and avoid competition with siblings, predation, and spread of pathogens (Traveset et al. 2014). Frugivorous vertebrates, especially mammals and birds, play an important role in seed dispersal (Jordano 2014). Vertebrates disperse seeds from 70 to 94 % of all woody species in tropical rainforests, and seeds from 65 to 74 % in subtropical humid forest (Jordano 2014). One of the main ways for frugivores to disperse seeds is by endozoochory, i.e. by the ingestion and excretion of seeds. While frugivores benefit by obtaining energy

Published online: 04 October 2016

and nutrients from the fruit pulp, endozoochory benefits the plant by facilitating the transport of seeds away from the parent plant location, and can also help germination (Traveset 1998; Reid and Armesto 2011; Jordano 2014). Passage through a frugivore's digestive tract can enhance germination success by abrasion of the seed coat and the removal of the pulp (Barnea et al. 1991; Traveset 1998; Jordaan et al. 2011). Endozoochory is crucial for the dispersal of many fleshy fruited plants (Traveset et al. 2014) and it is recognized that these mutualistic interactions are currently threatened by human disturbance and the drivers of global environmental change, such as invasive species (Tylianakis et al. 2008; Markl et al. 2012). On islands, endozoochory relations are even more particularly prone to be disturbed by invasive species because of the uniqueness and the low diversity of native frugivore assemblages (Traveset and Richardson 2006; Traveset et al. 2014).

Invasive species can affect dispersal processes negatively by disrupting plant-seed disperser interactions (Kelly et al. 2006; Traveset and Richardson 2006), or positively by compensating when native seed dispersers are few or have disappeared (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Pattemore and Wilcove 2011). For example, the efficiency of introduced birds as native seed dispersers was already demonstrated in Hawaiian forests (Foster and Robinson 2007), and the capacity of invasive rats to disperse small seeds of both native and invasive plants was studied in New Zealand and Hawaiian forests (Williams et al. 2000; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels 2011; Shiels and Drake 2011). However, invasive species can belong to groups or taxa that did not exist among native species, in particular flightless terrestrial mammals that have historically been absent from most oceanic islands (Lever 1985; Whittaker and Fernandez-Palacios 2007; Scheiner and Willig 2011) and did not evolve together with native plant species (Nogales et al. 2005). These two particularities may result in lower seed dispersal performances of invasive vertebrates versus native vertebrates. The effects of invasive species on seed dispersal can be ambiguous and our objective was to study the relative capacities of invasive rats and native frugivores to facilitate the dispersal process in an island system.

On islands, native vertebrate frugivores include birds, flying foxes and many Squamata but few terrestrial mammals (Olesen and Valido 2004; Nogales et al. 2005). Nonetheless, most islands have been invaded by exotic terrestrial mammals (Courchamp et al. 2003; Blackburn et al. 2004), some of them being partly frugivorous like pigs, deer, rabbits and rats. These species can strongly affect plant communities and mutualisms directly, through predation and competition (Traveset and Richardson 2006; Traveset et al. 2009). Invasive rats (*Rattus* spp.), and particularly the Black rat *Rattus rattus*, even if their diet is omnivorous and depends on seasonal resource availability (Caut et al. 2008; Shiels et al. 2014), feed mainly on plant material (seeds, fruits, vegetative parts; Sugihara 1997; Meyer and Butaud 2008; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels et al. 2012). Invasive rats are generally considered to be seed predators and are known for their detrimental effects on plants (Meyer and Butaud 2008; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels and Drake 2011), but they may also have positive effects by acting as seed dispersers (Williams et al. 2000; Grant-Hoffman and Barboza 2010). When eating fleshy fruits, small seeds may pass intact through the rat digestive tract and may be dispersed by endozoochory (Traveset 1998; Williams et al. 2000; Bourgeois et al. 2005; Grant-Hoffman and Barboza 2010; Shiels 2011). The length limit of seeds reported to pass intact through the rat digestive tract was about 2.0–2.5 mm for *R. rattus* and 0.11 mm for the Pacific rat *R. exulans* (Williams et al. 2000; Shiels 2011). However, our knowledge on the capacity of invasive rats to participate in native seed dispersal is still limited (Shiels and Drake 2011).

Since most of the world's islands (82 %) are now occupied by invasive rats (Atkinson 1985; Capizzi et al. 2014), a better understanding of the role of invasive rats in their host ecosystems is essential before considering their management. In the New Caledonia archipelago, two common invasive rats *R. exulans* and *R. rattus* coexist in all natural areas from sea level to 1629 m a.s.l (Beauvais et al. 2006). *R. exulans* reached the archipelago 3000 years ago with the initial Melanesian settlements, while *R. rattus* arrived with European colonization about 150 years ago (Beauvais et al. 2006). New Caledonia is listed as one of 35 biodiversity hotspots with exceptional rates of floral endemism that reach 83.2 % in rainforests (Mittermeier et al. 2011; Morat et al. 2012). A study conducted on 123 new-Caledonian rainforest tree species revealed that 72 % have adaptations for dispersal by vertebrates (Carpenter et al. 2003), and

pinpointed the importance of conserving native frugivorous species to maintain dispersal processes of endemic plants. Native frugivores on New Caledonia's main island (Grande Terre) include 47 species of Squamata (42 gekkos and 5 skinks) (Hervé Jourdan, personal communication), 15 species of birds (Barré and Dutson 2000; Tassin et al. 2010), and four species of flying foxes (Flannery 1995), and may have been more diversified before human and rat colonization (Balouet and Olson 1989; Balouet 1991).

Few comparisons of the effects of passage through invasive versus native species' digestive tracts on seed germination have been conducted (Nogales et al. 2005). To the best of our knowledge, only one study conducted in the Cook Islands, on *Ficus prolixa*, compared the differences in native seed germination after passage through native frugivorous (bird and flying foxes) and invasive rat species digestive tracts (Staddon et al. 2010). Therefore, the presence of both native frugivores (birds and flying foxes) and invasive rats in New-Caledonian rainforest represented a unique opportunity to test their relative effects on seed germination. In this study, we focused on the first steps of dispersal by endozoochory i.e. seed survival and germination after passing through the digestive tract, and compared these in native frugivores and invasive rats. Our aims were to evaluate whether seeds can survive and germinate after passing through the invasive rat digestive tract and to compare seed germination effectiveness (germinability and germination time), between non ingested seeds and seeds ingested by native frugivores or invasive rats.

Methods

Fruits and seeds characteristics

Two native plant species were selected based on morphological, ecological, and phenological criteria and their accessibility: *Ficus racemigera* (Bureau, Moraceae) and *Freycinetia sulcata* (Warb., Pandanaceae). Their fruits are known to be eaten by both native frugivorous birds and flying foxes, as well as by invasive rats in New Caledonia (M. Boissenin and H.Vandrot, personal communication). Moreover, species of the genera *Ficus* and *Freycinetia* are known to be eaten by flying foxes (Parsons et al. 2006; Nakamoto et al. 2009; Heer et al. 2010) and bats (Burrows 1996) in other parts of the world. *Ficus* species were also noted as the most common food source for *Ducula galeata* in the Marquesas archipelago (Blanvillain and Thorsen 2003) and are consumed by *Ducula pacifica* in Tonga (McConkey et al. 2005). *Ducula goliath* was observed feeding on *Freycinetia arborea*, a species closely related to *Freycinetia sulcata*, in Mont Panié, New Caledonia (personal observation). Seeds of both the genera *Ficus* and *Freycinetia* were found in *R. rattus* and *R. exulans* stomach and caecum contents for specimens collected in Mont Panié rainforest area, and these results oriented our choice to study germination of these two plant species. *Ficus* and *Freycinetia* have small seeds (<1.5 mm) which may allow dispersal by endozoochory by both native frugivores and invasive rats (Williams et al. 2000; Shiels 2011; Shiels and Drake 2011). For both species, a sample of fruits and seeds was weighed with a precision balance Mettler AE 240 (precision 0.1 mg), fruits were measured using a digital caliper (precision 0.001 mm) and seeds from binocular photography with "Image J" software (Table 1).

Ficus racemigera (hereafter *Ficus*) is a species of tree endemic to New Caledonia and Vanuatu, found in dense rainforests at various elevations. The fig "fruit", called a syconium, is a multiple pseudocarp, which includes several achene fruits. Each achene is made up of a seed surrounded by its calyx and fixed by a pedicel to the syconium fleshy receptacle. Each fig contains more than 300 small brown and rounded seeds (length 1.03 ± 0.89 mm; width 0.72 ± 0.84 mm). Mature fruits, selected for their reddish color and smooth texture, were collected in rainforest areas on Mont Koghi (22°10′38″S, 166°30′30″E, 450 m a.s.l.) in February and March 2015. *Freycinetia sulcata* (hereafter *Freycinetia*) is a hemiepiphyte native liana. Their fruits, or berries, are gathered in a yellow scented infructescence. Each infructescence contains more than 1000 seeds (length 1.15 ± 0.08 mm; width 0.28 ± 0.03 mm), which are covered by a thick mucilaginous flesh. Seeds are slightly curved with hyaline membrane margins on each side (Stone et al. 1998). Mature fruits, distinguished by their yellow color and their strong scent, were collected on Mont Panié (20°37′30″S, 164°46′56″E, 650 m a.s.l.) in March and May 2015.

