

**Naïveté, nouveauté et indigénisation : vers une meilleure
compréhension de l'impact des espèces animales invasives sur
les faunes natives**

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR D'AIX MARSEILLE UNIVERSITÉ

Discipline : Biologie des populations et Écologie

Présentée et soutenue publiquement par

Agathe Gérard

Le 4 Septembre 2015

Directeur de thèse : Eric Vidal

Co-directeurs de thèse : Hervé Jourdan et Bruno Sicard

École doctorale : Sciences de l'Environnement (ED 251)

JURY

M. Jean-Louis CHAPUIS
M. Pierre LEGRENEUR
M. Olivier LORVELEC
M. Jean-Louis MARTIN
M. Thierry TATONI
M. Eric VIDAL
M. Hervé JOURDAN
M. Bruno SICARD

Maître de conférences, Muséum
Maître de conférences, CRIS
Ingénieur de recherche, INRA
Directeur de recherche, CNRS
Professeur, IMBE
Directeur de recherche, IRD
Ingénieur de recherche, IRD
Directeur de recherche, IRD

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur
Co-directeur
Co-directeur

A mon grand-père.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier l'Institut de Recherche pour le Développement au travers du Centre IRD de Nouméa et de son directeur Georges de Noni, pour m'avoir accueillie ces trois dernières années, et assuré via les différents services « supports » à la recherche, les soutiens logistiques et administratifs liés à ce travail. Merci notamment de m'avoir permise d'être hébergée sur le centre pour les derniers mois de rédaction et de bénéficier ainsi de conditions particulièrement favorables à l'aboutissement de ce travail. 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 accueillie lors de mes différentes missions métropolitaines.

Ce travail a été principalement réalisé grâce à une allocation de recherche de 3 ans attribuée par le Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur (Ecole doctorale Sciences de l'Environnement ED 251). Il a également bénéficié du soutien financier d'un Projet Exploratoire Premier Soutien (PEPS) de l'institut écologie et environnement (INEE/CNRS) et également de différents financements de recherche issus des institutions calédoniennes (Province Sud et Conservatoire des Espaces Naturels). Je remercie également les structures qui en Nouvelle-Calédonie ont facilité l'accès aux sites et matériels de recherche : la Province Sud (DENV), le Parc Provincial de la Rivière Bleue, le Parc Zoologique et Forestier de Nouméa. Au Mali, ce travail a bénéficié de l'aide de nombreuses structures dont le centre IRD et l'Institut d'Economie Rurale de Bamako.

La toute première personne que je souhaite remercier, c'est bien comme tu l'as si bien dit un jour, mon directeur de thèse « adoré », Eric. Il y a 7 ans, à peu près jours pour jours, je mettais le premier pied sur un des terrains de jeu de ton équipe, un stage mémorable qui a marqué le début du long chemin qui nous a mené jusqu'ici. Merci de m'avoir fait confiance depuis toutes ces années, et surtout d'avoir cru plus que moi je j'arriverai à venir à bout de ce gros travail que représente une thèse. J'ai avancé avec grand plaisir sous ta direction, eu la chance de trouver une oreille attentive dès qu'il y en a eu besoin, et des discours remotivants qui réussissent à nous faire penser qu'on a le meilleur sujet de thèse du monde. Merci d'avoir été toujours réactif, de m'avoir fait bénéficier de toutes tes idées et connaissances au travers de nombreux échanges toujours plus enrichissants les uns que les autres. Merci également de m'avoir permis de participer à la belle expérience qu'a été le colloque international d'Honolulu.

Hervé J., on ne nait pas codirecteur, on le devient ! Merci à toi d'avoir finalement assuré la codirection de ce projet, d'avoir intégré mon travail de thèse à certains de tes programmes en cours, et de m'avoir permis de participer à ces belles aventures qu'ont été les missions à l'île des Pins. Merci également d'être allé à la chasse aux crapauds-buffles et aux fèces de mangoustes à Fiji. Il n'y a plus qu'à croiser les doigts pour qu'un Plos One sorte bientôt !

Tous les aspects de mon doctorat, du développement des idées à leurs mises en forme, ont bénéficié de vos expertises, et il est bien évident que sans vous, ce travail n'aurait pu aboutir. Pour la confiance que vous m'avez accordée et tout ce que j'ai pu apprendre à vos cotés, merci, tic et tac.

Un grand merci aux deux rapporteurs : Jean-Louis Chapuis et Pierre Legreneur qui ont accepté d'examiner ce travail durant cette période estivale, ainsi qu'aux trois examinateurs Olivier Lorvelec, Jean-Louis Martin et Thierry Tatoni.

Bruno Sicard, merci pour toute l'énergie que tu as mis dans la partie de ce projet qui touche au Mali. Merci d'avoir assuré la partie terrain et l'appui scientifique de ce travail. Merci pour ta disponibilité et tes conseils dans la valorisation des résultats dans ce manuscrit.

Merci également à Solimane et à tous les Maliens qui ont participé au terrain et à l'obtention des données.

Alexandre Millon, merci d'avoir assuré l'aspect statistique de ce projet, de m'avoir fait bénéficier de ton regard critique, de tes réflexions scientifiques pertinentes et nombreux bons conseils de rédaction. Merci également pour tes éclairages ornitho et les nombreux puffins attrapés à Bayonnaise.

Francesco Bonadonna du CEFÉ à Montpellier, merci de m'avoir accordé quelques heures de réflexion sur la mise en place de mon protocole en labyrinthe Y pour les puffins du Pacifique, et fait bénéficier d'une expertise non négligeable sur ce type d'expérimentation.

Ensuite, l'Équipe !

Parmi les nombreux stagiaires qui sont passés par là je tiens tout particulièrement à remercier Ma stagiaire, Clairette. Tu m'as apporté une aide considérable pour mes manips de première année. Tu as été une stagiaire idéale, à laquelle j'ai pu accorder toute ma confiance au labo ou sur le terrain. Tu n'as jamais rechigné à te réveiller 3 fois par nuit par tranches d'1h50, sans avoir de repos la journée puisque des scinques il fallait en trouver ! Je garde de très très bons souvenirs de nos semaines passées dans notre maison secondaire à Rivière bleue, de nos baignades ou soirées cartes et paëlla pendant que nos petits lézards travaillaient !

Et puis en dehors du travail, il y a eu les we ! Ilôts, Loyauté, Côte oubliée ... j'ai vraiment adoré ta compagnie et j'espère qu'on aura l'occasion de ré-écouter « *un singe en hiver* » d'ici peu toutes les deux.

Dupond et dupont ! Qu'est-ce que c'était bien quand vous étiez dans l'équipe ! Merci pour toute votre bonne humeur, votre enthousiasme, les belles discussions qu'on a pu avoir et pour séraphine, cunégondes, et les autres petites rainettes attrapées à Yahoué !

Elsa, on en aura passé du bon temps à l'île des Pins, et on n'oubliera pas ces Américains ;) ! Merci pour ton aide sur les manips « puffins » et pour ces nombreuses chasses aux lézards, fructueuses qui plus est, qui ont valu des longs voyages à certains !

Et puis les dernières arrivées, Matilde, Oriana, même si on s'est essentiellement vues au labo pendant mes pauses de derniers mois de rédaction, ça a toujours été un vrai plaisir de pouvoir traverser le couloir et de vous trouver, Matilde à chanter et danser derrière son microscope, Oriana à chercher les petite graines germées ! Matilde, ton dernier petit paquet de gavotte m'a accompagné jusqu'à Marseille ou j'espère te revoir d'ici peu pour ma soutenance ! Oriana, j'espère que mon badge Island Biology t'aura bien soutenu dans la

dernière ligne droite de ton M2, et que j'aurais l'occasion de te faire un riz coco colombien bientôt !

Après pour les « permanents », Fred merci pour les chasses aux lézards, geckos ou puffins, les bons plats préparés sur le terrain, et surtout merci pour ton aide carto de dernières minutes ! Edouard, merci pour tous les petits échanges qu'on a pu avoir sur mes manips, les chasses aux rainettes, et merci surtout de ton aide pour la préparation de mon talk d'Honolulu ! Merci d'avoir compati tous les soirs en passant devant le bureau des thésards et en particulier le « may the 4th » ! Si l'occasion se présente, je viendrai avec plaisir chasser avec toi les geckos du Mont Panié !

Noémie, la nouvelle Agathe c'est pour bientôt ! Merci pour tous tes petits encouragements, pour les petites pauses dans le grand labo ou les chasses aux scinques ou geckos ! Je ne sais pas si on aura l'occasion de faire du terrain toutes les deux en septembre mais si oui ce sera avec grand plaisir ! Martin (merci pour une des chasses aux geckos de Grand Kaori) et Pauline, plein de bonnes choses pour vos thèses respectives !

Hélène ! J'étais loin d'imaginer à Bagaud qu'on se retrouverait à faire des manips ensemble en Calédonie ! Merci beaucoup pour ton aide, à Rivière Bleue, à l'île des Pins, pour nos petites balades en bord de mer au coucher du soleil à Nouméa, ou les randonnées dignes de ce nom dans les torrents du Humboldt ! Merci aussi pour toutes les plaques de chocolat, et pour m'avoir accueillie dans ton bureau à l'Arbois.

Céline, j'ai vraiment adoré toutes nos petites discussions, que ce soit pour parler de la thèse, d'avenir, de la répartition de ta pitchounette ou de la vie en général ... Tu vas quitter l'équipe avant que je revienne mais comptes sur moi pour venir t'embêter dans ton nouveau bureau, et pourquoi pas pour des petites séances de sophro !

Et enfin, mes collègues du bureau des thésards !

Quiterie, merci pour tous les petits repas qu'on a partagés, au studio, sur la plage ou sous les palmiers ! merci aussi pour ton œil attentif sur toutes les petites soirées musicales ou théâtrales de Nouméa, il m'aura permis de m'aérer quelques fois l'esprit ces derniers mois ! Je te laisse maintenant prendre grand soin de « mon » bureau, profiter du soleil et plus des courants d'airs !

Mau, la deuxième maman de tous les petits lézards ou geckos qui sont passés par le labo ! Un immense merci pour toutes les nuits ou après midi que tu as passées à attraper ces petites bêtes, à Nouméa, à Bois du Sud ou à Grand Kaori, et les moments que tu as passés à t'en occuper. Merci aussi pour tes recherches ultra efficaces quand j'ai eu des bugs sur mon ordi, des questions biblio ou autre. Et pour les à-côtés, merci surtout pour ce samedi 30 août ou j'ai eu l'honneur d'être témoin de ton mariage !

Gros sucre, mon super collègue et super voisin ! Merci pour les heures que tu as passées à essayer de me faire comprendre les bases de paint.net ou d'excel (j'ai mémorisé je n'utilise plus « entrée » pour aller à la ligne ... !). Tes siestes qui nous ont fait souvent rire, tes huiles essentielles qui m'ont sauvées la vie, tes entraînements intensifs de roc et tes bouquets de roquettes ! Je te passe le flambeau du doctorant en fin de thèse de l'IMBE de Nouméa, un gros Bon Courage pour la fin de cette thèse débordante d'amouuurrrr !

Après et pas loin de l'équipe, il y a les botanistes du bout du couloir! toujours souriants, toujours sifflotants ! Thomas merci pour les petits coups de pouces R ou excel, William merci pour le collage des moustiquaires sur les boites à lézards, Jacqueline merci pour les chocolats ou autres gourmandises que tu as généreusement partagés, Elo merci pour tes petits passages encourageants à mon bureau et tout plein de courage pour Ta dernière ligne droite!! Philippe merci pour ton humour, notamment sur l'avancée de la rédaction de ma thèse, si j'étais à Nouméa je pourrais te dire que j'arrive au bout ! Santi j'espère que tu as trouvé quelqu'un d'autre pour te prêter la clé du petit labo 30 ou le badge quand tu es enfermé dehors ! Ca a été un plaisir de travailler à côté de vous ces 3 dernières années, de pouvoir profiter de votre bonne humeur et de votre gentillesse.

A l'autre bout du couloir il y a eu Armelle (ou ma binôme ... (on se comprend)) ! C'était toujours un plaisir de te croiser, toujours pleine d'entrain et souriante, dans ce lieu pourtant si improbable ! Sophie Bonnet, merci pour toutes nos petites discussions constructives et encourageantes pour la fin de la rédaction !

Adrien, merci pour mon petit poussin de Pâques qui m'a bien soutenue un lundi férié au bureau !

Yohan Pillon et Ravahere Taputuarai, un grand merci pour votre aide à la chasse au crapauds-buffles à Honolulu !

Il y a encore d'autres chasseurs de lézards ou geckos que je remercie, Lise, Marc, Léo, Jérémy Girardi, Laurent Haddad, et j'en oublie sûrement d'autres ...

Merci aux propriétaires des Bois du Sud pour nous avoir donné accès à ce terrain de chasse. Merci aux gardes nature de la province Sud (Charli, Cathy et Bruno) pour la mission île des Pins à Du Ami et Du Ana, des îlots sur lesquelles on ne serait jamais allés sans vous ! Merci à Marianne Bonzon, Almudena et les soigneurs du Parc Zoologique et Forestier, pour les fèces de singes ou d'Autruches. Merci à Patrick Barrière pour les peaux de mangoustes. Merci à Piteur pour m'avoir autorisée l'accès aux locaux du TTTC pour mes nombreux bricolages. Merci à Ludo pour les découpages de tuyaux de PVC et le montage de mon labyrinthe Y. Merci à Emmanuel Fritsch pour ses éclairages sur l'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie.

Et comme pendant le dernier mois de rédaction tout « petit » problème devient vite un drame, je tiens à remercier Montsé, qui a essayé de solutionner mon premier drame « Endnote » et Guéno, qui a épuisé la batterie de son téléphone pour m'aider à retrouver mes écrans !

Après il y a 3 personnes que je ne remercierai jamais assez pour leur soutien :

Carine, le régime Head & Shoulders ou Wallis et Fortuna, on s'en souviendra ;) ! un grand merci pour toutes les petites pauses kinder bueno à l'IRD et les bons moments à l'appart ! Les musiques super punchy, les cocoshaker et simplement tes mails remplis de soutien pour ma dernière ligne droite!! Tes petites histoires toujours improbables et ta manière de les raconter qui les rends si drôles ! Un immense merci pour le temps que tu as passé à relire toutes les parties que je t'ai envoyé, j'espère pouvoir en faire de même quand ce sera ton tour !

Et après, oui c'est bien vous deux, mon poulpe et ma loutre préférés !! Vraiment je ne pouvais pas rêver d'un meilleur soutien, vous avez tellement pris soin de moi ! Les heures de discussions à la fenêtre de mon bureau, vos appels pour me dire « à table », les supers repas qui ont suivi et vos dimanches au bureau pour m'encourager. Laure après ton départ merci pour tes nombreux petits mails, ça y est je touche au but et rends bientôt ce gros bébé ! Anais, je ne sais pas comment te remercier pour tout le soutien que tu m'as apporté dans la course de mon dernier mois à Nouméa ! Des petites barquettes déposées devant mon studio à toute ton aide pour mon déménagement. Même si éléphant man est passé par là tu as toujours été la pour moi !

Et pour presque terminer, je remercie le meilleur chasseur d'orvets à pattes, de geckos, de crapauds ... pour les nombreuses fois où tu m'as aidé à attraper ces petites bêtes, des forêts Calédoniennes aux pelouses Hawaïennes ... Ton agilité et ta vélocité légendaire m'auront été indispensables, ton côté passionné pour la recherche, ton aide, tes avis, critiques et conseils de rédaction aussi. A quand ton premier article dans Austral Ecology ? Ca ce serait une belle manière de sauver le monde !

Enfin, je remercie mes parents, ma grand-mère et ma grande tante pour les innombrables courriers ou colis que j'ai pu recevoir à l'autre bout du monde, remplis de cadeaux, de choses à grignoter, de bouquets de lavandes ou de romarins pour me rappeler la Provence ! Un merci tout particulier à ma maman pour tout le soutien dans ma vraie dernière ligne droite, les heures que tu as passées sur les relectures, la finition de ce manuscrit et surtout, le sommaire !

Tout ça sans oublier ...



Les acrobates



Les auto-stoppeurs



Les gros timides



Les téméraires



Les déguisés



Les maquillés



Les farceurs



Les gourmands



Les gros joufflus



et Les discrets

Des espèces avec lesquelles il a fait bon travailler, et des rencontres uniques, exceptionnelles, qui ont marqué de sourires bien des passages en forêt ...

Avertissement

Les parties de ce mémoire concernant des expérimentations réalisées au Mali, correspondent à un travail effectué en amont des expériences de cette thèse, qui devait initialement se dérouler au niveau de situation insulaires (Nouvelle-Calédonie) et continentales (Mali) et étudier les effets de l'arrivée du rat noir introduit sur les faunes natives de ces deux pays. Les événements dramatiques qui ont frappé le Mali en 2011, ont interrompu nos recherches envisagées dans ce pays (sur consigne du Ministère des Affaires Etrangères et du Développement International l'ensemble du pays a été placé en zones oranges ou rouges). Les expérimentations de cette thèse ont donc été entièrement réalisées en Nouvelle-Calédonie mais les problématiques étant similaires, et la comparaison des deux contextes intéressante, nous avons décidé de présenter les résultats initiaux obtenus au Mali comme un chapitre de cette thèse.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE ET OBJECTIFS DU TRAVAIL DE THÈSE. 1

1.1. Les invasions biologiques : rôle dans la crise de biodiversité, caractéristiques, impacts.....	2
1.1.1. Rôle dans la crise actuelle de biodiversité planétaire.....	2
1.1.2. Caractéristiques des invasions biologiques.....	3
1.1.3. Conséquences écologiques des invasions biologiques.....	5
1.1.3.1. Vulnérabilité particulière des systèmes insulaires.....	5
1.1.3.2. Les invasions biologiques en milieu continental.....	7
1.1.3.3. Les différents types d'impacts exercés par les espèces introduites.....	9
1.1.3.3.1. Prédation.....	10
1.1.3.3.2. Compétition.....	11
1.2. La naïveté : concept, différents types, différents niveaux.....	12
1.2.1. Différents types de naïveté.....	13
1.2.2. Différents niveaux de naïveté.....	14
1.2.3. Espèce native, naïveté, « indigénisation ».....	15
1.2.4. Etude de la naïveté des espèces.....	17
1.2.4.1. Systèmes de reconnaissance /flexibilité comportementale.....	17
1.2.4.2. Reconnaissance des indices chimio-sensoriels.....	18
1.2.4.3. Différentes réponses observées.....	19
1.2.4.3.1. Importance de la similitude avec les ennemis déjà présents.....	19
1.2.4.3.2. Individus ayant co-évolué avec des prédateurs natifs.....	21
1.2.4.3.3. Individus ayant évolué en absence de prédateurs.....	21
1.2.4.4. Facteurs impliqués dans les réponses observées.....	22
1.2.4.4.1. Intensité de la menace.....	22
1.2.4.4.2. Date d'introduction / durée de coexistence.....	23
1.2.4.4.3. Origine de la menace.....	23
1.3. Problématique et plan de la thèse.....	26
1.4 Références.....	30

CHAPITRE 2. ÉLÉMENTS MÉTHODOLOGIQUES GÉNÉRAUX : SITES D'ÉTUDES, CONTEXTES ÉCOLOGIQUES, ESPÈCES NATIVES ET INTRODUITES TESTÉES..... 39

2.1. Mali.....	40
2.1.1. Situation géographique.....	40
2.1.2. Espèces natives étudiées dans le cadre des expérimentations comportementales ...	40
2.1.3. Espèce invasive testée : le rat noir Rattus rattus.....	42
2.1.4. Un cas d'insularité écologique.....	42
2.2. Nouvelle-Calédonie.....	43
2.2.1. Situation géographique.....	43
2.2.2. Histoire géologique.....	43
2.2.3. Impact de cette histoire géologique sur la biodiversité.....	45
2.2.4. Un hotspot de biodiversité.....	46

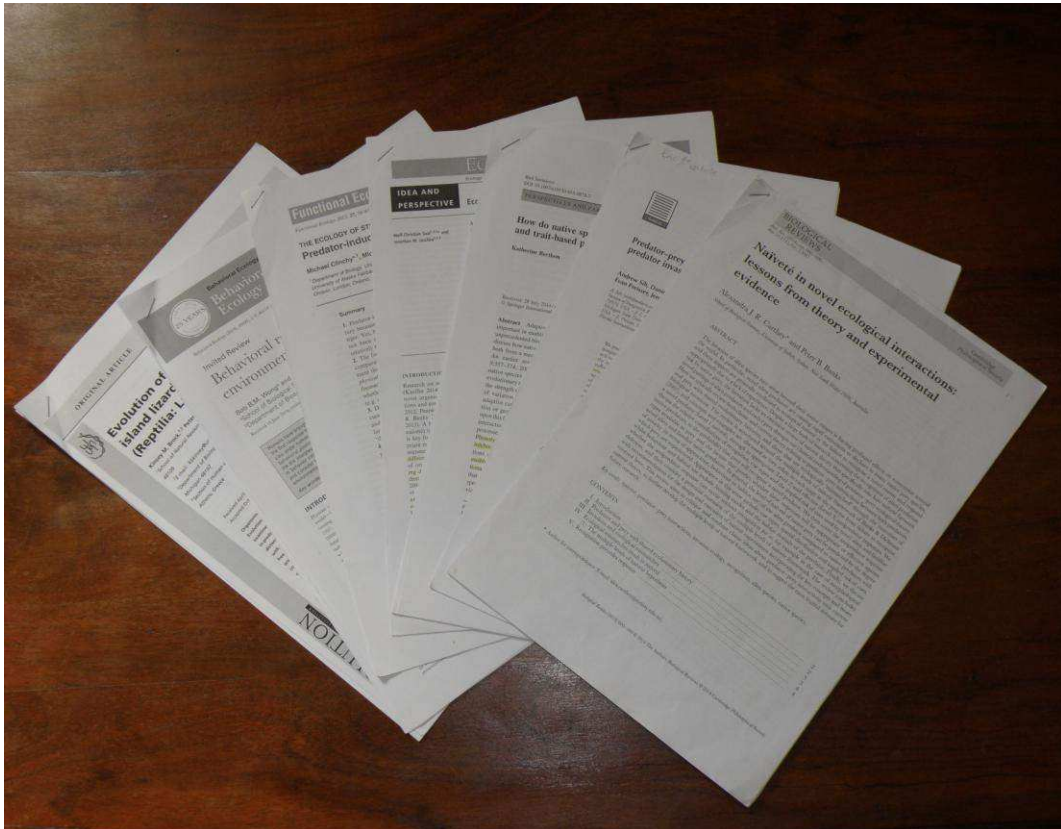
2.2.5. Espèces natives étudiées dans le cadre des expérimentations comportementales ...	48
2.2.5.1. Les squamates	48
2.2.5.2. Les puffins du Pacifique.....	49
2.2.6. Modèles biologiques invasifs testés	50
2.2.6.1. Les chats haretés	50
2.2.6.1.1. Impacts au niveau mondial.....	50
2.2.6.1.2. Impacts en Nouvelle-Calédonie	51
2.2.6.2. Les rongeurs	52
2.2.6.2.1. Impacts au niveau mondial.....	52
2.2.6.2.2. Impacts en Nouvelle-Calédonie	55
2.2.6.3. Fourmis introduites	57
2.2.6.3.1. Impacts au niveau mondial.....	57
2.2.6.3.2. Impacts en Nouvelle-Calédonie	58
2.2.6.4. La rainette dorée (<i>Litoria aurea</i>).....	60
2.2.6.5. La petite mangouste Indienne (<i>Herpestes javanicus</i>) et le crapaud buffle (<i>Rhinella marina</i>).....	60
2.2.7. Couples d'espèces "natives/invasives" testés	61
2.2.8. Sites de capture ou d'expérimentation	62
2.2.8.1. Localisations géographiques	62
2.2.8.2. Descriptions des sites de capture des deux espèces de squamates endémiques testés	63
2.2.8.3. Sites d'expérimentation pour les puffins du Pacifique.....	65
2.3. Références.....	67
CHAPITRE 3. ÉTUDE DE LA NAÏVETÉ EN MILIEU CONTINENTAL : RÉPONSE DE DEUX ESPÈCES DE RONGEURS NATIVES AU RAT NOIR INTRODUIT	76
3.1. Résumé :	77
3.2. Introduction	78
3.3. Matériel et méthode.....	79
3.3.1. Espèces étudiées	79
3.3.2. Sites des expériences de piégeage et de capture des individus ayant fait l'objet de tests comportementaux en captivité.....	80
3.3.3. Obtention et manipulation des odeurs testées.....	81
3.3.4. Étude comportementale : expérience avec labyrinthe en Y.....	82
3.3.5. Effets des odeurs sur les rendements de capture en milieu naturel	84
3.3.6. Analyse des données	85
3.4. Résultats	86
3.4.1. Expériences comportementales en labyrinthe Y.....	86
3.4.2. Effet des odeurs sur les rendements de capture en milieu naturel.....	91
3.5. Discussion	96
3.6. Références.....	102
CHAPITRE 4. UNE ESPÈCE PEUT-ELLE PERDRE SA NAÏVETE ? RECONNAISSANCE DE PRÉDATEURS ET D'AGRESSEURS INTRODUIES PAR DEUX SQUAMATES ENDÉMIQUES INSULAIRES.....	104
4.1. Résumé :	105

4.2. Introduction	106
4.3. Methods	107
4.3.1. Study species	107
4.3.2. Retreat site choice experiment	108
4.3.3. Data analysis	111
4.4. Results.....	111
4.5. Discussion	114
4.6. Références.....	117
CHAPITRE 5. EST-CE QUE LES NOUVEAUX ENVAHISSEURS FONT NÉCESSAIREMENT FACE A DES ESPÈCES NATIVES NAÏVES LORSQU'ILS ARRIVENT SUR DES ÎLES?	119
5.1. Résumé :	120
5.2. Introduction	121
5.3. Methods	124
5.3.1. Data analysis	127
5.4. Results.....	127
5.5. Discussion	130
5.6. References.....	134
CHAPITRE 6. RÉPONSES D'UN SQUAMATE INSULAIRE ENDÉMIQUE APRÈS DES EXPOSITIONS RÉPÉTÉES A DEUX ESPÈCES AGRESSIVES DE FOURMIS INVASIVE	137
6.1. Résumé :	138
6.2.Introduction	139
6.3. Methods	141
6.3.1. Study species and sites	141
6.3.2. Behavioural assays	142
6.3.3. Data analysis	143
6.4. Results.....	144
6.4.1. Escape rate.....	144
6.4.1.1. Effect of ants' presence on skink escape rate (control test vs tests with ants)	144
6.4.1.2. Effect of repeated exposure to ants on skink escape rate	145
6.4.2. Average time before exiting the box	146
6.4.2.1. Effect of ant presence on average time before exiting the box	146
6.4.2.2. Effect of repeated exposure to ants on average time before exiting the box.....	147
6.4.3. Individual escape rate	148
6.5. Discussion	148
6.6. Références.....	152

CHAPITRE 7. ÉTUDE DU COMPORTEMENT ANTI-PREDATEUR D'UN PROCELLARIIFORME : LE PUFFIN DU PACIFIQUE NE RÉPOND PAS A L'ODEUR DU RAT NOIR INTRODUIT.....	155
7.1. Résumé :	156
7.2. Introduction	157
7.3. Methods	158
7.3.1. Study system	158
7.3.2. Olfactory experiment setting.....	159
7.4. Results.....	161
7.5. Discussion	162
7.6. Références.....	166
CHAPITRE 8. DISCUSSION GÉNÉRALE, APPLICATIONS, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	169
8.1. Discussion générale.....	170
8.1.1. Naïveté.....	170
8.1.2. Nouveauté.....	171
8.1.3. Indigénisation	172
8.2. Applications possibles dans le cadre des stratégies de conservation de la biodiversité	173
8.2.1. Comment prendre en compte la naïveté des espèces natives dans les différentes mesures de gestion des espèces invasives?.....	173
8.2.1.1. Réintroductions	176
8.2.1.2. Limitation de l'impact des espèces invasives.....	178
8.2.2. Comment prendre des mesures de gestion appropriées malgré le caractère « contexte-dépendant » des invasions biologiques et de la naïveté ?	179
8.3. Conséquences négatives de la perte de naïveté : Effets sub-létaux des prédateurs	180
8.4. Perspectives	183
8.5. Conclusions.....	188
8.6. Références.....	190
ANNEXES.....	194
Annexe 1	195
Annexe 2	199
Annexe 3	202
Annexe 4	210
Annexe 5	214

Chapitre 1.

INTRODUCTION GÉNÉRALE ET OBJECTIFS DU TRAVAIL DE THÈSE



1.1. Les invasions biologiques : rôle dans la crise de biodiversité, caractéristiques, impacts

1.1.1. Rôle dans la crise actuelle de biodiversité planétaire

Les extinctions d'espèces sont des processus naturels, et l'étude des données fossiles montre que la durée de vie d'une espèce est d'environ 1 million d'années chez les mammifères et 5 à 10 millions d'années chez les invertébrés (Lindenmayer & Burgman, 2005). Toutefois, les paléontologues reconnaissent des périodes dites d'extinctions de masses, ou crises d'extinction, comme des périodes où la terre perd plus des $\frac{3}{4}$ de sa biodiversité dans un intervalle géologique restreint (Barnosky *et al.*, 2011). Actuellement, la biodiversité planétaire fait face à une crise que certains biologistes considèrent comme la 6^{ème} extinction de masse (Barnosky *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2015). En effet, les taux actuels d'extinction d'espèces sont environ 1000 fois plus importants que les taux naturels, en dehors des cinq dernières extinctions de masses (Pereira *et al.* 2010) et ceux prédits pour la fin du siècle pourraient être 10 fois supérieurs aux taux actuels (Ceballos *et al.*, 2015) (Figure 1).

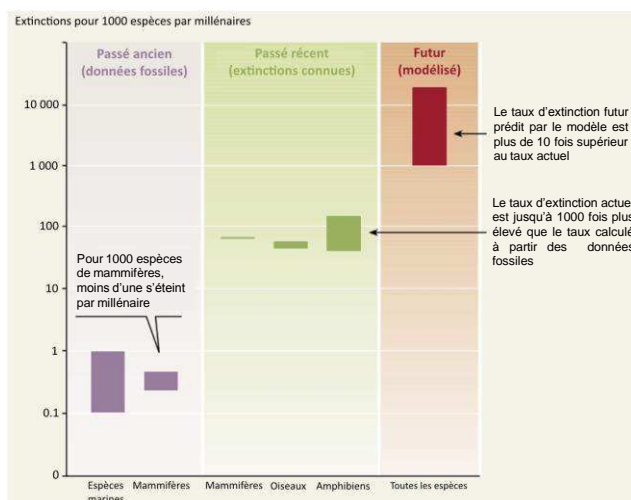


Figure 1. Estimations passées, actuelles, et futures du taux d'extinction pour 1000 espèces par millénaire. Le « Passé ancien » correspond aux taux d'extinction moyens estimés à partir des données fossiles. Le « Passé récent » correspond aux taux d'extinction calculés par rapport aux extinctions d'espèces connues (estimations basses) ou par rapport aux extinctions connues et aux espèces « supposées éteintes » (estimations hautes) (modifié du Millennium Ecosystem Assessment 2005). Les « futures » extinctions sont des estimations prédites par des modèles utilisant une variété de méthodes, incluant principalement des modèles aire-espèces, les impacts prédits de la perte d'habitat sur les espèces actuellement menacées par la perte d'habitat, les taux auxquels les espèces passent à un statut de vulnérabilité supérieur et les probabilités d'extinction associées aux statuts de vulnérabilité de l'IUCN. Le cadre temporel et les groupes d'espèces diffèrent parmi les estimations « futures », mais se réfèrent soit aux pertes d'espèces futures basées sur le niveau de menace actuel, ou aux pertes futures suite aux changements d'habitat sur une période allant de 1970 à 2050.

Actuellement, on estime qu'environ 10% des espèces d'oiseaux, 25% des espèces de squamates et de mammifères et 40% des espèces d'amphibiens connues peuvent être considérées comme menacées d'extinction (Vié *et al.*, 2008; IUCN, 2014). La fragmentation des habitats, les invasions biologiques, la croissance de la population humaine, la pollution, la surexploitation des milieux et les changements climatiques, ont été identifiés comme les six principaux facteurs à l'origine de cette crise actuelle de biodiversité (Millennium Ecosystem

Assesment, 2005 ; Kumschick et al., 2015). Ces différents facteurs n'affectent pas d'une manière similaire l'ensemble des écosystèmes. Au niveau des écosystèmes terrestres, la modification des habitats est considérée comme la principale cause d'extinction d'espèces au cours des 100 dernières années. Bien qu'ayant des impacts plus ou moins marqués en fonction des écosystèmes, les invasions biologiques sont aujourd'hui considérées comme la seconde cause d'érosion de la biodiversité au niveau mondial, et la première au niveau des écosystèmes insulaires (Vitousek *et al.*, 1997; Wilcove *et al.*, 1998; Mooney & Cleland, 2001; Clavero & Garcia-Berthou, 2005).

1.1.2. Caractéristiques des invasions biologiques

Les invasions biologiques « naturelles », qui correspondent à l'arrivée d'une nouvelle espèce dans un milieu sans intervention humaine, sont des phénomènes qui ont marqué l'histoire du vivant (Ricciardi, 2007). Cependant, les introductions d'espèces suite aux déplacements humains, diffèrent sensiblement des invasions naturelles au niveau des échelles spatiales, temporelles et de la diversité des organismes impliqués (Tableau 1).

Tableau 1. Caractéristiques des invasions « naturelles » et des invasions liées aux interventions humaines (d'après Ricciardi, 2007)

<i>Caractéristiques</i>	<i>Invasions « naturelles »</i>	<i>Invasions avec intervention humaine</i>
Fréquence des évènements de dispersion à longue distance	Très faible	Très importante
Nombre d'espèces transportées par évènement	Faible	Elevé
Effets des barrières géographiques	Important	Très faible
Variation dans les mécanismes et voies de dispersion	Faible	Très important
Effet d'homogénéisation	Régional	Global
Risque d'effets potentiels synergiques avec d'autres facteurs de changement global	Faible	Très élevé

L'influence des activités humaines sur les environnements terrestres à l'échelle mondiale est reconnue depuis les années 1800, et rivalise aujourd'hui avec certaines grandes forces de la nature dans son impact sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Selon certains auteurs, elle caractérise une nouvelle ère de l'histoire de la terre appelée l'« Anthropocène » (Steffen *et al.*, 2011). Par exemple, la fréquence actuelle des introductions d'espèces est beaucoup plus élevée que la fréquence des invasions naturelles, calculée à partir de données

fossiles (Ricciardi, 2007). Le taux de colonisation des îles Hawaïennes est environ 1 million de fois plus élevé actuellement (~20 espèces par an) que ce qu'il était avant les colonisations humaines (~ 30 espèces par million d'années) (Loope *et al.*, 1988). En Nouvelle Zélande, le taux naturel d'introduction de mammifères de 0.33 espèces par million d'années est passé à 35 000 espèces par million d'années avec les colonisations humaines (King, 1990). Au niveau des zones continentales, les taux de dispersion et d'établissement de mammifères au delà de leur aire de répartition, entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud, ont été 10 000 fois plus élevés le siècle dernier que lors du « great American biotic interchange » il y a environ 2.5 Ma (Webb, 1991; Long, 2003). L'augmentation de la fréquence de ces phénomènes d'introduction, liée à l'augmentation des échanges commerciaux et touristiques à l'échelle mondiale, fait des invasions biologiques une des principales caractéristiques de l'ère Anthropocène (Hulme, 2009).

Les introductions peuvent être accidentelles, par exemple lors des transports de marchandises, de l'arrivée de voyageurs ou des vidanges d'eau de ballast (Hulme, 2009). D'autres espèces, comme celles utilisées pour les semences agricoles, les ornements, les activités cynégétiques ou halieutiques, les animaux domestiques ou les auxiliaires de contrôle biologique, sont par contre introduites délibérément (Hulme, 2009). Ces introductions, intentionnelles ou non intentionnelles, sont à l'origine des espèces que l'on qualifie d'« alien » ou « non-indigènes », définies par l'IUCN (2000) et Richardson *et al.* (2000) comme une espèce, sous espèce ou taxon, introduit au-delà de son aire de répartition (passée ou présente) et de dispersion potentielle (i.e. au-delà de l'aire de répartition qu'elle occupe naturellement ou qu'elle ne pourrait pas occuper sans introduction directe ou indirecte par l'homme).

Le processus d'invasion d'une espèce se divise en plusieurs étapes, correspondant chacune au franchissement de différents types de barrières biogéographiques, écologiques ou biologiques, et ayant donné lieu à une terminologie spécifique en fonction de l'étape atteinte (Figure 2).