Table 1 Summary of fruit and seed color, size, weight, and numbers for *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata*. Fruits measures for *Freycinetia* were made on the whole inflorescence

	Ficus racemigera	*Freycinetia sulcata*
Family	MORACEAE	PANDANACEAE
Life form	Shrub or tree	Secondary hemiepiphyte
Fruit color	Red	Yellow
Fruit length (mm)	14.42 ± 1.47 (n = 33)	81.28 ± 11.1 (n = 21)
Fruit width (mm)	16.09 ± 1.85 (n = 33)	46.57 ± 7.03 (n = 21)
Fruit fresh mass (mg)	2.00 ± 0.22 (n = 25)	70.45 ± 8.6 (n = 6)
Number of seeds per fruit	329 ± 15	>1000
Seed color	Brown	Yellow
Seed length (mm)	1.03 ± 0.90 (n = 31)	1.15 ± 0.08 (n = 36)
Seed width (mm)	0.72 ± 0.85 (n = 31)	0.28 ± 0.04 (n = 36)
Seed mass (mg)	0.21 ± 0.04 (n = 100)	0.31 ± 0.00 (n = 90)
Seed shape	Reniform	Curved

Frugivorous vertebrate species tested

We tested two groups of vertebrate disperser species i.e. native frugivores (three species of flying foxes, *Pteropus ornatus, P. tonganus* and *P. vetulus*, and the imperial pigeon, or Notou, *Ducula goliath*), and introduced omnivorous rodents (two invasive rat species, *R. rattus* and *R. exulans*). *P. ornatus* is endemic to New Caledonia. Adult males can weigh 570 g with body size of 23 cm (Flannery 1995). *P. tonganus* is native to New Caledonia and has a large distribution in the Pacific. Adults weigh between 530 and 710 g (Flannery 1995). *P. vetulus* is endemic to New Caledonia and it is the smallest species of flying fox of the genus *Pteropus* in New Caledonia, weighing between 180 and 220 g (Flannery 1995; Brescia 2007). *D. goliath* is reputedly the largest arboreal pigeon in the world and its exclusively frugivorous regime confers an essential role as dispersal agent for many fruit species in rainforests (Barré et al. 2003). The feeding experiments were done on animals held in captivity in a zoological park. For *P. ornatus*, we worked with a group of five males held in a 3.4 m × 3.1 m × 6.2 m aviary; for *P. tonganus*, we worked with one male and two females held in a 3 m × 2.5 m × 4.6 m aviary; and, for *P. vetulus* we worked with two males and four females held in a 3 m × 2.5 m × 7 m aviary. For *D. goliath*, we did the experiments with two males and three females, each one being held in an individual cage of 4.9 m × 2 m × 1.5 m. All the animals were fed daily in the morning by zookeepers, with fresh fruits and water was provided ad libitum.

The two invasive rats, *R. rattus* and *R. exulans*, were also considered. In Mont Panié area, adult *R. rattus* usually weigh around 177.4 ± 30.1 g (±SD, min = 120 g, max = 263 g) whereas adult *R. exulans* weigh around 69.5 ± 12.8 g (±SD, min = 50 g and max = 95 g). Ten adult *R. rattus* and four *R. exulans* were live trapped from two locations in forests near Nouméa (Ouen Toro dry forest, 22°18′36″S, 166°27′16″E and Koghi rainforest, 22°10′38″S, 166°30′30″E). Each rat was held in an 40 cm × 33 cm × 28 cm or 60 cm × 41 cm × 37 cm individual metal mesh cage with bedding material and shelter. They were fed daily with mixed seeds and water was provided ad libitum.

Fruit consumption trials

All the feeding trials were performed from February through May 2015 with fresh fruits of *Ficus* and *Freycinetia* collected the day before. Before each feeding trial, all the cages were cleaned entirely to remove all remains of old faeces and uneaten food, in order to facilitate faeces collection. For native frugivores, the fruits were offered at the same time as their usual diet during their morning meal for one or 2 days depending on the species. Fruits were offered to five *D. goliath*, five *P. ornatus*, three *P. tonganus*, and six *P. vetulus*. Rats were deprived of their usual food (mixed seeds) 24 h before feeding trials to ensure that they consumed the tested fruits. The fruits were offered to four *R. rattus* and four *R. exulans* by offering fruits in each cage for 2 days. Rats were returned to their regular diet for at least 48 h between

feeding trials. The faecal material was collected 24 and/or 36 h after consumption tests. In order to avoid any influence on germination induction or a hypothetical dormancy, faeces were stored at room temperature and were rapidly processed for germination tests in the 24 h following collection.

Assessment of seed percent survival

Visual inspection of faeces showed us that passage through native species digestive tracts did not destroy seeds. Moreover, *D. pacifica*, a species closely related to *D. goliath*, was observed defecating seeds up to at least 26 mm in diameter (McConkey et al. 2005), which is 20 times greater than the size of our tested seeds. Similarly, *Pteropus conspicillatus* can defecate seeds of at least 3.7 mm (Richards 1990). Consequently, we assumed that 100 % of seeds ingested by native frugivores survived. However, flying foxes also spit out fruit pulp and some seeds after squeezing the juice from the fruits (Banack 1998; Shilton et al. 1999). Consequently a portion of the seeds may be not dispersed as far as the others. For invasive rats, in parallel to the consumption trials described above, a parallel experiment was set up to estimate the percentage of seed survival when seeds were ingested by the two species of rats (Williams et al. 2000; Shiels and Drake 2011). The number of seeds offered to rats was controlled by placing a precise number of seeds (100 seeds for *Ficus* and 50 seeds for *Freycinetia),* into a highly palatable bait composed of a mixture of crushed kibbles and peanut butter. This bait was offered individually to six *R. rattus* and four *R. exulans* but faeces could only be collected from five *R. rattus* and two *R. exulans*. All the droppings were carefully collected and inspected under a binocular microscope Leica MZ75 (4× magnification) in order to determine the percentages of damaged and undamaged seeds passing through the rat digestive tract. Seeds were considered undamaged when there was no visible change in the seed coat after passage through the digestive tract (Nogales et al. 2005). The removal of the calyx for the *Ficus* seeds was not considered to be damage.

Germination trials

Undamaged seeds were removed from native and invasive species faeces and were cleaned with tap water in order to avoid the potential effects of nutrients coming from faeces. Then seeds were quickly placed on water-wet cotton (humidity 100 %) in transparent Petri dishes. Four replicates of 25 seeds each (pooled from different individual plants and different individual animals) were tested for each treatment (Tassin et al. 2010; De Carvalho-Ricardo et al. 2014) except for *R. exulans,* for which very few seeds were obtained from the faeces ($n = 12$ for *Ficus* and $n = 9$ for *Freycinetia*). There were six ingested seed treatments: *R. rattus*, *R. exulans*, *P. ornatus*, *P. tonganus*, *P. vetulus*, and *D. goliath*. Non ingested seeds, used as a control treatment, were manipulated in the same manner as ingested seeds. In the case of *Ficus,* two sets of control treatments were carried out: seeds without calyx ("no calyx" treatment) and seeds with calyx ("calyx" treatment). The reason for this was that when non-ingested seeds were hand-extracted, the seeds came with the calyx, though ingested seeds were found without the calyx. *Freycinetia* seeds do not have an individual calyx, so the second control group was not necessary in this case. The Petri dishes were placed in an incubator at 26.5 °C with a natural photoperiod. Germination, defined as the emergence of 2 mm of the primary root (De Carvalho-Ricardo et al. 2014), was checked daily with a binocular microscope Leica MZ75 (4x magnification). Germination was monitored 15 days after sowing for *Ficus* and after 49 days for *Freycinetia*.

Statistical analysis

Seed percent survival was compared between rat and seed species with Chi-square tests for homogeneity with Yates' continuity correction. Concerning germination data analysis, for each Petri dish, the percentage of seeds that had germinated ("germinability") at the end of germination monitoring was calculated. Germination times were also measured. The "date of germination start" was noted as the day when the first seed had germinated in a Petri dish, and "T50″ corresponded to the number of days required to reach 50 % germination of the total number of sown seeds.

We assessed whether the germinability varied according to the different treatments using Generalized Linear Models (GLMs, quasibinomial family to account for over- or under-dispersion). We used a Chi-square test to assess the significance of the deviance change between the null model and the model with the

"treatment" variable. GLMs were performed initially on data when grouped into four categories of treatments: controls (with and without calyx), invasive rats (*R. rattus* and *R. exulans*), native pigeons (*D. goliath*) and native flying foxes (*P. ornatus*, *P. tonganus*, and *P. vetulus*). Secondly, all treatments were compared by pairs using post hoc Tukey's tests, with the Holm correction (Aickin and Gensler 1996).

The germination times for each treatment were analyzed using Generalized Additive Models (GAMs) with the proportion of seed germinated as a response variable and quasibinomial errors to account for over- or under-dispersion. Seed germination is not a linear function of time so we fitted change in number of seeds germinated with time using a thin plate regression spline (Wood 2006). We set the spline basis dimension '*k*' to 6 to limit the complexity of the splines and prevent overfitting. GAM model predictions were then used to calculate the T50 of each treatment. All analyzes were performed under R Version 3.1.2 with packages multcomp and mgcv.

Results

Assessment of seed percent survival

Visual inspections of faeces showed that 100 % of seeds were undamaged after passing through native frugivore guts. By contrast, the seed survival results showed that the invasive rats destroyed a large proportion of the seeds that they ingested. For *Ficus*, the percentage of intact seeds passed through the *R. rattus'* digestive tract averaged 30.6 ± 13.5 % (±SD, $n = 5$) and was significantly higher than the percentage of intact seeds that passed through *R. exulans*: 14 ± 1.4 % (±SD, $n = 2$, $\chi^2 = 7.02$, $df = 1$, $p = 0.008$). For *Freycinetia*, 30 ± 19.0 % (±SD, $n = 5$) of seeds were found intact in *R. rattus* faeces and only 16 ± 2.8 % (±SD, $n = 2$; $\chi^2 = 4.77$, $df = 1, p = 0.029$) in *R. exulans* faeces. No difference in survival rates was recorded between *Ficus* and *Freycinetia* species ($\chi^2 = 0.014$, $df = 1$, $p = 0.905$).

Germinability

The low number of seeds ($n = 12$ for *Ficus* and $n = 9$ for *Freycinetia*) found in *R. exulans* faeces did not allow comparison of germinability and germination time with other treatments, so the *R. exulans* data were excluded from the statistical analysis of separate species. When analyzes were performed on treatment category, *R. exulans* data were grouped with *R. rattus* data in the "invasive rats" group.

For *Ficus*, the Chi-square test conducted in GLM results showed the existence of a significant effect of the treatment category, i.e. a difference in germinability among controls, native pigeons, native flying foxes and invasive rats (deviance explained by the model: 6.69 %, $p < 0.001$). Seeds passing through native flying foxes (*Pteropus* spp.) had a higher germinability than those passing through invasive rats ($p = 0.012$). However, no difference in germinability was recorded between invasive rats and the control treatments ($p = 1$) nor with native pigeons (*D. goliath*, $p = 0.140$). When all treatments were compared (Table 1a; Fig. 1), control seeds with calyx had lower germinability than control seeds without calyx ($p = 0.013$). Control seeds with calyx also had lower germinability than seeds ingested by *Ducula goliath* ($p = 0.004$), *Pteropus ornatus* ($p = 0.005$), *P. tonganus* ($p = 0.005$) and *P. vetulus* ($p = 0.005$). However, no significant difference was registered between control seeds with calyx and *R. rattus* ($p = 0.355$). For *R. rattus*, if we take into account the seed percent survival after gut passage, only 27 % of ingested seeds are likely able to germinate.

For *Freycinetia*, the Chi-square test conducted in GLM results also showed the existence of a significant effect of the treatment category on the germinability (deviance explained by the model: 24.8 %, $p < 0.001$). Seeds ingested by invasive species (i.e. *Rattus* spp.) had a 50 % lower germinability than those ingested by native pigeons ($p < 0.001$), native flying foxes ($p < 0.001$) and the control seeds ($p < 0.001$). However, there was no difference between seeds ingested by native pigeons or native flying foxes and the control ($p = 0.191$ and $p = 0.086$ respectively). When regarding native species, seeds ingested by *D. goliath* had a higher germinability followed by *P. vetulus* and *P. tonganus*. In contrast, *P. ornatus* treatment had the lowest germinability among native species (Table 1b; Fig. 1). Seeds ingested by *R. rattus* and *P. ornatus* had lower germinability than control seeds ($p < 0.001$ and $p = 0.006$ respectively). Seeds subjected to *R. rattus* treatment had lower germinability than those subjected to *D. goliath* ($p < 0.001$), *P. tonganus* ($p < 0.001$) and *P. vetulus* treatments

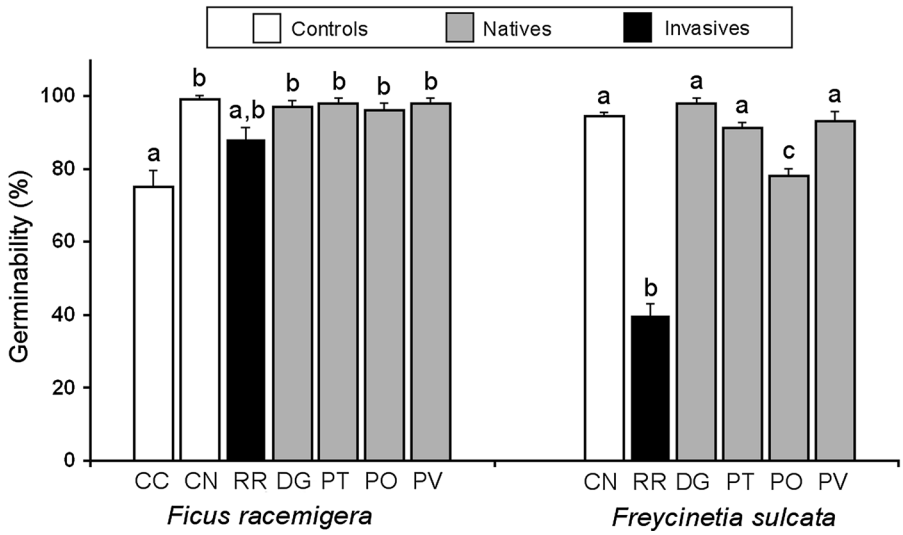


Fig. 1 Germinability (% mean ± 1SD) of *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata* seeds according to the following treatments: controls (i.e. non-ingested seeds: *CN* control without calyx, and *CC* control with calyx), introduced omnivorous rodents: *RR R. rattus,* and native frugivorous species (*DG Ducula goliath*, *PT Pteropus tonganus, PO P. ornatus* and *PV P. vetulus)*. Within a plant species, means sharing the same letter are not significantly different ($p > 0.05$)

($p < 0.001$). For *R. rattus*, if we take into account the seed percent survival after gut passage, only 12 % of ingested seeds are likely able to germinate.

Germination time

First germinations of *Ficus* seeds were registered 2 days after sowing for seeds subjected to passage through *D. goliath* whereas seeds subjected to *R. rattus* treatment began to germinate 5 days after sowing (Table 2a; Fig. 2). The last germination was recorded on day 13 for the control without calyx treatment. T50 (number of days required to reach 50 % of the total number of sown seeds) differed for all treatments (Table 2a; Fig. 2). Whereas seeds ingested by native species germinated quickly ($4.35 < T50 < 5.65$ days), seeds ingested by *R. rattus* reached T50 about 3 days later ($T50 = 8.25$ days, Table 2a).

First germinations of *Freycinetia* seeds were registered 15 days after sowing for seeds ingested by *D. goliath, P. ornatus* and *P. vetulus*, whereas seeds ingested by *R. rattus* began to germinate on day 20 (Table 2b; Fig. 3). The last germinations were recorded on day 40 for *R. rattus* and *Pteropus* spp. treatments (Table 2b; Fig. 3). For the native species treatments, the smaller T50 s were recorded for *P. vetulus* ($T50 = 19.95$ days), followed by *D. goliath* ($T50 = 20.22$ days), and the control treatment ($T50 = 22.36$ days, Table 2b). As only 39.7 % of seeds have germinated with *R. rattus* treatment, the T50 was not estimated.

Discussion

Our results suggest that both native frugivorous vertebrates (*D. goliath* and *Pteropus* spp.) and introduced rodents (*Rattus* spp.) are potential dispersers of *Ficus racemigera* and *Freycinetia sulcata* seeds. However, seed dispersal by invasive rats is likely less efficient than by native frugivores as (1) more seeds were destroyed when passing through rats' digestive tracts than native frugivores', (2) germinability was lower for seeds passing through rat digestive tracts than native frugivores' and (3) T50 was longer when seeds were eaten by rats than by native frugivores. These results are consistent with other studies, which showed that invasive dispersers may be not as effective as native dispersers. For example, in the Canary Islands, invasive vertebrate frugivores defecated more damaged seeds of *Rubia fruticosa* than natives and fewer seeds germinated (Nogales et al. 2005). Invasive rats were found to be less effective than native species in dispersing *Ficus prolixa* in the Cook Islands (Staddon et al. 2010). This may be explained by the fact that, especially on islands, non-native seed dispersers generally have a more generalist and opportunistic diet than many native species, which are more specialized and so adapted to disperse native plant species (Aslan et al. 2012).

Differences in seed percent survival, germinability and germination time, may occur because of frugivore morphology and behavior, or from fruit and seed characteristics (Traveset 1998). First, vertebrate's body size determines the size of seeds that can pass

Table 2 Germinability (%, mean ± SE) for each treatment and significant differences between treatments, day of first germination, and T50, i.e. number of days required to reach 50 % of the total number of sown seeds; for a) *Ficus racemigera* and b) *Freycinetia sulcata*

Treatment	Germinability (%)	Day of first germination	T50 (days)
(*a*)			
ControlN (CN, $n = 6$)	99.0 ± 0.01/CC*	4	6.04
ControlC (CC, $n = 5$)	75.0 ± 4.6/CN*, DG**, PO**,PT**, PV**	4	7.58
R. rattus (RR, $n = 4$)	88.0 ± 3.4	5	8.25
P. ornatus (PO, $n = 4$)	96.0 ± 2.0/CC**	2	5.65
P. tonganus (PT, $n = 4$)	98.0 ± 1.4/CC**	3	4.06
P. vetulus (PV, $n = 4$)	98.0 ± 1.4/CC**	3	4.10
D. goliath (DG, $n = 4$)	97.0 ± 1.7/CC**	4	4.56
(*b*)			
Control (CN, n = 5)	94.4 ± 2.1/PO**, RR***	17	22.36
R. rattus (RR, n = 5)	39.7 ± 4.6/DG***, PT***, PV***, PO***,CN***	20	70
P. ornatus (PO, n = 4)	78.0 ± 4.2/DG**, RR***, PT., PV*, CN**	15	23.16
P. tonganus (PT, n = 5)	91.2 ± 2.5/PO., RR***	18	26.21
P. vetulus (PV, n = 4)	93.0 ± 2.6/PO*, RR***	15	19.95
D. goliath (DG, n = 4)	98.0 ±1.4/PO**, RR**	15	20.22

Treatment initials are used to indicate when a significant difference exists between treatments and the number of * indicates the degree of significance (.: $p = 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). Controls (non-ingested seeds) are denoted as ControlN when calyx was removed and ControlC when calyx was left