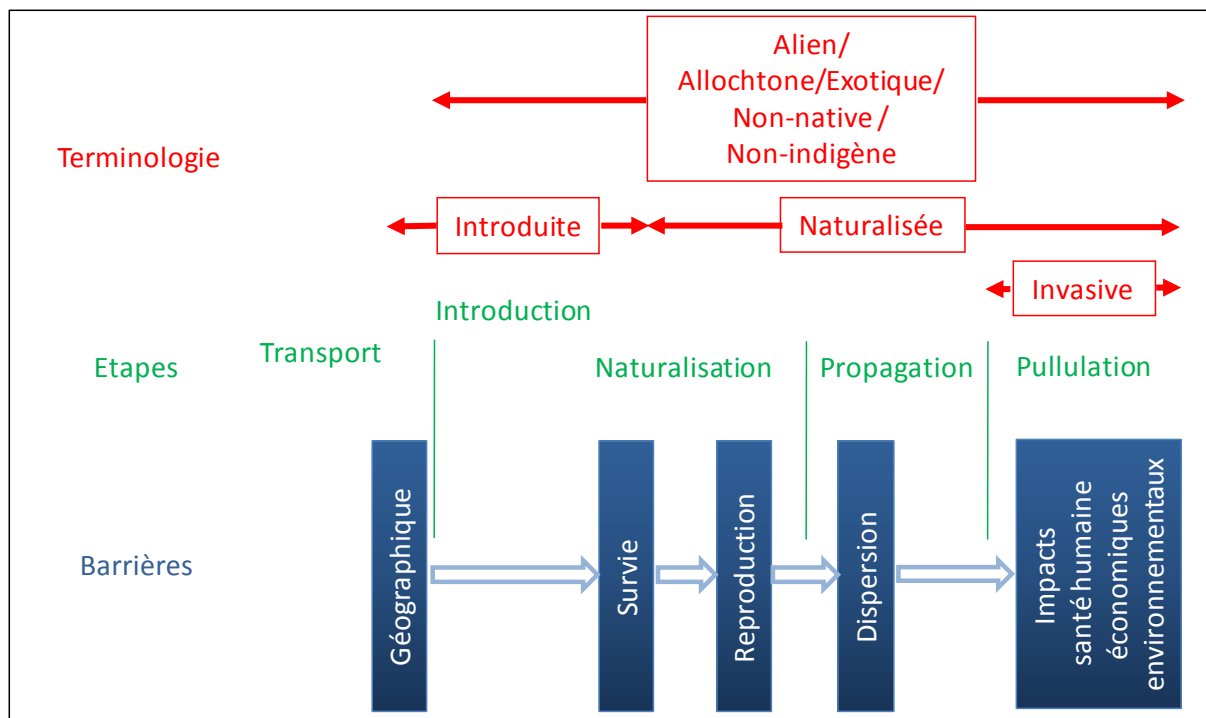


Figure 2. Schéma conceptuel des différentes étapes du processus d'invasion biologique, des barrières franchies et de la terminologie associée (modifiée de Blackburn et al. 2011).

1.1.3. Conséquences écologiques des invasions biologiques

Les introductions créent des nouvelles combinaisons d'espèces et des interactions entre espèces n'ayant pas d'histoire évolutive commune. Les espèces introduites créent ainsi de la « nouveauté » écologique, des équilibres ou des déséquilibres dans les interactions biotiques, qui sont décisifs dans le succès ou l'échec des phénomènes d'invasions (Mooney & Cleland, 2001; Heger & Trepl, 2003; Cox, 2004; Verhoeven *et al.*, 2009).

1.1.3.1. Vulnérabilité particulière des systèmes insulaires

La taille réduite et l'isolement de la plupart des îles, empêchent souvent le développement de population de grande taille et limitent les phénomènes de dispersion fréquents (Connor *et al.*, 2000). Ainsi, les populations insulaires présentent généralement de faibles diversités génétiques et spécifiques, ce qui les rend moins résilientes face aux changements écologiques et environnementaux tels que ceux causés par les invasions biologiques (Frankham, 1998; Kennedy *et al.*, 2002; Schoener *et al.*, 2005; Sax & Gaines, 2008). De plus, de nombreuses espèces insulaires présentent une stratégie d'histoire de vie qualifiée de type « K », qui correspond à un âge de première reproduction tardif, un faible taux de reproduction et une

faible taille de portées ou nichées (MacArthur, 1967). Cette stratégie, adaptée à des milieux sans humains ni prédateurs, rend ces espèces particulièrement vulnérables aux perturbations environnementales rapides occasionnées par les colonisations humaines et les espèces introduites associées, particulièrement les mammifères (Blackwell, 2005). L'ensemble de ces différences, à la fois morphologiques et comportementales, entre populations insulaires et continentales, sont communément regroupées sous le terme de syndrome d'insularité, lequel affecte aussi bien les vertébrés (mammifères, squamates, oiseaux), les arthropodes, les mollusques et les plantes (Adler & Levins, 1994; Blondel, 2000; Goltsman *et al.*, 2005; Whittaker & Fernandez-Palacios, 2007; Novosolov *et al.*, 2012). Ces caractéristiques participent à rendre les espèces insulaires particulièrement vulnérables aux invasions biologiques, lesquelles sont considérées comme la principale cause de déclin ou d'extinctions d'espèces au niveau des systèmes insulaires (Atkinson, 1989; Vitousek *et al.*, 1997; Clout & Veitch, 2002; Towns *et al.*, 2006; Reaser *et al.*, 2007).

Ainsi, bien que les îles représentent seulement 5.3% des surfaces terrestres émergées, 61% des extinctions récentes ont eu lieu dans ces systèmes et les $\frac{3}{4}$ sont estimées liées aux conséquences des invasions biologiques (Tershy *et al.*, 2015). A titre d'illustration, 90% des extinctions récentes d'oiseaux actuellement recensées ont eu lieu sur les îles alors qu'elles abritent moins d' $\frac{1}{5}$ ^{ème} des espèces mondiales (Johnson & Stattersfield, 1990; Steadman & Martin, 2003; Tershy *et al.*, 2015). L'absence de prédateurs terrestres mammaliens au niveau de la plupart des systèmes insulaires, particulièrement à l'échelle du Pacifique, a entraîné la perte ou l'absence de développement de comportements adaptatifs chez les espèces natives face à d'éventuelles menaces (Blackwell, 2005). En effet, le maintien de défenses anti-prédateurs coûteuses énergétiquement devient inutile et de nombreux invertébrés et espèces d'oiseaux développent du gigantisme et/ou perdent leur capacité de vol (Blumstein, 2002; Blackwell, 2005; Blumstein & Daniel, 2005). Par exemple, en Nouvelle Zélande, 25 à 35% des espèces d'oiseaux n'avaient pas de capacité de vol lors de l'arrivée des premiers colonisateurs humains (Mcnab, 1994). Les mammifères introduits, notamment les chats haret (*Felis catus*) et certaines espèces de rats (e.g. le rat noir *Rattus rattus* et le rat du Pacifique *Rattus exulans*) représentent une menace majeure pour les espèces insulaires et ont été identifiés comme une des causes principales d'extinctions locales ou globales d'espèces d'oiseaux et de squamates (Courchamp *et al.*, 2003; Towns *et al.*, 2006; Jones *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011; Harper & Bunbury, 2015).

1.1.3.2. Les invasions biologiques en milieu continental

A l'échelle des masses continentales, les échanges fréquents de faune entre l'Afrique, l'Eurasie et les Amériques au cours des derniers millions d'années, ont contribué à une homogénéisation géographique de la distribution des différents archétypes de prédateurs (i.e. groupes d'espèces de prédateurs qui utilisent des adaptations morphologiques et comportementales similaires pour obtenir leurs proies) (Cox & Lima, 2006). Au cours des processus évolutifs, les espèces continentales, et notamment les proies, ont développé une panoplie de comportements pour faire face à ces différents types de menaces (Saul *et al.*, 2013). L'héritage d'une telle « expérience éco-évolutive », constituerait une « résistance biotique » face aux invasions, permettant de limiter l'occupation du territoire et la reproduction des espèces introduites (Elton, 1958; Maron & Vila, 2001; Jeschke, 2014). Ainsi, la résistance des espèces natives continentales serait plus élevée que celle des espèces insulaires, leur probabilité d'extinction plus faible, et un patron de faible impact des prédateurs introduit est attendu sur les continents par rapport aux systèmes insulaires (D'Antonio & Dudley, 1995; Cox & Lima, 2006; Reaser *et al.*, 2007).

Cependant, malgré l'apparente capacité de résistance des espèces natives continentales, 13.8 % des invertébrés et 30.4 % des vertébrés terrestres introduits en Europe sont considérés comme ayant un impact sur les communautés d'espèces natives (Vila *et al.* 2010). Une étude récente a montré que le nombre d'introduction d'espèces, appartenant à différents groupes taxonomiques a considérablement augmenté dans 28 pays Européens au cours du 20^{ème} siècle (Essl *et al.*, 2011) (figure 3).

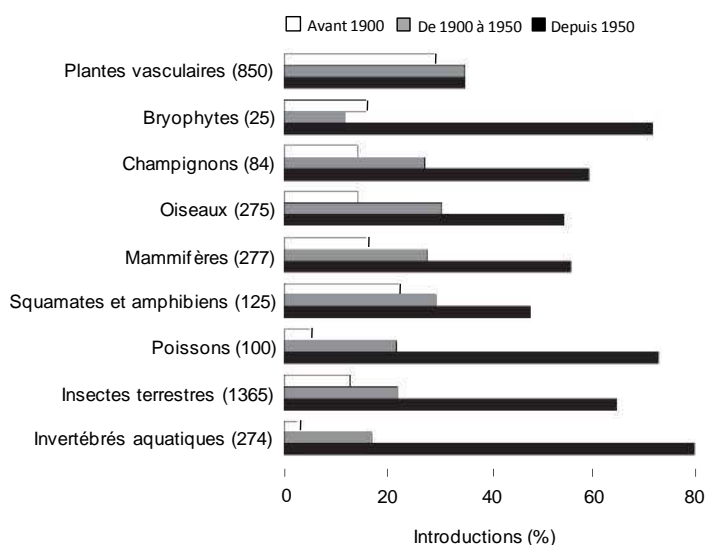


Figure 3. Proportion d'évènements d'introduction pour différents taxons répertoriés dans les pays Européens couverts par le projet DAISIE (www.europe-aliens.org) (DAISIE, 2009). Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre total d'espèces par taxa avec des dates d'introduction connues. Modifié de Essl *et al.*, (2011).

En Europe, parmi les vertébrés, l'introduction du vison d'Amérique (*Mustela vison*) a par exemple significativement réduit les populations natives de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) (Macdonald & Harrington, 2003). Le rat musqué (*Ondatra zibethicus*) et le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) ont des impacts écologiques (i.e. prédation, compétition, transmission de maladies) dans plus de 50 sites Européens (Nentwig *et al.*, 2010; Vila *et al.*, 2010; Kauhala & Kowalczyk, 2011). L'introduction de l'Ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*) a également entraîné des réductions voir des déplacements d'autres espèces d'oiseaux coloniaux telles que les sternes caugek (*Thalasseus sandvicensis*), les hérons garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) ou encore les aigrettes garzettes (Kayser *et al.*, 2005; Yésou & Clergeau, 2005). Parmi les arthropodes, plusieurs espèces d'insectes telles que les thrips (*Frankliniella occidentalis*, *Heliothrips haemorrhoidalis*), endommagent les cultures dans plus de 30 sites Européens (Vila *et al.*, 2010). L'introduction de l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) a entraîné l'exclusion de l'écrevisse native à pieds blancs (*Austropotamobius pallipes*) (Gherardi, 2006). Aux Etats Unis également, le nombre d'espèces introduites, estimé à 50 000 dans les années 2000, n'a cessé d'augmenter (Pimentel *et al.*, 2000). Ces différentes espèces introduites (e.g. plantes, mammifères, poissons, arthropodes) sont à l'origine de nombreux déclin d'espèces natives (Pimentel *et al.*, 2000). A titre d'exemple, la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) introduite a des impacts (i.e. prédation, compétition) sur les amphibiens, les squamates, les oiseaux et certains petits mammifères (Allen *et al.*, 2004; Long *et al.*, 2015).

Concernant les chats haret et les différentes espèces de rats, qui font partie des mammifères introduits ayant le plus d'impact au niveau des systèmes insulaires (Medina *et al.*, 2011; Harper & Bunbury, 2015), leur présence au niveau continental entraîne également des impacts non négligeables. Aux Etats Unis par exemple, les chats haret seraient la plus grande source de mortalité d'origine anthropique pour les oiseaux et les petits mammifères, causant chaque année la mortalité de plusieurs milliards d'individus (Loss *et al.* 2013). Le panorama de l'impact des rongeurs, et notamment des rats du genre *Rattus*, sur la biodiversité des espaces continentaux est nettement moins bien étudié que leurs impacts sur les productions agricoles (Capizzi *et al.*, 2014) ou sur la santé humaine (Kosoy *et al.*, 2015; Loan *et al.*, 2015).

Ainsi, bien que les invasions biologiques ne représentent pas le premier facteur d'extinction d'espèces au niveau continental, le rôle des espèces introduites dans le déclin et

la raréfaction des espèces natives n'est sans doute pas négligeable et mérite l'attention des scientifiques comme des organismes de conservation.

1.1.3.3. Les différents types d'impacts exercés par les espèces introduites

Les espèces introduites peuvent impacter la biodiversité native à différents niveaux (i.e. écosystème, habitat, espèces, gènes) et à travers tout un panel de processus. D'une manière générale, les impacts des espèces introduites peuvent (i) survenir à chaque niveau d'organisation biotique, (ii) résulter d'interactions directes et/ou indirectes, (iii) survenir immédiatement ou plusieurs années après l'introduction, (iv) persister à court ou à long terme, (v) agir en synergie pour amplifier d'autres impacts du changement global (e.g. fragmentation ou perte des habitats, changements climatiques), (vi) avoir des effets en cascade sur l'ensemble de l'écosystème concerné (O'Dowd *et al.*, 2003; Reaser *et al.*, 2007; Brook *et al.*, 2008; Simberloff, 2011; Riginos *et al.*, 2014).

Les invasions biologiques sont identifiées comme un des facteurs clés dans 54% des extinctions d'espèces animales connues et le seul facteur impliqué dans 20% d'entre elles (Clavero & Garcia-Berthou, 2005). A travers tout un panel d'impacts, directs ou indirects, tels que la prédation, la compétition (par exploitation et/ou interférence), l'hybridation ou encore la transmission de parasites ou de maladies, les espèces introduites peuvent affecter la diversité, la richesse, la composition, l'abondance et les interactions spécifique (Reaser *et al.*, 2007). Parmi ces impacts, la prédation et la compétition sont les deux principaux processus impliqués dans la raréfaction voir l'extinction locale ou globale d'espèces natives (Sax & Gaines, 2008). La prédation à elle seule (31%), ou combinée à d'autres facteurs d'impacts (67%) serait impliquée dans 98% des extinctions actuelles (Sax & Gaines, 2008). Cependant, l'hybridation, qui modifie la composition génétique des espèces peut entraîner, notamment pour les espèces rares, leur extinction au détriment d'un nouvel hybride (Munoz-Fuentes *et al.*, 2007; Tracey *et al.*, 2008; Vuillaume *et al.*, 2015). La transmission de parasites ou de maladies, laquelle peut persister dans l'environnement une fois les espèces introduites éradiquées, peuvent également être dévastatrices pour les espèces natives non-immunisées (e.g. Woodworth *et al.* 2005 ; Smith and Carpenter 2006 ; Bertolino *et al.* 2008 ; Wyatt *et al.* 2008). Certaines espèces introduites, comme les rats (et notamment le rat noir) et les chats haret, sont deux groupes de mammifères introduits qui ont des effets particulièrement néfastes sur les espèces natives en combinant différents processus d'impact tels que la prédation, la

compétition, l'hybridation, la transmission de maladie, les processus d'altération écologiques et les changements comportementaux (Medina *et al.*, 2013). Dans la suite de ce travail, nous nous sommes intéressés seulement aux deux principaux impliqués dans la raréfaction ou l'extinction d'espèces natives : la prédation et la compétition (Sax et Gaines 2008).

1.1.3.3.1. Prédation

La prédation exercée par un prédateur introduit sur une proie native est le principal facteur impliqué dans les extinctions d'espèces natives et celui qui a reçu le plus d'attention dans le cadre de l'étude des impacts associés aux espèces invasives (Sax & Gaines, 2008). L'extinction de plus de 200 espèces de cichlidés natifs du Lac Victoria suite à la prédation exercée par la perche du Nil introduite (*Lates niloticus*) et celle de 15 espèces et sous-espèces d'oiseaux forestiers de l'île de Guam suite à l'introduction du *Boiga irregularis*, sont deux des exemples les plus frappants d'impact d'un prédateur introduit (Lockwood *et al.*, 2007; Pringle, 2011). Un grand nombre de taxons allant des invertébrés aux mammifères en passant par les amphibiens peuvent impacter d'une manière considérable les taxons natifs à travers la prédation. Par exemple, la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) introduite aux Etats Unis réduit le succès reproducteur de l'alligator d'Amérique (*Alligator mississippiensis*) et du crocodile Américain (*Crocodylus acutus*) par prédation sur les jeunes à l'éclosion (Somaweera *et al.*, 2013). L'introduction du crapaud buffle (*Rhinella marina*) en Australie réduit le succès reproducteur du guêpier arc-en-ciel (*Merops ornatus*) à travers la prédation des œufs ou des jeunes oisillons (Boland, 2004). En Australie également, la prédation par le renard roux (*Vulpes vulpes*) et les chats haret (*F. catus*) introduits, serait la principale cause d'extinction de mammifères natifs (Woinarski *et al.*, 2015). Au niveau mondial et particulièrement au niveau des systèmes insulaires, la petite mangouste Indienne (*Herpestes javanicus*), les chats haret et 3 espèces de rats (le rat noir *Rattus rattus*, le surmulot *Rattus norvegicus*, et le rat du Pacifique *Rattus exulans*) sont connus pour être des prédateurs particulièrement envahissants pouvant entraîner l'extinction de différentes espèces d'oiseaux, de squamates ou de petits mammifères (Courchamp *et al.*, 2003; Blackburn *et al.*, 2004; Fukami *et al.*, 2006; Towns *et al.*, 2006; Hays & Conant, 2007; Jones *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011; Nogales *et al.*, 2013).

1.1.3.3.2. Compétition

La compétition interspécifique, est souvent perçue comme une force modélisant la composition spécifique et la taille des communautés naturelles. La compétition pour une ressource peut s'effectuer par exploitation, ou par interférence (Schoener, 1983). La compétition par exploitation, correspond à l'utilisation par un conspécifique ou un hétérospécifique, d'une ressource commune, généralement limitée. Les consommateurs s'affectent donc seulement au travers de la réduction de l'abondance des ressources. La compétition par interférence, implique des interactions négatives directes dans lesquelles chaque compétiteur réduit la capacité de l'autre à exploiter la ressource quelque soit l'abondance de celle-ci (Amarasekare, 2002; Duijns & Piersma, 2014). Ces deux types de compétition, sont d'autres processus d'impacts des espèces introduites qui peuvent entraîner le déplacement ou la réduction des populations de compétiteurs natifs (Gurevitch & Padilla, 2004; Reaser *et al.*, 2007; Doherty *et al.*, 2015). Contrairement à la prédation, la compétition à elle seule ne semble pas avoir été à l'origine d'extinction d'espèces natives, mais couplée à d'autres facteurs d'impacts, elle est impliquée dans 18% des extinctions actuelles (Sax & Gaines, 2008). La compétition peut s'exercer entre des taxons distants phylogénétiquement, et ainsi des oiseaux frugivores ou insectivores peuvent souffrir de compétition pour les ressources dans des zones où le rat noir a été introduit (Shiels *et al.*, 2014). Cependant, les exemples les plus nombreux concernent la compétition entre différentes espèces de la même famille ou du même genre. En Australie et aux Galápagos, la compétition par interférence avec le rat noir introduit entraîne des réductions et des déplacements de populations de rongeurs natifs (*Rattus fuscipes* et *Nesoryzomys swarthi*, respectivement) (Harris & Macdonald, 2007; Stokes *et al.*, 2009). A l'échelle du Pacifique, la supériorité compétitive pour les ressources du gecko des maisons (*Hemidactylus frenatus*) introduit a entraîné des régressions du gecko natif (*Lepidodactylus lugubris*) (Petren & Case, 1996). En Europe, le vison d'Amérique (*Mustela vison*) introduit, induit des déplacements de population de visons d'Europe (*Mustela lutreola*) (Sidorovich & MacDonald, 2001). Au travers de la compétition pour les ressources, l'écureuil gris Nord Américain (*Sciurus carolinensis*) a entraîné le déplacement des populations d'écureuils roux (*Sciurus vulgaris*) de la plupart des forêts mixtes et feuillus de Grande Bretagne (Bertolino *et al.*, 2008). En Espagne, la tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*) introduite exclut les tortues natives de leurs habitats optimaux (Sans *et al.*, 2008).

Au niveau mondial, les introductions de fourmis invasives sont souvent à l'origine de déplacements, de déclin voire d'extinctions locales d'espèces de fourmis natives (Wittman, 2014). D'une manière générale, la capacité des fourmis invasives à dominer les milieux dans lesquels elles sont introduites, en y exerçant une pression de prédation et de compétition sur une large gamme d'espèces natives (i.e. fourmis natives, autres invertébrés, vertébrés) pouvant mener à l'altération de certaines fonctions écosystémiques, en font des menaces majeures pour la biodiversité native des zones où elles sont introduites (Holway *et al.*, 2002; Lach & Hooper-Bùi, 2010).

Suite aux impacts avérés des invasions biologiques, aux niveaux insulaire et continental, et à la variété des facteurs d'impacts observés, identifier les mécanismes gouvernant le succès, les échecs et les niveaux d'impacts des introductions, a été un des objectifs de l'écologie des invasions des dernières années (Saul *et al.*, 2013). De nombreuses hypothèses ont été évoquées (Inderjit *et al.*, 2005). Celle de la naïveté des proies ou « prey naïveté hypothesis » (Cox & Lima, 2006) semble être une des principales expliquant le succès et les impacts des espèces invasives, particulièrement au niveau des écosystèmes insulaires où ceux-ci semblent plus importants qu'en milieu continental.

1.2. La naïveté : concept, différents types, différents niveaux

En 1958, Elton est l'un des premiers à attirer l'attention des écologistes sur l'impact des espèces introduites dans les nouveaux environnements. Diamond et Case (1986) puis Simberloff (1995) suggèrent que ces impacts pourraient être largement liés à la naïveté des espèces indigènes vis-à-vis des espèces introduites, qu'ils définissent comme le degré d'expérience de la communauté native avec des espèces fonctionnellement similaires aux espèces introduites. Plus tard émerge le concept de naïveté des proies, défini comme l'absence de défense anti-prédateur efficace en raison d'un manque d'histoire évolutive avec un archétype de prédateur donné (Cox & Lima, 2006). La prédation est une des plus grandes forces qui façonne le comportement des proies, leur reproduction, leur utilisation de l'espace et des ressources (Lima & Dill, 1990; Lima & Bednekoff, 1999; Mitchell & Lima, 2002; Fuelling & Halle, 2004). Ainsi, l'essentiel de la littérature disponible sur la naïveté des espèces face à des changements environnementaux porte sur les relations entre prédateurs introduits et proies natives. Cependant, la naïveté d'une espèce peut apparaître dans toute nouvelle interaction antagoniste (Heavener *et al.*, 2014). Ainsi, le concept de naïveté

compétitive est apparu récemment pour décrire les relations entre compétiteur natif et compétiteur introduit (Harrington *et al.*, 2009a; Harrington *et al.*, 2009b). Les théories évolutives tendent à prédire que les espèces natives qui ne s'éteignent pas rapidement après l'arrivée d'un nouveau prédateur, ne peuvent pas rester éternellement naïves, et subissent une pression importante pour apprendre et s'adapter à la nouvelle menace (Cox, 2004; Strauss *et al.*, 2006). Ainsi, bien que la naïveté ait longtemps été considérée comme un caractère fixe, les études récentes montrent que ce caractère serait beaucoup plus complexe, que différents types et différents niveaux pourraient être distingués, en fonction notamment de l'histoire évolutive des espèces natives (Cox & Lima, 2006; Carthey & Banks, 2014).

1.2.1. Différents types de naïveté

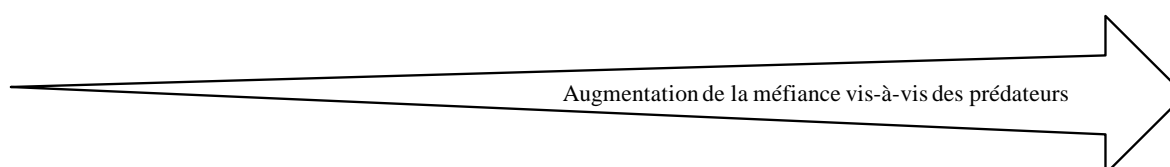
Les comportements anti-prédateurs, résultent d'une interaction entre les prédispositions génétiques et l'expérience ontogénétique des individus (Curio 1993). C'est ainsi que l'on distingue deux types de naïveté relatifs notamment au temps d'absence d'exposition aux prédateurs : la naïveté ontogénétique, et la naïveté évolutive (Cox & Lima, 2006). La naïveté ontogénétique, résulte de l'absence d'exposition d'un individu à un prédateur durant son existence (e.g. Coss and Owings, 1978 ; Kortet and Hedrick, 2004). De tels individus, naïfs ontogénétiquement, possèdent souvent une partie innée de défenses anti-prédateurs, et des comportements anti-prédateurs efficaces peuvent être rapidement ré-établis après une période d'exposition à un prédateur (Berger *et al.*, 2001). A l'inverse, la naïveté évolutive, résulte d'une absence d'exposition d'une espèce proie à un archétype de prédateur sur des temps évolutifs (Cox & Lima, 2006). Les tentatives « d'éducation » de ce type d'espèces naïves par rapport aux prédateurs ont eu un succès très limité (McLean *et al.*, 1996; McLean *et al.*, 1999; Griffin *et al.*, 2001). La capacité à reconnaître un prédateur aurait donc une base principalement génétique pour les individus naïfs ontogénétiquement (Riechert & Hedrick, 1990) et serait plutôt basée sur l'apprentissage pour les individus naïfs « évolutivement » (Conover, 1987). La naïveté ontogénétique est souvent étudiée sur des individus élevés en captivité (Coss & Owings, 1978; Kortet & Hedrick, 2004; Rouco *et al.*, 2011), ou sur des individus prélevés dans des zones où les prédateurs ont été éliminés durant plusieurs générations (Berger *et al.*, 2001). A l'inverse, la naïveté évolutive est étudiée sur des populations qui ont évolué en absence d'archétype de prédateurs parfois pendant plusieurs millions d'années (Berger *et al.*, 2007; Rodl *et al.*, 2007).

1.2.2. Différents niveaux de naïveté

L'attention des scientifiques sur les aspects évolutifs des invasions biologiques a augmenté durant la dernière décennie (Hänfling & Kollman, 2002; Lee, 2002; Facon *et al.*, 2006; Hufbauer & Torchin, 2007; Sax *et al.*, 2007) en s'attachant aux conséquences évolutives des invasions, i.e. les réponses évolutives des espèces aux invasions (Cox, 2004; Strauss *et al.*, 2006; Strayer *et al.*, 2006; Carlsson *et al.*, 2009). L'impossibilité théorique pour les proies de rester éternellement naïves face à la présence d'un nouveau prédateur signifie qu'elles doivent, après suffisamment d'expérience et de temps de contact avec le nouveau prédateur, perdre progressivement leur naïveté. Cela implique d'une part, la perception du risque associé aux prédateurs introduits, et d'autre part, le développement de comportements adaptatifs (Banks & Dickman, 2007). Banks & Dickman (2007) sont les premiers à proposer une hiérarchisation de la naïveté dans le but d'aider à cibler les actions de gestion et de prédire la variabilité des impacts des espèces introduites et envahissantes. Ils proposent 3 différents niveaux de naïveté, lesquels sont repris par Carthey & Banks (2014) qui en proposent un 4^{ème} (Tableau 2).

Tableau 2. Les différents niveaux de naïveté actuellement identifiés selon Banks & Dickman (2007) et Carthey & Banks (2014). Les effets létaux correspondent à la mortalité directe induite par la prédation. Les effets sub-létaux correspondent aux coûts (i.e. stress, échecs reproducteurs, difficultés d'accès aux ressources alimentaires) induits par la perception du risque de prédation et le développement des comportements anti-prédateurs.

Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	Niveau 4
<ul style="list-style-type: none"> • Aucune reconnaissance du risque • Aucun comportement anti-prédateurs (Blackwell 2005)	<ul style="list-style-type: none"> • Reconnaissance du risque • Comportements anti-prédateurs inappropriés (Karl & Best 1982; MacDonald & Harrington 2003)	<ul style="list-style-type: none"> • Reconnaissance du risque • Comportements anti-prédateurs appropriés mais insuffisants pour faire face au risque (Banks <i>et al.</i> 2000; Berger <i>et al.</i> 2007)	<ul style="list-style-type: none"> • Reconnaissance du risque • Comportements anti-prédateurs appropriés mais sur-attribution d'efforts à cette réponse (Creel & Christianson 2008)
Effets létaux + + + Effets sub-létaux - - -	Effets létaux + + Effets sub-létaux + +	Effets létaux + + Effets sub-létaux + +	Effets létaux + Effets sub-létaux + + +



Cette classification correspond globalement à une augmentation de la vigilance des proies, qui s'accroît avec le degré d'expérience et le temps de coexistence avec le nouveau prédateur. Chaque niveau correspond également à une évolution des coûts liés à la prédation (i.e. effets létaux) et ceux liés au développement d'un comportement anti-prédateur (i.e. effets sub-létaux). L'étendue à laquelle cette hypothèse de multiples niveaux de naïveté peut s'appliquer aux différents types d'interactions antagonistes (e.g. compétition, herbivorie) a reçu peu d'attention (Carthey & Banks, 2014).

Le niveau 1 de naïveté est considéré par Carthey & Banks (2014) comme le « worst case scenario », puisque les proies ne développent aucune reconnaissance du risque et subissent donc une pression de prédation et un taux de mortalité particulièrement élevés. Comme un nombre toujours croissant d'espèces sont introduites au niveau mondial, et que la plupart des espèces introduites sont difficiles à éradiquer, comprendre les facteurs qui contribuent à ce premier niveau de naïveté, et au « progrès » des espèces natives (i.e. développement de comportement adaptatifs) face aux nouvelles menaces, devient primordial pour établir des zones prioritaires de conservation, des priorités de gestion (e.g. éradication, contrôle) face aux ennemis les plus délétères, ou encore pour déterminer les espèces natives les plus menacées et limiter leur vulnérabilité (e.g. améliorer leurs capacités de défenses).

1.2.3. Espèce native, naïveté, « indigénisation »

Malgré l'intérêt suscité actuellement pour la biologie des invasions et les impacts écologiques des espèces introduites, la question de la définition précise d'une espèce native a été encore peu explorée. Crees & Turvey (2015) notamment proposent donc un cadre conceptuel permettant de définir différents statuts en fonction de la date d'introduction de l'espèce, et du rôle de l'homme dans les processus d'introduction, de dispersion ou de recolonisation (Tableau 3 ; Figure 4). Dans ce cadre, il est considéré que l'ère historique récente débute à partir de 1500 après J-C, ce qui reflète plutôt l'histoire Européenne et qui serait à ajuster pour la situation dans le Pacifique.

Dans les différents chapitres de cette thèse, les espèces que nous qualifierons de « natives » le sont au sens de Crees & Turvey (2015). Par contre, les espèces qualifiées d'« introduites » incluent l'archéofaune et la néofaune, au sens de Crees & Turvey (2015).

Tableau 3. Définitions proposées pour le statut des espèces (modifié de Crees & Turvey (2015)). L'ère historique récente débute à partir de 1500 après J-C.

Statut	Définition
Native	Présence continue depuis le pléistocène supérieur, ou (re)colonisation naturelle durant l'Holocène
Archéo-faune	Introduite avant l'ère historique récente avec aucun statut natif similaire précédemment connu dans la région d'introduction (e.g. le dingo, <i>Canis lupus dingo</i> en Australie ; le lapin <i>Oryctolagus cuniculus</i> en Grande Bretagne ; le rat du Pacifique, <i>Rattus exulans</i> dans les îles du Pacifique)
Native récente	Propagation, sans influence humaine directe, durant l'ère historique récente (e.g. tourterelle Turque, <i>Streptopelia decaocto</i> en Europe)
Néo-faune (non-native)	Introduite par l'intermédiaire des humains au cours de l'ère historique récente

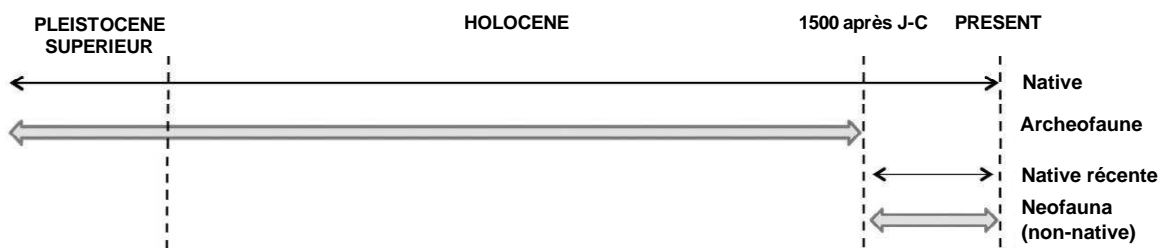


Figure 4. Différents statuts des espèces en fonction de leur date d'introduction et du rôle de l'homme dans les processus d'introduction, de dispersion ou de recolonisation. Les flèches noires correspondent aux introductions naturelles. Les flèches grises correspondent aux introductions induites par les humains (i.e. transport) (modifiée de Crees & Turvey (2015)).

La présence d'espèces très anciennement introduites, telles que définies par Crees & Turvey (2015) comme l'archéofaune, ont donné lieu au débat concernant l'« indigénisation » possible des espèces introduites (Carthey & Banks, 2012). A partir de combien de temps d'exposition avec les espèces natives une espèce introduite peut elle perdre sa nouveauté ? D'après Carthey & Banks (2012), les dates arbitraires pour délimiter une espèce native d'une espèce introduite ne sont pas scientifiquement fondées. Le seul critère objectif proposé aujourd'hui pour décider si une espèce introduite est suffisamment « intégrée » à son nouvel environnement pour être considérée « native », serait la perte de naïveté des espèces natives, et donc la reconnaissance et la réponse efficace (et calibrée) à la menace générée par les ennemis introduits (e.g. prédateurs, compétiteurs, parasites, herbivores) (Carthey & Banks, 2012).

Dans ce mémoire de thèse, nous qualifierons d'« ennemi » l'ensemble des espèces introduites (i.e. prédateurs, compétiteurs, agresseurs) pouvant avoir un impact sur les espèces natives étudiées. D'une manière générale, chaque nouvelle association d'espèces « ennemi-native » peut donner lieu à un niveau initial de naïveté, qui va dépendre de la similitude du nouvel ennemi avec les ennemis déjà présents (Carthey & Banks, 2012). Ces similitudes peuvent être phylogénétiques (Ricciardi & Atkinson, 2004), fonctionnelles (Carthey & Banks, 2014) ou liées à des indices sensoriels (e.g. odeurs similaires) (Nolte *et al.*, 1994).

1.2.4. Etude de la naïveté des espèces

1.2.4.1. Systèmes de reconnaissance /flexibilité comportementale

Les systèmes de reconnaissance inter-individuelles, impliqués dans un grand nombre de comportements (e.g. évaluation de l'appartenance à un groupe, identification parentale, identification d'une proie ou d'un prédateur, attraction des conspécifiques, choix du partenaire, sélection d'habitat) font partie intégrante de la biologie des espèces (Payne *et al.*, 2004). Ainsi, pour reconnaître un prédateur, les proies perçoivent un indice (e.g. sonore, visuel, olfactif) produit par ce prédateur, et le confrontent avec un modèle de reconnaissance interne qui résulte de l'évolution et de l'expérience ontogénétique de la proie (Sherman *et al.*, 1997; Payne *et al.*, 2004). Le degré de correspondance entre l'indice perçu et le modèle de reconnaissance interne, détermine si la reconnaissance va avoir lieu (Liebert & Starks, 2004; Mateo, 2004; Starks, 2004). Dans le contexte des invasions biologiques, le degré de correspondance entre l'indice du prédateur introduit et le modèle interne de reconnaissance de la proie est largement déterminé par la « nouveauté » du prédateur introduit par rapport aux prédateurs natifs. Plus la nouveauté est importante, plus la probabilité de naïveté (absence de reconnaissance ou de réponse adaptative) de la proie envers ce risque est élevée (Payne *et al.*, 2004). D'après cette théorie, la probabilité de naïveté des espèces natives ayant évolué en absence de prédateurs natifs pourrait être particulièrement élevée.

La flexibilité comportementale, définie comme la capacité d'un individu à modifier son comportement en développant des réponses nouvelles face à un stimulus nouveau, ou en altérant des réponses existantes face à un stimulus familier (Shettleworth, 1998; Reader & Laland, 2002), pourrait également influencer la perte de naïveté des espèces natives.

Les indices que les individus utilisent pour reconnaître leurs ennemis peuvent être de types sensoriels (e.g. visuels, olfactifs, acoustiques), comportementaux (e.g. technique de chasse du prédateur) ou des indices d'habitat (e.g. type d'habitat, intensité lumineuse) (Carthey & Banks, 2014). Tous les prédateurs émettent des indices sensoriels et de nombreuses expériences qui ont testé la reconnaissance des prédateurs par leurs proies (le plus souvent avec une histoire de coexistence partagée) ont utilisé des indices chimiques (e.g. odeurs) (Kats & Dill, 1998), des indices acoustiques (Li *et al.*, 2011a) ou visuels (e.g. prédateurs empaillés, peluches, photos) (Maloney & Mclean, 1995; Veen *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2011a) et moins couramment exposé les proies à des prédateurs vivants (Coss & Owings, 1978; Magurran & Pitcher, 1987; Heezik *et al.*, 1999).