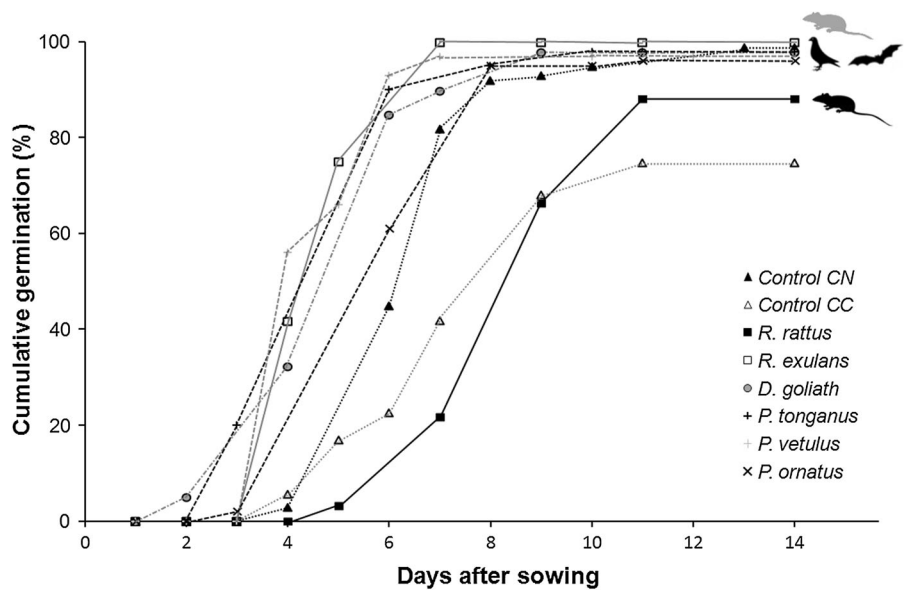


Fig. 2 Cumulative proportion of seeds (%) germinated of *Ficus racemigera* according to the treatment. *Control CN* control without calyx and *Control CC* Control with Calyx

intact through its digestive tract (Traveset 1998; Pérez-Méndez et al. 2015). Rats are smaller than flying foxes or imperial pigeons, and this difference may partly explain the lower percent survival for seeds in the rat treatment. The size limit for seeds passing intact through the digestive tract is reported to be 2.0–2.5 mm for *R. rattus* and 0.11 mm for *R. exulans* (Williams et al. 2000; Shiels 2011) whereas a limit of

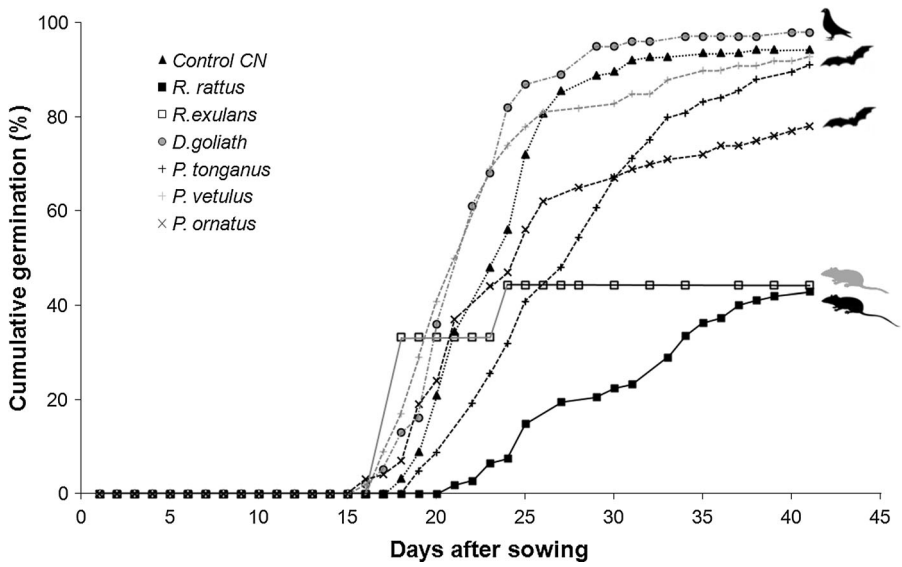


Fig. 3 Cumulative proportion of seeds (%) germinated of *Freycinetia sulcata* according to the treatment

3.7 mm has been noted for a species of flying fox (*Pteropus conspicillatus*) (Richards 1990). In our case, *Ficus* and *Freycinetia* seeds were about 1.0–1.15 mm which might explain the lower survival of seeds from rat treatment, particularly for *R. exulans*. Second, small ground-dwelling mammals, flying foxes, and birds differ in the structure of their digestive tracts, and seed survival and germination may be affected differently throughout the digestive process, from ingestion to excretion (Traveset 1998). For example, invasive rats can destroy seeds by chewing them with their teeth before swallowing fruit fragments, whereas birds do not have teeth and usually swallow the whole fruit without mastication. Moreover, seed retention time in the digestive tract can influence the seed coat because the greater the retention time, the greater the mechanical and chemical abrasion to the seed coat which can lead to variable germination efficiency (Barnea et al. 1991; Traveset 1998). Seed retention times were noted to range from 12 to 45 min to several hours for some other species of the genus *Pteropus* (Funakoshi et al. 1993; Shilton et al. 1999; De Carvalho-Ricardo et al. 2014). According to the fruit species ingested seed retention time went from 37 to 181 min in a New Zealand frugivorous pigeon, *Hemiphaga novaeseelandiae,* (Clout and Tilley 1992; Wotton et al. 2008), and would be about 30 min for a New-Caledonian dove, *Ptinolopus greyii,* when eating *Ficus* spp. (Boissenin et al. 2006). By contrast, it is reported to range from 12 to 48 h for rats (Perrin and Maddock 1983; Sakaguchi et al. 1987). The longer time passed in the rat digestive tract may lead to an excessive seed chemical abrasion, which may explain the lower seed germinability (Traveset 1998).

In our experimentation, germinability differences between native and invasive treatments were higher for *Freycinetia sulcata* than for *Ficus racemigera*. As noted by Traveset (1998), a frugivorous species can have different effects on seed germination depending on fruit and seed traits, such as size, shape, pulp consistency, seed coat thickness, etc. Seeds with high permeability and a thin coat may germinate more rapidly thanks to faster water absorption (Traveset et al. 2008). *Freycinetia* seeds have thicker coats than *Ficus* (personal observation) which may explain why the first germination was on day 15 for *Freycinetia* and on day 2 for *Ficus*. For *Ficus*, a higher germinability was observed when seeds were ingested or when the calyx was removed. In other *Ficus* species, the effect of seed passage through various vertebrates (primates, bats and birds) has also generally been enhancement of germination (Traveset 1998). Likewise, regarding morphological features of *Freycinetia* fruits, the hypothesis that seeds need to be released from the mucus sheath through ingestion by frugivores is a possibility, but, to the best of our knowledge, it has never been experimentally demonstrated before.

When compared with non-ingestion of seeds and ingestion by flying foxes, ingestion by the native imperial pigeon (*Ducula goliath*) seemed to better

enhance germination for *Freycinetia*. By contrast, for *Ficus*, the native pigeons did not have a greater facilitative effect than when no ingestion or ingestion by flying foxes occurred. The effects of birds on germination are variable according to seed species, sometimes enhancing and other times inhibiting germination, whereas no influence of ingestion by flying foxes on seed germinability has been reported (Traveset 1998). However, flying foxes and frugivorous pigeons are recognized to play an important role in seed dispersal, as they can allow seeds to germinate far from the mother plant (Galindo-Gonzalez et al. 2000; Olesen and Valido 2004; Nakamoto et al. 2009). *Ficus* is a key genus for flying foxes; for example, *Pteropus dasymallus* in Japan consumed nine different species of *Ficus* (Nakamoto et al. 2009), and *Pteropus conspicillatus* in Australia ate 13 different species of *Ficus* (Parsons et al. 2006). *Ficus* species were frequently eaten by *Pteropus conspicillatus* in a study conducted in the Australian wet tropics (Parsons et al. 2006). In the Cook Islands, native pigeons and doves appeared to be the most effective native dispersers of *Ficus prolixa* (Staddon et al. 2010) and *Ducula galeata* fed principally on fruits of *Ficus* in the Marquesas archipelago (Blanvillain and Thorsen 2003). Likewise, *Ficus racemigera* may be well dispersed by native *Pteropus* spp. and *Ducula goliath* in New Caledonia. Almost no information on *Freycinetia* germination or dispersal is known except that *Freycinetia* spp. can be dispersed by bats (Van Der Pijl 1957; Lord 1991) and that *Ducula goliath* was observed feeding on *Freycinetia arborea* in Mont Panié (personal observation), a *Freycinetia sulcata* closely related species.

Seed survival and germination are just two of many required steps for the development of a new plant individual. Another important condition is that animals have to defecate in suitable sites for germination (Calviño-Cancela 2004). To avoid competition, it is better for seeds to be taken away from the mother tree. *Ducula* pigeons and flying foxes help fulfill this condition by travelling long distances. In New Caledonia, Boissenin and Brescia (2014) showed that by night *P. ornatus* and *P. tonganus* equipped with satellite transmitters can fly distances between 8 to 15 km, from their day roosts to feeding areas. In contrast, rats are territorial and do not travel long distances (Bramley 2014; Ringler et al. 2014). On an island in the Indian Ocean, spool-line experiments showed that *R. rattus* made trips from 63 to 192 m inside the forest (Ringler et al. 2014). In a New-Caledonian rainforest, spatially explicit capture-recapture analyzes showed that *R. rattus* and *R. exulans* home ranges vary from 0.41 to 1.34 ha (Duron et al. unpublished results). These results suggest that invasive rats are not able to disperse seeds as far as native species. However, small movements may still help plants to avoid competition with siblings and, spread of pathogens and may allow colonization of treefall gaps (Traveset et al. 2014).