1.2.4.2. Reconnaissance des indices chimio-sensoriels

Les indices chimio-sensoriels représentent une source importante d'informations puisqu'ils traduisent la présence des prédateurs ou leur passage récent (Head *et al.*, 2002). Au niveau des interactions entre prédateurs natifs et proies natives, plusieurs études ont mis en évidence une reconnaissance de l'odeur des prédateurs par les proies et le développement de comportements adaptatifs suite à la perception de ce risque (Lima & Dill, 1990; Kats & Dill, 1998; Lima, 1998; Brown *et al.*, 1999; Brown *et al.*, 2001; Clinchy *et al.*, 2013). Par exemple, apprendre à éviter des zones où l'odeur d'un prédateur est présente permet de limiter la probabilité de rencontres potentiellement létales (Lima & Dill 1990). La détection d'un compétiteur à travers des indices chimiques permet aux individus d'éviter des rencontres agressives et potentiellement coûteuses (Gosling & McKay, 1990). Ainsi, la co-évolution entre espèces natives entraînerait l'évitement des indices odorants des prédateurs ou compétiteurs (et donc le développement d'une réponse anti-prédateur ou –compétiteur appropriée), puisqu'ils fournissent un indice fiable de risque.

L'étude de la reconnaissance d'un nouvel ennemi dans les interactions entre espèces natives et introduites a par contre été beaucoup moins explorée. Les espèces natives peuvent avoir évolué en utilisant des indices de perception du risque différents de ceux émis par les nouveaux prédateurs ou compétiteurs introduits, et ainsi être naïves face au risque induit par ces nouveaux ennemis (Carthey & Banks, 2014). Cette absence de reconnaissance peut intervenir dans chaque relation antagoniste, chez chaque modèle biologique et à la fois pour les espèces natives (i.e. qui doivent faire face à des nouvelles menaces) et les espèces

introduites (i.e. qui arrivent dans un milieu nouveau ou des menaces inconnues peuvent être présentes). Les rares études disponibles ont testé la naïveté au niveau terrestre ou aquatique, pour des proies natives vs prédateurs introduits (Polo-Cavia *et al.*, 2010; Cruz *et al.*, 2013), pour des proies introduites vs prédateurs natifs (Barrio *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2011b), pour des prédateurs natifs vs proies introduites (Phillips & Shine, 2006; Webb *et al.*, 2008), ou pour des compétiteurs introduits vs compétiteurs natifs (Harrington *et al.*, 2009a; Harrington *et al.*, 2009b; Stokes *et al.*, 2012; Heavener *et al.*, 2014). Dans le contexte actuel de la crise mondiale de biodiversité, en particulier liée à l'impact des espèces introduites, cette thématique de recherche a donc encore été peu explorée à ce jour.

1.2.4.3. Différentes réponses observées

Les différentes études conduites ont mis en évidence deux types de réponses : (i) une absence de reconnaissance des prédateurs introduits (i.e. la naïveté des espèces natives) (Dickman, 1993; Banks, 1998; Banks *et al.*, 2003) ou au contraire (ii) une reconnaissance du risque de prédation (i.e. absence ou perte de naïveté) (Russell & Banks, 2007; Mella *et al.*, 2010; Anson & Dickman, 2013; Cruz *et al.*, 2013).

1.2.4.3.1. Importance de la similitude avec les ennemis déjà présents

Une des hypothèses avancées pour expliquer la perte de naïveté (i.e. reconnaissance et réponses adaptatives à un stimulus d'un nouveau prédateur en absence d'histoire évolutive commune) est la similarité (phylogénétique ou phénotypique) entre l'espèce introduite et les ennemis déjà présents (Epp & Gabor, 2008; Rehage *et al.*, 2009). Un archétype est défini comme un groupe d'espèces qui occupent une même niche écologique et qui montrent des traits morphologiques et comportementaux similaires lorsqu'elles interagissent avec d'autres espèces (Cox & Lima 2006 ; Saul & Jeschke 2015). La similarité entre deux archétypes natifs et introduits peut se traduire par une odeur commune qui pourrait permettre aux espèces natives de reconnaître un nouvel ennemi (Nolte *et al.*, 1994). Cette similarité odorante potentielle a donné lieu à la « common constituent hypothesis » (Dickman & Doncaster, 1984) selon laquelle la présence d'un indice olfactif universel chez les carnivores (i.e. lié aux métabolites de digestion) pourrait entraîner un mécanisme de reconnaissance inné, génétiquement fixé chez les espèces proies, leur permettant de détecter des prédateurs avec lesquels elles n'ont pas d'expérience préalable (i.e. inconnus) (Sundermann *et al.*, 2008).

Cependant, ces hypothèses semblent pouvoir s'appliquer seulement entre des espèces de rangs taxonomiques relativement proches (e.g. de la même famille) (Tableau 4).

Tableau 4. Exemples d'études dans lesquelles les ennemis testés sont regroupés, ou différenciés, en fonction de la similarité de leurs archétypes.

Espèces	Archétypes similaires	Raison(s) avancée(s)	Références
Prédateurs placentaires vs prédateurs marsupiaux	non	Divergence ancienne; Traits comportementaux différents; Odeurs différentes	Barrio et al. 2010; Russel 2005
Felins (e.g. lion (<i>Panthera leo</i>), chat (<i>Felis catus</i>))	oui	Odeurs similaires	Boag & Mlotkiewicz 1994; Barrio et al. 2010
Dingo (<i>Canis lupus dingo</i>) vs chien domestique (<i>Canis lupus familiaris</i>)	oui	Proximité phylogénétique très importante	Carthey & Banks 2012
Canins	oui		Cox & Lima 2006
Poisson bijou Africain (<i>Hemichromis letourneuxi</i>) vs Centrarchidae natifs	oui		Rehage et al. 2009
Serpent brun arboricole (<i>Boiga irregularis</i>) vs autres serpents	oui		Engbring & Fritts 1988

La simple présence de prédateurs, quelque soit les archétypes concernés, peut également représenter un facteur important pour le maintien de comportements anti-prédateurs fonctionnels (Blumstein, 2002). En effet, des populations ayant évolué en absence de prédateurs pourraient avoir perdu les différents composants d'un comportement anti-prédateurs (i.e. reconnaissance, réponse) et les « précurseurs » nécessaires au développement d'une réaction de défense (Griffin *et al.*, 2000). Cependant, certains comportements anti-prédateurs semblent être « expérience-dépendants » (e.g. reconnaissance olfactive ou sonore des prédateurs, distance d'initiation de fuite) et peuvent être perdus après seulement une génération d'isolation (i.e. absence de prédateur) mais redéveloppés rapidement suite à une réexposition aux prédateurs (Blumstein, 2002; Li *et al.*, 2014).

1.2.4.3.2. Individus ayant co-évolué avec des prédateurs natifs

L'expérience « éco-évolutive » acquise pour faire face aux différentes menaces rencontrées lors d'une coévolution en présence de prédateur et de compétiteur, peut influencer le niveau de naïveté d'une espèce native face à des nouveaux ennemis (Saul et al. 2013). Une perte de naïveté a été observée chez des espèces natives après quelques dizaines d'années, voir 100, 150 ans de coexistence avec l'espèce introduite, suggérant qu'une longue période de coexistence avec un nouveau prédateur n'est pas un pré-requis pour la détection d'une nouvelle menace (Russell & Banks, 2007; Hudgens & Garcelon, 2011; Anson & Dickman, 2013; Cruz *et al.*, 2013). En effet, des changements évolutifs peuvent se produire rapidement lorsque la sélection naturelle est forte (Nunes *et al.*, 2014; Stuart *et al.*, 2014).

1.2.4.3.3. Individus ayant évolué en absence de prédateurs

Très peu d'études se sont intéressées à la naïveté d'espèces insulaires ayant évoluées en totale absence de prédateurs mammaliens pendant plusieurs millions d'années. Une étude a testé la réponse de deux populations de Miro rubisole (*Petroica australis*), passereau endémique de Nouvelle Zélande (i.e. étant au contact de prédateurs mammaliens seulement depuis 1000 ans pour le rat du Pacifique, ou 120 ans pour les autres prédateurs) exposées à une hermine (*Mustela erminea*) empaillée (Maloney & Mclean, 1995). L'hermine, introduite depuis 100 ans en Nouvelle Zélande, est présente sur l'île du Sud mais encore absente de Motuara (petite île au Nord de l'île du Sud) où la deuxième population de passereaux a été étudiée. Cette étude a montré que les individus de la population non exposée (i.e. supposés naïfs) ne reconnaissent pas l'hermine comme une menace tandis que les individus de l'île principale perçoivent un risque et y répondent de manière appropriée. Les tentatives d'entraînement (i.e. présentation d'une hermine empaillée mobile accompagnée d'un miro mort et de cris d'alarme de conspécifiques ou d'une autre espèce de passereau) des individus non-exposés induisent une réponse dès le deuxième jour d'exposition, suggérant une capacité d'apprentissage et de reconnaissance rapide d'une menace lorsque celle-ci est accompagnée de signaux de danger. Rodl et al. (2007) et Berger et al. (2007) ont étudié le comportement de fuite et la physiologie des iguanes marins des Galápagos, qui n'ont pas subi de pression de prédation par des mammifères pendant les 15 derniers millions d'années avant l'arrivée des chats et des chiens il y a environ 150 ans. Ces études montrent que les iguanes exposés aux prédateurs introduits présentent une plasticité physique et comportementale (i.e. augmentation

de la corticostérone et de la distance de fuite) en réponse à une simulation de l'approche d'un prédateur (i.e. approche humaine) que ne présentent pas les individus qui n'ont pas été exposés à ces prédateurs. Cependant, cette distance de fuite est significativement plus élevée chez les individus naïfs à la suite de leur première capture. Ces études montrent que quelques centaines d'années de coexistence avec des prédateurs introduits, peuvent parfois permettre aux espèces natives de percevoir un risque et de développer des réponses adaptatives. Elles montrent également que des individus naïfs (i.e. non exposés aux prédateurs) peuvent parfois montrer des capacités d'apprentissage rapide lorsque la menace est accompagnée d'un signal de stress ou de danger. Cette réponse a déjà été observée lors des conditionnements classiques d'apprentissage, dans lesquels l'association d'un événement stressant (e.g. cri d'alarme) à la présence ou à un indice de présence d'un prédateur (e.g. odeur, photographie), améliore ou permet le développement d'une réponse anti-prédateur chez des proies captives ou menacées (McLean et al. 1999 ; McLean et al. 2000 ; Griffin et al. 2000).

1.2.4.4. Facteurs impliqués dans les réponses observées

1.2.4.4.1. Intensité de la menace

Le développement d'un comportement adaptatif face à une menace se fait généralement au détriment d'activités favorables à la valeur sélective (i.e. fitness) des individus telles que l'alimentation ou la reproduction. Il est donc probable qu'un tel comportement ne soit développé et sélectionné que si les bénéfices sont supérieurs aux coûts biologiques ou métaboliques engendrés (Blumstein & Daniel, 2005; Lloyd *et al.*, 2009). Les espèces natives doivent ainsi apprendre à discriminer les indices qui nécessitent le développement de comportements adaptatifs. Plusieurs études ont montré que des proies, exposées ou non-exposées à des prédateurs natifs ou introduits, étaient capables de faire une discrimination entre les indices olfactifs des prédateurs et les indices olfactifs ne représentant pas de menace (i.e. eau de cologne; herbivores) (Bramley *et al.*, 2000; Van Damme & Quick, 2001; Monclus *et al.*, 2005). Peu d'études par contre, ont testé la réponse d'espèces natives en fonction de différentes intensités de menaces (e.g. risque de prédation plus ou moins important en fonction de la densité des prédateurs ou leur spécificité alimentaire par exemple) (Stapley, 2003; Rodl *et al.*, 2007; Lloyd *et al.*, 2009; Davis & Gabor, 2015). Ces études ont montré que des espèces proies sont capables d'adapter et de prioriser leur comportement anti-prédateur en fonction de l'intensité de la menace. A notre connaissance, seuls Rodl et al. (2007) ont

comparé la réponse de populations en fonction de leur exposition aux prédateurs introduits (i.e. pas d'exposition, risque de prédation intermédiaire, risque de prédation important). Cette étude montre un gradient de réponse face au risque allant d'une absence de réponse pour les populations naïves, à des réponses très marquées pour les populations les plus exposées. Ainsi, le niveau de risque de prédation semble influencer les réponses adaptatives des proies. A notre connaissance, cela n'a pas été testé pour d'autres relations antagonistes telles que la compétition.

1.2.4.4.2. Date d'introduction / durée de coexistence

Si après suffisamment d'expérience, les espèces natives sont parfois capables de perdre progressivement leur naïveté, la durée de coexistence entre espèce introduite et espèce native pourrait être un élément important dans cette perte progressive de naïveté. Cela a été montré chez une espèce de squamates aux Etats Unis (*Sceloporus undulatus*) chez laquelle les comportements adaptatifs face aux attaques de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) introduite augmentent avec le temps depuis l'invasion (i.e. comparaison de sites envahis depuis 23, 54 et 68 ans) (Langkilde, 2009). D'une manière contre-intuitive, d'autres études sur des populations de gambusies (*Gambusia holbrooki*) et grenouilles (*Pelophylax perezi*), non-exposées (i.e. supposées naïves) ou récemment exposées à des prédateurs introduits, développent des réponses anti-prédateur différentes ou plus prononcées que les populations exposées depuis de plus longues périodes (Rehage *et al.*, 2009; Nunes *et al.*, 2014). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ces réponses [e.g. détection d'indices d'évènements de prédation (e.g. résultant de la digestion d'un conspécifique), réponse innée ou généralisée aux signaux de prédation, similarité avec les archétypes déjà présents]. Ainsi, les études sont rares et n'offrent pas de consensus sur l'importance du temps de coexistence entre une espèce introduite et une espèce native pour le développement de comportements adaptatifs.

1.2.4.4.3. Origine de la menace

A notre connaissance, la réponse d'espèces natives terrestres à des stimuli (e.g. indices olfactifs, sonores, visuels) provenant d'ennemis non encore introduits dans leur aire de répartition n'a pas été testée. Cependant, une étude aux Etats Unis a montré qu'une espèce de poisson (*Gambusia geiseri*) strictement endémique de certaines rivières du Texas ne reconnaît

pas les signaux chimiques ou visuels, et ne développe pas de comportement anti-prédateur face à un prédateur (*Fundulus grandis*) non encore introduit dans son aire de répartition (Blake *et al.*, 2015). Ce prédateur présentant des caractéristiques physiques et comportementales différentes des prédateurs natifs de *G. geiseri*, cette étude souligne que ces proies ne sont pas prédisposées à éviter un prédateur introduit d'un archétype différent de celui de leurs prédateurs natifs (Blake *et al.*, 2015). Les systèmes aquatiques peuvent représenter des contextes favorables pour tester la réponse d'espèces natives non encore exposées à des ennemis déjà introduits dans certaines zones de leur aire de répartition. Ainsi, Chivers *et al.* (2001) et Kiesecker & Blaustein (1997) ont comparé la réponse de populations de deux espèces d'amphibiens (*Hyla regilla* et *Rana aurora*) Nord Américains, exposés ou non-exposés au Ououaron (*Rana catesbeiana*), prédateur introduit dans certaines zones de leur aire de répartition. Contrairement aux populations exposées à ce prédateur, les populations non-exposées ne montrent pas d'évitement ni d'altération de leur comportement face aux indices chimiques de ce prédateur (Kiesecker & Blaustein, 1997; Chivers *et al.*, 2001). Les fronts d'invasions progressifs des fourmis introduites peuvent également permettre de comparer la réponse d'espèces natives exposées ou non-encore exposées à une nouvelle menace présente dans certaines zones de leur aire de répartition. Ainsi, aux Etats Unis, des lézards (*S. undulatus*) non exposés aux fourmis de feu introduites (*Solenopsis invicta*) ne présentent pas les adaptations comportementales (i.e. fuite, « body twitching ») leur permettant de limiter leur vulnérabilité face à cette menace inconnue (Langkilde, 2010). Une étude sur un passereau endémique de Nouvelle Zélande, montre que des populations exposées depuis plus d'un siècle à l'hermine (*Mustela erminea*), perçoivent ce prédateur comme une menace et répondent d'une manière appropriée, tandis que les mêmes proies naïves (i.e. jamais exposées) ne reconnaissent pas ce prédateur comme une menace (Maloney & Mclean, 1995). Ces études montrent que les populations non-exposées à un prédateur, ne semblent pas présenter d'adaptations comportementales permettant de limiter l'impact d'un prédateur inconnu potentiel.

Comme le soulignent les éléments précédents, (i) les espèces introduites peuvent occasionner tout un panel d'impacts au niveau de la biodiversité insulaire ou continentale, (ii) la naïveté joue un rôle primordial dans les interactions entre espèces introduites et natives, (iii) de nombreuses lacunes persistent, quant à la compréhension des mécanismes gouvernants l'absence, la perte ou le maintien de la naïveté (et ainsi le succès ou les échecs des invasions).

Au niveau continental par exemple, il persiste un important paradoxe entre l'absence théorique de naïveté des espèces natives (puisque l'isolation persistante requise pour l'apparition de la naïveté n'est généralement pas présente) (Cox & Lima, 2006) et les impacts avérés des espèces introduites. D'une manière générale, les études de la naïveté entre espèces introduites et natives ont mis en évidence que certains facteurs (i.e. expériences « éco-évolutive » des espèces natives ; durée de coexistence avec l'espèce introduite ; similarité des archétypes entre l'espèce introduite et les ennemis déjà présents ; intensité de la menace) pourraient jouer un rôle dans la reconnaissance et le développement de réponses adaptatives face à une nouvelle menace. Cependant, la rareté des études et le caractère hautement « contexte-dépendant » des invasions biologiques, n'a pas permis d'établir de réel consensus quant à l'importance de ces différents facteurs. Etudier la réponse d'espèces natives à des prédateurs ou compétiteurs non encore introduits (i.e. représentant une menace inconnue) et appartenant à des archétypes identiques ou nouveaux par rapport aux ennemis natifs, est comme évoqué ci-dessus une piste encore extrêmement peu étudiée qui pourrait fournir des éclairages pertinents quand aux mécanismes d'impacts d'une espèce introduite et les facteurs à l'origine des différents niveaux de naïveté.

De plus, les études sur la naïveté des espèces se sont souvent intéressées à des couples d'espèces « proies-prédateurs » au niveau aquatique (e.g. Kiesecker et Blaustein, 1997 ; Nunes et al., 2014 ; Blake et al., 2015 ; Polo-Cavia et al., 2010) ou au niveau terrestre entre différentes espèces de mammifères (e.g. Barrio et al., 2010 ; Mella et al., 2010 ; Cruz et al., 2013). En effet, les théories prédisent que la flexibilité comportementale (i.e. capacité d'un individu à modifier son comportement) serait favorisée chez les espèces ou les clades qui exploitent une importante diversité de ressources alimentaires, qui ont des structures sociales complexes ou évoluent dans des environnements avec des ressources hautement imprévisibles (Reader, 2003). Ces caractéristiques n'étant pas associées aux vertébrés ectothermes, la flexibilité comportementale et la naïveté des squamates n'ont été que récemment étudiées (Berger *et al.*, 2007; Leal & Powell, 2012; Bezzina *et al.*, 2014; Brock *et al.*, 2015). Contrairement aux idées reçues, les squamates semblent dans certains cas capables de percevoir un risque et de développer des comportements adaptatifs, afin de limiter les interactions compétitives potentiellement coûteuses ou leur risque de prédation (Downes, 2002; Berger *et al.*, 2007; Placyk & Burghardt, 2011; Cisterne *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2014; Stuart *et al.*, 2014). D'autres études montrent une absence de réponse ou des réponses inadaptées ou insuffisantes face aux prédateurs auxquels les squamates sont confrontés

(Cisterne *et al.*, 2014; Steinberg *et al.*, 2014). Ainsi, les résultats de ces rares études, soulèvent la nécessité de mieux comprendre la capacité des squamates à développer des comportements adaptatifs face à des nouvelles menaces, puisqu'ils représentent un groupe largement menacé par les invasions biologiques (Bonnaud *et al.*, 2011; Medina *et al.*, 2011).

En ce qui concerne les oiseaux, la capacité de différentes espèces de passereaux à percevoir un risque de prédation et à développer une réponse adaptative lorsqu'ils sont exposés à des odeurs de prédateurs natifs semble contrastée (Godard *et al.*, 2007; Amo *et al.*, 2008; Roth *et al.*, 2008; Amo *et al.*, 2011). A notre connaissance, la naïveté a été étudiée seulement chez deux passereaux endémiques de Nouvelle Zélande, le Xénique grimpeur *Acanthisitta chloris* et le Miro rubisole *Petroica australis*. Cette étude montre que ces deux passereaux, qui ont évolué pendant plusieurs milliers d'années en absence de prédateurs mammaliens, ne modifient pas leur comportement de nidification lorsque l'odeur d'un prédateur introduit (i.e. le rat noir) est présente (Stanbury & Briskie, 2015). Une autre étude, sur des mésanges charbonnière (*Parus major*) considérées naïves puisqu'élevées en captivité, montre que ces dernières évitent l'odeur d'un prédateur (le furet *Mustela furo*) dans leur choix de perchoirs (Amo *et al.*, 2011). Ainsi, nous sommes face à un manque crucial de connaissance de la capacité de ce groupe taxonomique à faire face à l'arrivée potentielle de nouveaux prédateurs. Cela est particulièrement vrai pour les oiseaux marins, chez lesquels les capacités de perception d'un risque et le développement de comportements adaptatifs n'ont encore jamais été testés, malgré leur importante vulnérabilité face aux invasions biologiques (Townes *et al.*, 2006; Jones *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011).

En plus du panel relativement restreint de groupes biologiques étudiés, la naïveté à principalement été explorée au niveau des relations « proies-prédateurs ». Etudier d'autres types d'interactions tels que la compétition, et donc les mécanismes impliqués dans la naïveté compétitive (Heavener *et al.*, 2014), semble également primordial dans le cadre général d'une meilleure compréhension des impacts liés aux invasions biologiques.

1.3. Problématique et plan de la thèse

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre d'une meilleure compréhension des facteurs influençant en particulier le niveau 1 de naïveté (i.e. absence de reconnaissance d'un risque et de réponses appropriées), selon Carthey & Banks (2014). Ainsi, nous avons testé les capacités de reconnaissance et le développement de comportements adaptatifs d'espèces natives en

milieux continental et insulaire, respectivement au Mali et en Nouvelle-Calédonie. Ces expériences ont été réalisées sur différents modèles biologiques d'espèces natives (i.e. squamates principalement, mais également mammifères et oiseaux) et au niveau d'interactions de type « prédateur introduit vs proies natives » et « compétiteur ou agresseur introduit vs espèce native ». Enfin, nous avons étudié la naïveté d'espèces natives face à des espèces non encore introduites dans leur aire de répartition, ou introduites depuis plusieurs dizaines, centaines ou milliers d'années.

Pour toutes ces recherches, nous avons étudié le rôle de l'odeur des prédateurs ou des compétiteurs introduits, dans la perception du risque et le développement d'une réponse adaptative chez trois « types » d'espèces natives : des espèces natives « informées » (i.e. qui vivent au contact des prédateurs ou compétiteurs testés) (cf. chapitres 3 à 7), des espèces natives « non-informées » (i.e. qui ne vivent pas au contact des ennemis testés (espèces introduites encore absentes au niveau des sites de captures)) (cf. chapitres 3 et 6), et des espèces natives « naïves » (i.e. qui ne vivent pas au contact des ennemis testés (i.e. espèces non encore introduites dans leur aire de répartition)) (cf. chapitre 5). Les odeurs (i.e. urine, fèces, odeur globale, exsudats toxiques) imprégnées sur des papiers absorbants, ont été utilisées dans trois types de protocoles (i.e. piégeage, sélection de refuge, comportement de fuite en labyrinthe Y) ayant pour point commun de tester le comportement d'évitement de ces différentes odeurs (cf. chapitres 3 à 5, 7). Pour un seul des volets de ces travaux, nous avons étudié la réponse d'espèces natives suite à la confrontation directe avec des agresseurs introduits (i.e. fourmis invasives) (cf. chapitre 6), dans un protocole permettant la fuite de l'espèce native et donc l'arrêt du contact avec ces agresseurs.

Ces différents volets ont été abordés de la manière suivante :

Chapitre 3 : Comme évoqué précédemment, le rat noir occasionne de lourds dommages aux faunes insulaires des îles où il a été introduit (Jones *et al.*, 2008; Shiels *et al.*, 2014; Harper & Bunbury, 2015). En tant que prédateur et compétiteur introduit, il est par exemple à l'origine de déplacements ou d'extinction de petits mammifères insulaires natifs (Courchamp *et al.*, 2003; Harris, 2009). A notre connaissance, aucune étude n'a été réalisée au niveau continental pour évaluer les impacts du rat noir, et d'une manière générale des rongeurs introduits sur les faunes natives. L'arrivée du rat noir au Mali depuis plus d'un siècle, semble s'accompagner d'une régression progressive de différentes espèces de rongeur natifs. Afin

d'évaluer le rôle possible de la naïveté dans ces régressions observées, nous avons testé si deux espèces de rongeurs natives étaient capables de développer des réponses comportementales adaptatives face aux odeurs du rat noir. Nous avons testé cela via deux approches expérimentales complémentaires, une sur le terrain et une en laboratoire. La présence de ces espèces dans des zones envahies ou non encore envahies par le rat noir, nous a permis de tester l'importance de la coexistence et de l'expérience dans la perception du risque et le développement de comportements adaptatifs. Les réponses aux odeurs du rat noir ont été comparées aux réponses à des odeurs de prédateurs indigènes de la région.

Chapitre 4 : Le contexte géographique et l'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie, a permis l'évolution d'une herpétofaune très originale caractérisée par un endémisme exceptionnel. L'absence initiale de prédateurs mammaliens et la pression actuelle exercée par les différents prédateurs et compétiteurs introduits, offraient un contexte favorable pour étudier la naïveté d'espèces insulaires ayant évoluées en absence de prédateurs mammaliens pendant plusieurs milliers d'années. Nous avons donc testé les capacités de perception du risque et de développement de réponses adaptatives chez deux espèces de squamates endémiques de Nouvelle-Calédonie. Afin d'évaluer l'importance de la date d'introduction et de l'intensité de la menace dans l'éventuelle perte de naïveté, nous avons exposé ces squamates à des signaux traduisant une intensité de menace variable (prédateurs *vs* agresseurs) et provenant d'espèces avec des dates d'introduction plus ou moins anciennes (dizaines *vs* centaines *vs* milliers d'années).

Chapitre 5 : Les nombreux échanges aériens ou maritimes entre la Nouvelle-Calédonie et les archipels voisins tels que l'Australie, l'Asie et Fiji, rendent ce hotspot de biodiversité particulièrement propice à l'arrivée de nouvelles espèces. La présence d'« ennemis » introduits depuis quelques centaines voir milliers d'années, pourrait permettre aux espèces natives d'acquérir de l'expérience pour faire face à l'arrivée de nouvelles menaces (Saul *et al.*, 2013). Cette expérience pourrait être d'autant plus utile, si les espèces ont développé des capacités de perception du risque face à des archétypes similaires aux potentielles nouvelles menaces (Epp & Gabor, 2008; Rehage *et al.*, 2009). Nous avons donc testé la naïveté des deux mêmes espèces de squamates endémiques néo-calédoniens, face aux odeurs d'espèces non encore introduites en Nouvelle-Calédonie, mais qui appartiennent respectivement à des archétypes se rapprochant d'« ennemis » introduits déjà présents (le chat haret et la rainette dorée, *Litoria aurea*). Les deux espèces invasives testées, introduites sur de nombreuses îles

du Pacifique, ont déjà été interceptées à leur arrivée en Nouvelle-Calédonie et ont ainsi une forte probabilité d'introduction.

Chapitre 6 : Le choix des indices de menace utilisés dans les études de la naïveté est primordial pour l'observation de potentielles réponses adaptatives (Carthey & Banks, 2014). Nous avons donc testé la réponse d'une des deux espèces de squamates endémiques à la confrontation directe en laboratoire avec deux agresseurs (i.e. fourmis invasives) dont les effets des odeurs ont été testés dans le chapitre 4. L'évolution des squamates dans des zones envahies ou non envahies par des agresseurs introduits, et les confrontations expérimentales directes et successives à ces agresseurs, sont deux paramètres qui influencent le développement de réponses adaptatives (Langkilde, 2010). Nous avons donc étudié la réponse de squamates issus de populations vivant ou ne vivant pas au contact des fourmis invasives testés, et effectué des confrontations expérimentales directes pendant 6 journées consécutives.

Chapitre 7 : Un important paradoxe existe entre l'importante vulnérabilité des oiseaux marins face aux prédateurs introduits (et particulièrement aux rats) (Townes *et al.*, 2006; Jones *et al.*, 2008) et les cas de coexistence à long terme (i.e. plusieurs centaines voir milliers d'années) entre oiseaux marins et rats introduits, recensés sur plusieurs îles du monde (Catry *et al.*, 2007; Quillfeldt *et al.*, 2008; Ruffino *et al.*, 2009). En Nouvelle-Calédonie, le rat noir est présent depuis environ 150 ans sur des îlots où se forment d'importantes colonies de puffin du Pacifique (*Puffinus pacificus*) en période de reproduction. La dernière partie de cette thèse, présente les résultats d'une expérimentation préliminaire visant à tester les capacités de perception d'un risque et le développement de comportements adaptatifs chez les puffins du Pacifique face aux odeurs du rat noir.

1.4 Références

- Adler, G.H., & R. Levins. (1994). The Island Syndrome in Rodent Populations. *Q Rev Biol.* 69:473-490.
- Allen, C.R., D.M. Epperson, & A.S. Garmestani. (2004). Red imported fire ant impacts on wildlife: A decade of research. *Am Midl Nat.* 152:88-103.
- Amarasekare, P. (2002). Interference competition and species coexistence. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 269:2541-2550.
- Amo, L., I. Galvan, G. Tomas, & J.J. Sanz. (2008). Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Funct Ecol.* 22:289-293.
- Amo, L., M.E. Visser, & K. van Oers. (2011). Smelling out predators is innate in birds. *Ardea.* 99:177-184.
- Anson, J.R., & C.R. Dickman. (2013). Behavioral responses of native prey to disparate predators: naïvete and predator recognition. *Oecologia.* 171:367-377.
- Atkinson, I.A.E. (1989). Introduced animals and extinctions. *Conservation for the twenty-first century. Western, D. and M. C. Pearl (editors).* New York, Oxford university press. pp. 54-75
- Banks, P.B. (1998). Responses of Australian bush rats, *Rattus fuscipes*, to the odor of introduced *Vulpes vulpes*. *J Mammal.* 79:1260-1264.
- Banks, P.B., & C.R. Dickman. (2007). Alien predation and the effects of multiple levels of prey naïvete. *Trends Ecol Evol.* 22:229-230.
- Banks, P.B., K.N. Hughes, & T. Rose. (2003). Do native Australian small mammals avoid faeces of domestic dogs? Responses of *Rattus fuscipes* and *Antechinus stuartii*. *Australian Zoologist.* 32:406-409.
- Banks, P.B., A.E. Newsome, & C.R. Dickman. (2000). Predation by red foxes limits recruitment in populations of eastern grey kangaroos. *Austral Ecol.* 25:283-291.
- Barnosky, A.D., N. Matzke, S. Tomiya, G.O.U. Wogan, B. Swartz, T.B. Quental, C. Marshall, J.L. McGuire, E.L. Lindsey, K.C. Maguire, B. Mersey, & E.A. Ferrer. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature.* 471:51-57.
- Barrio, I.C., C.G. Bueno, P.B. Banks, & F.S. Tortosa. (2010). Prey naïvete in an introduced prey species: the wild rabbit in Australia. *Behav Ecol.* 21:986-991.
- Berger, J., J.E. Swenson, & I.L. Persson. (2001). Recolonizing carnivores and naïve prey: Conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science.* 291:1036-1039.
- Berger, S., M. Wikelski, L.M. Romero, E.K. Kalko, & T. Roedl. (2007). Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galapagos marine iguana. *Horm Behav.* 52:653-663.
- Bertolino, S., P.W.W. Lurz, R. Sanderson, & S.R. Rushton. (2008). Predicting the spread of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: A call for a co-ordinated European approach. *Biol Conserv.* 141:2564-2575.
- Bezzina, C.N., J.J. Amiel, & R. Shine. (2014). Does invasion success reflect superior cognitive ability? A case study of two congeneric lizard species (*Lampropholis*, *Scincidae*). *Plos One.* 9(1):e86271.
- Blackburn, T.M., P. Cassey, R.P. Duncan, K.L. Evans, & K.J. Gaston. (2004). Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science.* 305:1955-1958.
- Blackburn, T.M., P. Pysek, S. Bacher, J.T. Carlton, R.P. Duncan, V. Jarosik, J.R.U. Wilson, & D.M. Richardson. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol.* 26:333-339.
- Blackwell, G.L. (2005). Another world: the composition and consequences of the introduced mammal fauna of New Zealand. *Australian Zoologist.* 33:108-118.
- Blake, C.A., L. Alberici da Barbiano, J.E. Guenther, & C.R. Gabor. (2015). Recognition and response to native and novel predators in the largespring mosquitofish, *Gambusia geiseri*. *Ethology.* 121:227-235.
- Blondel, J. (2000). Evolution and ecology of birds on islands: Trends and prospects. *Vie Milieu.* 50:205-220.
- Blumstein, D.T. (2002). Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *J Biogeogr.* 29:685-692.
- Blumstein, D.T., & J.C. Daniel. (2005). The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 272:1663-1668.
- Boland, C.R.J. (2004). Introduced cane toads *Bufo marinus* are active nest predators and competitors of rainbow bee-eaters *Merops*

- ornatus*: observational and experimental evidence. *Biol Conserv.* 120:53-62.
- Bonnaud, E., F.M. Medina, E. Vidal, M. Nogales, B. Tershy, E. Zavaleta, C.J. Donlan, B. Keitt, M. Le Corre, & S.V. Horwath. (2011). The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biol Invasions.* 13:581-603.
- Bramley, G.N., J.R. Waas, & H.V. Henderson. (2000). Responses of wild Norway rats (*Rattus norvegicus*) to predator odors. *J Chem Ecol.* 26:705-719.
- Brock, K.M., P.A. Bednekoff, P. Pafilis, & J. Foufopoulos. (2015). Evolution of antipredator behavior in an island lizard species, *Podarcis erhardii* (Reptilia: Lacertidae): The sum of all fears? *Evolution.* 69:216-231.
- Brook, B.W., N.S. Sodhi, & C.J.A. Bradshaw. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol Evol.* 23:453-460.
- Brown, J.S., B.P. Kotler, & A. Bouskila. (2001). Ecology of fear: Foraging games between predators and prey with pulsed resources. *Ann Zool Fenn.* 38:71-87.
- Brown, J.S., J.W. Laundre, & M. Gurung. (1999). The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal.* 80:385-399.
- Capizzi, D., S. Bertolino, & A. Mortelliti. (2014). Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. *Mammal Review.* 44:148-162.
- Carlsson, N.O.L., O. Sarnelle, & D.L. Strayer. (2009). Native predators and exotic prey - an acquired taste? *Front Ecol Environ.* 7:525-532.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2012). When does an alien become a native species? A vulnerable native mammal recognizes and responds to its long-term alien predator. *Plos One.* 7(2):e31804.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev.* 89:932-949.
- Catry, P., M.C. Silva, S. MacKay, A. Campos, J. Masello, P. Quillfeldt, & I.J. Strange. (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 Biol.* 30:391-394.
- Ceballos, G., P.R. Ehrlich, A.D. Barnosky, A. García, R.M. Pringle, & T.M. Palmer. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction.
- Chivers, D.P., E.L. Wildy, J.M. Kiesecker, & A.R. Blaustein. (2001). Avoidance response of juvenile pacific treefrogs to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. *J Chem Ecol.* 27:1667-1676.
- Cisterne, A., E.P. Vanderduys, D.A. Pike, & L. Schwarzkopf. (2014). Wary invaders and clever natives: sympatric house geckos show disparate responses to predator scent. *Behav Ecol.* 25:604-611.
- Clavero, M., & E. Garcia-Berthou. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol.* 20:110-110.
- Clinchy, M., M.J. Sheriff, & L.Y. Zanette. (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Funct Ecol.* 27:56-65.
- Clout, M.N., & C.R. Veitch. (2002). Turning the tide of biological invasion: the potential for eradicating invasive species. In: Veitch, C. R. & M. N. Clout (eds) *Turning the tide: The eradication of invasive species.* Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN Species Specialist Group. pp. 1-3
- Connor, E.F., A.C. Courtney, & J.M. Yoder. (2000). Individuals-area relationships: The relationship between animal population density and area. *Ecology.* 81:734-748.
- Conover, M.R. (1987). Acquisition of predator information by active and passive mobbers in ring-billed gull Colonies. *Behaviour.* 102:41-57.
- Coss, R.G., & D.H. Owings. (1978). Snake-directed behavior by snake naive and experienced california ground squirrels in a simulated burrow. *Z Tierpsychol.* 48:421-435.
- Courchamp, F., J.L. Chapuis, & M. Pascal. (2003). Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol Rev.* 78:347-383.
- Cox, G.W. (2004). Alien species and evolution: the evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species. *Washington. Island press.* 377 pp.
- Cox, J.G., & S.L. Lima. (2006). Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol.* 21:674-680.
- Crees, J.J., & S.T. Turvey. (2015). What constitutes a 'native' species? Insights from the Quaternary faunal record. *Biol Conserv.* 186:143-148.
- Cruz, J., D.R. Sutherland, D.P. Anderson, A.S. Glen, P.J. de Tores, & L.K.P. Leung. (2013). Antipredator responses of koomal (*Trichosurus vulpecula hypoleucus*) against introduced and

- native predators. *Behav Ecol Sociobiol.* 67:1329-1338.
- D'Antonio, C.M., & T.L. Dudley. (1995). Biological invasions as agents of change on islands compared with mainlands. *Ecological Studies.* 115:103-121
- Davis, D.R., & C.R. Gabor. (2015). Behavioral and physiological antipredator responses of the San Marcos salamander, *Eurycea nana*. *Physiol Behav.* 139:145-149.
- Diamond, J., & T.J. Case. (1986). Overview: introductions, extinctions, exterminations, and invasions. *Community Ecology* pp. 65-79
- Dickman, C.R. (1993). Raiders of the last ark: cats in island Australia. *Natural History.* 24:44-52.
- Dickman, C.R., & C.P. Doncaster. (1984). Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odor. *J Zool.* 204:521-531.
- Doherty, T.S., C.R. Dickman, D.G. Nimmo, & E.G. Ritchie. (2015). Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biol Conserv.* 190:60-68.
- Downes, S.J. (2002). Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behav Ecol Sociobiol.* 52:38-42.
- Duijns, S., & T. Piersma. (2014). Interference competition in a sexually dimorphic shorebird: prey behaviour explains intraspecific competition. *Anim Behav.* 92:195-201.
- Elton, C.S. (1958). The ecology of invasions by plants and animals. *Methuen, London.*
- Epp, K.J., & C.R. Gabor. (2008). Innate and learned predator recognition mediated by chemical signals in *Eurycea nana*. *Ethology.* 114:607-615.
- Essl, F., S. Dullinger, W. Rabitsch, P.E. Hulme, K. Hulber, V. Jarosik, I. Kleinbauer, F. Krausmann, I. Kuhn, W. Nentwig, M. Vila, P. Genovesi, F. Gherardi, M.L. Desprez-Loustau, A. Roques, & P. Pysek. (2011). Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *P Natl Acad Sci USA.* 108:203-207.
- Facon, B., B.J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, & P. David. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol Evol.* 21:130-135.
- Frankham, R. (1998). Inbreeding and extinction: Island populations. *Conserv Biol.* 12:665-675.
- Fuelling, O., & S. Halle. (2004). Breeding suppression in free-ranging grey-sided voles under the influence of predator odour. *Oecologia.* 138:151-159.
- 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, & W.M. Williamson. (2006). Above- and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. *Ecol Lett.* 9:1299-1307.
- Gherardi, F. (2006). Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Mar Freshw Behav Phy.* 39:175-191.
- Godard, R.D., B.B. Bowers, & C.M. Wilson. (2007). Eastern bluebirds *Sialia sialis* do not avoid nest boxes with chemical cues from two common nest predators. *Journal of Avian Biology.* 38:128-131.
- Goltsman, M., E.P. Kruchenkova, S. Sergeev, I. Volodin, & D.W. Macdonald. (2005). 'Island syndrome' in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island. *J Zool.* 267:405-418.
- Gosling, L.M., & H.V. McKay. (1990). Competitor assessment by scent matching - an experimental test. *Behav Ecol Sociobiol.* 26:415-420.
- Griffin, A.S., D.T. Blumstein, & C. Evans. (2000). Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conserv Biol.* 14:1317-1326.
- Griffin, A.S., C.S. Evans, & D.T. Blumstein. (2001). Learning specificity in acquired predator recognition. *Anim Behav.* 62:577-589.
- Gurevitch, J., & D.K. Padilla. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecol Evol.* 19:470-474.
- Hänfling, B., & J. Kollman. (2002). An evolutionary perspective of biological invasions. *Trends Ecol Evol.* 17:545-546.
- Harper, G.A., & N. Bunbury. (2015). Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.010>
- Harrington, L.A., A.L. Harrington, & D.W. Macdonald. (2009a). The smell of new competitors: The response of American mink, *Mustela vison*, to the odours of otter, *Lutra lutra* and Polecat, *M-putorius*. *Ethology.* 115:421-428.
- Harrington, L.A., A.L. Harrington, N. Yamaguchi, M.D. Thom, P. Ferreras, T.R. Windham, & D.W. Macdonald. (2009b). The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression? *Ecology.* 90:1207-1216.

- Harris, D.B. (2009). Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biol Invasions*. 11:1611-1630.
- Harris, D.B., & D.W. Macdonald. (2007). Interference competition between introduced black rats and endemic Galapagos rice rats. *Ecology*. 88:2330-2344.
- Hays, W.S.T., & S. Conant. (2007). Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 1. A worldwide review of effects of the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus* (Carnivora : Herpestidae). *Pac Sci*. 61:3-16.
- Head, M.L., J. Scott Keogh, & P. Doughty. (2002). Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *J Chem Ecol*. 28:541-554.
- Heavener, S.J., A.J.R. Carthey, & P.B. Banks. (2014). Competitive naivete, between a highly successful invader and a functionally similar native species. *Oecologia*. 175:73-84.
- Heezik, Y.V., P.J. Seddon, & R.F. Maloney. (1999). Helping reintroduced houbara bustards avoid predation: effective anti-predator training and the predictive value of pre-release behaviour. *Animal Conservation*. 2:155-163.
- Heger, T., & L. Trepl. (2003). Predicting biological invasions. *Biol Invasions*. 5:313-321.
- Holway, D.A., L. Lach, A.V. Suarez, N.D. Tsutsui, & T.J. Case. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst*. 33:181-233.
- Hudgens, B.R., & D.K. Garcelon. (2011). Induced changes in island fox (*Urocyon littoralis*) activity do not mitigate the extinction threat posed by a novel predator. *Oecologia*. 165:699-705.
- Hufbauer, R.A., & M.E. Torchin. (2007). Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions. In: Nentwig W (ed) *Biological invasions*. Springer, Berlin. pp. 79-96
- Hulme, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *J Appl Ecol*. 46:10-18.
- IUCN. (2000). Invasive species specialist group (SSC), IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. *51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland*. 15 pp.
- IUCN. (2014). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <<http://www.iucnredlist.org>>
- Jeschke, J.M. (2014). General hypotheses in invasion ecology. *Divers Distrib*. 20:1229-1234.
- Johnson, T.H., & A.J. Stattersfield. (1990). A global review of island endemic birds. *Ibis*. 132:167-180.
- Jones, H.P., B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, D.A. Croll, B.S. Keitt, M.E. Finkelstein, & G.R. Howald. (2008). Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conserv Biol*. 22:16-26.
- Karl, B.J., & H.A. Best. (1982). Feral cats on Stewart Island; their foods, and their effects on kakapo. *New Zeal J Zool*. 9:287-293.
- Kats, L.B., & L.M. Dill. (1998). The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*. 5:361-394.
- Kauhala, K., & R. Kowalczyk. (2011). Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna. *Current Zoology*. 57:584-598.
- Kayser, Y., D. Clément, & M. Gauthier-Clerc. (2005). L'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* sur le littoral méditerranéen français: impact sur l'avifaune. *Ornithos*. 12:84-86.
- Kennedy, T.A., S. Naeem, K.M. Howe, J.M.H. Knops, D. Tilman, & P. Reich. (2002). Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417:636-638.
- Kiesecker, J.M., & A.R. Blaustein. (1997). Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*. 78:1752-1760.
- King, C.M. (1990). The handbook of New Zealand mammals. *Oxford University Press, Melbourne*. 600 pp.
- Kortet, R., & A. Hedrick. (2004). Detection of the spider predator, *Hololena nedra* by naive juvenile field crickets (*Gryllus integer*) using indirect cues. *Behaviour*. 141:1189-1196.
- Kosoy, M., L. Khylap, J.F. Cosson, & S. Morand. (2015). Aboriginal and invasive rats of genus *Rattus* as hosts of infectious agents. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 15:3-12.
- Kumschick, S., M. Gaertner, M. Vila, F. Essl, J.M. Jeschke, P. Pysek, A. Ricciardi, S. Bacher, T.M. Blackburn, J.T.A. Dick, T. Evans, P.E. Hulme, I. Kuhn, A. Mrugala, J. Pergl, W. Rabitsch, D.M. Richardson, A. Sendek, & M. Winter. (2015). Ecological Impacts of Alien Species: Quantification, Scope, Caveats, and Recommendations. *Bioscience*. 65:55-63.

- Lach, L., & L.M. Hooper-Bùi. (2010). Consequences of ant invasions. In *Ant ecology*, Lach, L., Parr, C. L. et Abbott, K. L. (Eds.). Oxford University Press, New York pp. 261-286
- Langkilde, T. (2009). Invasive fire ants alter behavior and morphology of native lizards. *Ecology*. 90:208-217.
- Langkilde, T. (2010). Repeated exposure and handling effects on the escape response of fence lizards to encounters with invasive fire ants. *Anim Behav*. 79:291-298.
- Leal, M., & B.J. Powell. (2012). Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology Letters*. 8:28-30.
- Lee, C.E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol Evol*. 17:386-391.
- Li, B., A. Belasen, P. Pafilis, P. Bednekoff, & J. Foufopoulos. (2014). Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: insights from an ancient introduction. *P Roy Soc B-Biol Sci*. 281:20140339
- Li, C.W., X.B. Yang, Y.H. Ding, L.Y. Zhang, H.X. Fang, S.H. Tang, & Z.G. Jiang. (2011a). Do pere david's deer lose memories of their ancestral predators? *Plos One*. 6(8):e23623.
- Li, Y.M., Z.W. Ke, S.P. Wang, G.R. Smith, & X. Liu. (2011b). An exotic species is the favorite prey of a native enemy. *Plos One*. 6(9):e24299.
- Liebert, A.E., & P.T. Starks. (2004). The action component of recognition systems: a focus on the response. *Ann Zool Fenn*. 41:747-764.
- Lima, S.L. (1998). Stress and decision making under the risk of predation: Recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv Stud Behav*. 27:215-290.
- Lima, S.L., & P.A. Bednekoff. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *Am Nat*. 153:649-659.
- Lima, S.L., & L.M. Dill. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation - a review and prospectus. *Can J Zool*. 68:619-640.
- Lindenmayer, D., & M. Burgman. (2005). Practical conservation biology. *CSIRO Publishing*. 624 pp.
- Lloyd, R., R.A. Alford, & L. Schwarzkopf. (2009). Chemical discrimination among predators by lizards: Responses of three skink species to the odours of high- and low-threat varanid predators. *Austral Ecol*. 34:50-54.
- Loan, H.K., N.V. Cuong, R. Takhampunya, K. Klangthong, L. Osikowicz, B.T. Kiet, J. Campbell, J. Bryant, S. Promstaporn, M. Kosoy, H.N. V, S. Morand, Y. Chaval, B. Hien Vo, & J. Carrique-Mas. (2015). *Bartonella* species and trombiculid mites of rats from the Mekong delta of Vietnam. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 15:40-47.
- Lockwood, J.L., M.F. Hoopes, & M.P. Marchetti. (2007). Invasion ecology. *Blackwell, Malden, MA*. 456 pp.
- Long, A.K., D.D. Knapp, L. McCullough, L.L. Smith, L.M. Conner, & R.A. McCleery. (2015). Southern toads alter their behavior in response to red-imported fire ants. *Biol Invasions*. 17:2179-2186
- Long, J.L. (2003). Introduced mammals of the world: Their history, distribution and influence. *CSIRO Publishing: Melbourne*. 612 pp.
- Loope, L.L., O. Hamann, & C.P. Stone. (1988). Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes. *Bioscience*. 38:272-282.
- MacArthur, R.H. (1967). The theory of island biogeography. *Princeton, Princeton University Press*. 203 pp.
- Macdonald, D.W., & L.A. Harrington. (2003). The American mink: the triumph and tragedy of adaptation out of context. *New Zeal J Zool*. 30:421-441.
- Magurran, A.E., & T.J. Pitcher. (1987). Provenance, shoal size and the sociobiology of predator-evasion behavior in minnow shoals. *Proc R Soc Ser B-Bio*. 229:439-465.
- Maloney, R.F., & I.G. Mclean. (1995). Historical and experimental learned predator recognition in free-living New-Zealand Robins. *Anim Behav*. 50:1193-1201.
- Maron, J.L., & M. Vila. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*. 95:361-373.
- Mateo, J.M. (2004). Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. *Ann Zool Fenn*. 41:729-745.
- McLean, I.G., C. Holzer, & B.J.S. Studholme. (1999). Teaching predator-recognition to a naive bird: implications for management. *Biol Conserv*. 87:123-130.
- McLean, I.G., G. LundyJenkins, & P.J. Jarman. (1996). Teaching an endangered mammal to recognise predators. *Biol Conserv*. 75:51-62.

- McNab, B.K. (1994). Energy-conservation and the evolution of flightlessness in birds. *Am Nat.* 144:628-642.
- Medina, F.M., E. Bonnaud, E. Vidal, & M. Nogales. (2013). Underlying impacts of invasive cats on islands: not only a question of predation. *Biodiversity and Conservation.* 23:327-342.
- Medina, F.M., E. Bonnaud, E. Vidal, B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, C.J. Donlan, B.S. Keitt, M. Le Corre, S.V. Horwath, & M. Nogales. (2011). A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biol.* 17:3503-3510.
- Mella, V.S.A., C.E. Cooper, & S.J.J.F. Davies. (2010). Ventilatory frequency as a measure of the response of tamar wallabies (*Macropus eugenii*) to the odour of potential predators. *Aust J Zool.* 58:16-23.
- Mitchell, W.A., & S.L. Lima. (2002). Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos.* 99:249-259.
- Monclus, R., H.G. Rodel, D. Von Holst, & J. De Miguel. (2005). Behavioural and physiological responses of naive European rabbits to predator odour. *Anim Behav.* 70:753-761.
- Mooney, H.A., & E.E. Cleland. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *P Natl Acad Sci USA.* 98:5446-5451.
- Munoz-Fuentes, V., C. Vila, A.J. Green, J.J. Negro, & M.D. Sorenson. (2007). Hybridization between white-headed ducks and introduced ruddy ducks in Spain. *Mol Ecol.* 16:629-638.
- Nentwig, W., E. Kuhnelt, & S. Bacher. (2010). A Generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe. *Conserv Biol.* 24:302-311.
- Nogales, M., E. Vidal, F.M. Medina, E. Bonnaud, B.R. Tershy, K.J. Campbell, & E.S. Zavaleta. (2013). Feral cats and biodiversity conservation: The urgent prioritization of island management. *Bioscience.* 63:804-810.
- Nolte, D.L., J.R. Mason, G. Epple, E. Aronov, & D.L. Campbell. (1994). Why are predator urines aversive to prey? *J Chem Ecol.* 20:1505-1516.
- Novosolov, M., P. Raia, & S. Meiri. (2012). The island syndrome in lizards. *Global Ecol Biogeogr.* 22:184-191.
- Nunes, A.L., G. Orizaola, A. Laurila, & R. Rebelo. (2014). Rapid evolution of constitutive and inducible defenses against an invasive predator. *Ecology.* 95:1520-1530.
- O'Dowd, D.J., P.T. Green, & P.S. Lake. (2003). Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecol Lett.* 6:812-817.
- Payne, C.M., C.V. Tillberg, & A.V. Suarez. (2004). Recognition systems and biological invasions. *Ann Zool Fenn.* 41:843-858.
- Petren, K.E.N., & T.J. Case. (1996). An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology.* 77:118-132.
- Phillips, B.L., & R. Shine. (2006). An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 273:1545-1550.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, & D. Morrison. (2000). Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. *Bioscience.* 50:53-65.
- Placyk, J.S., & G.M. Burghardt. (2011). Evolutionary Persistence of Chemically Elicited Ophiophagous Antipredator Responses in Gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). *J Comp Psychol.* 125:134-142.
- Polo-Cavia, N., A. Gonzalo, P. Lopez, & J. Martin. (2010). Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naive anuran tadpoles. *Anim Behav.* 80:461-466.
- Pringle, R.M. (2011). Nile perch. In: Simberloff, D. & Rejmánek, M. (eds). *Encyclopedia of biological invasions.* University of California Press, Berkeley, CA. pp. 484-488
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R.A.R. McGill, I.J. Strange, J.F. Masello, A. Gladbach, V. Roesch, & R.W. Furness. (2008). Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol.* 31:333-349.
- Reader, S.M. (2003). Innovation and social learning: individual variation and brain evolution. *Anim Biol.* 53:147-158.
- Reader, S.M., & K.N. Laland. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *P Natl Acad Sci USA.* 99:4436-4441.
- Reaser, J.K., L.A. Meyerson, Q. Cronk, M. De Poorter, L.G. Eldrege, E. Green, M. Kairo, P. Latasi, R.N. Mack, J. Mauremootoo, D. O'Dowd, W. Orapa, S. Sastroutomo, A. Saunders, C. Shine, S. Thrainsson, & L. Vaiutu. (2007). Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environ Conserv.* 34:98-111.

- Rehage, J.S., K.L. Dunlop, & W.F. Loftus. (2009). Antipredator responses by native mosquitofish to non-native cichlids: An examination of the role of prey naivete. *Ethology*. 115:1046-1056.
- Ricciardi, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conserv Biol*. 21:329-336.
- Ricciardi, A., & S.K. Atkinson. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecol Lett*. 7:781-784.
- Richardson, D.M., P. Pysek, M. Rejmanek, M.G. Bardour, F.D. Panetta, & C.J. West. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions *Divers Distrib*. 6:93-107.
- Riechert, S.E., & A.V. Hedrick. (1990). Levels of predation and genetically based antipredator behavior in the spider, *Agelenopsis aperta*. *Anim Behav*. 40:679-687.
- Riginos, C., M.A. Karande, D.I. Rubenstein, & T.M. Palmer. (2014). Disruption of a protective ant-plant mutualism by an invasive ant increases elephant damage to savanna trees. *Ecological Society of America*. 3:654-661
- Rodl, T., S. Berger, L.M. Romero, & M. Wikelski. (2007). Tameness and stress physiology in a predator-naive island species confronted with novel predation threat. *P Roy Soc B-Biol Sci*. 274:577-582.
- Roth, T.C., J.G. Cox, & S.L. Lima. (2008). Can foraging birds assess predation risk by scent? *Anim Behav*. 76:2021-2027.
- Rouco, C., R. Villafuerte, F. Castro, & P. Ferreras. (2011). Responses of naive and experienced European rabbits to predator odour. *Eur J Wildlife Res*. 57:395-398.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, C. Duhem, M. Paracuellos, F. Escribano, P. Sposimo, N. Baccetti, M. Pascal, & D. Oro. (2009). Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol Invasions*. 11:1631-1651.
- Russell, B.G., & P.B. Banks. (2007). Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Austral Ecol*. 32:277-286.
- Sans, X., L. Caño, & A.J. Green. (2008). Las especies invasoras reducen la diversidad de especies nativas y su integridad genética. In: Vilà M, Valladares F, Traveset A, Santamaría L, Castro P (eds) *Invasiones biológicas. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*. pp. 103-116
- Saul, W.C., J.M. Jeschke, & T. Heger. (2013). The role of eco-evolutionary experience in invasion success. *NeoBiota*. 17:57-74.
- Sax, D.F., & S.D. Gaines. (2008). Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *P Natl Acad Sci USA*. 105:11490-11497.
- Sax, D.F., J.J. Stachowicz, J.H. Brown, J.F. Bruno, M.N. Dawson, S.D. Gaines, R.K. Grosberg, A. Hastings, R.D. Holt, M.M. Mayfield, M.I. O'Connor, & W.R. Rice. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol*. 22:465-471.
- Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*. 122:240-285.
- Schoener, T.W., J.B. Losos, & D.A. Spiller. (2005). Island biogeography of populations: An introduced species transforms survival patterns. *Science*. 310:1807-1809.
- Sherman, P.W., H.K. Reeve, & D.W. Pfennig. (1997). Recognition systems. In: Krebs, J. and N. Davies (eds). *Behavioral ecology*, 4 th Edition. *Oxford: Blackwell science*. pp. 69-96.
- Shettleworth, S. (1998). *Cognition, evolution and behavior*. New York, NY. Oxford University Press.
- Shiels, A.B., W.C. Pitt, R.T. Sugihara, & G.W. Witmer. (2014). Biology and impacts of Pacific Island invasives species. The black rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae). *Pac Sci*. 68:145-184.
- Sidorovich, V., & D.W. MacDonald. (2001). Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus. *Neth J Zool*. 51:107-126.
- Simberloff, D. (1995). Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? . *Pac Sci*. 49:87-97.
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol Invasions*. 13:1255-1268.
- Somaweera, R., M. Brien, & R. Shine. (2013). The role of predation in shaping crocodylian natural history. *Herpetological Monographs*. 27:23-51.
- Stanbury, M., & V. Briskie. (2015). I smell a rat: can New Zealand birds recognize the odor of an invasive mammalian predator? *Current Zoology*. 61:34-41.
- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: Evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology*. 109:785-796.

- Starks, P.T. (2004). Recognition systems: From components to conservation. *Ann Zool Fenn.* 41:689-690.
- Steadman, D.W., & P.S. Martin. (2003). The late Quaternary extinction and future resurrection of birds on Pacific islands. *Earth-Science Reviews.* 61:133-147.
- Steffen, W., J. Grinevald, P. Crutzen, & J. McNeill. (2011). The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences.* 369:842-867.
- Steinberg, D.S., J.B. Losos, T.W. Schoener, D.A. Spiller, J.J. Kolbe, & M. Leal. (2014). Predation-associated modulation of movement-based signals by a Bahamian lizard. *P Natl Acad Sci USA.* 111:9187-9192.
- Stokes, V.L., P.B. Banks, & R.P. Pech. (2012). Influence of residency and social odors in interactions between competing native and alien rodents. *Behav Ecol Sociobiol.* 66:329-338.
- Stokes, V.L., P.B. Banks, R.P. Pech, & D.M. Spratt. (2009). Competition in an invaded rodent community reveals black rats as a threat to native bush rats in littoral rainforest of south-eastern Australia. *J Appl Ecol.* 46:1239-1247.
- Strauss, S.Y., J.A. Lau, & S.P. Carroll. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecol Lett.* 9:354-371.
- Strayer, D.L., V.T. Eviner, J.M. Jeschke, & M.L. Pace. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol.* 21:645-651.
- Stuart, Y.E., T.S. Campbell, P.A. Hohenlohe, R.G. Reynolds, L.J. Revell, & J.B. Losos. (2014). Rapid evolution of a native species following invasion by a congener. *Science.* 346:463-466.
- Sundermann, D., M. Scheumann, & E. Zimmermann. (2008). Olfactory predator recognition in predator-naive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *J Comp Psychol.* 122:146-155.
- Tereshy, B.R., N. Shen, K.M. Newton, N.D. Holmes, & D.A. Croll. (2015). The importance of islands for the protection of biological and linguistic diversity. *Bioscience.* 20:1-6.
- Towns, D.R., I.A.E. Atkinson, & C.H. Daugherty. (2006). Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol Invasions.* 8:863-891.
- Tracey, J.P., B.S. Lukins, & C. Haselden. (2008). Hybridisation between mallard (*Anas platyrhynchos*) and grey duck (*A. superciliosa*) on Lord Howe Island and management options. *Notornis.* 55:1-7.
- Van Damme, R., & K. Quick. (2001). Use of predator chemical cues by three species of lacertid lizards (*Lacerta bedriagae*, *Podarcis tiliguerta*, and *Podarcis sicula*). *J Herpetol.* 35:27-36.
- Veen, T., D.S. Richardson, K. Blaakmeer, & J. Komdeur. (2000). Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 267:2253-2258.
- Verhoeven, K.J.F., A. Biere, J.A. Harvey, & W.H. van der Putten. (2009). Plant invaders and their novel natural enemies: who is naive? *Ecol Lett.* 12:107-117.
- Vié, J.C., C. Hilton-Taylor, & S. Stuart. (2008). Wildlife in a changing world - An analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species. 157 pp.
- Vila, M., C. Basnou, P. Pysek, M. Josefsson, P. Genovesi, S. Gollasch, ... D. Partners. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ.* 8:135-144.
- Vitousek, P.M., C.M. DAntonio, L.L. Loope, M. Rejmanek, & R. Westbrooks. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zeal J Ecol.* 21:1-16.
- Vuillaume, B., V. Valette, O. Lepais, F. Grandjean, & M. Breuil. (2015). Genetic Evidence of hybridization between the endangered native species *Iguana delicatissima* and the invasive *Iguana iguana* (Reptilia, Iguanidae) in the lesser Antilles: management implications. *Plos One.* 10(6):e0127575.
- Webb, J.K., G.P. Brown, T. Child, M.J. Greenlees, B.L. Phillips, & R. Shine. (2008). A native dasyurid predator (common planigale, *Planigale maculata*) rapidly learns to avoid a toxic invader. *Austral Ecol.* 33:821-829.
- Webb, S.D. (1991). Ecogeography and the great american interchange. *Paleobiology.* 17:266-280.
- Whittaker, R.J., & J.M. Fernandez-Palacios. (2007). Island biogeography: ecology, evolution, and conservation. *Oxford University Press* 2nd edition. 401 pp.
- Wilcove, D.S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, & E. Losos. (1998). Quantifying threats to

- imperiled species in the United States. *Bioscience*. 48:607-615.
- Wittman, S.E. (2014). Impacts of invasive ants on native ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News*. 19:111-123.
- Woinarski, J.C.Z., A.A. Burbidge, & P.L. Harrison. (2015). Ongoing unraveling of a continental fauna: Decline and extinction of Australian mammals since European settlement. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 112:4531-4540.
- Wyatt, K.B., P.F. Campos, M.T.P. Gilbert, S.O. Kolokotronis, W.H. Hynes, R. DeSalle, P. Daszak, R.D.E. MacPhee, & A.D. Greenwood. (2008). Historical mammal extinction on Christmas Island (Indian Ocean) correlates with introduced infectious disease. *Plos One*. 3(11):e3602.
- Yésou, P., & P. Clergeau. (2005). Sacred ibis: a new invasive species in Europe. *Birding world*. 18:517-526.

Chapitre 2.

ÉLÉMENTS MÉTHODOLOGIQUES GÉNÉRAUX : SITES D'ÉTUDES, CONTEXTES ÉCOLOGIQUES, ESPÈCES NATIVES ET INTRODUITES TESTÉES



(a) Parc provincial de la Rivière Bleue, Nouvelle-Calédonie (© H. De Meringo); (b) puffin du Pacifique *Puffinus pacificus* (© F. Baudat); (c) îlot Kuumo (Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie) (© A. Gérard); (d) Scinque commun de litière (*Caledoniscincus autrocaledonicus*) (© IMBE); (e) piège Kalani tendu au dessus d'une piste d'*Arvicanthis* sp. (© Ag'Atteynine et Sicard, B.); (f) *Arvicanthis ansorgei* (© IRD/J.-J. Lemasson)

2.1. Mali

2.1.1. Situation géographique

Le Mali, d'une surface d'un peu plus 1 240 000 km², est le deuxième état le plus vaste d'Afrique de l'Ouest, frontalier avec 7 autres pays dont 5 pays côtiers (Figure 5).

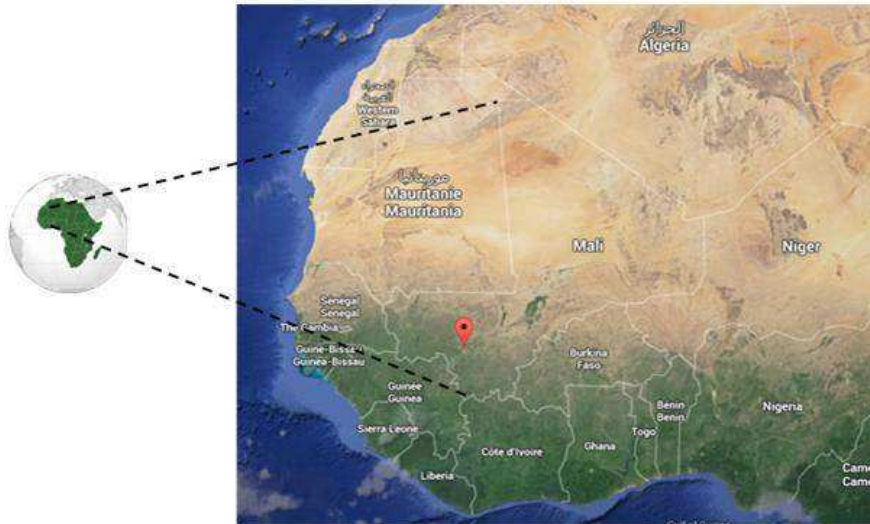


Figure 5 : Localisation du Mali au niveau mondial et à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest

Ce pays est traversé par deux grands fleuves, le Sénégal et le Niger et la plus grande partie de la population vit en zone rurale. La vallée du Niger est largement cultivée et présente des zones de marécages autour des nombreux bras du fleuve. Le gradient d'aridité croissant du Sud vers le Nord, contraint la répartition des espèces et notamment celles de certains rongeurs plus ou moins inféodés aux milieux humides et cultivés (Sicard *et al.*, 2004).

2.1.2. Espèces natives étudiées dans le cadre des expérimentations comportementales

Cette étude a été réalisée sur deux espèces de rongeurs natives soudano-sahéliennes du genre *Arvicanthis*, *Arvicanthis niloticus* (E. Geoffroy 1803) et *Arvicanthis ansorgeii* (Thomas 1910) (Figure 6).

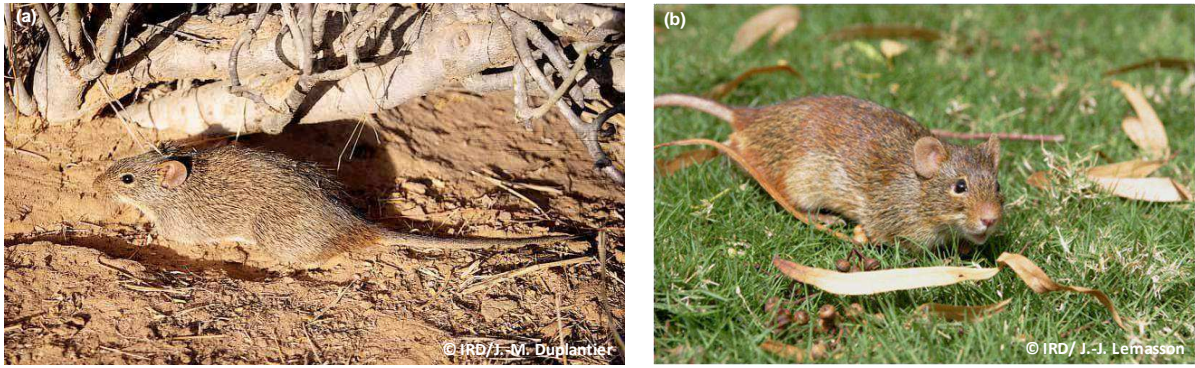


Figure 6. Photos des deux espèces de rongeurs natives étudiées. Photo de gauche *Arvicanthis niloticus* ; photo de droite *Arvicanthis ansorgei*

En Afrique de l’Ouest, ces deux espèces jumelles (indiscernables morphologiquement, mais différentes par leur cytogénétique) sont trouvées en sympatrie uniquement au Mali, dans la partie sud du fleuve Niger et au niveau de son delta intérieur (Volobouev *et al.*, 2002). Par contre, ces deux espèces diffèrent dans leur réponse aux conditions d’aridité (Sicard *et al.*, 2004). *A. ansorgei* se trouve préférentiellement dans les zones les plus humides et sa présence diminue lorsque l’aridité augmente. A l’inverse, les densités d’*A. ansorgei* augmentent avec le gradient latitudinal d’aridité (Sicard *et al.*, 2004). Ainsi, bien que les *A. ansorgei* soient plus adaptés à l’aridité, les plaines inondables sont des zones humides favorables pour ces deux espèces (Sicard & Papillon, 1996; Sicard *et al.*, 2004), qui pourraient les occuper préférentiellement et se déplacer vers les habitats plus arides seulement les années à forte pluviosité (Poulet & Poupon, 1978).

La famille *Arvicanthis* est la seule famille de rongeurs subsahariens pour laquelle des patrons d’activités diurnes sont observés. Ainsi, les deux espèces d’*Arvicanthis* de cette étude sont plutôt diurnes, et cette tendance est plus marquée chez les *A. niloticus* (Challet *et al.*, 2002; Ramanathan *et al.*, 2008; Granjon & Duplantier, 2009).

Ces deux espèces sont grégaires, vivent en colonies et aménagent des réseaux complexes de pistes reliant de nombreuses zones refuges (i.e. nids de paille à même le sol et terriers profonds) pour fuir leur prédateurs (Granjon & Duplantier, 2009). Comme les autres rongeurs natifs, ces deux espèces ont de nombreux prédateurs dont plusieurs petits mammifères (e.g. chats harets *Felis catus*, Chacals *Canis aureus*, Ratels *Mellivora capensis*) (Granjon & Duplantier, 2009). L’introduction du rat noir *Rattus rattus* au Mali, vient ajouter une pression supplémentaire (i.e. prédation probable et compétition) sur ces deux espèces de rongeurs natives.

2.1.3. Espèce invasive testée : le rat noir *Rattus rattus*

Le rat noir *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) a commencé à s'étendre de la péninsule indienne dont il est natif, il y a environ 10 000 ans (Musser & Carleton, 2005). Introduit pour la première fois en Europe il y a environ 2500 ans, il s'y est répandu au travers des transports routiers et maritimes, et les populations de *R. rattus* sur ce continent sont longtemps restées confinées aux zones urbaines et aux ports de commerce (Audouin-Rouzeau & Vigne, 1994; Audouin-Rouzeau & Vigne, 1997; Aplin *et al.*, 2003). C'est ainsi qu'il arrive en Afrique de l'Ouest au cours du 15^{ème} siècle, avec les premiers navigateurs Portugais (Rosevear, 1969). Arrivé dans les principaux ports d'Afrique de l'Ouest (Saint Louis puis Dakar) au Sénégal, il reste confiné aux zones côtières jusqu'au développement des transports commerciaux sur les deux principales rivières du pays au cours du 18^{ème} et du 19^{ème} siècle (Sinou, 1981) puis des transports routiers autour des années 1930 (Duplantier *et al.*, 1991). Son extension à travers le Sénégal, ou dans les autres pays côtiers et frontaliers du Mali (Konečný *et al.*, 2013), aurait permis son introduction au cours 18^{ème} ou du 19^{ème} siècle dans ce pays plus enclavé, mais aucune étude n'a encore été réalisée sur l'histoire de l'invasion de ce rongeur au Mali.

A notre connaissance, les impacts de ce rongeur au niveau de la faune native des zones continentales où il a été introduit n'ont encore jamais été étudiés. Cependant, ses impacts au niveau des faunes insulaires des îles où il a été introduit, y compris sur les petits mammifères natifs (Burbidge & Manly, 2002; Harris & Macdonald, 2007; Wyatt *et al.*, 2008; Harris, 2009), laisse supposer que son introduction au Mali ne soit pas sans conséquences pour la faune native et notamment les différentes espèces de rongeurs, dont les deux espèces d'*Arvicanthis* que nous avons étudiées.

2.1.4. Un cas d'insularité écologique

Le gradient d'aridité présent au Mali, limite la distribution du rat noir aux zones humides et cultivées. Comme évoqué précédemment, ces zones sont largement fréquentées par les espèces indigènes en raison d'une abondance de nourriture et de conditions plus favorables lorsque l'aridité environnante augmente (Sicard & Papillon, 1996; Sicard *et al.*, 2004). Ainsi, les cultures sahéliennes pourraient représenter un cas d'insularité écologique au niveau des interactions entre les différentes espèces de rongeurs natives et le rat noir introduit. Ce contexte particulier offrirait l'occasion d'étudier les effets des odeurs du rat noir sur le

comportement de deux espèces de rongeurs natives dans une situation d'insularité continentale (cf. chapitre 3).

2.2. Nouvelle-Calédonie

2.2.1. Situation géographique

La Nouvelle-Calédonie est un archipel français du Pacifique Sud, situé à 2000 km du Nord de la Nouvelle Zélande et à 1500 km de la côte Est australienne (Figure 7). Il comprend une grande île principale (Grande Terre) de 15 971 km², entourée de nombreuses petites îles et récifs tels que l'île des Pins et les îles Loyauté (Lifou, Maré, Ouvéa, Tige) (Figure 7). L'altitude de ces îles est très variable allant de quelques mètres pour certains îlots à plus de 1600 mètres pour les plus hauts massifs de la Grande Terre (Bonvallot *et al.*, 2012).

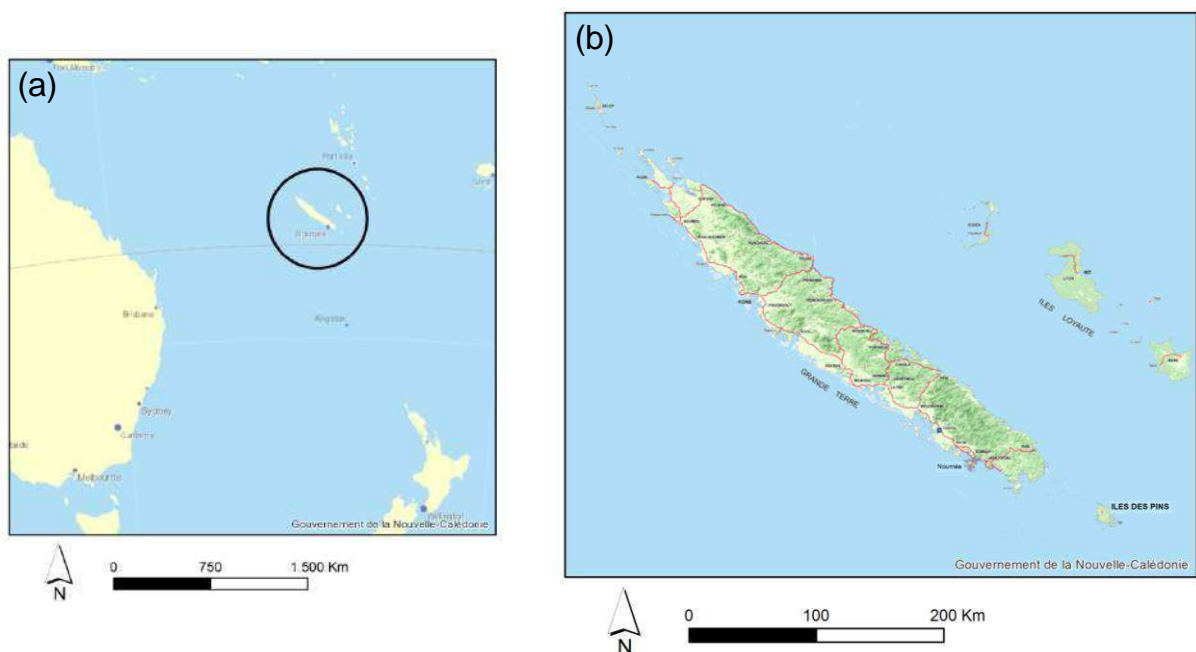


Figure 7. (a) Carte de localisation de la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique ; (b) détails des principales îles et récifs de cet archipel

2.2.2. Histoire géologique

Cet archipel correspond à une ancienne marge active du Gondwana qui a eu une histoire géologique tout à fait particulière (Cluzel *et al.*, 2012). La 1^{ère} phase, du Crétacé moyen à l'Eocène inférieur (-120 à -50 Ma) est marquée par une zone de subduction de la marge

orientale du Gondwana. Vers -83 Ma, un fragment continental australien se détache et forme le noyau ancien de la Nouvelle-Calédonie (Neill & Trewick, 2008). Ce noyau ancien subit ensuite trois événements géologiques successifs majeurs qui vont influencer l'évolution des biotes Néocalédoniens. Durant cette longue période tectonique, la dislocation de l'Est Gondwanien donne naissance à plusieurs fragments de croûte continentale (la ride de Lord Howe, la ride de Norfolk et l'arc des Loyauté) et au moins 3 principaux bassins dont le bassin Néocalédonien et le bassin des Loyauté) (Pelletier, 2007; Maurizot & Vendé-Leclerc, 2012) (Figure 8).