In view of these elements, invasive rats do not seem to be efficient dispersers when native pigeons and flying foxes are still present. Moreover, some species of passerines and Squamata are frugivorous or partly frugivorous and may play a disperser role in the rainforest, but very little is actually known. Nonetheless, the question of the importance of rats in the dispersal process is crucial as invasive rat populations are more and more subject to management operations i.e. eradication (complete removal) or control (rat population reduction). In New Caledonian rainforest, dispersal services for both species studied seem well-fulfilled by native flying foxes and imperial pigeons. However, flying foxes and imperial pigeons are popular game species in New Caledonia, and their populations are globally considered as decreasing (Mickelburgh et al. 1992; Barré and Dutson 2000; Brescia 2007). Low population densities i.e. less competition between individuals can lead to a cessation of dispersal function (McConkey and Drake 2006). If native dispersers' populations become small or disappear entirely, the role of invasive rats in seed dispersal may become more important (Staddon et al. 2010).

In New Caledonia, an assessment has been undertaken to determine whether controlling invasive rats would be beneficial for native biodiversity. Studying the trophic interactions and functional roles of invasive rats before making decisions about their management is crucial in order to avoid causing undesirable changes in the ecosystem (Zavaleta et al. 2001). Today, controlling rats in New Caledonia does not seem to pose a threat to essential seed dispersal services. Assuming that fruit resources may be limited, controlling rats may reduce competition with native frugivores. In some studies, a decrease in competition was hypothesized to foster seed dispersal (Bourgeois et al. 2005; Chimera and Drake 2010;

Shiels 2011; Jordaan et al. 2011), but to the best of our knowledge, this has not been demonstrated. Moreover, in some cases, competition may reduce seed dispersal by reducing the necessity of longer travels for animals to find food (McConkey and Drake 2006; McConkey and O'Farrill 2016). Consequently, it is difficult to predict the effect of rat control on seed dispersal. Stringent management measures to protect native frugivores should be reinforced in order to maintain frugivore populations at high densities, in order to ensure continuing seed dispersal services.

Acknowledgments This study was funded by the Northern Province of New Caledonia to REFCOR project (Réponses des Ecosystèmes Forestiers au COntrôle des Rongeurs, Convention No 12C240). We are grateful to Mélanie Boissenin, Bruno Fogliani, Charly Zongo from IAC (Institut Agronomique Néo-Calédonien) and Philippe Marmey from IRD (Institut de Recherche pour le Développement) for the valuable discussions about the experiment. We thank Almudena Lorenzo, Oriane Lallemand and Marianne Bonzon from Michel Corbasson Zoological and Forest Park of Noumea, "Direction de l'Environnement" of the Southern Province of New Caledonia, who allowed us to work with imperial pigeons and flying foxes. We also thank Edouard Bourguet and Frédéric Rigault for their help in collecting fruits, Josepho Bahormal for his help in taking care of rats, and Carol Frost for English advice and useful comments on the paper draft.

References

Aickin M, Gensler H (1996) Adjusting for multiple testing when reporting research results: the Bonferroni vs Holm methods. Am J Pub Health 86(5):726–728

Aslan CE, Zavaleta ES, Croll D, Tershy B (2012) Effects of native and non-native vertebrate mutualists on plants. Conserv Biol 26:778–789. doi:10.1111/j.1523-1739.2012.01885.x

Atkinson IAE (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on avifaunas. ICPB Tech Publ 3:35–81

Balouet JC (1991) The fossil vertebrate record of New Caledonia. In: Vickers-Rich P, Monaghan JM, Baird RF, Rich TH (eds) Vertebrate palaeontology of Australasia. Pioneer Design Studio/Monash University Publicartions Committee, Melbourne, pp 1383–1409

Balouet JC, Olson SL (1989) Fossil birds from late Quaternary deposits in New Caledonia. Smithsonian Institution Press, Washington

Banack SA (1998) Diet selection and resource use by flying foxes (genus *Pteropus*). Ecology 79:1949–1967

Barnea A, Yom-Tov Y, Friedman J (1991) Does ingestion by birds affect seed germination? Funct Ecol 5:394–402. doi:10.2307/2389811

Barré N, Dutson G (2000) Oiseaux de Nouvelle Calédonie. Liste commentée. Alauda 68(supplement):49p

Barré N, de GWichatitsky M, Lecoq R, Maillard J-C (2003) Contribution to the knowledge of the New Caledonian imperial pigeon *Ducula goliath* (Gray, 1859), with emphasis on sexual dimorphism. Notornis 50:155–160

Beauvais M-L, Coléno A, Jourdan H (eds) (2006) Invasive species in the New Caledonian archipelago. IRD, Paris

Blackburn TM, Cassey P, Duncan RP et al (2004) Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. Science 305:1955–1958

Blanvillain C, Thorsen M (2003) The biology of the critically endangered Marquesan Imperial-Pigeon (*Ducula galeata*), Nuku Hiva, Marquesas Archipelago (French Polynesia). EMU 103:381–386. doi:10.1071/MU01022

Boissenin M, Brescia F (2014) Movements of the New Caledonian over-hunted flying foxes: implications for management. In: 16th Australasian bat society conference. Townsville, Australia

Boissenin M, Gomez S, Barré N et al (2006) Interactions entre l'avifaune frugivore et la flore ligneuse en forêt sèche de Nouvelle- Calédonie. IAC, Dry forest programme, Nouméa, New Caledonia

Bourgeois K, Suehs CM, Vidal E, Médail F (2005) Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. Ecoscience 12:248–256

Bramley GN (2014) Home ranges and interactions of kiore (*Rattus exulans*) and Norway rats (*R. norvegicus*) on Kapiti Island, New Zealand. N Z J Ecol 38:328–334

Brescia F (2007) Amélioration des connaissances et recommandations pour la sauvegarde des populations de Mégachiroptères (roussettes) en Province Sud de la Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique néo-Calédonien

Burrows CJ (1996) Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Coprosma foetidissima*, *Freycinetia baueriana*, *Hoheria angustifolia*, and *Myrsine australis*. N Z J Bot 34:499–508. doi:10.1080/0028825X.1996.10410130

Calviño-Cancela M (2004) Ingestion and dispersal: direct and indirect effects of frugivores on seed viability and germination of *Corema album* (Empetraceae). Acta Oecol 26:55–64. doi:10.1016/j.actao.2004.03.006

Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A (2014) Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. Mammal Rev 44:148–162. doi:10.1111/mam.12019

Carpenter RJ, Read J, Jaffré T (2003) Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. J Trop Ecol 19:351–365. doi:10.1017/S0266467403003407

Caut S, Angulo E, Courchamp F (2008) Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. J Appl Ecol 45:428–437. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01438.x

Chimera CG, Drake DR (2010) Patterns of seed dispersal and dispersal failure in a hawaiian dry forest having only introduced birds: introduced birds, invasion, and dispersal failure. Biotropica 42:493–502. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00610.x

Clout MN, Tilley JAV (1992) Germination of miro (*Prumnopitys ferruginea*) seeds after consumption by New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*). N Z J Bot 30:25–28. doi:10.1080/0028825X.1992.10412882

Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. Biol Rev 78:347–383. doi:10.1017/S1464793102006061

De Carvalho-Ricardo MC, Uieda W, Fonseca RCB, Rossi MN (2014) Frugivory and the effects of ingestion by bats on the seed germination of three pioneering plants. Acta Oecol 55:51–57. doi:10.1016/j.actao.2013.11.008

Flannery TF (1995) Mammals of the South-West Pacific and Moluccan Islands. Cornell University Press, Ithaca, NY

Foster JT, Robinson SK (2007) Introduced birds and the fate of Hawaiian rainforests. Conserv Biol 21:1248–1257

Funakoshi K, Watanabe H, Kunisaki T (1993) Feeding ecology of the northern Ryukyu fruit bat, *Pteropus dasymallus dasymallus,* in a warm-temperate region. J Zool 230:221–230. doi:10.1111/j.1469-7998.1993.tb02684.x

Galindo-Gonzalez J, Guevara S, Sosa VJ (2000) Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conserv Biol 14:1693–1703

Grant-Hoffman MN, Barboza PS (2010) Herbivory in invasive rats: criteria for food selection. Biol Invasions 12:805–825

Heer K, Albrecht L, Kalko EKV (2010) Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (*Ficus* sp., Moraceae). Oecologia 163:425–435. doi:10.1007/s00442-010-1600-x

Jordaan LA, Johnson SD, Downs CT (2011) The role of avian frugivores in germination of seeds of fleshy-fruited invasive alien plants. Biol Invasions 13:1917–1930. doi:10.1007/s10530-011-0013-z

Jordano P (2014) Fruits and frugivory. In: Gallagher RS (ed) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, 3rd edn. CABI International, Oxfordshire, pp 10–61

Kaiser-Bunbury CN, Traveset A, Hansen DM (2010) Conservation and restoration of plant–animal mutualisms on oceanic islands. Perspect Plant Ecol Evol Syst 12:131–143

Kelly D, Robertson AW, Ladley JJ, et al (2006) Relative (un) importance of introduced animals as pollinators and dispersers of native plants. In: Biological invasions in New Zealand. Springer, 227–245

Lever C (1985) Naturalized mammals of the world. Longman, London

Lord JM (1991) Pollination and seed dispersal in *Freycinetia baueriana*, a dioecious liane that has lost its bat pollinator. N Z J Bot 29:83–86. doi:10.1080/0028825X.1991.10415545

Markl JS, Schleuning M, Forget PM et al (2012) Meta-Analysis of the Effects of Human Disturbance on Seed Dispersal by Animals: *human Effects on Animal Seed Dispersal*. Conserv Biol 26:1072–1081. doi:10.1111/j.1523-1739.2012.01927.x

McConkey KR, Drake DR (2006) Flying foxes cease to function as seed dispersers long before they become rare. Ecology 87:271–276

McConkey KR, O'Farrill G (2016) Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers. Biol Conserv 201:38–49. doi:10.1016/j.biocon.2016.06.024

McConkey KR, Meehan HJ, Drake DR (2005) Seed dispersal by Pacific pigeons (*Ducula pacifica*) in Tonga, western Polynesia. Emu 104:369–376