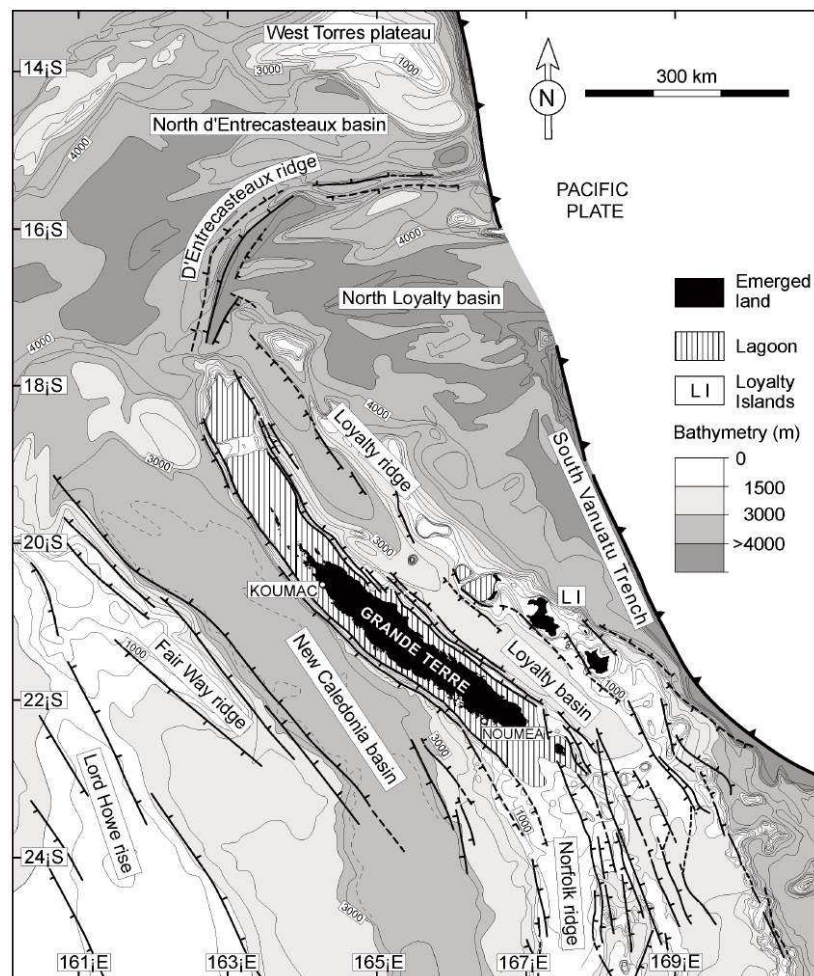


Figure 8. Morphologie et structures principales du domaine péri-Calédonien (Pelletier, 2007)

Au cours du Paléocène (-65 Ma à -55 Ma), ce noyau néocalédonien ancien entre en subduction et subit une longue immersion en eau profonde (Pelletier, 2007; Maurizot & Vendé-Leclerc, 2012). La sédimentation marine (i.e. calcaire à globigérine) et la formation de chert noir à grain fin ('phtanites', un type de roche façonnée à haute pression) attestent de

cette submersion en profondeur du globe (Pelletier, 2007; Maurizot & Vendé-Leclerc, 2012). Durant l'Eocène (-55 à -34 Ma), ce noyau ancien tectoniquement actif entre en collision avec l'Arc des Loyauté. L'obduction produite à ce moment là place une couche de lithosphère océanique (ou nappe ophiolitique) riche en unités mafiques et ultramafiques, sur ce noyau ancien encore submergé. La ré-émergence de la Nouvelle-Calédonie se produit durant une phase d'extension lithosphérique, et elle ré-émerge donc avec une couverture de roche ultramafique lithosphérique (Cluzel *et al.*, 2001; Pelletier, 2007; Maurizot & Vendé-Leclerc, 2012).

Dans la période précédent la ré-émergence de la Nouvelle-Calédonie, d'autres îles pourraient avoir existé sur les rides de Norfolk ou l'arc des Loyauté mais sans aucune continuité avec la Nouvelle-Calédonie (Meffre *et al.*, 2006; Maurizot & Vendé-Leclerc, 2012). Les plus petites îles telles que les îles Loyauté émergent beaucoup plus tard, vers 3.7 et 2 Ma, à la suite respectivement de volcanisme et flexion lithosphérique (Dubois *et al.*, 1974). Ces évènements géologiques successifs ont eu d'importantes conséquences sur la biodiversité et les écosystèmes de la Nouvelle-Calédonie.

2.2.3. Impact de cette histoire géologique sur la biodiversité

La submersion totale pendant plus de 20 Ma rend difficile l'hypothèse d'une survie locale d'êtres vivants Gondwanien (Murienne *et al.*, 2005; Grandcolas *et al.*, 2008; Nattier *et al.*, 2011; Cruaud *et al.*, 2012; Pillon, 2012). En outre, la couverture de roches ultramafiques lithosphériques présente sur la plupart de la surface a donné naissance à une vaste zone de sols métallifères. Bien que sujets à plusieurs cycles d'érosion, ils restent très importants dans le sud de l'île. Etant pauvres en nutriments et riches en métaux (principalement nickel et cuivre), ce sont des substrats hautement stressants pour de nombreux organismes et cela pourrait avoir fortement contraint l'évolution biotique (Grandcolas *et al.*, 2008). Enfin, il n'y a pas de preuves claires d'échanges directs avec la Nouvelle Zélande mais seulement la possibilité d'un tremplin de dispersion après l'émersion durant l'Oligocène, puisqu'une partie de la ride Norfolk était en dessous du niveau de la mer (Dubois *et al.*, 1974; Smith *et al.*, 2007; Maurizot & Vendé-Leclerc, 2012).

2.2.4. Un hotspot de biodiversité

Une des particularités de la Nouvelle-Calédonie est son exceptionnelle richesse spécifique et ses importants taux d'endémisme que ce soit au niveau de la faune comme de la flore (Myers *et al.*, 2000; Grandcolas *et al.*, 2008; Wulff *et al.*, 2013). Au niveau de la faune, l'absence initiale de prédateurs mammaliens, la dysharmonie dans la colonisation et la combinaison de reliefs, sols et climats ont permis à de nombreuses espèces de se diversifier et d'occuper progressivement les niches vacantes (Losos *et al.*, 1998; Gillespie, 2004; Nattier *et al.*, 2013). Une des principales originalités de cette île provient de son herpétofaune terrestre. En effet, les exemples les plus remarquables de radiations sont celles des Scincidae et Geckonidae, qui ont donné lieu à une exceptionnelle diversité écologique. Actuellement, l'herpétofaune terrestre décrite en Nouvelle-Calédonie compte 108 espèces. Parmi ces espèces, on retrouve 63 espèces de Scincidae (scinques), avec 61 espèces endémiques, réparties en 16 genres dont 12 endémiques et 42 espèces de Diplodactylidae et Gekkonidae (geckos), avec 36 endémiques, réparties en 13 genres dont 8 endémiques. On retrouve également 1 espèce de Boidae autochtone (boa du Pacifique), uniquement présent aux îles Loyauté et 2 espèces de Typhlopidae (serpents aveugles) dont 1 espèce est endémique des Loyauté et l'autre introduite. Cette herpétofaune est donc caractérisée par un taux d'endémisme exceptionnel de 90.7% (98 espèces endémiques parmi les 108 espèces décrites) (Bauer et Sadlier, 2000; Wright, 2000; Sadlier et Bauer, 2002 a, b, c; Sadlier *et al.*, 2004 a, b; Bauer *et al.*, 2006 a, b; Sadlier *et al.*, 2006 a, b ; Bauer *et al.*, 2008; Bauer *et al.*, 2009; Sadlier *et al.*, 2009 a, b; Bauer *et al.*, 2012 a, b; Sadlier *et al.*, 2012; Sadlier *et al.*, 2013; Sadlier *et al.*, 2014 a, b, c, d ; Jourdan *et al.*, 2014) (Figure 9).

Selon les critères des listes rouges de l'IUCN (Whitaker, 2011), complétés par les récents travaux de description taxonomique (Bauer et al., 2012 a, b ; Sadlier et al., 2012 ; Sadlier et al., 2013 ; Sadlier et al., 2014 a, b, c, d), 66 des 108 espèces décrites sont considérées en danger d'extinction, dont 22 espèces en danger critique d'extinction (CR), 22 en danger (EN) et 14 vulnérables (VU) (Annexe 1 et 2).

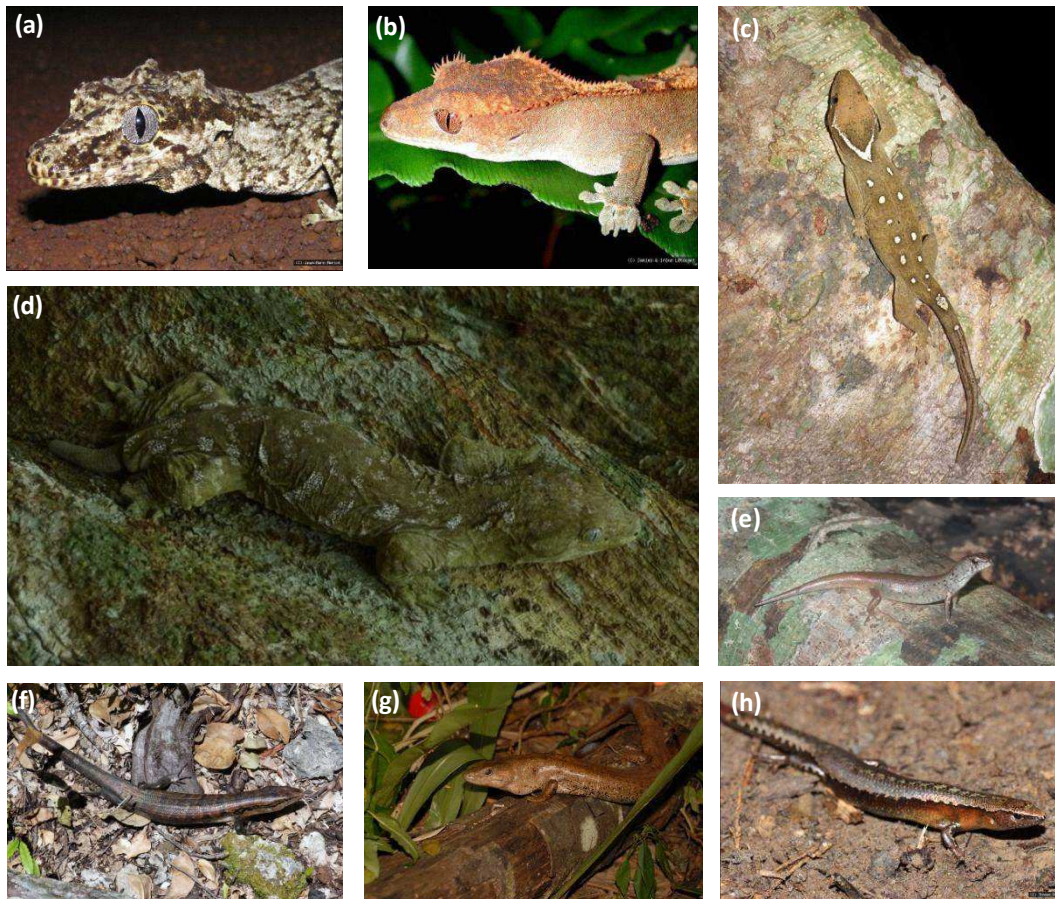


Figure 9. Illustration de l'exceptionnelle diversité de l'herpétofaune Néo-Calédonienne. (a) *Rhacodactylus auriculatus*; (b) *Correlophus ciliatus*; (c) *Rhacodactylus sarasinorum*; (d) *Rhacodactylus leachianus*; (e) *Celastiscincus euryotis* (f) *Phoboscincus garnieri*; (g) *Phoboscincus bocourti*; (h) *Caledoniscincus orestes*

Aujourd'hui, la Nouvelle-Calédonie fait partie des 35 hotspots de biodiversité (Mittermeier *et al.*, 2011; Williams *et al.*, 2011) en raison de ses richesses spécifiques, ses taux d'endémisme importants, mais également du fait des problématiques de conservation soulevées par l'exploitation du nickel et l'exploitation forestière (Jaffre *et al.*, 1998; Myers *et al.*, 2000), des menaces liées aux espèces introduites (Gargominy *et al.*, 1996; Jourdan *et al.*, 2001; Beauvais *et al.*, 2006; Pascal *et al.*, 2008) ou encore des conséquences du changement climatique (Collins *et al.*, 2010).

L'une des principales menaces qui pèse sur cette biodiversité, et notamment sur l'herpétofaune, suite aux deux vagues de colonisation humaines (i.e. colonisation Austronésienne il y a 3000 ans ; colonisation Européenne au 19^{ème} siècle) est l'arrivée et l'établissement de différentes espèces exotiques (animaux, plantes) (Beauvais *et al.*, 2006). Parmi elles, les vertébrés, qu'ils soient prédateurs, compétiteurs, herbivores, représentent une

menace majeure pour la biodiversité Néo-Calédonienne (Pascal *et al.*, 2006). Actuellement, le nombre d'espèces de vertébrés introduites en Nouvelle-Calédonie est estimé à 42, dont 12 sont listées par l'ISSG (Invasive Species Specialists Group) parmi les pires espèces envahissantes au niveau mondial (Lowe *et al.*, 2001; Pascal *et al.*, 2006). Ainsi, depuis l'arrivée des premiers hommes dans l'archipel, au moins 18 espèces de vertébrés (dont 16 endémiques) ont disparu, et 14 de ces 18 espèces ont disparu depuis l'arrivée des Européens (4 espèces de squamates et 10 espèces d'oiseaux) (Balouet & Olson, 1989; Pascal *et al.*, 2006). La dégradation des habitats, la surexploitation des ressources et les impacts des espèces introduites seraient les principaux facteurs à l'origine de ces extinctions locales ou globales, pour les espèces endémiques qui ont disparu (Balouet & Olson, 1989; Pascal *et al.*, 2006).

Au niveau des îles de la planète, et du Pacifique en particulier, de nombreuses études montrent qu'au cours des 500 dernières années, les chats harets et les différentes espèces de rats seraient les deux principaux agents d'extinctions de vertébrés actuellement répertoriés (Atkinson, 1989; Towns *et al.*, 2006; Aguirre-Munoz *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011; Medina *et al.*, 2013). En Nouvelle-Calédonie, le rat du Pacifique (*Rattus exulans*) a été introduit par les premiers colonisateurs austronésiens et les chats harets et le rat noir ont été introduits par les Européens (Pascal *et al.*, 2006). En plus de ces 3 espèces de mammifères, l'introduction de plusieurs espèces de fourmis envahissantes constitue une menace supplémentaire à la faune native exceptionnelle de cet archipel (Jourdan *et al.*, 2001; Jourdan & Mille, 2006; Wetterer, 2007).

2.2.5. Espèces natives étudiées dans le cadre des expérimentations comportementales

2.2.5.1. Les squamates

Les deux espèces de squamates endémiques étudiées, dans le cadre d'une série d'expérimentations décrite dans les chapitres suivants, sont une espèce de scinques, le scinque commun de litière (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) et une espèce de gecko, le bavayia à bandes claires (*Bavayia septuiclavis*) (Figure 10).



Figure 10. (a) Scinque commun de litière (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) (b) Gecko à bandes claires (*Bavayia septuiclavis*)

Les *C. austrocaledonicus* sont une espèce de scinques diurne assez abondante que l'on retrouve dans les litières des habitats forestiers et des forêts ouvertes de la côte Ouest de la Grande Terre. Les *B. septuiclavis* sont une espèce de gecko nocturne assez abondante dans les forêts humides du sud de la Grande Terre (Bauer & Sadlier, 2000).

Ces deux espèces ont été choisies en raison (i) de leur vulnérabilité face à différentes espèces introduites (cf. 2.6.) (ii) de leur abondance, laquelle permet d'obtenir des lots d'individus conséquents pour les expériences, (iii) de leur présence dans des milieux envahis par différentes espèces introduites, et ainsi de leur probabilité à avoir développé des comportements adaptatifs que nous cherchons à étudier (iv) de leurs différences taxonomiques et biologiques (e.g. espèce diurne vs espèce nocturne), lesquelles influencent leurs interactions avec les espèces introduites et potentiellement leurs réponses adaptatives.

2.2.5.2. Les puffins du Pacifique

La Nouvelle-Calédonie abrite probablement l'une des plus importantes colonies mondiales de puffins du Pacifique (Benoit & Bretagnolle, 2002) (Figure 11).



Figure 11. Puffin du pacifique (*Puffinus pacificus*)

La présence de cette espèce en Nouvelle-Calédonie, seulement durant la période de reproduction, s'étale chaque année du mois d'octobre au mois de juin. Cette espèce qui niche au sol, forme durant cette période des colonies au niveau de plusieurs zones sableuses de bord de mer. Plusieurs colonies sont répertoriées au niveau de la Grande Terre, et notamment de la presqu'île de Pindaï (Province Nord) où 12000 à 14000 couples ont été dénombrés en début de période de reproduction en 2005, en faisant ainsi la colonie la plus importante de la Grande Terre (Spaggiari & Barré, 2005). Cependant, la plupart des colonies se retrouvent chaque années sur les îles et îlots du lagon Sud Néo-Calédonien, où environ 500 000 couples ont déjà été dénombrés (Benoit & Bretagnolle, 2002).

Nous avons choisi d'étudier cette espèce en raison (i) de sa vulnérabilité face aux prédateurs introduits, et de l'important paradoxe qui existe entre l'apparente vulnérabilité des oiseaux marins aux prédateurs introduits et les coexistences à long terme observées dans certaines localisations (ii) de son abondance, permettant d'obtenir des lots d'individus conséquents pour les expériences (iii) de sa présence en Nouvelle-Calédonie dans des sites envahis par différents prédateurs introduits (iv) de son appartenance au groupe des Procellariiformes, un groupe d'oiseaux connu pour utiliser l'olfaction dans un grand nombre de comportements (Bonadonna & Nevitt, 2004; Bonadonna *et al.*, 2004; Nevitt & Bonadonna, 2005) mais pour lequel la perception d'un risque de prédation et le développement de réponses adaptatives n'ont encore jamais été testés.

2.2.6. Modèles biologiques invasifs testés

2.2.6.1. Les chats harets

2.2.6.1.1. Impacts au niveau mondial

Les traits biologiques des chats (i.e. capacité de reproduction, capacités de dispersion, régime alimentaire opportuniste) et leur proximité avec l'homme, leur ont permis d'être largement introduits au niveau mondial et insulaire, et d'être particulièrement envahissants dans leurs zones d'introduction (Derenne, 1976; Turner & Bateson, 2000; Doherty *et al.*, 2015). Au niveau insulaire, une synthèse récente réalisée sur 120 îles et archipels de la planète, montre que les chats harets seraient responsables d'au moins 14% des extinctions globales d'oiseaux, de mammifères et de squamates et la principale menace pour les 8% en

danger critique d'extinction, selon l'IUCN (Medina *et al.*, 2011). Ses impacts considérables sur les faunes natives font des chats harets une des 100 espèces de la liste de l'ISSG des espèces introduites « engendrant les dysfonctionnements les plus importants aux écosystèmes d'accueil » (Lowe *et al.*, 2001). Son régime alimentaire est majoritairement composé de vertébrés (principalement petits mammifères, squamates, oiseaux) ou d'invertébrés (principalement des insectes) et variable en fonction de la disponibilité des proies (Fitzgerald & Turner, 2000; Keitt *et al.*, 2002; Nogales & Medina, 2009; Medina *et al.*, 2011). Des études de régimes alimentaires réalisées sur différentes îles de la planète montrent que la fréquence d'occurrence de squamates peut être relativement élevée, allant d'environ 40% à 75% (Nogales *et al.*, 1990; Arnaud *et al.*, 1993; Medina *et al.*, 2006; Bonnaud *et al.*, 2011). Celle des oiseaux peut être très variable allant de 5 à 80% d'occurrence (Nogales *et al.*, 1992; Bonnaud *et al.*, 2007; Ringler, 2009). Ces études ainsi que plusieurs autres réalisées au niveau de nombreux systèmes insulaires (Fitzgerald *et al.*, 1991; Nogales *et al.*, 2004; Bonnaud *et al.*, 2007; Medina & Garcia, 2007; Matias & Catry, 2008; Peck *et al.*, 2008) permettent de supposer que les chats harets pourraient également occasionner de lourds dommages à la faune de squamates et d'oiseaux néo-calédoniens (Pascal *et al.*, 2006).

2.2.6.1.2. Impacts en Nouvelle-Calédonie

Concernant les impacts de cette espèce en Nouvelle-Calédonie, aucune étude n'avait encore été réalisée avant que l'équipe de l'IMBE, spécialisée dans l'étude des vertébrés terrestres introduits et leurs impacts sur les faunes terrestres natives, s'y implante il y a 5 ans. Les premiers résultats obtenus suite à l'analyse de fèces de chat harets récoltées dans plus d'une dizaine de sites d'études (forêts sèches et forêts humides) montrent que les chats harets impactent un grand nombre de groupes taxonomiques (mammifères, squamates, oiseaux, poissons, arthropodes). Pour tous les sites échantillonnés, les rongeurs (i.e. rat noir et rat du pacifique introduits) ont systématiquement la fréquence d'occurrence la plus élevée, allant de 63 à 94% (IMBE données non publiées). La présence de telles ressources allochtones, abondantes et stables, est à l'origine de ce qui est appelé le phénomène d'hyperprédation, puisqu'elles permettent aux chats de se maintenir à des effectifs élevés et d'exercer une plus forte pression de prédation sur les espèces natives (Courchamp *et al.*, 1999). Les squamates ont ainsi également des fréquences d'occurrence importantes allant de 44 à 80% en fonction des sites échantillonnés (IMBE données non publiées). Concernant les oiseaux, des restes de

passeriformes ou de puffins du Pacifique ont été retrouvés avec des fréquences d'occurrence de 8 à 25% pour les passereaux et d'environ 7% pour les puffins du Pacifique, en fonction des sites échantillonnés (IMBE données non publiées). L'analyse au niveau du genre ou de l'espèce montre que les chats, en plus d'avoir un vaste spectre alimentaire, peuvent impacter des espèces hautement endémiques et menacées (Bauer & Sadler, 2000). Par exemple, parmi les différentes espèces de squamates retrouvés, 4 espèces ont un statut « vulnérable » (VU) ou « en danger » (EN) selon l'IUCN (Figure 12).



Figure 12. Différentes espèces de squamates Néo-Calédonienne menacées selon l'IUCN : (a) *Marmorosphax montana* (VU); (b) *Caledoniscincus orestes* (EN); (c) *Phoboscincus bocourti* (EN); (d) *Tropidoscincus aubrianus* (VU).

2.2.6.2. Les rongeurs

2.2.6.2.1. Impacts au niveau mondial

Les rongeurs représentent l'ordre des vertébrés comprenant la plus importante diversité d'espèces ravageuses, aussi largement réparties et avec une gamme d'impacts aussi diversifiée (e.g. agriculture, milieux urbains, écosystèmes, sylviculture, santé humaine) (Singleton *et al.*, 1999). Parmi eux, les rongeurs du genre *Rattus*, et notamment le rat noir *R. rattus*, le rat surmulot *R. norvegicus*, et le rat du Pacifique *R. exulans* ont été largement introduits par l'homme au niveau mondial, et sont considérés comme les trois espèces de rats ayant le

potentiel envahissant le plus fort (Courchamp *et al.*, 2003). En effet, ces trois espèces, dont les introductions se poursuivent, ont déjà colonisé plus de 80% des îles océaniques mondiales, et leur régime omnivore les rends responsables d'extinction ou de raréfactions d'une large gamme d'espèces natives (i.e. plantes, invertébrés, squamates, mammifères, oiseaux) (Atkinson, 1985; Courchamp *et al.*, 2003; Cuthbert & Hilton, 2004; Towns *et al.*, 2006; Jones *et al.*, 2008; Harris, 2009; Traveset *et al.*, 2009).

Le rat du pacifique (*R. exulans*), natif de l'Asie du Sud Est, s'est répandu à travers le pacifique dès 1100 avant JC, dans certains cas probablement introduit volontairement comme ressource alimentaire (Atkinson, 1985; Matisoo-Smith & Robins, 2004; Atkinson & Towns, 2005). Plusieurs études montrent que cette espèce pourrait impacter une large gamme d'espèces natives dont des arthropodes, des squamates, et des oiseaux (Towns *et al.*, 2006; Jones *et al.*, 2008; Shiels *et al.*, 2013; Harper & Bunbury, 2015). Bien que son introduction ancienne ne facilite pas l'estimation de ses impacts, cette espèce aurait pu fragiliser certaines populations natives et les rendre d'autant plus vulnérables à l'arrivée du rat noir (Harper & Bunbury, 2015).

Le rat noir (*R. rattus*), s'est répandu à partir de la péninsule indienne (d'où il est natif) à travers le Moyen Orient et l'Europe, à partir de l'an 1000. Les navigateurs Européens l'ont ensuite introduit dans une grande partie du monde dans les années 1500 (Atkinson, 1985; Yalden, 1999). Plusieurs études suggèrent que le rat noir serait le rongeur invasif occasionnant le plus d'impacts au niveau des systèmes insulaires (Ruffino *et al.*, 2009; Traveset *et al.*, 2009; Banks & Hughes, 2012) et globalement, celui qui serait associé aux plus grand nombre de déclin ou d'extinctions d'espèces insulaires natives (Towns *et al.*, 2006). Au niveau du Pacifique, les différentes études du régime alimentaire du rat noir ont confirmé son caractère omnivore (Figure 13). Cependant, les végétaux (notamment les fruits et les graines) représentent souvent la majeure partie de son régime alimentaire (75 à 80%) (Beard & Pitt, 2006; Sweetapple & Nugent, 2007; Grant-Hoffman & Barboza, 2010; Shiels *et al.*, 2013).

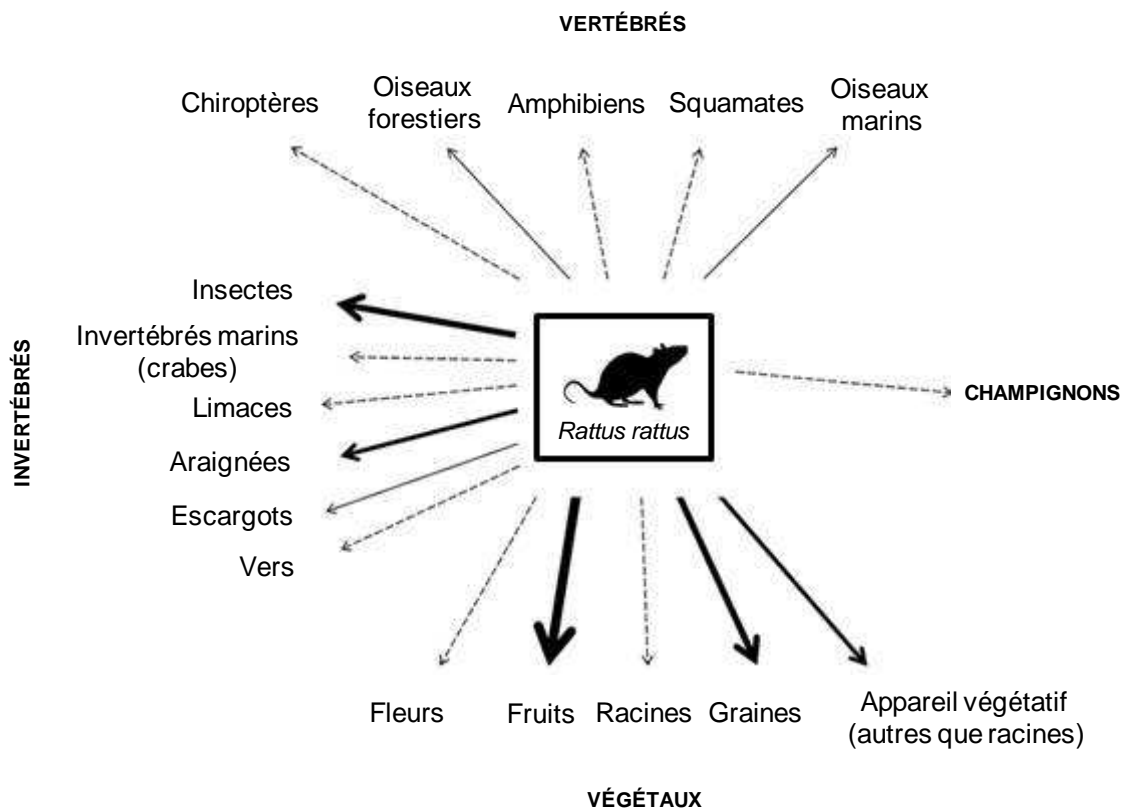


Figure 13. Gamme de proies et de ressources consommées par le rat noir (*Rattus rattus*) sur les îles du Pacifique (modifié de Shiels et al. 2014). Les flèches indiquent le régime alimentaire moyen des rats noirs, mesuré par la proportion relative des différents items alimentaires retrouvés dans les contenus stomacaux ou par d'autres indicateurs de leur régime alimentaire (i.e. observation de consommation directe ou tests alimentaires sur le terrain, tests alimentaires en captivité, isotopes stables). Les flèches épaisses et continues indiquent une consommation commune, les flèches continues plus fines indiquent une ressource communément consommée mais en proportion moins importante (i.e. oiseaux forestiers, marins, escargots), les flèches en pointillés indiquent une consommation peu fréquente.

Très peu d'études ont mis en évidence une consommation de squamates par le rat noir. Des restes de lézard (*Tropidurus duncanensis*) et de geckos (*Phyllodactylus galapagensis*) ont été retrouvés dans des contenus stomacaux de rats capturés aux Galápagos, mais ceux-ci représentaient au plus 3% de leur régime alimentaire (Clark, 1981). Des restes de scinques ont également été retrouvés dans des estomacs récoltés en Tasmanie et à Borneo (Norman 1970 ; Harrison 1954 cité dans Fall et al. 1971). La prédation supposée du rat noir sur d'autres espèces de squamates (tortues géante des Galapagos, *Geochelone elephantopus* ; Tortue verte, *Chelonia mydas* ; boa du pacifique *Candoia bibroni* ; Couleuvre tachetée, *Lampropeltis triangulum*) n'a pas pu être mise en évidence dans les analyses de contenus stomacaux (Clark, 1981; Robinet *et al.*, 1998; Samaniego-Herrera *et al.*, 2011; Shiels *et al.*, 2013). Concernant les oiseaux, plusieurs études mettent en évidence une prédation des œufs d'oiseaux forestiers ou marins, avec une influence de la taille de l'œuf et de son état (e.g. abandonné par les

adultes, perforés) (Igual *et al.*, 2006; Zarzoso-Lacoste *et al.*, 2011). Le caractère arboricole du rat noir en fait une des principales menaces pour les oiseaux forestiers insulaires (Major & Gowing, 1994; Brown, 1997; Towns *et al.*, 2006; Towns, 2009). A travers sa pression de prédation sur les œufs et les poussins, le rat noir semble par exemple être le principal facteur à l'origine du déclin de différentes espèces de Monarch (*Pomarea spp.*) dans les îles du Sud Est du Pacifique (Thibault *et al.*, 2002). L'impact du rat noir au niveau des oiseaux marins semble plus variable, avec des espèces hautement vulnérables et d'autres qui apparaissent beaucoup moins affectées par la présence du rat noir (Jones *et al.*, 2008; Ruffino *et al.*, 2009). Dans leur synthèse sur l'impact des rats sur les populations d'oiseaux marins, Jones *et al.* (2008) montrent que les Hydrobatidae et autres petites espèces nichant dans des terriers, sont les plus affectés par les rongeurs invasifs, et que le rat noir semble être l'espèce ayant le plus d'impact. Les procellariiformes (e.g. pétrels et puffins) en plus de nicher dans des terriers, présentent des caractéristiques biologiques (i.e. maturité tardive, long cycle de reproduction, ponte d'un seul œuf par an, poussins laissés rapidement sans surveillance) qui rendent ces populations particulièrement vulnérables à la prédation exercée par les rongeurs introduits, et notamment par le rat noir (Warham, 1990; Seto & Conant, 1996). En plus de son impact à travers la prédation, le rat noir peut également entrer en compétition pour les ressources avec différentes espèces natives comme les oiseaux frugivores ou insectivores (e.g. Shiels *et al.*, 2014).

2.2.6.2.2. Impacts en Nouvelle-Calédonie

En Nouvelle-Calédonie, une seule étude publiée a analysé les contenus stomacaux de rat noir au niveau d'une petite île inhabitée du Nord de l'archipel, l'île Surprise (Caut *et al.*, 2008). Sur cette île, l'analyse du régime alimentaire des rats noirs montre une part majoritaire de végétaux et la présence de la seule espèce de scinques de l'île (*Caledoniscincus haplorhinus*) dans 13% des régimes alimentaires analysés. Ensuite, en fonction de leur disponibilité saisonnière (i.e. période d'éclosion et de reproduction respectivement), les jeunes tortues marines *Chelonia mydas* ou les oiseaux marins, peuvent constituer respectivement 45% et 24% du régime alimentaire de ces rongeurs (Caut *et al.*, 2008). La capacité de certains prédateurs généralistes, tel que le rat noir, à modifier leur régime alimentaire en fonction des ressources temporairement disponibles et abondantes, leur fournit un avantage écologique considérable (Popa-Lisseanu *et al.*, 2007; Caut *et al.*, 2008). Une deuxième étude de prédation

d'œufs au niveau de nids artificiels, réalisée sur deux des îles loyauté (i.e. Lifou et Maré), a démontré que le rat noir et le rat du Pacifique pourraient être des prédateurs potentiels de la perruche d'Ouvéa (*Eunymphicus cornutus uvaeensis*) déjà menacée d'extinction en raison de la perte d'habitat et de leur capture à but commercial (Robinet *et al.*, 1995; Robinet *et al.*, 1996; Robinet *et al.*, 1998).

Ainsi, très peu d'informations sont disponibles sur l'impact des ces deux espèces de rongeurs introduites en Nouvelle-Calédonie et notamment au niveau de la Grande Terre. L'IMBE développe actuellement plusieurs programmes visant à mieux comprendre l'écologie trophique de ces deux rongeurs invasifs dans les différents écosystèmes néo-calédoniens. Les analyses de contenus stomacaux de rats noirs et rats du Pacifique, capturés dans une forêt dense humide du Nord de la Grande Terre, ont confirmé le régime omnivore de ces deux espèces de rats avec plus de 35 items retrouvés appartenant à des groupes de végétaux, d'invertébrés, de squamates et d'oiseaux (IMBE données non publiées). Comme déjà observé dans les études précédentes, les végétaux constituent la principale ressource alimentaire de ces deux rongeurs (81% d'abondance relative pour le rat du Pacifique contre 39% pour le rat noir dans cette étude) (IMBE données non publiées). Trois genres de squamates ont pu être identifiés (*Caledoniscincus spp.*, *Marmorosphax tricolor* et *Bavayia spp.*) avec des occurrences plus élevées pour les rats du Pacifique (21%) que pour les rats noirs (4%), notamment pour les *Caledoniscincus spp.* (respectivement 14 et 3%) (IMBE données non publiées). Une seule espèce d'oiseau a pu être identifiée (le loriquet Calédonien *Trichoglossus haematodus deplancheii*) et d'une manière globale les restes d'oiseaux étaient très faiblement représentés (IMBE données non publiées). Une autre étude, visant à évaluer spécifiquement l'impact du rat noir et du rat du pacifique sur l'herpétofaune au niveau de deux sites forestiers du nord et du sud de la Grande Terre, a montré une occurrence de squamates dans 19.8% des 283 estomacs et caecums analysés (Thibault *et al.*, *in prep*). Des restes de scinques sont retrouvés dans 15.9% d'entres eux, avec une fréquence d'occurrence de 18.8% pour les rats du Pacifique et de 11.5% pour les rats noirs. Parmi les espèces de scinques identifiées, plusieurs sont actuellement sur la liste rouge de l'IUCN sous des statuts vulnérables (*Grasciliscincus shonae* ; *Simiscincus auriantiacus* ; *Nanoscincus mariei*), en danger (*Kanakysaurus viviparus*) ou en danger critique pour *Marmorosphax taom*. Des restes de geckos ont été retrouvés dans 4.6% des contenus alimentaires analysés. Des végétaux sont retrouvés dans 91.8% des contenus alimentaires des rats noirs et 55.1% des rats du Pacifique, et des arthropodes dans 75% des contenus alimentaires de ces deux espèces (Thibault *et al.*, *in*

prep). La part importante de végétaux (notamment fruits et graines) retrouvée dans les contenus stomacaux laisse suggérer une possible compétition alimentaire avec des oiseaux ou chiroptères frugivores endémiques (e.g. Notou *Ducula goliath*, roussettes *Pteropodidae spp.*).

2.2.6.3. Fourmis introduites

2.2.6.3.1 Impacts au niveau mondial

Parmi les 12988 espèces de fourmis actuellement décrites, plus de 200 ont été transportées et introduites dans de nombreux endroits du monde au travers des activités humaines (Suarez *et al.*, 2009). Certaines d'entre elles sont devenues invasives et affectent considérablement la biodiversité native des zones où elles sont introduites, notamment en raison de leur capacité à former des «super-colonies» (Hoffmann *et al.*, 1999; Holway *et al.*, 2002). Ces espèces de fourmis partagent quatre principales caractéristiques leur permettant de devenir invasives : (1) une capacité de passer d'une structure sociale multi-coloniale (i.e. présence de plusieurs colonies indépendantes) dans leur aire native à des structures sociales uni-coloniales (i.e. absence de territorialité intra-spécifique sur des zones étendues) dans leurs zones d'introduction (Tsutui *et al.*, 2003; Le Breton *et al.*, 2004; Abbott *et al.*, 2007; Foucaud *et al.*, 2007) (2) des structures coloniales polygynes, dans lesquelles plusieurs reines reproductives sont présentes simultanément (Errard *et al.*, 2005; Suarez & Tsutsui, 2008) (3) des statuts généralistes plutôt que spécialistes aussi bien pour l'habitat que pour les ressources (Jourdan, 1999; McGlynn, 1999; Holway *et al.*, 2002) (4) une capacité à monopoliser les ressources grâce à un recrutement de masse et une agressivité importante vis-à-vis des espèces natives qu'elles déplacent ou éliminent à travers la compétition (Holway *et al.*, 2002; Le Breton *et al.*, 2003; Le Breton *et al.*, 2005; Rowles & O'Dowd, 2007). En raison de la gamme d'impacts que les fourmis invasives peuvent occasionner sur les composants biotiques et abiotiques d'un milieu (Figure 14), l'introduction d'une nouvelle espèce peut avoir des impacts considérables sur le fonctionnement des écosystèmes (Hölldober & Wilson, 1990; Jourdan, 1999; Holway *et al.*, 2002; Cammeraat & Risch, 2008; Crist, 2009).

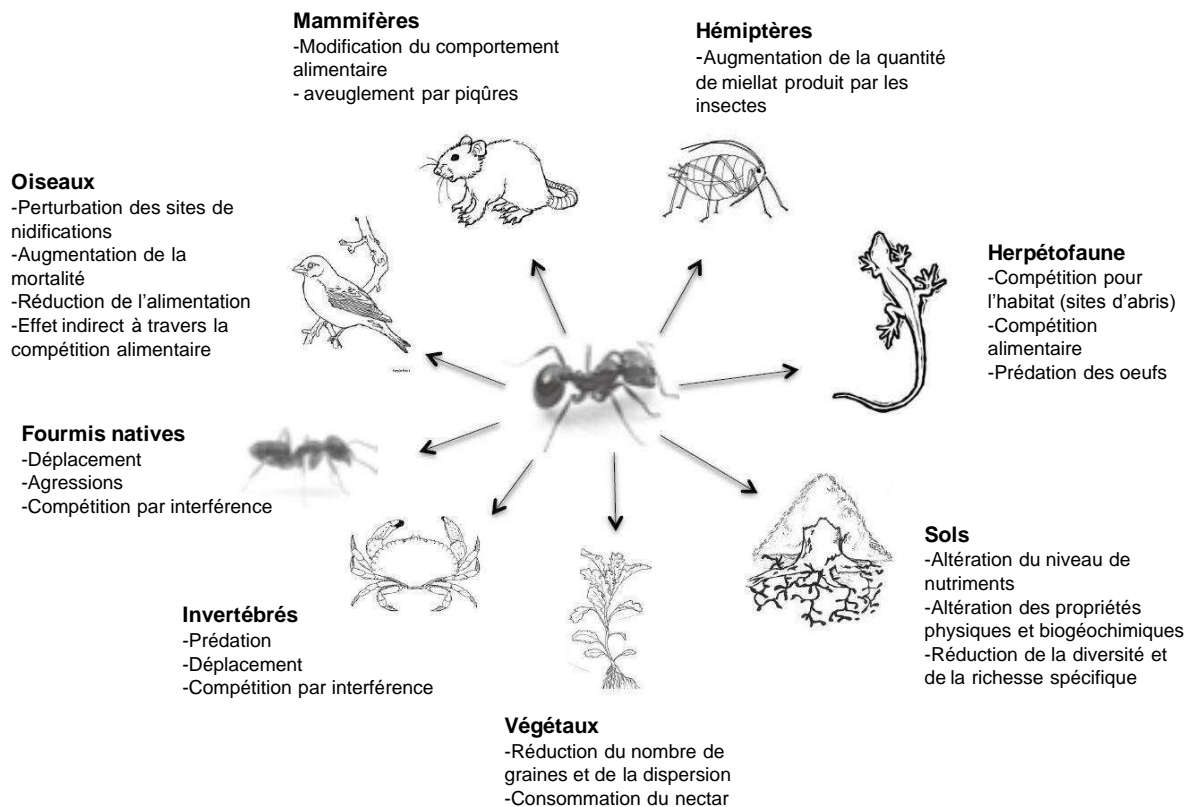


Figure 14. Variété des impacts des fourmis invasives sur la biodiversité (modifié de Bertelsmeier, 2013).

Parmi les espèces de fourmis invasives, cinq sont inscrites sur la liste des 100 espèces qui engendrent les dysfonctionnements les plus importants aux écosystèmes d'accueil ("100 of the worst invasive species list") de l'IUCN : la fourmi d'argentine (*Linepithema humile*), la fourmi folle jaune (*Anoplolepis gracilipes*), la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*), la fourmi à grosse tête (*Pheidole megacephala*), et la petite fourmi de feu (*Wasmannia auropunctata*) (IUCN; Lowe *et al.*, 2004).

2.2.6.3.2. Impacts en Nouvelle-Calédonie

Parmi ces 5 espèces, deux d'entre elles ont été introduites en Nouvelle-Calédonie : la fourmi à grosse tête (native des zones tropicales Africaines) et la petite fourmi de feu (native d'Amérique du Sud/Centrale) dans les années 1960 (Jourdan & Mille, 2006). La fourmi de feu tropicale, *Solenopsis geminata* (native d'Amérique du Sud), qui s'ajoute à ces 5 espèces possédant des capacités d'invasions particulièrement marquées, a également été introduite en Nouvelle-Calédonie dans les années 1870 (Emery, 1883; Jourdan & Mille, 2006) (Figure 15).

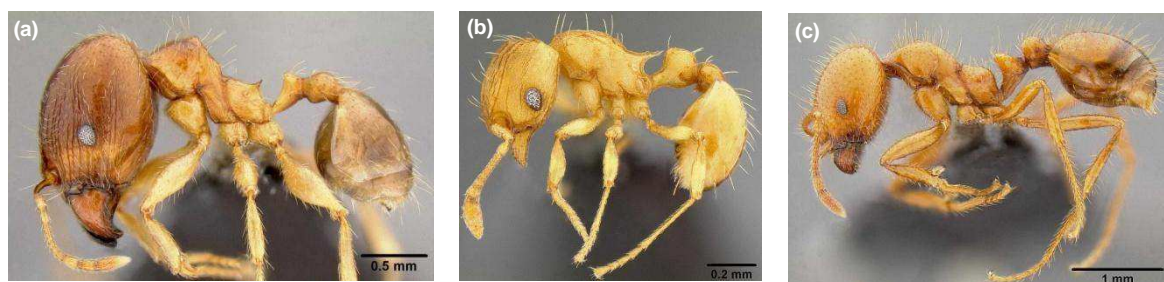


Figure 15. Espèces de fourmis considérées mondialement comme particulièrement envahissantes et introduites en Nouvelle-Calédonie. (a) *Pheidole megacephala* ; (b) *Wasmannia auropunctata* ; (c) *Solenopsis geminata*

Plusieurs études réalisées en Nouvelle-Calédonie ont mis en évidence l'impact de la petite fourmi de feu sur la faune native de fourmis et de squamates (Jourdan, 1999; Le Breton *et al.*, 2003). Cette espèce très compétitive parvient à dominer les milieux (représentant plus de 92% de la faune de fourmis dans les milieux envahis) et à éliminer les espèces de fourmis natives au travers de la prédation ou d'interactions compétitives (Le Breton *et al.*, 2003). La prédation directe et/ou la monopolisation des ressources (i.e. nourriture, abris) pourraient également expliquer la réduction de l'abondance de différentes espèces de squamates (notamment les *Bavayia cyclura* et les *Caledoniscincus austrocaledonicus*) observée dans les zones envahies par la petite fourmi de feu (Jourdan *et al.*, 2001).

L'impact des *P. megacephala* et des *S. geminata* n'a par contre pas encore été étudié en Nouvelle-Calédonie. A l'échelle du pacifique, les *P. megacephala* sont connues pour être particulièrement agressives vis-à-vis des autres espèces de fourmis natives, et des prédateurs non négligeables pour toute une gamme d'invertébrés natifs (Wetterer, 2007). Dans une forêt humide australienne, l'abondance des *P. megacephala* était 37 à 100 fois plus élevée que celle de toutes les autres espèces natives dans les zones non-envahies (Hoffmann *et al.*, 1999). Lorsque cette espèce est abondante, ses impacts écologiques peuvent être supérieurs à ceux répertoriés pour toutes les autres espèces de fourmis invasives (Wetterer, 2007). Au niveau de ses impacts sur les autres compartiments de la faune native, une seule étude réalisée à Hawaii suggère que les *P. megacephala* seraient le principal facteur à l'origine du déclin du lézard commun du pacifique (*Emoia impar*) (Fisher & Ineich, 2012).

A notre connaissance, l'impact des *S. geminata* au niveau des îles du Pacifique a été seulement étudié aux îles Galápagos (Wauters *et al.*, 2014). Au niveau de cet archipel, les *S. geminata* montrent un comportement de dominance vis-à-vis des espèces de fourmis natives

et occupent les sites de nidification de plusieurs espèces de vertébrés endémiques et/ou menacés, représentant ainsi une menace potentielle pour ces espèces (Wauters *et al.*, 2014).

2.2.6.4. La rainette dorée (*Litoria aurea*)

Cette espèce d'amphibien, native du Sud-Est australien (Tyler, 1979) est la seule espèce d'amphibien présente en Nouvelle-Calédonie (Beauvais *et al.*, 2006). Bien que des incertitudes sur les datations fossiles ne permettent pas d'exclure une première introduction par les austronésiens il y a environ 2300 ans, des analyses moléculaires et morphométriques récentes favorisent l'hypothèse d'une introduction par les européens au cours du 19^{ème} siècle (Nicolas *et al.*, 2015). Actuellement classée « vulnérable » selon les statuts de l'IUCN (Hero *et al.*, 2004), les études concernant cette espèce se sont principalement focalisées sur sa biologie et les différentes menaces auxquelles elle est confrontée, plutôt qu'aux impacts qu'elle pourrait générer notamment dans les zones où elle a été introduite (Pyke & White, 2001). Ses impacts potentiels en Nouvelle-Calédonie n'ont pas fait l'objet d'études particulières. Malgré son régime alimentaire principalement insectivore (Pyke & White, 2001), elle a déjà été observée en train de consommer des *C. austrocaledonicus* (Bauer & Vindum, 1990). Dans le cadre de cette thèse nous avons étudié les effets des odeurs de cette espèce en tant que seul archétype présent en Nouvelle-Calédonie pouvant se rapprocher du crapaud buffle *Rhinella marina* (espèce encore absente en Nouvelle-Calédonie mais avec une forte probabilité d'introduction : voir ci-dessous 2.2.6.5.).

2.2.6.5. La petite mangouste Indienne (*Herpestes javanicus*) et le crapaud buffle (*Rhinella marina*)

Ces deux espèces, largement introduites à l'échelle du Pacifique, font parties des espèces invasives qui occasionnent d'importants impacts sur la biodiversité native des îles de cette partie du globe (Hays & Conant, 2007; Wozencraft *et al.*, 2008; Solís *et al.*, 2009). Leurs impacts directs (i.e. prédation, proie toxique) et indirects (i.e. compétition) touchent un grand nombre d'espèces natives et sont notamment à l'origine de déclin ou d'extinction d'espèces de squamates (Catling *et al.*, 1999; Taylor & Edwards, 2005; Hays & Conant, 2007; Reed *et al.*, 2007). Les interceptions (i.e. captures puis euthanasies) récentes de ces deux espèces aux frontières de la Nouvelle-Calédonie par les services de biosécurité, montrent que leur

probabilité d'introduction est élevée. En effet, en raison des nombreux échanges aériens et maritimes entre la Nouvelle-Calédonie et les différentes îles du Pacifique où ces deux espèces sont présentes, plusieurs individus de chaque espèce ont déjà été interceptés à trois principaux points d'entrée en Nouvelle-Calédonie (i.e. l'aéroport international, le port de commerce de la capitale et celui d'un site industriel du sud de la Grande Terre). Ainsi, ces deux espèces représentent des menaces potentielles majeures pour l'herpétofaune Néo-Calédonienne.

2.2.7. Couples d'espèces "natives/invasives" testés

Nous avons testé la réponse des deux espèces de squamates endémiques néo-calédoniens aux odeurs de toute une gamme de prédateurs, compétiteurs, agresseurs, non encore introduits en Nouvelle-Calédonie (*R. marina* et *H. javanicus*) ou déjà introduits depuis plusieurs dizaines, centaines ou milliers d'années (*R. exulans*, *R. rattus*, *F. catus*, *L. aurea*, *S. geminata*, *P. megacephala*, *W. auropunctata*) (Figures 16, 17).

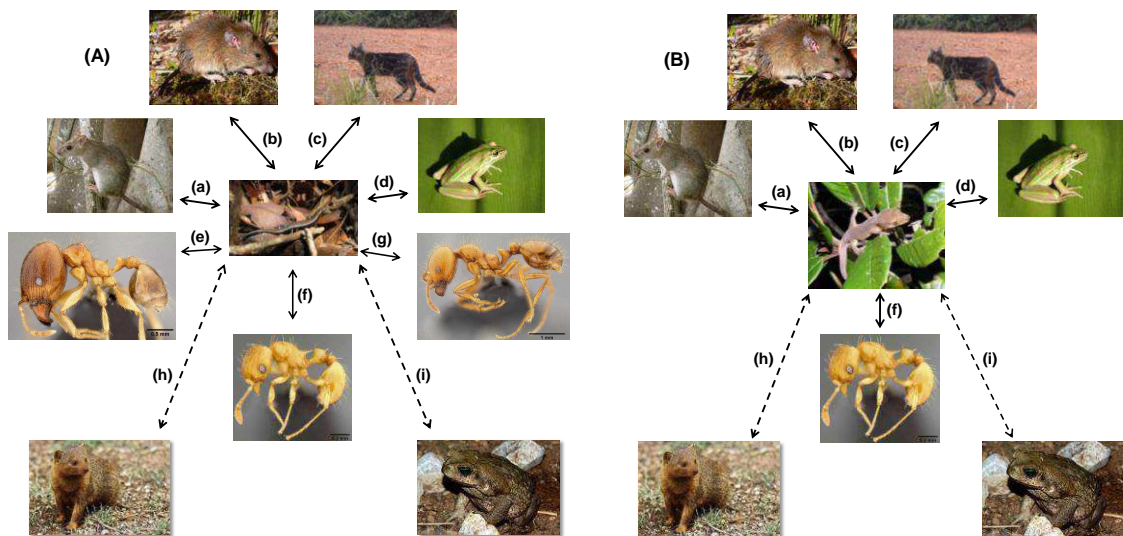


Figure 16. Panorama des différentes espèces introduites dont la réponse aux odeurs et/ou au contact a été testée chez les *Caledoniscincus austrocaledonicus* (A) et les *Bavayia septuiclavis* (B) de cette étude. (a) *Rattus rattus* ; (b) *Rattus exulans* ; (c) *Felis catus* ; (d) *Litoria aurea* ; (e) *Pheidole megacephala* ; (f) *Wasmannia auropunctata* ; (g) *Solenopsis geminata* ; (h) *Herpestes javanicus* ; (i) *Rhinella marina*. Les flèches pleines correspondent aux espèces introduites en Nouvelle-Calédonie. Les flèches en pointillés correspondent aux espèces non-encore introduites (mais déjà interceptées) en Nouvelle-Calédonie mais envahissantes dans de nombreuses îles du Pacifique.

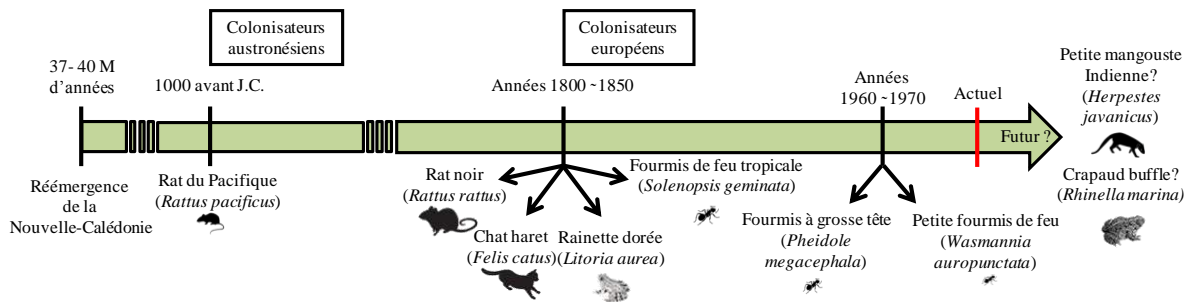


Figure 17. Frise chronologique des deux vagues de colonisations humaines de la Nouvelle-Calédonie et de l'arrivée des différentes espèces introduites testées dans cette étude. Le rat surmulot (*R. norvegicus*) et la souris domestique (*Mus musculus*) également introduits au cours du 19^{ème} siècle, n'ont pas été étudiés en raison de leurs répartitions majoritairement restreintes aux milieux anthropisés.

Pour les puffins du Pacifique (*P. pacificus*), nous avons testé leurs réponses aux odeurs du rat noir (*R. rattus*), prédateur introduit sur de nombreux îlots où les puffins forment des colonies abondantes en période de reproduction.

2.2.8. Sites de capture ou d'expérimentation

2.2.8.1. Localisations géographiques

En fonction des réponses que nous voulions étudier (i.e. réponses d'individus exposés ou non exposés aux espèces introduites testées) les *C. austrocaledonicus* et les *B. septuiclavis* ont été capturés au niveau de 4 sites distincts (i.e. le parc provincial de la Rivière Bleue ; la réserve naturelle du Pic du Grand Kaori ; l'aire de gestion durable des Bois du Sud ; Nouméa) (Figure 18).

Les expériences de reconnaissance de l'odeur du rat noir par les puffins du Pacifique ont été réalisées sur 3 îlots de l'archipel de l'île des Pins (i.e. Kuumo ; Koé ; Bayonnaise) (Figure 18).

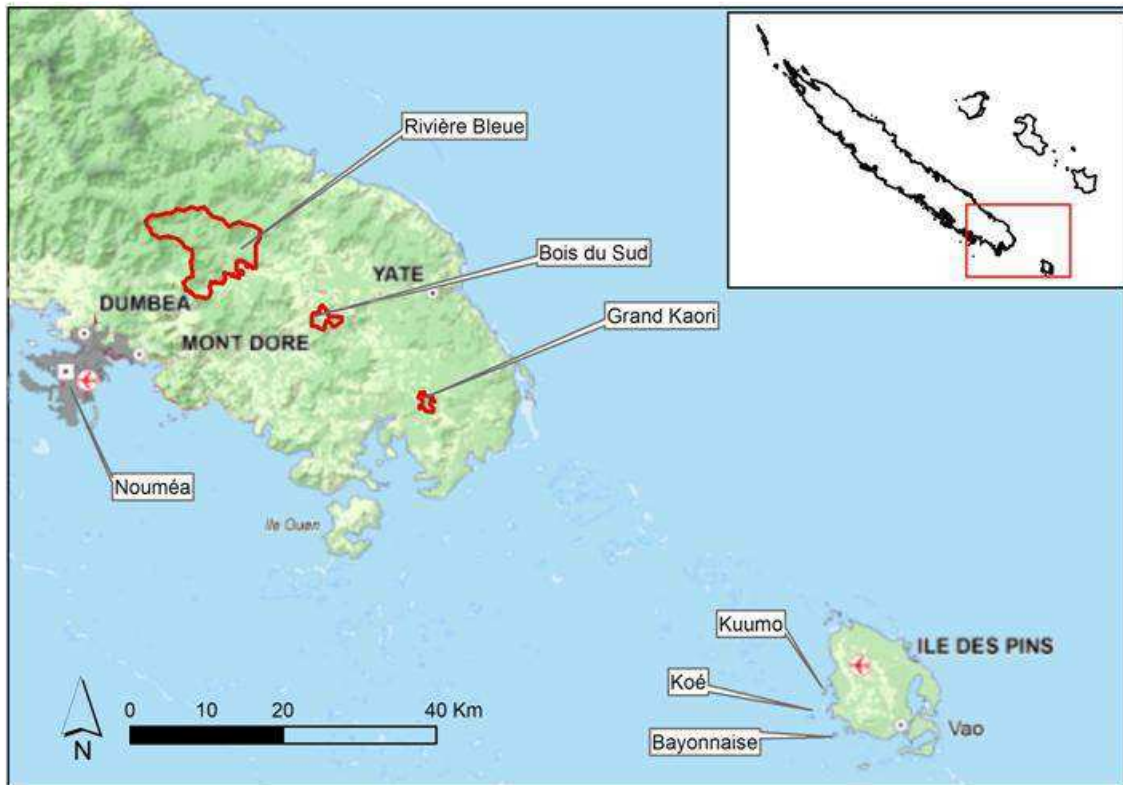


Figure 18. Carte des différents sites de capture des *Caledoniscincus austrocaledonicus* (le parc provincial de la Rivière Bleue ; l’aire de gestion durable des Bois du Sud ; Nouméa) et des *Bavayia septuiclavis* (réserve naturelle du Pic du Grand Kaori) ainsi que les différents îlots d’expérimentation pour les puffins du Pacifique (*Puffinus pacificus*) (Kuumo ; Koé ; Bayonnaise).

2.2.8.2. Descriptions des sites de capture des deux espèces de squamates endémiques testées

Le parc provincial de la Rivière bleue : situé aux abords du lac de Yaté (150 mètres d’altitude), ce parc s’étend sur 17600 hectares, de la confluence de la Rivière Blanche et de la Rivière Bleue au sud, au sommet de la montagne Bleue (940 mètres d’altitude) au nord (Figure 19). Les zones de basse altitude et le sud du parc sont dominés par des faciès de maquis d’âge variable, avec des faciès de forêt dense humide. Les *C. austrocaledonicus* ont été capturés en lisière de forêt humide et de pelouse dans les zones où ils sont les plus abondants. Les deux espèces de rats introduits étudiés (*R. rattus* et *R. exulans*), les chats haretts (*F. catus*) et une espèce de fourmis invasive (*S. geminata*) sont largement présents sur ce site d’étude.

La réserve naturelle du Pic du Grand Kaori : A proximité de la plaine des Lacs, cette réserve s’étend sur 58 hectares et s’élève entre 260 et 560 mètres d’altitude. Elle est dominée

par du maquis et de la forêt dense humide de moyenne altitude (Figure 19). Les *B. septuiclavis* ont été capturés dans cette forêt dense humide, envahie par les deux espèces de rats, les chats harets et localement par la petite fourmi de feu (*Wasmannia auropunctata*) (Bonvallot *et al.*, 2012).

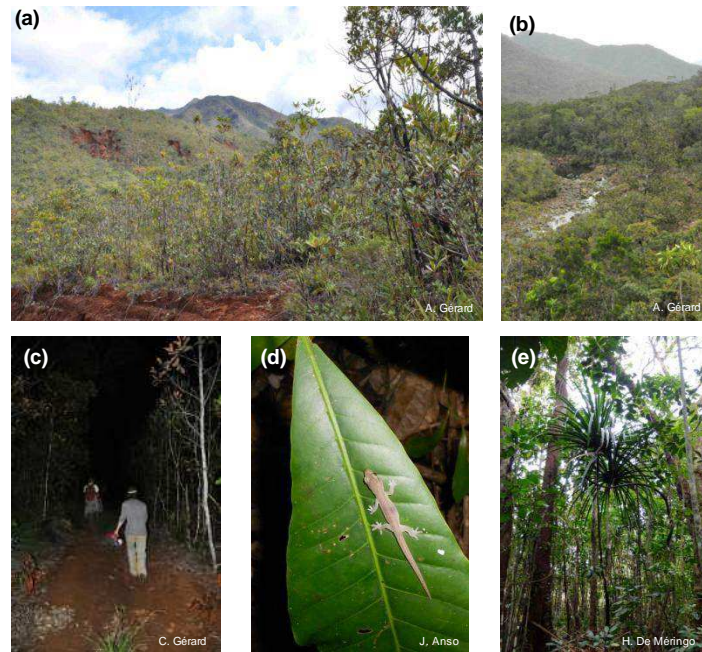


Figure 19. Sites de captures des *Caledoniscincus austrocaledonicus* et des *Bavayia septuiclavis* : (a) Faciès de maquis du parc provincial de la Rivière Bleue ; (b) Faciès de forêt dense humide du parc provincial de la Rivière bleue ; (c) Capture de *B. septuiclavis* à la réserve naturelle du Pic du Grand Kaori ; (d) *B. septuiclavis* à la réserve naturelle du Pic du Grand Kaori ; (e) Faciès de forêt dense humide à la réserve naturelle du Pic du Grand Kaori.

L'aire de gestion durable des Bois du Sud : Cette aire protégée, délimitée au nord-ouest par le parc provincial de la Rivière Bleue et au sud-est par la réserve provinciale de la forêt cachée, s'étend sur 15 hectares entre 170 et 200 mètres d'altitude. On y retrouve deux faciès de végétation dominants, du maquis haut et peu dense et de la forêt humide en régénération (Bonvallot *et al.*, 2012). Les *C. austrocaledonicus* ont été capturés dans les pelouses de la zone aménagée (i.e. camping) en lisière de forêt, au niveau desquelles les *S. geminata* sont largement présentes (Figure 20). Les rats *R. exulans*, *R. rattus* et les chats harets sont également présents sur cette aire de gestion durable.

Nouméa : Capitale de la Nouvelle-Calédonie, cette ville possède des vastes étendues de pelouse et des patches de forêts sèches en régénération (Figure 20). Ces zones sont envahies par les deux espèces de rats, des chats harets et localement par des *P. megacephala* et des *W.*

auropunctata. Les *C. austrocaledonicus* ont été capturés dans certaines de ces zones en fonction des expériences réalisées.



Figure 20. Sites de captures des *Caledoniscincus austrocaledonicus* (a) recherche de *C. austrocaledonicus* sur les pelouses de l'aire de gestion durables des Bois du Sud ; (b) patches de forêt sèches en régénération à Nouméa.

2.2.8.3. Sites d'expérimentation pour les puffins du Pacifique

Les expériences de reconnaissance de l'odeur du rat noir par les puffins du Pacifique ont été réalisées sur 3 îlots de l'archipel de l'île des Pins. L'île principale de cet archipel et ses nombreux îlots, qui couvrent une surface de 160 km², sont situés à environ 50 km dans le prolongement sud-est de la Grande Terre. L'altitude maximale du complexe récifal formant les îlots peut atteindre 20 mètres, et le point culminant de l'île (le Pic N'Ga) s'élève à 262 mètres d'altitude (Bonvallot *et al.*, 2012). Certains des îlots de l'île des Pins abritent d'importantes colonies de puffins du Pacifique. Nous avons travaillé sur 3 colonies présentes sur les îlots Bayonnaise, Kuumo et Koé (Figure 21).



Figure 21. Sites d'expérimentations pour les puffins du Pacifique (*P. pacificus*) (a) Etendues sableuses de l'îlot Kuumo où se trouvent les colonies de puffins ; (b) Etendue sableuse de Koé où se trouvent les colonies de puffins ; (c) Colonie de puffin à Kuumo ; (d) Forêt d'arrière plage de Bayonnaise où se trouvent les colonies de puffins

2.3. Références

- Abbott, K.L., S.N.J. Greaves, P.A. Ritchie, & P.J. Lester. (2007). Behaviourally and genetically distinct populations of an invasive ant provide insight into invasion history and impacts on a tropical ant community. *Biol Invasions*. 9:453-463.
- Aguirre-Munoz, A., D.A. Croll, C.J. Donlan, R.W. Henry, M.A. Hermosillo, G.R. Howald, . . . B. Wood. (2008). High-impact conservation: Invasive mammal eradications from the islands of western Mexico. *Ambio*. 37:101-107.
- Aplin, K.P., T. Chesser, & J. Ten Have. (2003). Evolutionary biology of the genus *Rattus*: profile of an archetypal rodent pest. In: Singleton G.R., Hinds L.A., Krebs C.J. and D. M. Spratt (eds). *Rats, mice and people: rodent biology and management*. ACIAR Monograph. 548 pp.
- Arnaud, G., A. Rodriguez, A. Ortegarrubio, & S. Alvarezcardenas. (1993). Predation by cats on the unique endemic lizard of Socorro island (*Urosaurus auriculatus*), Revillagigedo, Mexico. *Ohio J Sci*. 93:101-104.
- Atkinson, I.A.E. (1985). The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *Conservation of Island Birds*. 3:35-81.
- Atkinson, I.A.E. (1989). Introduced animals and extinctions. In: Western, D. and M. C. Pearl (eds). *Conservation for the twenty-first century*. New York, Oxford university press. pp. 54-75
- Atkinson, I.A.E., & D.R. Towns. (2005). Kiore. In: King, C. M. (ed). *The handbook of New Zealand mammals*. Oxford University Press, Melbourne. pp. 159-174
- Audouin-Rouzeau, F., & J.-D. Vigne. (1994). La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiologie*. 13:125-145.
- Audouin-Rouzeau, F., & J.-D. Vigne. (1997). The black rat (*Rattus rattus*) in Roman and Medieval Europe: the commercial roads and the spread of plague. *Anthropozoologica*. 25-26:399-404.
- Balouet, J.C., & S.L. Olson. (1989). Fossil birds from late quaternary deposits in New Caledonia. *Smithsonian contributions to zoology*. 48 pp.
- Banks, P.B., & N.K. Hughes. (2012). A review of the evidence for potential impacts of black rats (*Rattus rattus*) on wildlife and humans in Australia. *Wildlife Res*. 39:78-88.
- Bauer, A.M., T. Jackman, R.A. Sadlier, & G. Shea. (2012a). A new member of the *Bavayia cyclura* species group (Reptilia: Squamata: Diplodactylidae) from the southern ranges of New Caledonia. *Pac Sci*. 66:239-247.
- Bauer, A.M., T. Jackman, R.A. Sadlier, & A.H. Whitaker. (2006a). A new genus and species of Diplodactylid gecko (Reptilia: Squamata: Diplodactylidae) from northwestern New Caledonia. *Pac Sci*. 60:125-135.
- Bauer, A.M., T. Jackman, R.A. Sadlier, & A.H. Whitaker. (2006b). A revision of the *Bavayia validiclavis* group (Squamata: Gekkota: Diplodactylidae), a clade of New Caledonian geckos exhibiting microendemism. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 57:503-547.
- Bauer, A.M., T.R. Jackman, R.A. Sadlier, G. Shea, & A.H. Whitaker. (2008). A new small-bodied species of *Bavayia* (Reptilia: Squamata: Diplodactylidae) from southeastern New Caledonia. *Pac Sci*. 62:247-256.
- Bauer, A.M., T.R. Jackman, R.A. Sadlier, & A.H. Whitaker. (2009). Review and phylogeny of the New Caledonian diplodactylid gekkotan genus *Eurydactylodes* Wermuth, 1965, with the description of a new species. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*. 198:13-36.
- Bauer, A.M., T.R. Jackman, R.A. Sadlier, & A.H. Whitaker. (2012b). Revision of the giant geckos of New Caledonia (Reptilia: Diplodactylidae: Rhacodactylus). *Zootaxa*:1-52.
- Bauer, A.M., & R.A. Sadlier. (2000). The herpetofauna of New Caledonia. *Society for the study of amphibians and reptiles*. Ithaca, New York.
- Bauer, A.M., & J.V. Vindum. (1990). A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proc. Calif. Acad. Sci*. 47:17-45.
- Beard, K.H., & W.C. Pitt. (2006). Potential predators of an invasive frog

- (*Eleutherodactylus coqui*) in Hawaiian forests. *J Trop Ecol.* 22:345-347.
- Beauvais, M.L., A. Coleno, & H. Jourdan. (2006). Les espèces envahissantes dans l'archipel néocalédonien : un risque environnemental et économique majeur *Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, cédérom.* 579 pp.
- Benoit, P.B., & V. Bretagnolle. (2002). Seabirds of the southern lagoon of New Caledonia; distribution, abundance and threats. *The Waterbird Society.* 25:202-213.
- Bertelsmeier, C. (2013). Biologie de l'invasion des fourmis sous l'effet du changement climatique. Thèse. *Université Paris Sud - Paris XI.* 397 pp.
- Bonadonna, F., & G.A. Nevitt. (2004). Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science.* 306:835.
- Bonadonna, F., M. Villafane, C. Bajzak, & P. Jouventin. (2004). Recognition of burrow's olfactory signature in blue petrels, *Halobaena caerulea*: an efficient discrimination mechanism in the dark. *Anim Behav.* 67:893-898.
- Bonnaud, E., K. Bourgeois, E. Vidal, Y. Kayser, Y. Tranchant, & J. Legrand. (2007). Feeding ecology of a feral cat population on a small Mediterranean island. *J Mammal.* 88:1074-1081.
- Bonnaud, E., F.M. Medina, E. Vidal, M. Nogales, B. Tershy, E. Zavaleta, . . . S.V. Horwath. (2011). The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biol Invasions.* 13:581-603.
- Bonvallet, J., J.C. Gay, & E. Habert. (2012). Atlas de la Nouvelle-calédonie. Ed: *Institut de recherche pour le développement (IRD).* 269 pp.
- Brown, K.P. (1997). Predation at nests of two New Zealand endemic passerines: Implications for bird community restoration. *Pacific conservation biology.* 3:91-98.
- Burbidge, A.A., & B.F.J. Manly. (2002). Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. *J Biogeogr.* 29:465-473.
- Cammeraat, E.L.H., & A.C. Risch. (2008). The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *J Appl Entomol.* 132:285-294.
- Catling, P.C., A. Hertog, R.J. Burt, J.C. Wombey, & R.I. Forrester. (1999). The short-term effect of cane toads (*Bufo marinus*) on native fauna in the Gulf Country of the Northern Territory. *Wildlife Res.* 26:161-185.
- Caut, S., E. Angulo, & F. Courchamp. (2008). Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *J Appl Ecol.* 45:428-437.
- Challet, E., B. Pitrosky, B. Sicard, A. Malan, & P. Pévet. (2002). Circadian organization in a diurnal rodent, *Arvicanthis ansorgei* Thomas 1910: Chronotypes, responses to constant lighting conditions, and photoperiodic changes. *Journal of biological rhythms.* 17:52-64.
- Clark, D.A. (1981). Foraging Patterns of Black Rats across a Desert-Montane Forest Gradient in the Galapagos-Islands. *Biotropica.* 13:182-194.
- Cluzel, D., J.C. Aitchison, & C. Picard. (2001). Tectonic accretion and underplating of mafic terranes in the Late Eocene intraoceanic fore-arc of New Caledonia (Southwest Pacific): geodynamic implications. *Tectonophysics.* 340:23-59.
- Cluzel, D., P. Maurizot, J. Collot, & B. Sevin. (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.
- Collins, M., S.-I. An, W. Cai, A. Ganachaud, E. Guilyardi, F.-F. Jin, . . . A. Wittenberg. (2010). The impact of global warming on the tropical Pacific Ocean and El Nino. *Nature Geoscience.* 3:391-397.
- Courchamp, F., J.L. Chapuis, & M. Pascal. (2003). Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol Rev.* 78:347-383.
- Courchamp, F., M. Langlais, & G. Sugihara. (1999). Control of rabbits to protect island birds from cat predation. *Biol Conserv.* 89:219-225.
- Crist, T.O. (2009). Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecol News.* 12:3-13.
- Cruaud, A., R. Jabbour-Zahab, G. Genson, S. Ungricht, & J.Y. Rasplus. (2012). Testing the emergence of New Caledonia: fig wasp mutualism as a case study and a review of evidence. *Plos One.* 7:e30941.