Meyer J-Y, Butaud J-F (2008) The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grâce species? Biol Invasions 11:1569–1585. doi:10.1007/s10530-008-9407-y

Mickelburgh S, Hutson AM, Racey PA (1992) Old World fruit bats: An action plan for their conservation. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, Gland

Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW et al (2011) Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: Zachos FE, Habel JC (eds) Biodiversity Hotspots. Springer, Berlin Heidelberg, pp 3–22

Morat P, Jaffré T, Tronchet F et al (2012) Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia 34:179–221. doi:10.5252/a2012n2a1

Nakamoto A, Kinjo K, Izawa M (2009) The role of Orii's flying-fox (*Pteropus dasymallus inopinatus*) as a pollinator and a seed disperser on Okinawa-jima Island, the Ryukyu Archipelago, Japan. Ecol Res 24:405–414. doi:10.1007/s11284-008-0516-y

Nogales M, Nieves C, Illera JC et al (2005) Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. Funct Ecol 19:429–436

Olesen JM, Valido A (2004) Lizards and birds as generalized pollinators and seed dispersers of island plants. Ecol Insul Ecol Cabil Insul Palma Asoc Espanola Ecol Terr 229–249

Parsons JG, Cairns A, Johnson CN et al (2006) Dietary variation in spectacled flying foxes (*Pteropus conspicillatus*) of the Australian Wet Tropics. Aust J Zool 54:417–428. doi:10.1071/ZO06092

Pattemore DE, Wilcove DS (2011) Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. Proc R Soc B Biol Sci rspb20112036

Pérez-Méndez N, Jordano P, Valido A (2015) Downsized mutualisms: consequences of seed dispersers' body-size reduction for early plant recruitment. Perspect Plant Ecol Evol Syst 17:151–159. doi:10.1016/j.ppees.2014.12.001

Perrin MR, Maddock AH (1983) Preliminary investigations of the digestive processes of the white-tailed rat *Mystromys albicaudatus* (Smith 1834). Afr J Zool 18:128–133

Reid S, Armesto JJ (2011) Avian gut-passage effects on seed germination of shrubland species in Mediterranean central Chile. Plant Ecol 212:1–10. doi:10.1007/s11258-010-9796-8

Richards GC (1990) The spectacled flying-fox, *Pteropus conspicillatus* (Chiroptera: Pteropodidae), in North Queensland. 2. Diet, seed dispersal and feeding ecology. Aust Mammal 13:25–31

Ringler D, Russell J, Jaeger A et al (2014) Invasive rat space use on tropical islands: implications for bait broadcast. Basic Appl Ecol 15:179–186. doi:10.1016/j.baae.2014.01.005

Sakaguchi EI, Itoh H, Uchida S, Horigome T (1987) Comparison of fibre digestion and digesta retention time between rabbits, guinea-pigs, rats and hamsters. Br J Nutr 58:149–158

Scheiner S, Willig M (2011) The theory of ecology. University of Chicago Press, Chicago

Shiels AB (2011) Frugivory by introduced black rats (Rattus rattus) promotes dispersal of invasive plant seeds. Biol Invasions 13:781–792

Shiels AB, Drake DR (2011) Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? Biol Invasions 13:883–894. doi:10.1007/s10530-010-9876-7

Shiels AB, Flores CA, Khamsing A et al (2012) Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (Rattus rattus, R. exulans, Mus musculus). Biol Invasions 15:1037–1048. doi:10.1007/s10530-012-0348-0

Shiels AB, Pitt WC, Sugihara RT, Witmer GW (2014) Biology and impacts of Pacific island invasive species. 11. *Rattus rattus* the Black Rat (Rodentia: Muridae). Pac Sci 68:145–184. doi:10.2984/68.2.1

Shilton LA, Altringham JD, Compton SG, Whittaker RJ (1999) Old World fruit bats can be long-distance seed dispersers through extended retention of viable seeds in the gut. Proc R Soc B Biol Sci 266:219–223. doi:10.1098/rspb.1999.0625

Staddon SC, Compton SG, Portch A (2010) Dispersal of fig seeds in the Cook Islands: introduced frugivores are no substitutes for natives. Biodivers Conserv 19:1905–1916. doi:10.1007/s10531-010-9811-3

Stone BC, Huynh K-L, Poppendieck H-H (1998) Pandanaceae. In: Kubitzki PDK (ed) Flowering Plants · Monocotyledons. Springer, Berlin Heidelberg, pp 397–404

Sugihara RT (1997) Abundance and diets of rats in two native Hawaiian forests. Pac Sci 51:189–198

Tassin J, Boissenin M, Barré N (2010) Can *Ptilinopus greyii* (Columbidae) disperse seeds in New Caledonia's dry forests? Pac Sci 64:527–532. doi:10.2984/64.4.527

Traveset A (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. Perspect Plant Ecol Evol Syst 1:151–190

Traveset A, Richardson D (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. Trends Ecol Evol 21:208–216. doi:10.1016/j.tree.2006.01.006

Traveset A, Rodríguez-Pérez J, Pías B (2008) Seed trait changes in dispersers'guts and consequences for germination and seedling growth. Ecology 89:95–106

Traveset A, Nogales M, Alcover JA et al (2009) A review on the effects of alien rodents in the Balearic (Western Mediterranean Sea) and Canary Islands (Eastern Atlantic Ocean). Biol Invasions 11:1653–1670. doi:10.1007/s10530-008-9395-y

Traveset A, Heleno R, Nogales M (2014) The ecology of seed dispersal. In: Gallagher RS (ed) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, 3rd edn. CABI International, Oxfordshire, pp 62–93

Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. Ecol Lett 11:1351–1363. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x

Van Der Pijl L (1957) The dispersal of plants by bats (chiropterochory). Acta Bot Neerlandica 6:291–315

Whittaker RJ, Fernandez-Palacios JM (2007) Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation. Oxford University Press, New York

Williams PA, Karl BJ, Bannister P, Lee WG (2000) Small mammals as potential seed dispersers in New Zealand. Austral Ecol 25:523–532

Wood S (2006) Generalized Additive Models: An Introduction with R. CRC Press, Boca Raton

Wotton DM, Clout MN, Kelly D (2008) Seed retention times in the New Zealand pigeon (*Hemiphaga novaezeelandiae novaeseelandiae*). N Z J Ecol 32:1–6

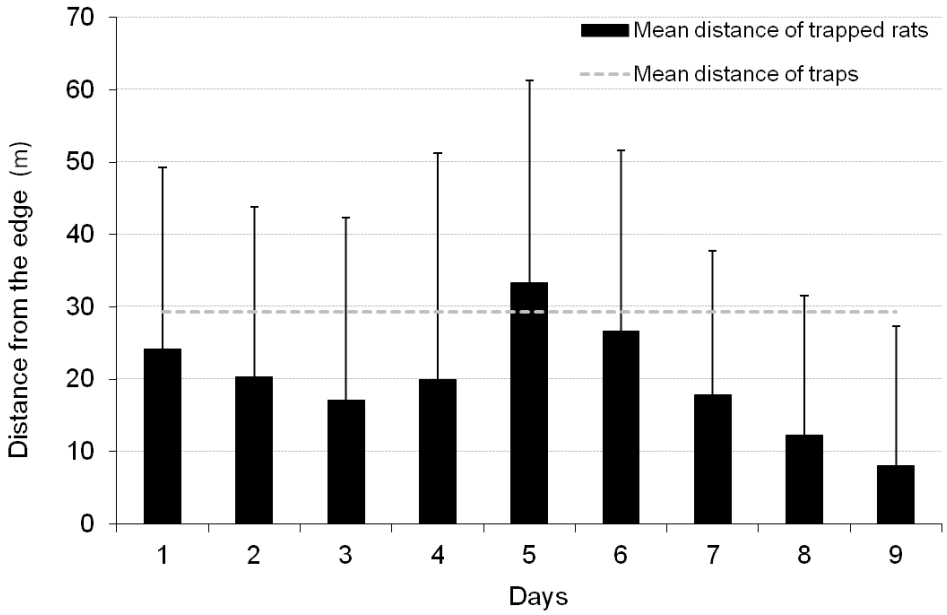
Zavaleta ES, Hobbs RJ, Mooney HA (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends Ecol Evol 16:454–459

Annexe 7

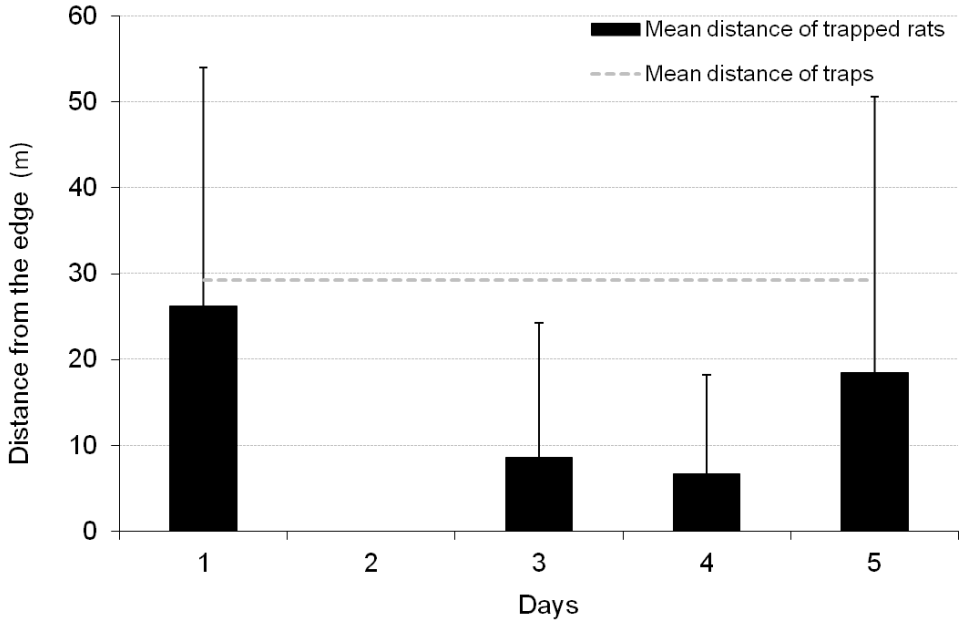
Distances moyennes entre les localisations de captures de rats et la bordure de la zone de piégeage létal (Chapitre VII)

Annexe 6: Mean distances (± se) of trapped rats from the edge of control area during the four control sessions. The grey dotted line represents the mean distance of the 209 traps to the edge of control area. When histogram bars are under the grey line, rats were captured closer to the edge than the mean.

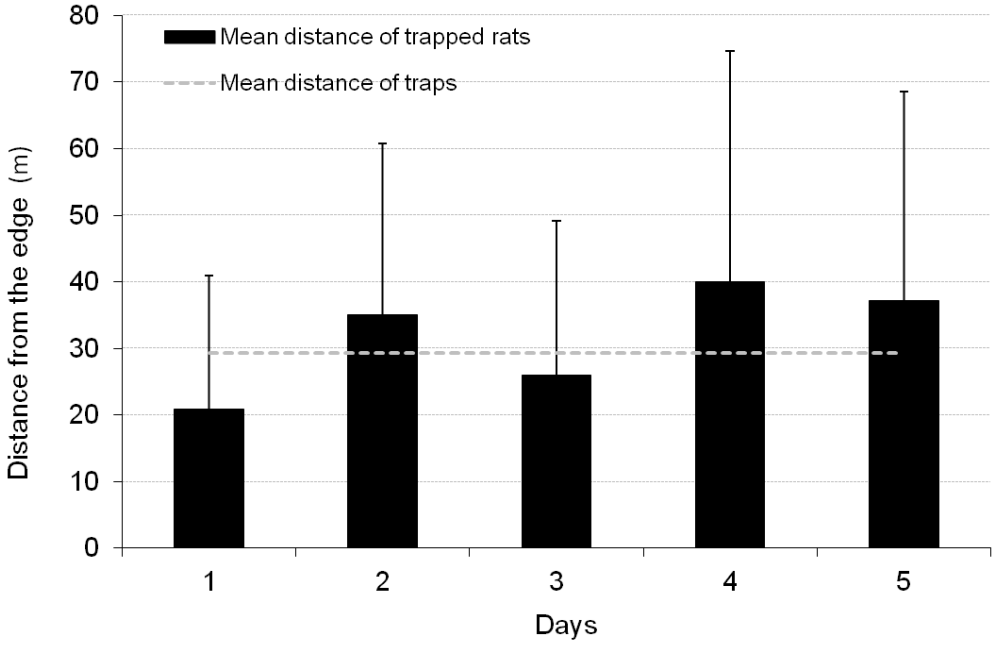
a) May 2015



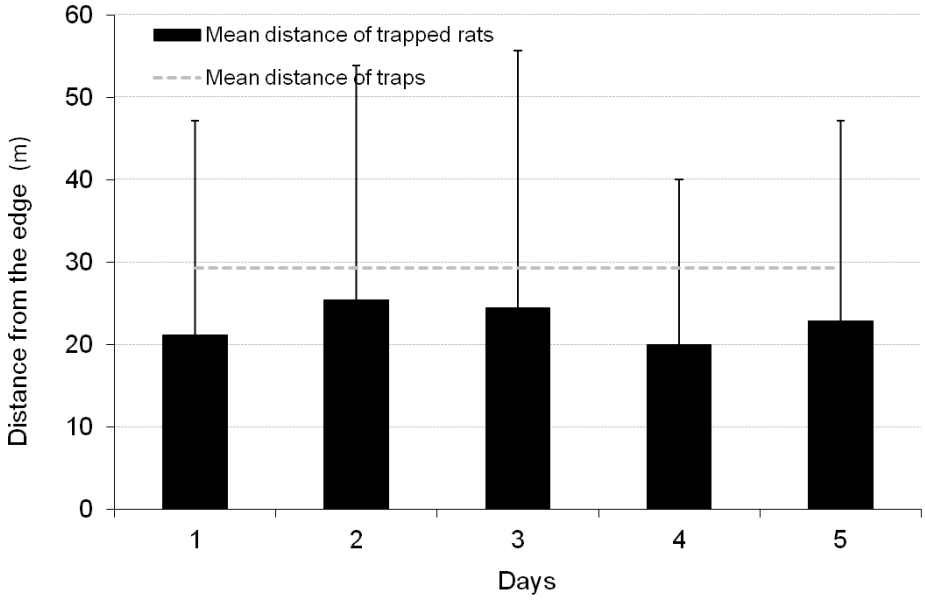
b) July 2015



c) September 2015



d) November 2015



Annexe 8

Distances parcourues par les rats entre la zone de capture marquage recapture (CMR) et la zone de piégeage létal (Chapitre VII).

Annexe 7: Distances (in meters) travelled between the rat home range centers in CMR area and their recapture in the removal area for 27 individuals and mean (± se) of distances travelled according to species, sex and age .

Species	Sex	Age	ID rat	Distance (m)	Mean (±se) per group
R. exulans	Female	Adult	09806	16.4	16.4 ± 0.00
		Juvenile	10271	76.97	58.26 ± 26.46
			10310	39.55	
	Male	Adult	09830	50.15	138.30 ± 79.28
			09946	203.78	
			10142	160.96	
R. rattus	Female	Adult	09720	68.46	64.12 ± 21.24
			09846	99.41	
			09945	59.97	
			09998	33.33	
			09999	76.1	
			10074	79.51	
			10092	44.01	
			10577	52.19	
		Juvenile	09955	196.23	145.01 ± 69.12
			10044	148.51	
			10341	46.24	
			10491	189.07	
	Male	Adult	09917	82.46	72.87 ± 38.15
			09979	67.36	
			10036	41.79	
			10233	38.09	
			10250	141.44	
			10259	13.08	
			10401	81.31	
			10433	96.88	
			10598	93.42	

Annexe 9

Liste des publications scientifiques et participations à des congrès internationaux réalisées au cours de la thèse

Articles scientifiques publiés, soumis et en cours d'écriture

Duron Q., Bourguet E., Franquet R., Folger D., Teimpouène G., Wanguene M., Cassan JJ, Rigault F., De Méringo H., Millon A. & Vidal E. **2014**. Rat control in New-Caledonian "mainland island" forests: will the game worth the candle. Pages 83-90 in R.M. Timm and J. M. O'Brien, editors. *Proceedings of the 26th Vertebrate Pest Conference*. University of California, Davis.

Duron Q., Garcia-Iriarte O., Brescia F. and Vidal E. [**accepted**]. Effects of native and invasive frugivores on seed germination in New-Caledonian rainforest plants. *Biological Invasions.*

Duron Q., Shiels A.B., and Vidal E. [**accepted**]. A review of invasive rat control on islands and priorities for future actions. *Conservation Biology.*

Duron Q., Bourguet E., De Meringo H., Scussel S., Millon A. and Vidal E. [**in revision**]. Invasive rats strengthen predation pressure on bird eggs in a south pacific island rainforest. *Current Zoology.*

Duron Q., Bourguet E., Thibaut M., Scussel S.,Gouyet R., Méheut M., Vidal E. [**in prep**]. Sympatric invasive rats show both trophic niche redundancy and complementarity in a forest biodiversity hotspot. *Biological Conservation*

Duron Q., Ruffino L., Cornulier T., Bourguet E., Vidal E. [**in prep**] Invasive rat population dynamics and management by trapping in an island tropical rainforest. *Journal of Wildlife Management*

Communications orales à des congrès internationaux

Duron Q., Ruffino L., Cornulier T., Bourguet E., Vidal E. **2016**. Invasive rat population dynamics and management by trapping in an island tropical rainforest. Island biology, 18-22 juillet. Terceira Island, AZORES, PORTUGAL.

Duron Q., Shiels A.B., Vidal E. **2014**. Invasive rat control in island natural areas: when does the game be worth the candle? 2nd conference of SERA Australasia, 17-21 novembre. Nouméa, NOUVELLE-CALEDONIE.

Duron Q., Bourguet E., Franquet R., Folger D., Teimpouène G., Wanguene M., Cassan JJ, Rigault F., De Méringo H., Millon A. & Vidal E. **2014**. Rat control in New-Caledonian "mainland island" forests: will the game worth the candle? Vertebrate Pest management Conference. 02-06 mars. Waikoloa, HAWAII, USA.

Posters à des congrès internationaux

Duron Q., Bourguet E., Garcia Iriarte O., Scussel S., Boissenin M., Brescia F., Vidal E. **2015**. Complex interactions between long standing introduced rats and native plants in a new-Caledonian rainforest. ICCB: 27th International Congress for Conservation Biology. 02-06 août. Montpellier, FRANCE.

Scussel S., **Duron Q.**, Bourguet E., Jourdan H., Rigault F., Vidal E. 2014. Rat diet study to evaluate the potential of rat control in a tropical rainforest. 2nd conference of SERA Australasia, 17-21 novembre. Nouméa, NOUVELLE-CALEDONIE.

Bourguet E, **Duron Q.**, Sabran C., Folger D., Teimpouene G., Wanguene M., Cassan J.J., Millon A., Scussel S., Vidal E. 2014. REFCOR project: Rat control in New-Caledonian "mainalnd island" forests as a scientific and restoration experiment. 2nd conference of SERA Australasia, 17-21 novembre. Nouméa, NOUVELLE-CALEDONIE.

Participation à un atelier de travail

Workshop sur l'éradication des rats invasifs sur les îles tropicales organisé par Island Conservation. 19-21 août 2013. University of Auckland. NEW ZEALAND.