- Cuthbert, R., & G. Hilton. (2004). Introduced house mice *Mus musculus*: a significant predator of threatened and endemic birds on Gough Island, South Atlantic Ocean? *Biol Conserv.* 117:483-489.
- Derenne, P. (1976). Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia.* 40:531-593.
- Doherty, T.S., C.R. Dickman, D.G. Nimmo, & E.G. Ritchie. (2015). Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biol Conserv.* 190:60-68.
- Dubois, J., J. Launay, & J. Recy. (1974). Uplift movements in New Caledonia–Loyalty Islands area and their plate tectonics interpretation. *Tectonophysics.* 24:133-150.
- Duplantier, J.M., L. Granjon, F. Adam, & K. Bâ. (1991). Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal: facteurs historiques et écologiques. *Le Rongeur et l'Espace.* 2:339-346.
- Emery, C. (1883). Alcune formiche della nuova caledonia. *Bollettino della Societa Entomologica Italiana.* 15:145-151.
- Errard, C., J. Delabie, H. Jourdan, & A. Hefetz. (2005). Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften.* 92:319-323.
- Fall, M.W., A.B. Medina, & W.B. Jackson. (1971). Feeding patterns of *Rattus rattus* and *Rattus exulans* on Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *J Mammal.* 51:69-76.
- Fisher, R., & I. Ineich. (2012). Cryptic extinction of a common Pacific lizard *Emoia impar* (Squamata, Scincidae) from the Hawaiian Islands. *Oryx.* 46:187-195.
- Fitzgerald, B.M., B.J. Karl, & C.R. Veitch. (1991). The diet of feral cats (*Felis catus*) on Raoul island, Kermadec Group. *New Zeal J Ecol.* 15:123-129.
- Fitzgerald, B.M., & D.C. Turner. (2000). Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 151-175
- Foucaud, J., D. Fournier, J. Orivel, J.H.C. Delabie, A. Loiseau, J. Le Breton, . . . A. Estoup. (2007). Sex and clonality in the little fire ant. *Mol Biol Evol.* 24:2465-2473.
- Gargominy, O., P. Bouchet, M. Pascal, T. Jaffre, & J.C. Tourneur. (1996). Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'ecologie.* 51:375-401.
- Gillespie, R. (2004). Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science.* 303:356-359.
- Grandcolas, P., J. Murienne, T. Robillard, L. Desutter-Grandcolas, H. Jourdan, E. Guilbert, & L. Deharveng. (2008). New Caledonia: A very old Darwinian island? *Philos T R Soc B.* 363:3309-3317.
- Granjon, L., & J.M. Duplantier. (2009a). Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne. IRD (Ed.). Marseille. 245 pp.
- Grant-Hoffman, M.N., & P.S. Barboza. (2010). Herbivory in invasive rats: criteria for food selection. *Biol Invasions.* 12:805-825.
- Harper, G.A., & N. Bunbury. (2015). Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation.* 3:607-627
- Harris, D.B. (2009). Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biol Invasions.* 11:1611-1630.
- Harris, D.B., & D.W. Macdonald. (2007). Interference competition between introduced black rats and endemic Galapagos rice rats. *Ecology.* 88:2330-2344.
- Hays, W.S.T., & S. Conant. (2007). Biology and impacts of Pacific island invasive species. 1. A worldwide review of effects of the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus* (Carnivora : Herpestidae). *Pac Sci.* 61:3-16.
- Hero, J.M., G. Gillespie, H. Cogger, F. Lemckert, & P. Robertson. (2004). *Litoria aurea*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.1.* <www.iucnredlist.org>
- Hoffmann, B.D., A.N. Andersen, & G.J.E. Hill. (1999). Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia.* 120:595-604.
- Hölldobler, B., & E.O. Wilson. (1990). *The ants.* Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. 732 pp.

- Holway, D.A., L. Lach, A.V. Suarez, N.D. Tsutsui, & T.J. Case. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst.* 33:181-233.
- Igual, J.M., M.G. Forero, T. Gomez, J.F. Orueta, & D. Oro. (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. http://www.issg.org/worst100_species.html.
- Jaffre, T., P. Bouchet, & J.M. Veillon. (1998). Threatened plants of New Caledonia: Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation.* 7:109-135.
- Jones, H.P., B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, D.A. Croll, B.S. Keitt, M.E. Finkelstein, & G.R. Howald. (2008). Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conserv Biol.* 22:16-26.
- Jourdan, H. (1999). Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. Thèse. Université Paul Sabatier, Toulouse. 376 pp.
- Jourdan, H., H. De Méringo, A.-S. Millot, & P. Machful. (2014). Enjeux de conservation des reptiles de l'île des Pins et des îlots périphériques et interactions avec les principales espèces animales envahissantes. *Rapport final de convention.* 30 pp.
- Jourdan, H., & C. Mille. (2006). Les invertébrés introduits dans l'archipel néo-calédonien : espèces envahissantes et potentiellement envahissantes. Première évaluation et recommandations pour leur gestion. In: Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (eds) *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur*. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, cd-rom. pp. 163-214
- Jourdan, H., R.A. Sadlier, & A.M. Bauer. (2001). Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: Evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology.* 38:283-301.
- Keitt, B.S., C. Wilcox, B.R. Tershy, D.A. Croll, & C.J. Donlan. (2002). The effect of feral cats on the population viability of black-vented shearwaters (*Puffinus opisthomelas*) on Natividad Island, Mexico. *Animal Conservation.* 5:217-223.
- Konečný, A., A. Estoup, J.-M. Duplantier, J. Bryja, K. Bâ, M. Galan, . . . J.-F. Cosson. (2013). Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Mol Ecol.* 22:286-300.
- Le Breton, J., J. Chazeau, & H. Jourdan. (2003). Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austral Ecol.* 28:204-209.
- Le Breton, J., J.H.C. Delabie, J. Chazeau, A. Dejean, & H. Jourdan. (2004). Experimental evidence of large-scale unicolonality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata*. *Journal of Insect Behavior.* 17:263-271.
- Le Breton, J., H. Jourdan, J. Chazeau, J. Orivel, & A. Dejean. (2005). Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest. *J Trop Ecol.* 21:93-98.
- Losos, J.B., T.R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz, & L. Rodriguez-Schettino. (1998). Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science.* 279:2115-2118.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, & M. De Poorter. (2004). 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. *Invasive Species Specialist Group (IUCN).*
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, & M. DePoorter. (2001). 100 of the world's worst invasive alien species, a selection from the global invasive species database. *IUCN-ISSG, Auckland, New Zealand.* 11 pp.
- Major, R.E., & G. Gowing. (1994). An inexpensive photographic technique for identifying nest predators at active nests of birds. *Wildlife Res.* 21:657-666.
- Matias, R., & P. Catry. (2008). The diet of feral cats at New Island, Falkland Islands, and impact on breeding seabirds. *Polar Biol.* 31:609-616.
- Matisoo-Smith, E., & J.H. Robins. (2004). Origins and dispersals of Pacific peoples: Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *P Natl Acad Sci USA.* 101:9167-9172.
- Maurizot, P., & M. Vendé-Leclerc. (2012). Géologie. In: *Atlas de la Nouvelle Calédonie*. IRD edition, Marseille. Planche 13:65-68.

- McGlynn, T.P. (1999). The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *J Biogeogr.* 26:535-548.
- Medina, F.M., E. Bonnaud, E. Vidal, & M. Nogales. (2013). Underlying impacts of invasive cats on islands: not only a question of predation. *Biodiversity and Conservation.* 23:327-342.
- Medina, F.M., E. Bonnaud, E. Vidal, B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, C.J. Donlan, . . . M. Nogales. (2011). A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biol.* 17:3503-3510.
- Medina, F.M., & R. Garcia. (2007). Predation of insects by feral cats (*Felis silvestris catus* L., 1758) on an oceanic island (La Palma, Canary Island). *J Insect Conserv.* 11:203-207.
- Medina, F.M., R. Garcia, & M. Nogales. (2006). Feeding ecology of feral cats on a heterogeneous subtropical oceanic island (La Palma, Canarian Archipelago). *Acta Theriol.* 51:75-83.
- Meffre, S., A.J. Crawford, & P.G. Quilty. (2006). Arc-continent collision forming a large island between New Caledonia and New Zealand in the Oligocene. In: *Australian earth science convention (AESC). Melbourne, Australia: AESC.* pp. 1-3.
- Mittermeier, R.A., W.R. Turner, F.W. Larsen, T.M. Brooks, & C. Gascon. (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: *Biodiversity hotspots. Springer Berlin Heidelberg.* pp.3-22
- Murienne, J., P. Grandcolas, M.D. Piulachs, X. Belles, C. D'Haese, F. Legendre, . . . E. Guilbert. (2005). Evolution on a shaky piece of Gondwana: is local endemism recent in New Caledonia? *Cladistics.* 21:2-7.
- Musser, G.G., & M.D. Carleton. (2005). Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E. & Reeder D.M. (Eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference.* The John Hopkins University Press, Baltimore. pp. 894-1531
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, & J. Kent. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 403:853-858.
- Nattier, R., P. Grandcolas, R. Pellens, H. Jourdan, A. Couloux, S. Poulain, & T. Robillard. (2013). Climate and Soil Type Together Explain the Distribution of Microendemic Species in a Biodiversity Hotspot. *Plos One.* 8(12):e80811.
- Nattier, R., T. Robillard, L. Desutter-Grandcolas, A. Couloux, & P. Grandcolas. (2011). Older than New Caledonia emergence? A molecular phylogenetic study of the eneopterine crickets (Orthoptera: Grylloidea). *J Biogeogr.* 38:2195-2209.
- Neall, V.E., & S.A. Trewick. (2008). The age and origin of the Pacific islands: a geological overview. *Philos TR Soc B.* 363:3293-3308.
- Nevitt, G.A., & F. Bonadonna. (2005). Seeing the world through the nose of a bird: new developments in the sensory ecology of procellariiform seabirds. *Marine Ecology Progress Series.* 287:292-295.
- Nicolas, V., P. Grandcolas, F. Braux, H. Jourdan, A. Malau, A. Couloux, & A. Ohler. (2015). Recent species in old Islands: the origin of introduced populations of *Litoria aurea* (Anura: Hylidae) in New Caledonia and Wallis. *Amphibia-Reptilia.* 36:65-81.
- Nogales, M., M. Abdola, C. Alonso, & V. Quilis. (1990). Premières données sur l'alimentation du chat haret (*Felis catus*) du Parc National du Teide. Ténérife (Iles Canaries). *Mammalia.* 54:189-195.
- Nogales, M., A. Martin, B.R. Tershy, C.J. Donlan, D. Witch, N. Puerta, . . . J. Alonso. (2004). A review of feral cat eradication on islands. *Conserv Biol.* 18:310-319.
- Nogales, M., & F.M. Medina. (2009). Trophic ecology of feral cats (*Felis silvestris f. catus*) in the main environments of an oceanic archipelago (Canary Islands): An updated approach. *Mamm Biol.* 74:171-183.
- Nogales, M., J.L. Rodriguez, G. Delgado, V. Quilis, & O. Trujillo. (1992). The diet of feral cats (*Felis catus*) on Alegranza Island (North of Lanzarote, Canary-Islands). *Folia Zool.* 41:209-212.
- Norman, F.I. (1970). Food preferences of an insular population of *Rattus rattus*. *J Zool.* 162:493-503.
- Pascal, M., N. Barré, M. De Garine-Wichatitsky, O. Lorvelec, T. Frétey, F. Brescia, & H. Jourdan. (2006). Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés : invasions, disparitions. In: *Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique*

- majeur. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, cédérom. pp. 116-162*
- Pascal, M., B.R. De Forges, H. Le Guyader, & D. Simberloff. (2008). Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conserv Biol.* 22:498-499.
- Peck, D.R., L. Faulquier, P. Pinet, S. Jaquemet, & M. Le Corre. (2008). Feral cat diet and impact on sooty terns at Juan de Nova Island, Mozambique Channel. *Animal Conservation.* 11:65-74.
- Pelletier, B. (2007). Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. In: Payri, C. E. and B. Richer de Forges (eds). *Compendium of marine species of New Caledonia. Doc. Sci. Tech. II7, seconde edition, IRD Nouméa.* pp. 19-32
- Pillon, Y. (2012). Time and tempo of diversification in the flora of New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 170:288-298.
- Popa-Lisseanu, A.G., A. Delgado-Huertas, M.G. Forero, A. Rodriguez, R. Arlettaz, & C. Ibanez. (2007). Bats' Conquest of a Formidable Foraging Niche: The Myriads of Nocturnally Migrating Songbirds. *Plos One.* 2(2):e205.
- Poulet, A.R., & H. Poupon. (1978). L'invasion d'*Arvicanthis niloticus* dans le Sahel sénégalais en 1975-1976 et ses conséquences pour la strate ligneuse. *La Terre et la Vie.* 32:161-193.
- Pyke, G.H., & A.W. White. (2001). A review of the biology of the green and golden bell frog *Litoria aurea*. *Australian Zoologist.* 31:563-598.
- Ramanathan, C., A.A. Nunez, & L. Smale. (2008). Daily rhythms in PER1 within and beyond the suprachiasmatic nucleus of female Grass Rats (*Arvicanthis niloticus*). *Neuroscience.* 156:48-58.
- Reed, R.N., K.A. Bakkegard, G.E. Desy, & S.M. Plentovich. (2007). Diet composition of the invasive cane toad (*Chaunus marinus*) on Rota, Northern Mariana Islands *Pacific conservation biology.* 13:219-222.
- Ringler, D. (2009). Impacts et rôles trophiques des mammifères carnivores introduits dans les îles Eparses. *Mémoire de Master 2R, Université de la Réunion.* 26 pp.
- Robinet, O., N. Barre, & M. Salas. (1996). Population estimate for the Ouvea Parakeet *Eunymphicus cornutus uvaeensis*: Its present range and implications for conservation. *Emu.* 96:151-157.
- Robinet, O., F. Beugnet, D. Dulieu, & P. Chardonnet. (1995). The Ouvea parakeet, state of knowledge and conservation status. *Oryx.* 29:143-150.
- Robinet, O., J.L. Craig, & 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.
- Rosevear, D.R. (1969). The rodents of west Africa *Trustees of the British Museum (Natural History), London.* 604 pp.
- Rowles, A.D., & D.J. O'Dowd. (2007). Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. *Biol Invasions.* 9:73-85.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, C. Duhem, M. Paracuellos, F. Escribano, . . . D. Oro. (2009). Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol Invasions.* 11:1631-1651.
- Sadlier, R.A., & A.M. Bauer. (2002). The scincid lizard *Graciliscincus shonae* (Lacertilia: Scincidae) from New Caledonia in the southwest Pacific: a review of the species' morphology, distribution, and conservation status. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle.* 187:233-255.
- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, J.L. Perry, S.A. Smith, & T.R. Jackman. (2013). A new species of lizard in the genus *Caledoniscincus* (Reptilia: Scincidae) from southern New Caledonia and a review of *Caledoniscincus atropunctatus* (Roux). *Zootaxa.* 3694:501-524.
- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, & S.A. Smith. (2006a). A new species of *Nannoscincus* Günther (Squamata: Scincidae) from high elevation forest in southern New Caledonia. *Records of Australian Museum.* 58:29-36.
- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, S.A. Smith, G.M. Shea, & A.H. Whitaker. (2014a). High elevation endemism on New Caledonia's' ultramafic peaks – a new genus and two new species of scincid lizard. In: Guilbert E., Robillard, T., Jourdan H. & Grandco las P. (eds) *Zoologia Neocaledonica 8. Biodiversity studies in New Caledonia. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.* 206: 115-125.

- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, & A.H. Whitaker. (2002a). The scincid lizard genus *Nannoscincus* Günther from New Caledonia in the southwest Pacific: a review of the morphology and distribution of species in the *Nannoscincus mariei* species group, including the description of three new species from the Province Nord. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*. 187:233-255
- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, A.H. Whitaker, & S.A. Smith. (2004a). Two new species of scincid lizards (Squamata) from the Massif de Kopeto, New Caledonia. *Proceedings California Academy of Sciences*. 55:208-221.
- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, P.L. Wood, S.A. Smith, A.H. Whitaker, & T.R. Jackman. (2014b). Cryptic speciation in the New Caledonian lizard genus *Nannoscincus* (Reptilia: Scincidae) including the description of a new species and recognition of *Nannoscincus fuscus* Günther. In: Guilbert E., Robillard, T., Jourdan H. & Grandcolas P. (eds) *Zoologia Neocaledonica 8. Biodiversity studies in New Caledonia. Muséum national d'Histoire naturelle. Paris*. 206:45-68.
- Sadlier, R.A., A.M. Bauer, P.L. Wood, S.A. Smith, A.H. Whitaker, H. Jourdan, & T. Jackman. (2014c). Localized endemism in the southern ultramafic bio-region of New Caledonia as evidenced by the lizards in the genus *Sigaloseps* (Reptilia: Scincidae), with descriptions of four new species. In: Guilbert E., Robillard T., Jourdan H. & Grandcolas P. (eds) *Zoologia Neocaledonica 8. Biodiversity studies in New Caledonia. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*. 206:79-113
- Sadlier, R.A., D. O'Meally, & A.M. Bauer. (2002b). The scincid lizard genus *Caledoniscincus* (Reptilia: Scincidae) from New Caledonia in the southwest Pacific: a review of *Caledoniscincus orestes* Sadlier. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*. 187:257-267.
- Sadlier, R.A., S.A. Smith, & A.M. Bauer. (2006b). A new genus for the New Caledonian scincid lizard *Lygosoma euryotis* Werner, 1909, and the description of a new species. *Records of the Australian Museum*. 58:19-28.
- Sadlier, R.A., S.A. Smith, A.M. Bauer, & A.H. Whitaker. (2004b). A new genus and species of live-bearing scincid lizard (Reptilia: Scincidae) from New Caledonia. *J Herpetol*. 38:320-330.
- Sadlier, R.A., S.A. Smith, A.M. Bauer, & A.H. Whitaker. (2009a). Three new species of skink in the genus *Marmorosphax* Sadlier (Squamata: Scincidae) from New Caledonia. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*. 198:373-390.
- Sadlier, R.A., S.A. Smith, A.H. Whitaker, & A.M. Bauer. (2009b). A new live-bearing species of scincid lizard (Reptilia: Scincidae) from New Caledonia, Southwest Pacific. *Pac Sci*. 63:123-136.
- Sadlier, R.A., A.H. Whitaker, P.L. Wood, & A.M. Bauer. (2012). A new species of scincid lizard in the genus *Caledoniscincus* (Reptilia: Scincidae) from northwest New Caledonia. *Zootaxa*. 3229:47-57.
- Sadlier, R.A., A.H. Whitaker, P.L. Wood, & A.M. Bauer. (2014d). A new species of lizard in the genus *Caledoniscincus* (Reptilia: Scincidae) from far northwest New Caledonia. *Zootaxa*. 3795:45-60.
- Samaniego-Herrera, A., A. Aguirre-Muñoz, M. Rodríguez-Malagón, R. González-Gómez, F. Torres-García, & M. Latofski-Robles. (2011). Rodent eradications on Mexican islands: Advances and challenges. In: C. R. Veitch, M. N. Clout, and D. R. Towns (eds). *Island invasives: Eradication and management. IUCN, Gland, Switzerland*. pp. 350-355
- Seto, N.W.H., & S. Conant. (1996). The effects of rat (*Rattus rattus*) predation on the reproductive success of the Bonin Petrel (*Pterodroma hypoleuca*) on Midway Atoll. *Colon Waterbird*. 19:171-185.
- Shiels, A.B., C.A. Flores, A. Khamsing, P.D. Krushelnycky, S.M. Mosher, & D.R. Drake. (2013). Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R-exulans*, *Mus musculus*). *Biol Invasions*. 15:1037-1048.
- Shiels, A.B., W.C. Pitt, R.T. Sugihara, & G.W. Witmer. (2014). Biology and impacts of Pacific Island invasives species. The black rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae). *Pac Sci*. 68:145-184.
- Sicard, B., J. Catalan, S. Ag'Atteynine, D. Abdoulaye, & J. Britton-Davidian. (2004). Effects of climate and local aridity on the latitudinal and habitat distribution of *Arvicanthis niloticus* and *Arvicanthis ansorgei* (Rodentia, Murinae) in Mali. *J Biogeogr*. 31:5-18.

- Sicard, B., & Y. Papillon. (1996). Water redistribution and the life cycle of sahelian rodents. *Mammalia*. 60:607-618.
- Singleton, G.R., H. Leirs, L. Hinds, & Z. Zhang. (1999). Ecologically-based management of rodent pests: reevaluating our approach to an old problem. In: Singleton GR, Hinds L, Leirs H, Zhang Z (eds) *Ecologically-based management of rodent pests*. ACIAR, Canberra, Australia. pp. 17-29
- Sinou, A. (1981). Les périodes clés de la fondation de certaines cités coloniales. *Cahiers d'études Africaines*. 81-83:375-388.
- Smith, S.A., R.A. Sadlier, A.M. Bauer, C.C. Austin, & T. Jackman. (2007). Molecular phylogeny of the scincid lizards of New Caledonia and adjacent areas: Evidence for a single origin of the endemic skinks of Tasmantis. *Mol Phylogenet Evol*. 43:1151-1166.
- Solís, F., R. Ibáñez, G. Hammerson, B. Hedges, A. Diesmos, M. Matsui, . . . P. Ponce. (2009). *Rhinella marina*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>
- Spaggiari, J., & N. Barré. (2005). Dénombrement des puffins fouquets (*Puffinus pacificus chlororhynchus*) nichant dans la colonie de la presqu'île de Pindai. *Rapport de la Société Calédonienne d'Ornithologie*. 19 pp.
- Suarez, A.V., T.P. McGlynn, & N.D. Tsutsui. (2009). Biogeographic and taxonomic patterns of introduced ants. In: L. Lach, C. L. Parr, & K. L. Abbott (eds). *Ant Ecology*. pp. 233-244
- Suarez, A.V., & N.D. Tsutsui. (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. *Mol Ecol*. 17:351-360.
- Sweetapple, P.J., & G. Nugent. (2007). Ship rat demography and diet following possum control in a mixed podocarp-hardwood forest. *New Zeal J Ecol*. 31:186-201.
- Taylor, R., & G. Edwards. (2005). A review of the impact and control of cane toads in Australia with recommendations for future research and management approaches. *A report to the Vertebrates Pests Committee from the National Cane Toad Taskforce*. 103 pp.
- Thibault, J.C., J.L. Martin, A. Penloup, & J.Y. Meyer. (2002). Understanding the decline and extinction of monarchs (Aves) in Polynesian Islands. *Biol Conserv*. 108:161-174.
- Towns, D.R. (2009). Eradications as reverse invasions: lessons from Pacific rat (*Rattus exulans*) removals on New Zealand islands. *Biol Invasions*. 11:1719-1733.
- Towns, D.R., I.A.E. Atkinson, & C.H. Daugherty. (2006). Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol Invasions*. 8:863-891.
- Traveset, A., M. Nogales, J.A. Alcover, J.D. Delgado, M. Lopez-Darias, D. Godoy, . . . P. Bover. (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.
- Tsutsui, N.D., A.V. Suarez, & R.K. Grosberg. (2003). Genetic diversity, asymmetrical aggression, and cooperation in a widespread invasive species. *P Natl Acad Sci USA*. 100:1078-1083.
- Turner, D.C., & P. Bateson. (2000). The domestic cat: the biology of its behaviour. *The Canadian Veterinary Journal*. University Press, Cambridge. 244 pp.
- Tyler, M.J. (1979). The introduction and current distribution in the New Hebrides of the Australian hylid frog *Litoria aurea*. *Copeia*. 355-356.
- Volobouev, V.T., J.F. Ducroz, V.M. Aniskin, J. Britton-Davidian, R. Castiglia, G. Dobigny, . . . E. Capanna. (2002). Chromosomal characterization of *Arvicanthus* species (Rodentia, Murinae) from western and central Africa: implications for taxonomy. *Cytogenetic and Genome Research*. 96:250-260.
- Warham, J. (1990). The petrels: their ecology and breeding systems. *Academic Press*, London.
- Wauters, N., W. Dekoninck, H.W. Herrera, & D. Fournier. (2014). Distribution, behavioral dominance and potential impacts on endemic fauna of tropical fire ant *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) in the Galapagos archipelago. *Pan-Pac Entomol*. 90:205-220.
- Wetterer, J.K. (2007). Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 3. The African big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera : Formicidae). *Pac Sci*. 61:437-456.
- Whitaker, A.H. (2011). IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>

- Williams, K.J., A. Ford, D.F. Rosauer, N. De Silva, R. Mittermeier, C. Bruce, . . . C. Margules. (2011). Forests of East Australia: the 35th biodiversity hotspot. In: Biodiversity hotspots. *Springer Berlin Heidelberg*:295-310 pp.
- Wozencraft, C., J.W. Duckworth, A. Choudury, D. Muddapa, P. Yonzon, B. Kanchanasaka, . . . G. Veron. (2008). *Herpestes javanicus*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2*. <www.iucnredlist.org>
- Wright, J.L. (2000). Two new gecko species allied to *Bavayia sauvagii* and *Bavayia cyclura* (Reptilia: Squamata: Diplodactylidae) from New Caledonia. *Pac Sci.* 54:39-55.
- Wulff, A.S., P.M. Hollingsworth, A. Ahrends, T. Jaffre, J.M. Veillon, L. L'Huillier, & B. Fogliani. (2013). Conservation priorities in a biodiversity hotspot: Analysis of narrow endemic plant species in New-Caledonia. *Plos One.* 8(9): e73371.
- Wyatt, K.B., P.F. Campos, M.T.P. Gilbert, S.O. Kolokotronis, W.H. Hynes, R. DeSalle, . . . A.D. Greenwood. (2008). Historical mammal extinction on Christmas Island (Indian Ocean) correlates with introduced infectious disease. *Plos One.* 3:e3602.
- Yalden, D. (1999). The history of British Mammals. *Academic Press, London*.
- Zarzoso-Lacoste, D., L. Ruffino, & E. Vidal. (2011). Limited predatory capacity of introduced black rats on bird eggs: an experimental approach. *J Zool.* 285:188-193.

Chapitre 3.

ÉTUDE DE LA NAÏVETÉ EN MILIEU CONTINENTAL : RÉPONSE DE DEUX ESPÈCES DE RONGEURS NATIVES AU RAT NOIR INTRODUIT



(a) Piège Kalani tendu au dessus d'une piste d'*Arvicanthis sp.* (©Ag'Atteynine et Sicard, B.); (b) *Arvicanthis sp.* capturé dans un piège Kalani (©Ag'Atteynine et Sicard, B.); (c) Labyrinthe en Y ; (d) *Arvicanthis niloticus* (©IRD/J.-M. Duplantier); (e) Piège Kalani (©Ag'Atteynine et Sicard, B.) ; (f) *Arvicanthis sp.* dans un labyrinthe en Y (©Ag'Atteynine et Sicard, B.) ; (g) Tests comportementaux de réponses aux odeurs d'*Arvicanthis sp.* en labyrinthe en Y (©Ag'Atteynine et Sicard, B.)

3. ÉTUDE DE LA NAÏVETÉ EN MILIEU CONTINENTAL : RÉPONSE DE DEUX ESPÈCES DE RONGEURS NATIVES AU RAT NOIR INTRODUIT

3.1. Résumé :

L'impact des prédateurs ou compétiteurs introduits sur les faunes terrestres indigènes a principalement été étudié au niveau des écosystèmes insulaires, et souvent relié à la naïveté des espèces insulaires natives. Au niveau continental, l'expérience acquise par les espèces indigènes face à toute une gamme de prédateurs et de compétiteurs natifs au cours de leur évolution, est supposée être à l'origine d'une absence ou d'une plus faible naïveté face à l'arrivée de nouveaux « ennemis » (i.e. prédateurs ou compétiteurs introduits).

L'arrivée du rat noir (*Rattus rattus*) au Mali il y a un peu plus d'un siècle, a entraîné la régression progressive des espèces de rongeurs natives dans les zones humides et/ou cultivées où il s'est établi. Les mécanismes par lesquels cette espèce devient dominante et notamment le rôle possible de la naïveté compétitive (i.e. incapacité pour une espèce native de faire face à un nouveau compétiteur introduit) des espèces locales dans le succès de cette invasion restent encore méconnus. C'est pourquoi, nous avons testé les effets des odeurs du rat noir sur le comportement d'évitement de deux espèces de rongeurs natives du genre *Arvicanthis* sp., dans des sites envahis par le rat noir et d'autres dans lesquels il est encore absent. Le rat noir étant un compétiteur et prédateur potentiel des deux espèces d'*Arvicanthis*, nous avons également testé la réponse aux odeurs de différents prédateurs natifs (i.e. lions, *Panthera leo* ; chacals dorés, *Canis aureus* ; hyènes tachetées, *Crocuta crocuta*) afin d'observer un effet potentiel du statut (i.e. natif vs introduit) et de l'intensité de la menace (i.e. prédateur avéré vs prédateur potentiel) dans les réponses comportementales observées. Les effets des odeurs ont été testés par des expériences de piégeage sur le terrain, et des tests comportementaux en labyrinthe Y. Ces deux types d'expériences ont mis en évidence (i) que les odeurs des carnivores natifs et du rat noir introduit modifient le patron d'activité et réduisent la mobilité de ces deux espèces de rongeurs natives (ii) que la réponse aux odeurs du rat noir est influencée par la présence ou l'absence de ce rongeur introduit au niveau des sites étudiés (iii) une variabilité interindividuelle au sein des populations d'*Arvicanthis* dans leurs réponses aux odeurs. Ainsi, malgré l'histoire évolutive de ces deux rongeurs natifs en milieu continental, les évitements des odeurs du rat noir, moins marqués voir absents dans les zones non-envahies, montrent une persistance de la naïveté et la nécessité de plusieurs dizaines d'années de coexistence pour permettre une réelle reconnaissance et une réponse adaptative à un nouvel ennemi introduit.

3.2. Introduction

De plus en plus d'espèces sont introduites au delà de leur aire de répartition naturelle (passée ou présente) et de dispersion potentielle, comme le résultat d'introductions humaines accidentelles ou intentionnelles (Clout & Russell, 2008). Ces introductions, et donc l'arrivée d'une nouvelle espèce dans un milieu, entraînent inévitablement l'apparition de nouvelles interactions écologiques (Verhoeven *et al.*, 2009). La naïveté des espèces natives, définie comme l'absence de reconnaissance d'un nouvel ennemi ou de réponse défensive appropriée (Cox & Lima, 2006) a souvent été mise en avant pour expliquer les conséquences dévastatrices qu'ont pu avoir ces nouvelles interactions (i.e. déclin voire extinctions d'espèces natives). Ce concept de naïveté, a surtout été utilisé pour décrire la réponse des proies natives face aux prédateurs introduits, principalement au niveau des systèmes insulaires. Cependant, cette incapacité à faire face à un nouvel « ennemi » peut se manifester dans toutes les nouvelles interactions antagonistes, que ce soit au niveau insulaire ou continental (Carthey & Banks, 2014). La compétition par exemple, joue un rôle majeur dans la structuration des communautés mais le concept de naïveté compétitive a fait l'objet de très peu d'études (Harrington *et al.*, 2009 a,b; Heavener, 2010; Heavener *et al.*, 2014). Lors des interactions compétitives, les individus peuvent défendre leur territoire à l'aide d'interactions agressives directes ou du marquage passif de leur territoire (Stokes *et al.*, 2012). Parmi les espèces qui partagent une histoire évolutive commune, les individus peuvent avoir appris à discriminer et à éviter les odeurs des hétérospecifics, ce qui minimise les rencontres agressives énergétiquement coûteuses et potentiellement létales, et promeut une coexistence entre espèces (Banks & Dickman, 2000; Lehtonen *et al.*, 2010).

La communication olfactive est particulièrement utilisée chez les espèces que l'on qualifie de macrosomatiques (i.e. espèces chez lesquelles le canal olfactif est le canal sensoriel le plus développé (Dantzer, 1993) comme les rongeurs (Apfelbach *et al.*, 2005). Parmi ce groupe, certaines espèces du genre *Rattus* sont considérées comme des envahisseurs particulièrement performants au niveau mondial (Clout & Russell, 2008). Le rat noir (*Rattus rattus*), en particulier, s'est répandu à travers le globe en lien étroit avec les colonisations humaines et est actuellement listé parmi les pires espèces invasives au niveau mondial (Long, 2003; Veitch, 2005). Sur les îles, où son impact sur différentes classes du règne animal (et notamment les oiseaux) a été principalement étudié (Townes *et al.*, 2006; Jones *et al.*, 2008; Shiels, 2010; Banks & Hughes, 2012; Shiels *et al.*, 2013), peu d'attention a été accordée à son impact sur

les petits mammifères (Townsend et al., 2006; Harris, 2009). Pourtant, à travers la prédation, la compétition, la transmission de parasites ou de maladies, le rat noir a partiellement remplacé les rongeurs natifs voir entraîné leur extinction dans plusieurs localisations où il a été introduit (Burbidge & Manly, 2002; Harris & Macdonald, 2007; Wyatt *et al.*, 2008; Harris, 2009). Au niveau continental, son impact sur les petits mammifères des différentes zones qu'il a successivement colonisées n'a à notre connaissance encore jamais été réellement étudié. Son arrivée au Mali il y a environ un siècle, probablement suite aux déplacements humains entre les différents pays côtiers et frontaliers dans lesquels il a été initialement introduit (Konečný *et al.*, 2013), a entraîné la régression progressive des espèces de rongeurs indigènes dans les zones humides et/ou cultivées où il s'est établi (AgAtteynine S ; com. pers.). Son régime alimentaire très opportuniste, et les conditions microclimatiques favorables dont il bénéficie dans ces milieux (Traoré, 2010), le rendent selon toute vraisemblance très compétitif vis-à-vis des espèces natives. Cependant, les mécanismes par lesquels cette espèce devient dominante et notamment le rôle possible de la naïveté compétitive des espèces locales dans le succès de cette invasion restent encore méconnus.

En utilisant comme modèle d'étude le rat noir (*R. rattus*) introduit et deux espèces de rongeurs soudano-sahéliennes natives, nous avons (i) testé *in situ* si les odeurs de rat noir ont un effet sur les rendements de capture des espèces natives (ii) testé expérimentalement si les odeurs de rat noir ont un effet sur le comportement des espèces natives (iii) comparé les résultats obtenus dans une zone envahie par le rat noir avec ceux obtenus dans une zone où il est encore absent (iv) comparé les effets des odeurs du rat noir à ceux de différents prédateurs natifs.

3.3. Matériel et méthode

3.3.1. Espèces étudiées

Comme détaillé dans le chapitre 2, les deux espèces de rongeurs natives que nous avons étudiées sont *Arvicanthis niloticus* (E. Geoffroy 1803) et *Arvicanthis ansorgeii* (Thomas 1910). Le Mali correspond à la seule zone où ces deux espèces sont observées en sympatrie, majoritairement au niveau des plaines inondables de la partie Sud du Fleuve Niger. Ces deux espèces grégaires vivent en colonies et aménagent des réseaux complexes de pistes reliant de

nombreuses zones refuges (i.e. nids de paille à même le sol et terriers profonds) pour fuir leur prédateurs (Granjon & Duplantier, 2009).

Le rat noir *R. rattus* introduit, est présent dans les grandes villes, dans les villages plus reculés et dans leurs zones alentours : vergers et périmètres rizicoles. Son écologie dans la zone d'étude est encore mal connue mais cette espèce progresse depuis plusieurs années. Cette progression très marquée dans les environs immédiats de Bamako est visible dans les pelotes de réjection des rapaces (AgAtteynine S., Sicard B. ; com. pers.).

Le rat noir étant un compétiteur et prédateur potentiel des deux espèces de rongeurs natives étudiées, des odeurs de prédateurs natifs ont été intégrées dans les protocoles afin d'observer un effet potentiel du statut (i.e. natif vs introduit) et de l'intensité de la menace (i.e. prédateur avéré vs prédateur potentiel) dans les réponses comportementales observées. Nous avons testé la réponse des *Arvicanthis* à des odeurs de carnivores natifs présents (i.e. chacals dorés *Canis aureus*, hyènes tachetées *Crotuca crotuca*) ou à l'odeur d'un carnivore qui a été présent mais qui a aujourd'hui disparu des zones d'études (i.e. lions, *Panthera leo*) (Henschel *et al.*, 2014). L'utilisation des odeurs de ces trois carnivores, présents ou disparus des zones d'études, permet de tester l'hypothèse de l'odeur commune ou « common constituent hypothesis » (Nolte *et al.*, 1994), selon laquelle il existerait une odeur non-spécifique commune chez les carnivores que les espèces proies pourrait détecter comme une menace chez des prédateurs inconnus. L'utilisation des odeurs de prédateurs natifs permet aussi de contrôler que les différences potentielles de réponses observées entre les zones envahies et non envahies par le rat noir, soient bien liées à sa présence ou à son absence et pas à des différences globales de réponses aux odeurs entre les différentes populations.

3.3.2. Sites des expériences de piégeage et de capture des individus ayant fait l'objet de tests comportementaux en captivité

Les expériences de piégeage visant à mettre en évidence un effet des odeurs sur les rendements de captures, et les collectes d'animaux pour les études comportementales en captivité, ont été réalisées dans 4 zones distinctes, envahies ou non envahies par le rat noir. Des enquêtes auprès des populations, des campagnes de piégeage et l'analyse de pelote de réjection de rapaces ont permis de délimiter deux zones envahies par le rat noir (ci-après nommées ZE1 et ZE2) et deux zones non-envahies (ci-après nommées ZV1 et ZV2) (Figure 22).



Figure 22. Zones de piégeage et de collecte des individus pour les expériences comportementales en laboratoire. ZE1 et ZE2 : Zones envahies par le rat noir. ZV1 et ZV2 : Zones non-envahies par le rat noir.

Un total de 36 individus a été capturé pour les expériences comportementales en captivité. Parmi ces 36 individus, 10 *A. niloticus* ont été capturés en zone envahie (ZE2), et 26 individus d'*A. ansorgei* ont été capturés en zone envahie ZE1 (8 individus), et dans les deux zones vierges, ZV1 (8 individus) et ZV2 (10 individus).