Annexe 10

Poster présenté au colloque ICCB, 2015 à Montpellier, FRANCE.

Duron Q., Bourguet E., Garcia Iriarte O., Scussel S., Boissenin M., Brescia F., Vidal E. 2015. Complex interactions between long standing introduced rats and native plants in a new-Caledonian rainforest.

Complex interactions between long standing introduced rats and native plants in a New Caledonian rainforest

Duron Quiterie[1]*, Bourguet Edouard[1], Garcia Iriarte Oriana[1], Scussel Sarah[1], Boissenin Mélanie[2], Brescia Fabrice[2], Vidal Eric[1]

[1]Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS - IRD - UAPV, centre IRD Nouméa, New Caledonia

[2]Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Axe 2 Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres- Païta, New Caledonia

*Contact : quiterie.duron@ird.fr, PhD candidate

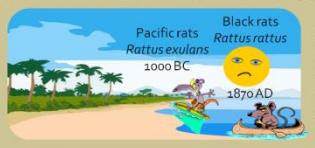
CONTEXT OF THE STUDY

✓ Interactions between invasive rats and native biodiversity are complex and sometimes antagonistics. Often considered as damaging species, rats may also show positive effects on native biodiversity providing ecosystems functions. In plants, rats may affect reproduction processes destructing or dispersing seeds.



✓ In the Pacific, new-Caledonian archipelago is listed as one of the 35 biodiversity hotspots with 80% of its flora being endemic.

✓ Unfortunately, lots of invasive species including rats were established in the island and now disrupt the ecosystems functioning.



Pacific rats arrived first with austronesian people and black rats came with european settlers.

✓Studying interactions between invasive rats and native plants is crucial to determine the current role of rats in the ecosystem. Therefore, three complementary experiments were set up and the results should help to make adequate management decisions.

Where?



A dense evergreen rainforest in the north of New Caledonia, 550-950 m a.s.l

THREE COMPLEMENTARY EXPERIMENTS

1 Analyse of 330 rat stomachs to assess plant importance in rat diet



Identification of impacted taxa, comparison of frequency of occurrence (FO) and relative abundance of each groups (plants, invertebrates, reptiles, birds) between two rat diets.

2 Fruit consumption experiment



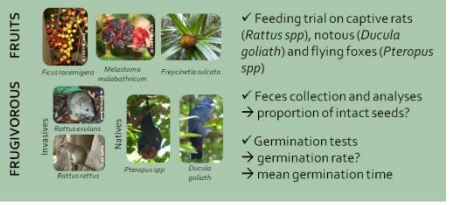
✓ 60 experimental feeding stations per species

✓ Batch of seeds on the bareground

✓ Monitoring : 7 days, at sunrise and sunset

✓ Predator identification: use of infrared camera traps

3 Seed survival and germination test



✓ Feeding trial on captive rats (*Rattus spp*), notous (*Ducula goliath*) and flying foxes (*Pteropus spp*)

✓ Feces collection and analyses → proportion of intact seeds?

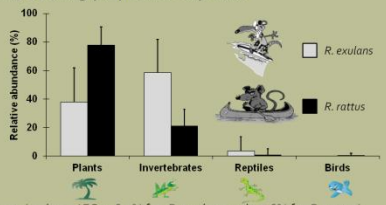
✓ Germination tests → germination rate? → mean germination time

RESULTS OF THE EXPERIMENTS

1 On the rat diet, a strong proportion of plants







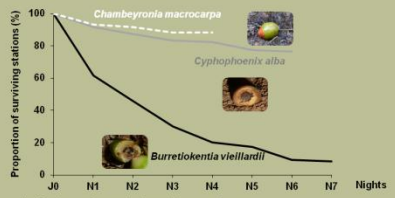
✓Almost all stomachs contain plants (FO=96.2% for *R. exulans* and 99.6% for *R. rattus*)

✓ *R. rattus* is more frugivorous than *R. exulans*

2 Fruit consumption was highly variable



Black rats eating *B. vieillardii* by night



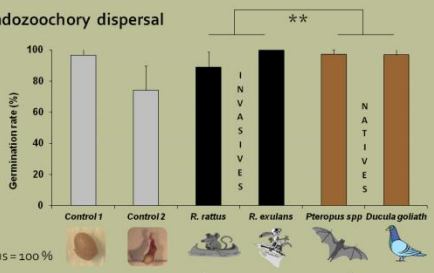
✓Rats were the unique palm fruit predators during this experiment

✓*B.vieillardii* was the most affected palm species with only 8% surviving stations after 7 days

3 Rats may provide endozoochory dispersal

Ficus racemigera

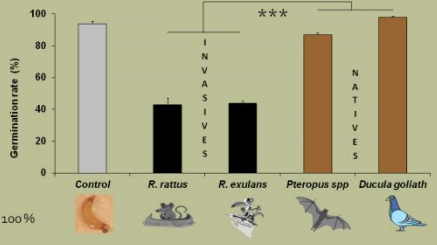




Proportion of intact seeds :
Rats = 40-70% ≠ native frugivorous = 100 %

Freycinetia sulcata





Proportion of intact seeds :
Rats = 20% ≠ native frugivorous = 100 %

✓Rats may provide dispersal services but not as efficient as native frugivorous species

CONCLUSION



✓ Strong interactions between rats and native plants, especially for *R. rattus*.

✓ Severe deleterious effects on native flora with big seeds but potential positive effects for dispersion on native flora with small seeds.

✓ Possibility to help maintaining ecosystem functions and contribute to new ecosystem equilibriums when native frugivorous disappeared or are few.

✓ Cost-benefices analysis has to be taken into account to evaluate the opportunity to control invasive rats for restoring native biodiversity.



?

ACKNOWLEDGEMENTS: We are grateful for the invaluable help provided in the field by the team of Dayu Bük rangers and to the Northern Province of New Caledonia who funded the study.

Rats invasifs et biodiversité native au sein des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Eléments pour l'amélioration des stratégies de gestion.

Résumé

Les rats introduits (*Rattus* spp.) sont des espèces invasives majeures menaçant la biodiversité sur la plupart des îles de la Planète. Deux espèces, le rat noir (*R. rattus*) et le rat du Pacifique (*R. exulans*) vivent en sympatrie au sein des forêts de Nouvelle-Calédonie, où la question de la faisabilité et de l'intérêt de leur contrôle (i.e. limitation locale de leur abondance) pour la conservation de la biodiversité native est posée. En raison d'un manque de cadre conceptuel des projets de contrôle, nous avons d'abord réalisé une synthèse et une analyse des opérations de contrôle de rats invasifs dans les milieux naturels des îles du monde. Puis, nous avons cherché à caractériser et à comprendre la dynamique des populations de ces deux espèces de rats sympatriques ainsi que leurs interactions avec la biodiversité native en forêt dense humide du massif du Mont Panié. Des opérations de piégeage létal et de capture-marquage-recapture ont montré que les rats noirs étaient plus abondants que les rats du Pacifique. Les analyses de leur régime alimentaire ont révélé que les deux espèces ont à la fois des proies communes et des proies qui leur sont propres impliquant un renforcement ainsi qu'un élargissement de leurs impacts sur la biodiversité native. Les rats consomment une grande majorité de fruits et de graines, d'invertébrés et de Squamates mais les oiseaux, qui justifient souvent la mise en place de projets de gestion de rats, ne semblent pas ici être une de leur proie préférentielle. De potentiels effets positifs des rats sur la dispersion des graines ont également été mis en évidence au travers d'une comparaison du potentiel germinatif de graines après passage par leur tractus digestif et celui de frugivores natifs. Enfin, nous avons pu proposer des stratégies de piégeage létal afin de contrôler efficacement les populations de rats invasifs. Une meilleure compréhension des impacts des rats en situation de sympatrie ainsi qu'une meilleure connaissance du lien entre densité de rats et intensité des effets sur la biodiversité permettraient d'optimiser les stratégies de contrôle de rats invasifs lorsque l'éradication n'est pas envisageable.

Mots-clefs : espèces invasives, rats introduits, contrôle des prédateurs, prédation, germination, écologie trophique, écosystèmes insulaires, forêt dense humide, Nouvelle Calédonie.

Invasive rats and native biodiversity in New Caledonian rainforests. Insights for improvement of management strategies.

Abstract

Introduced rats (*Rattus* spp.) are one of the major invasive species threatening native biodiversity on islands worldwide. Two species, the black rat (*R. rattus*) and the Pacific rat (*R. exulans*) are sympatric in New Caledonian rainforests, where questions as to the feasibility and the utility of their control (i.e. local limitation of their abundance) for the conservation of native biodiversity remain unanswered. In response to the lack of a conceptual framework for control projects, we first conducted a review of invasive rat control operations in island natural areas worldwide. Then we sought to characterize and understand the population dynamics of these two sympatric rat species and their interactions with native biodiversity in the rainforest of Mont Panié mountain. Lethal trapping operations and capture-mark-recapture showed that black rats were more abundant than Pacific rats. Diet analysis revealed that the two species consume both shared and unshared prey likely resulting in a strengthening and a broadening of their impacts on native biodiversity, relative to the impact that each species would have alone. Rats consume a large quantity of fruits and seeds, invertebrates, and Squamates. However, birds, which often justify the implementation of rat management projects, do not appear here to be one of their preferred prey, either as adults or through nest predation. A potential positive rat impact on seed dispersal was also highlighted through a comparison of seed germination after seeds had passed through rat versus native frugivore digestive tracts. Finally, we propose lethal trapping strategies to efficiently control invasive rat populations. A better understanding of both rat impacts in sympatric situations, and the link between rat density and the intensity of their effects on biodiversity would allow optimizing rat control strategies when eradication is not feasible.

Keywords: invasive species, introduced rats, predator control, predation, germination, trophic ecology, island ecosystems, tropical rainforest, New-Caledonia.