Les expériences de piégeage réalisées pour étudier les effets des odeurs de rat noir et de prédateurs natifs sur les rendements de captures des deux espèces de rongeurs natives, ont été réalisées en zone envahie (ZE1) et en zone vierge (ZV1).

3.3.3. Obtention et manipulation des odeurs testées

Les odeurs de rat noir ont été obtenues à partir de lots d'individus capturés en zone envahie (ZE1). Ces individus ont été maintenus en captivité pendant toute la durée des expériences avec eau et nourriture (i.e. granulés, arachides, concombres) à volonté. Pour obtenir une odeur globale de rat noir (i.e. urine, fèces, fourrure) (RN ci-après), des tissus ont été placés dans les cages dans lesquelles les rats noirs ont été maintenus. Des lambeaux de ces tissus imprégnés d'odeurs ont été conservés au froid dans des tubes de 2 ml jusqu'aux expériences. L'utilisation de tissus imprégnés d'odeurs de prédateurs a déjà été mise en œuvre pour étudier des réponses comportementales chez des rongeurs (Masini *et al.*, 2006).

Les odeurs d'urine et de fèces de lions, hyènes et chacals, obtenues au zoo de Bamako (où ces prédateurs sont alimentés avec de la viande de cheval) ont aussi été conservées au froid dans des tubes de 2 ml.

3.3.4. Étude comportementale : expérience avec labyrinthe en Y

Les effets comportementaux des odeurs de prédateurs (i.e. lion, hyène et chacal) et du rat noir ont été étudiés avec des labyrinthes en Y. Les 36 rongeurs natifs, capturés en zones vierges et en zones envahies, ont également été placés dans des cages individuelles avec eau et nourriture (i.e. granulés, arachides, concombres) à volonté pendant toute la durée des expériences.

Pour cette expérience, 18 labyrinthes-en-Y ont été fabriqués sur la base du modèle de Bramley & Waas (2001) (Figure 23).

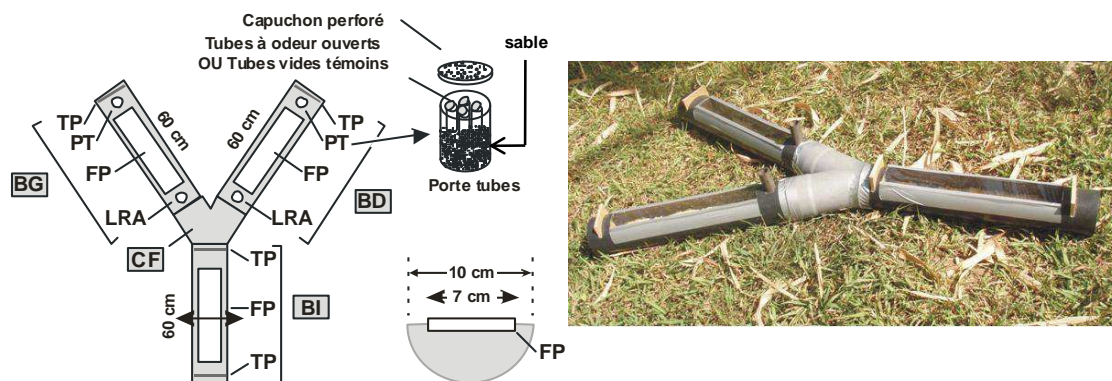


Figure 23. Labyrinthe en Y. (BI) : Branche initiale ; (CF) : carrefour ouvrant sur les branches droite (BD) et gauche (BG). Les 3 branches ont une ou deux trappes (TP) et une fenêtre en plexiglas (FP). Les branches BG et BD sont équipées d'un tuyau de liaison vers la rampe d'aspiration (LRA) et d'un porte tubes (PT).

Pour s'assurer de l'absence d'odeur résiduelle de prédateurs natifs ou de rat noir dans les expériences témoins, 6 labyrinthes ont été réservés aux observations sans odeur. Les 12 autres ont été alternativement utilisés par groupe de 6 pour permettre le lavage et le séchage des labyrinthes venant d'être utilisés. Pour éviter la présence d'odeurs résiduelles dans la branche considérée comme témoin lors des tests avec odeurs, les odeurs n'ont pas été retirées des tubes dans lesquels elles ont été conservées, et ces tubes ont été disposés au nombre de 4 dans des portes tubes situés aux extrémités des branches du labyrinthe (figure 23). Pour les branches témoins, des tubes identiques mais vides ont été disposés dans les portes tubes.

Chaque labyrinthe (témoin et pour les tests d'odeurs) a été entièrement nettoyé avec de l'éthanol à 95% entre chaque expérience.

Chaque expérience s'est déroulée sur 20 minutes. Dans un premier temps l'individu a été déposé dans la branche initiale BI où il était enfermé pour 5 minutes d'acclimatation et de repos, permettant une standardisation des conditions initiales entre individus (Figure 23). La trappe donnant sur le carrefour avant les deux branches (CF ; Figure 23) était ensuite ouverte et les déplacements de l'animal dans le labyrinthe étaient observés pendant 15 minutes. Quatre variables ont été étudiées: **(i)** le temps mis par l'animal pour quitter la branche initiale (variable nommée latence « LAT » ci-après et mesurée en minutes) **(ii)** le temps passé dans les branches gauches et droites (respectivement nommé BG et BD ci-après) pris comme indice d'activité exploratoire (variable nommée « EXP » ci-après et calculée en % du temps total passé dans le labyrinthe après ouverture de la trappe) **(iii)** le rapport BG/EXP pris comme indice de symétrie gauche/droite (dans le cas des expériences témoins) ou BO/EXP (BO étant le temps passé dans la branche à odeur) pris comme indice de répulsivité de la branche imprégnée d'odeur (variable nommée « REP » ci-après) et **(iv)** le nombre de déplacements de l'animal dans les divers compartiments du labyrinthe pris comme indice d'activité (variable nommée « ACT » ci-après) (Bramley *et al.*, 2000; Bramley & Waas, 2001).

Pour limiter l'éventuelle diffusion des odeurs au niveau du labyrinthe et de la zone de travail (i.e. terrasse couverte), un système de ventilation a été aménagé pour créer un gradient d'odeur dans les branches des labyrinthes tout en évacuant les odeurs hors de la zone de travail (Figure 24).

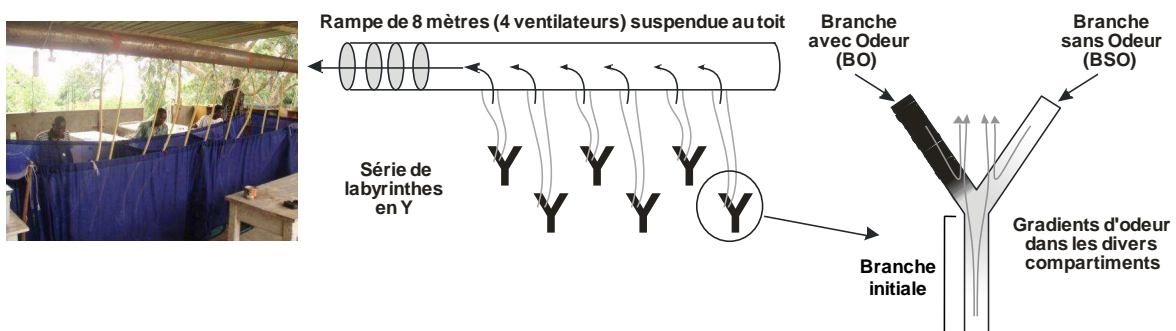


Figure 24. Rampe d'aspiration des labyrinthes Y. Le courant d'air induit par la rampe d'aspiration crée un gradient de concentration d'odeur plus important dans la branche avec odeur (BO) que dans la branche sans odeur et la branche initiale.

Les expériences se sont déroulées sur 4 jours consécutifs pour chaque odeur testée. Le 1^{er} jour, le comportement de chaque individu était observé 2 fois en absence d'odeur (témoin de début d'expérience). Les 2^{ème} et 3^{ème} jours, le comportement de chaque individu était observé 2 fois par jour en présence de l'odeur testée placée au hasard dans la branche gauche ou la branche droite. Le 4^{ème} jour, le comportement de chaque individu a été observé 2 fois en absence d'odeur (témoin de fin d'expérience). Chaque jour, un intervalle de 4h a été laissé entre les 2 tests d'un même individu.

3.3.5. Effets des odeurs sur les rendements de capture en milieu naturel

Le type de piège utilisé, constitué d'un arc en bambou dont la corde en coton dispose d'un nœud coulant (localement appelé Kalani) (Figure 25) n'a encore jamais été utilisé dans l'étude de l'effet des odeurs sur les rendements de capture. Toutefois, des méthodes de piégeage plus classiques (piège de type BTS (Besançon Technologie Système)) (Figure 25) sont couramment utilisées pour étudier les réponses comportementales d'espèces natives en présence d'odeurs de prédateurs natifs et introduits (Borowski, 2002; Russell & Banks, 2007).



Figure 25. (a) Piège Kalani tendu au-dessus d'une piste d'*Arvicanthis* ; (b) Nasse à simple entrée (piège de type BTS (Besançon Technologie Système)).

Contrairement aux pièges classiques de type BTS, les pièges Kalanis ne nécessitent pas d'appât attractif, sont tendus au-dessus des pistes tracées par les *Arvicanthis* et ne sont pas détectables par les individus (Traoré, 2010). Ces pièges, également non létaux, capturent donc les individus à leur insu lors de leurs déplacements et reflète d'avantage leur comportement naturel.

Huit campagnes de piégeages, 4 en zone vierge (ZV1) et 4 en zone envahie (ZE1) ont été effectuées pour étudier les effets des odeurs du rat noir et d'urine de lion (UL) sur les rendements de capture d'*A. ansorgei*. Dans chaque zone, une campagne de piégeage sans odeur (i.e. témoin) permet d'estimer les rendements de capture en absence d'odeur, et trois campagnes permettent de tester l'effet des odeurs (i.e. test de l'effet d'une odeur par campagne). Outre le fait que les tubes à odeurs sont tous vides pendant les campagnes témoins, la même procédure de piégeage est appliquée pour l'ensemble des campagnes. Dix pièges entourés de tubes vides (témoins) sont tendus en alternance avec dix autres entourés de tubes contenant l'odeur testée (pièges odorants). Quatre tubes sont enterrés en croix dans un rayon d'un mètre autour de chaque piège. Les pièges sont disposés en lignes, espacés d'environ 10 mètres et tendus sur des pistes d'*A.ansorgei*. Les captures ont lieu un peu après l'aube (de 7-9h) et un peu avant le crépuscule (de 16-18h) : deux périodes qui correspondent à deux pics d'activité chez *A.ansorgei* (Traoré, 2010). Chaque campagne de piégeage comporte deux phases. Au terme de la phase-1, qui dure 2 jours, pièges et tubes sont ramassés. Deux jours après, pièges et tubes sont replacés en inversant les positions des pièges témoins et odorants (phase-2). Le dispositif de piégeage est surveillé en permanence par 3 piégeurs et les animaux capturés sont numérotés au feutre à l'intérieur du lobe de l'oreille avant d'être relâchés. Ce marquage permet d'obtenir le nombre de recaptures et les distances entre recaptures successives (DRS).

3.3.6. Analyse des données

Les effets des odeurs sur les rendements de captures ont été analysés au niveau des pièges entourés d'odeur et au niveau des pièges témoins. Les modifications des rendements de captures des pièges odorants ont été qualifiées d'effets directs des odeurs, tandis que les modifications observées au niveau des pièges témoins ont été qualifiés d'effets indirects.

- Effets directs des odeurs testées

Les effets « directs » des odeurs correspondent aux variations de rendement de piégeage observées au niveau des pièges entourés d'odeurs. Ces effets sont calculés en divisant les rendements des pièges entourés d'odeurs par le rendement total de piégeage (i.e. rendement des pièges témoins et entourés d'odeurs). La disposition en ligne des pièges permet d'attribuer un numéro pair ou un numéro impair à chaque piège. Ainsi, pour les campagnes témoins, les

rendements de capture ont été calculés en divisant les rendements des pièges à numéro pairs par le rendement de piégeage total (pièges à numéros pairs et impairs).

- Effets indirects des odeurs testées

Les effets « indirects » des odeurs correspondent aux variations de rendement de piégeage observées au niveau des pièges témoins (i.e. variations de rendement de piégeage liées à la présence d'odeur au niveau de la zone d'étude). Ces effets sont calculés en divisant les rendements des pièges témoins par le rendement total de piégeage (i.e. rendement des pièges témoins et entourés d'odeurs). Pour les campagnes témoins, les rendements de capture ont été calculés en divisant les rendements des pièges à numéro pairs par le rendement de piégeage total (pièges à numéros pairs et impairs).

- Influence du stress subi lors des premières captures

Il est possible que certains animaux évitent les zones à odeurs parce qu'ils ont associé l'odeur testée au souvenir d'une capture stressante par le piège entouré d'odeur. Ce phénomène concernant seulement les animaux recapturés, les rendements de captures ont été analysés sur un jeu de données composé seulement des premières captures de chaque individu.

Les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel SigmaStat 3.5. Pour les analyses de variance nous avons utilisé le modèle linéaire (approche paramétrique) ou le test des rangs de Kurskal-Wallis (approche non paramétrique). Les comparaisons multiples post-analyse de variance ont été conduites selon la méthode de Holm-Sidak (approche paramétrique) ou de Dunn (approche non paramétrique) (SigmaStat 3.5 User's Manual, 2006).

3.4. Résultats

3.4.1. Expériences comportementales en labyrinthe Y

Les analyses préliminaires réalisées pour étudier l'effet des différents facteurs sur les quatre variables étudiées ont montré que les facteurs « créneaux horaires » (i.e. heure de début de l'expérience), « sites » (i.e. origine des individus) ainsi que « type de témoin » (i.e. témoins

de début et fin d'expérience) n'ont pas d'effet sur les variables étudiées (Tableau 5). Ces différents facteurs n'ont donc pas été considérés dans l'analyse.

Tableau 5. Effets des facteurs « types de témoins », « sites d'origine » et « sexes » sur la latence (LAT), et sur les indices d'exploration (EXP), de répulsivité (REP) et d'activité (ACT) des expériences E1 à E9 chez *A. ansorgei* et *A. niloticus*. DL = degrés de liberté.

Sources de variation	DL	LAT		EXP		REP		ACT	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Odeurs	16	1,08	0,37	0,99	0,46	0,56	0,91	1,6	0,06
Sites	2	2,83	0,06	0,94	0,39	1,36	0,25	0,26	0,77
Odeurs*Sites	32	0,70	0,89	0,75	0,84	0,55	0,98	0,41	0,99

Les résultats de l'analyse de variance révèlent que le facteur « odeurs » affecte significativement ($p \leq 0.001$) toutes les variables étudiées chez les 4 populations de rongeurs natifs (Tableau 6). La présence des odeurs induit une augmentation de la latence (LAT), une baisse de l'indice exploratoire (EXP), un évitement de la branche diffusant l'odeur (REP) et une baisse de l'indice d'activité (ACT).

Tableau 6. Effets du facteur « odeurs » sur les 4 variables étudiées. LAT = latence. EXP = indice d'activité exploratoire. REP = indice de répulsivité de la branche imprégnée d'odeur. ACT = indice d'activité. DL = degrés de liberté.

Populations	DL	LAT		EXP		REP		ACT		
		F	P	F	P	F	P	F	P	
<i>A. niloticus</i>	ZE2	8	41,941	<0,001	26,289	<0,001	10,52	<0,001	17,765	<0,001
	ZE1	8	56,803	<0,001	38,045	<0,001	9,76	<0,001	20,931	<0,001
<i>A. ansorgei</i>	ZV1	8	42,132	<0,001	26,73	<0,001	6,913	<0,001	11,081	<0,001
	ZV2	8	33,196	<0,001	21,547	<0,001	6,913	<0,001	11,081	<0,001

Les analyses sur l'ensemble des expériences ont montré un effet similaire des différentes odeurs de prédateurs (i.e. fèces et urine de hyène, lion, chacal) (Figure 26 ; illustration pour la latence) sur les 4 variables étudiées au sein des 4 populations de rongeurs natifs. Pour la variable latence (i.e. le temps mis par l'animal pour quitter la branche initiale du labyrinthe), les odeurs des trois prédateurs natifs augmentent significativement, et d'une manière similaire, le temps que mettent les individus à quitter la branche initiale du labyrinthe.

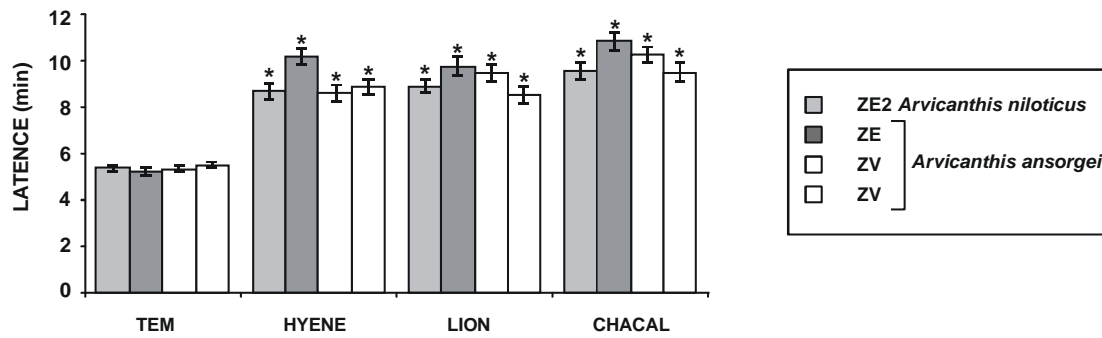


Figure 26. Effet des odeurs des différents prédateurs sur la latence (temps mis par les individus pour quitter la branche initiale du labyrinthe) observés en labyrinthe. * = différences significatives avec les témoins (TEM) chez la population correspondante. Seuil de significativité: $p < 0,05$.

Les effets des odeurs des trois prédateurs natifs ont donc été regroupés pour une analyse globale des effets des odeurs du rat noir vs ceux des odeurs des prédateurs natifs sur l'ensemble des populations de rongeurs (Figure 27).

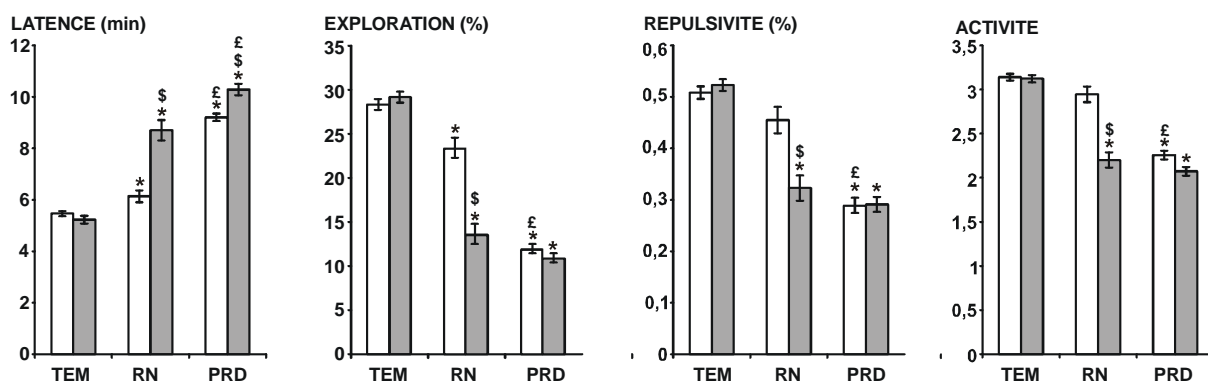


Figure 27. Moyennes (\pm sem) des variables étudiées chez les espèces du genre *Arvicanthis* originaires des zones vierges (histogrammes blancs) ou envahies (histogrammes gris) par le rat noir en absence (TEM) ou en présence d'odeur de prédateurs (PRD) ou de rat noir (RN). * = différences significatives avec les témoins des zones d'origine correspondantes. \$ = différences significatives entre les zones vierges et envahies. £ = différences significatives entre RN et PRD de même origine. Seuil de significativité: $p < 0,05$.

Les résultats de cette analyse montrent (i) que les odeurs des prédateurs natifs affectent significativement les variables étudiées en zone vierge et zone envahie par le rat noir (cf. * ; figure 27) ; (ii) que les odeurs du rat noir affectent significativement les variables étudiées en zone envahie ; et seulement la latence et l'activité exploratoire en zone vierge (cf. * ; figure 27) ; (iii) que toutes les variables sont significativement plus affectées par les odeurs de rat noir en zones envahies qu'en zones vierges (cf. \$; figure 27) ; (iv) que les différences entre les effets des odeurs de rat noir et de prédateurs sont significatives pour toutes les variables, seulement en zone-vierge à l'exception de la latence en zone envahie (cf. £ ; figure 27).

- *Variabilité interindividuelle de la réponse aux odeurs*

Sur l'ensemble des individus étudiés, trois individus issus d'une zone vierge ou d'une zone envahie ne réagissent ni aux odeurs des prédateurs, ni aux odeurs du rat noir (Figure 28). Au niveau des réponses aux odeurs de rat noir, de la variabilité interindividuelle est également présente. Alors que la majorité des individus de la zone envahie réagit aux odeurs du rat noir, 22% ne réagissent pas (Figure 28). À l'inverse, alors que la majorité des individus de la zone vierge ne réagissent pas aux odeurs de *R. rattus*, 22% des individus sont sensibles à ces odeurs (Figure 28).

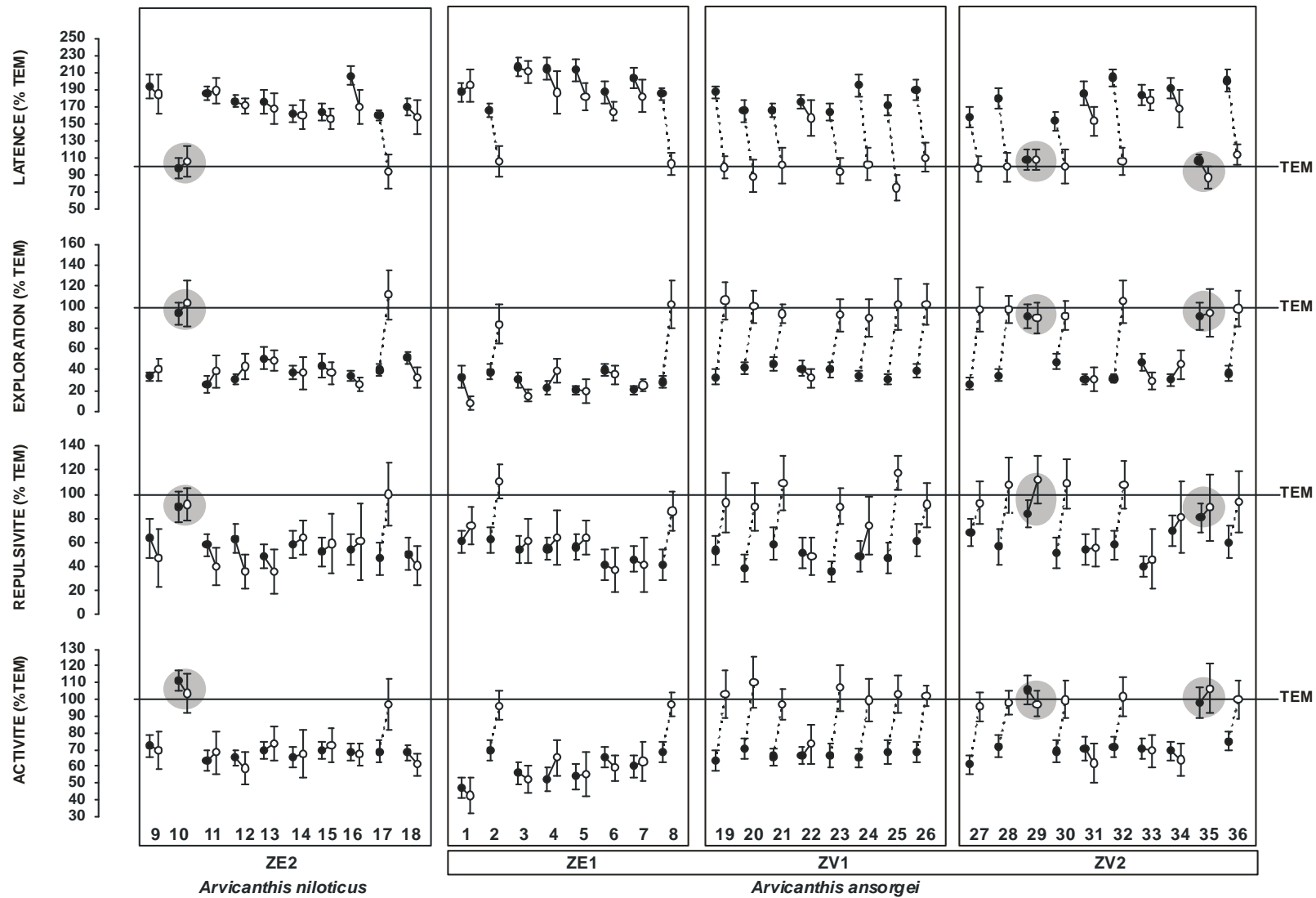


Figure 28. Effets des odeurs de prédateurs natifs (○) et de rat noir (●) sur les quatre variables étudiées (en % des valeurs des témoins = lignes à 100%). ZV1 et 2 : Zones vierges, ZE1 et 2 : Zones envahies. Les chiffres correspondent aux différents individus. Les aires grisées correspondent aux individus qui ne répondent ni aux odeurs de prédateurs ni au rat noir; les lignes en pointillés correspondent aux individus qui ne répondent pas aux odeurs de rat noir

3.4.2. Effet des odeurs sur les rendements de capture en milieu naturel

- Effets directs des odeurs testées

Les rendements de captures des pièges entourés d'odeurs montrent que la présence des odeurs de rat noir et d'urine de lion réduisent significativement les rendements de capture en zone vierge et en zone envahie (cf. * ; figure 29). La diminution des rendements de capture liée aux odeurs du rat noir est significativement moins marquée en zone vierge qu'en zone envahie (cf. \$; figure 29) ; tandis que celle de l'urine de lion est similaire dans ces deux types de zones (figure 29). Ainsi, la diminution des rendements de capture liée aux odeurs du rat noir est significativement moins importante que celle liée à la présence de l'urine de lion en zone vierge, et similaire aux effets de l'urine de lion en zone envahie (cf. £ ; figure 29). Les rendements de piégeage proches de 50% pour les expériences témoins (i.e. TEM), sans odeurs, montrent que la disposition des pièges (i.e. paires ou impaires) n'influence pas les rendements de capture ni en zone vierge, ni en zone envahie (Figure 29).

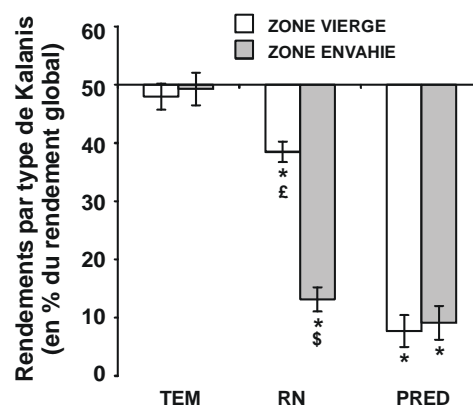


Figure 29. Effets directs des odeurs d'urine de Lion (PRED) et de rat noir (RN) sur les rendements de capture des rongeurs natifs en zones vierges et envahies par le rat noir (moyennes \pm sem). * = différences significatives avec les témoins des zones d'origine correspondantes. \$ = différences significatives de type « zone vierge vs zone envahie ». £ = différences significatives entre les effets de l'odeur d'urine de lion vs odeur de rat noir. Seuil de significativité: $p < 0,05$.

La diminution des rendements de capture des pièges entourés d'odeurs est similaire à l'aube et au crépuscule ($P > 0,68$; tableau 7).

Tableau 7. Analyse des effets des facteurs « Odeurs » et « Périodes (aube vs crépuscule) » sur les rendements de capture des rongeurs natifs en zones vierges et envahies par le rat noir.

Sources de variation		DL	F	P
Zone vierge	Odeurs	3	49,751	<0,001
	Périodes	1	0,176	0,676
	Odeurs*Périodes	3	0,129	0,943
Zone envahie	Odeurs	3	34,959	<0,001
	Périodes	1	0,0455	0,832
	Odeurs*Périodes	3	0,319	0,811

- Effets indirects des odeurs observés sur les rendements des pièges témoins

La présence d'odeur de rat noir et de prédateur introduit dans le milieu, modifie les rendements de capture des pièges témoins en zone vierge et en zone envahie, avec un effet significatif de la période de piégeage (i.e. aube vs crépuscule) (Tableau 8).

Tableau 8. Variation des rendements de capture des pièges témoins en zones vierges et envahies par le rat noir. DL = degrés de liberté

Sources de variation		DL	F	P
Zone vierge	Odeurs	3	14,41	<0,001
	Périodes	1	4,78	0,0310
	Odeurs*Périodes	3	40,71	<0,001
Zone envahie	Odeurs	3	5,99	<0,001
	Périodes	1	2,19	0,1420
	Odeurs*Périodes	3	10,97	<0,001

En effet, en absence d'odeur, les rendements de piégeage sont significativement plus élevés au crépuscule qu'à l'aube, en zone vierge et en zone envahie (cf. a TEM ; figure 30). La présence d'odeur de rat noir dans le milieu, entraîne une disparition de cette différence aube vs crépuscule (cf. RN ; figure 30) tandis que la présence d'odeur d'urine de lion, inverse cette différence (cf. a PRED; figure 30), en zone vierge comme en zone envahie.

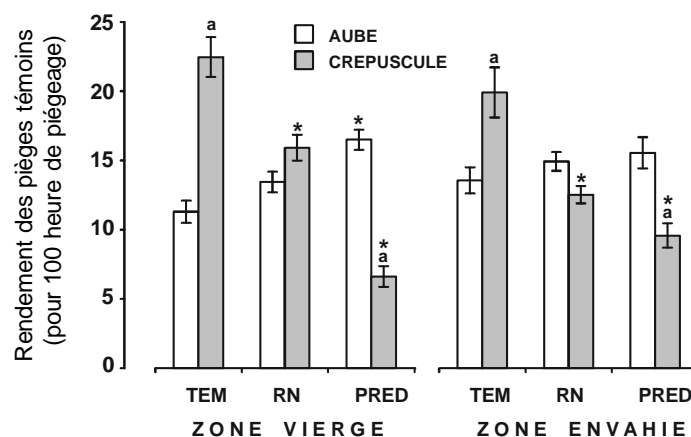


Figure 30. Effets indirects des odeurs d'urine de lion (PRED) et de rat noir (RN) sur les rendements de capture en zones vierges et envahies par le rat noir (moyennes \pm sem). * = différences significatives avec les témoins des zones d'origine correspondantes. a = différences significatives « aube vs crépuscule ». Seuil de significativité: $p < 0,05$.

- Influence du stress subi lors des premières captures

Les analyses réalisées sur les premières captures montrent des effets directs et indirects des odeurs de rat noir et d'urine de lion sur les rendements de capture en zone vierge et en zone envahie (Figure 31 ; tableau 9).

Au niveau des effets indirects des odeurs (i.e. effets sur les rendements des pièges témoins): (i) en zone vierge, les rendements des pièges témoins sont plus élevés au crépuscule qu'à l'aube (figure 31 A) ; (ii) cette différence aube vs crépuscule disparaît en présence d'odeur de rat noir (figure 31 A); (iii) cette différence s'inverse significativement en présence d'odeur d'urine de lion (figure 31 A, B).

Au niveau des effets directs (i.e. rendement des pièges odorants): (i) les odeurs de rat noir réduisent significativement les rendements de piégeage en zone envahie mais pas en zone

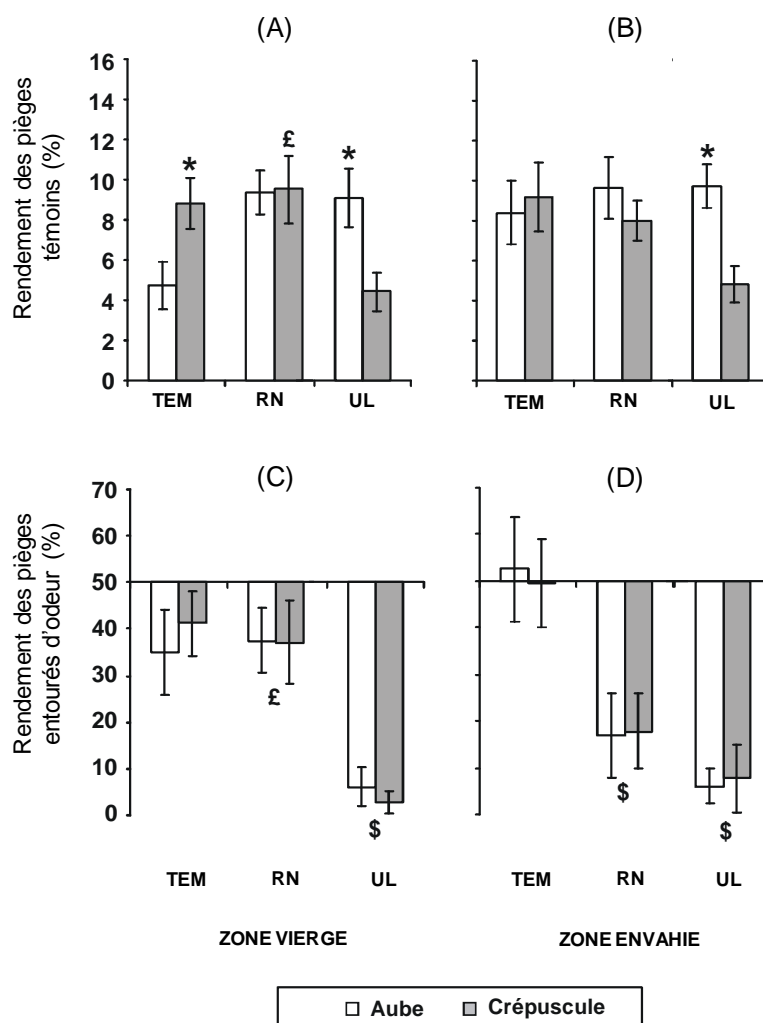


Figure 31. Effets des odeurs sur les rendements de 1^{ère} capture. * = différence significative « aube vs crépuscule ». \$ = différences significatives avec les campagnes témoins respectivement. £ = différences significatives avec les odeurs d'urine de lion. Seuil de significativité : $p < 0,05$.

Tableau 9. Variation des rendements des pièges témoins (Témoin) et entourés d'odeurs (Odeur) en zone vierge et envahie par le rat noir analysées avec un jeu de données restreint aux 1^{ères} captures. DL = degrés de liberté.

Sources de variation		DL	F	P	
Témoin	Odeurs	3	1,96	0,1250	
	Zone vierge	Périodes	1	0,09	0,7710
		Odeurs*Périodes	3	4,11	0,0090
	Zone envahie	Odeurs	3	5,99	0,5670
		Périodes	1	2,19	0,0140
		Odeurs*Périodes	3	10,97	0,1710
Odeur	Zone vierge	Odeurs	3	49,751	<0,001
		Périodes	1	0,176	0,676
		Odeurs*Périodes	3	0,129	0,943
	Zone envahie	Odeurs	3	34,959	<0,001
		Périodes	1	0,0455	0,832
		Odeurs*Périodes	3	0,319	0,811

- Effets des odeurs sur la distance entre recaptures successives (DRS)

L'analyse de variance réalisée sur l'ensemble des campagnes, montre que le facteur «sites» n'a pas d'effet sur la distance entre recaptures successives (DRS) ($0.272 \leq p \leq 0.997$). L'analyse des données regroupées sans tenir compte des sites, montre que les odeurs affectent la distance entre recaptures successives en zone vierge et en zone envahie (Figure 32; Tableau 10). En effet, les odeurs induisent une baisse significative des DRS ; sauf en zone vierge pour l'odeur du rat noir (cf. * ; figure 32), seule odeur pour laquelle la DRS varie entre zone vierge et zone envahie (cf.** ; figure 32).

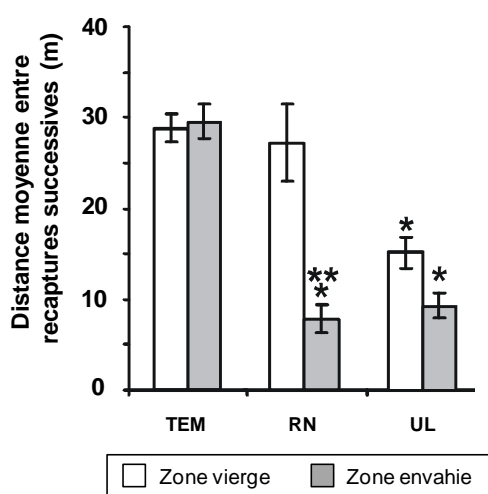


Figure 32: Distances entre recaptures successives en présence d'odeurs (moyennes \pm sem). TEM = témoin. RN = odeur de rat noir. UL = odeur d'urine de lion. * = différence significative vs témoins (TEM). ** = différences significatives « zone vierge vs zone envahie ». Seuil de significativité: $p < 0,05$.

Tableau 10. Variabilité induite par les facteurs « odeurs » et « zones d'origine » sur les distances entre recaptures successives (DRS)

Source de variation	DL	F	P
Zones	1	18,334	<0,001
Odeurs	3	35,302	<0,001
Zones*Odeurs	3	8,49	<0,001

- Effet des odeurs sur la recapturabilité des individus

Les tests de Chi-deux (avec correction de Yates), réalisés sur les proportions d'individus capturés une fois ou plusieurs fois entre les expériences témoins et les expériences avec

odeurs, révèlent que les odeurs de rat noir et d'urine de lion réduisent significativement la proportion de recaptures ($p \leq 0,001$), en zone vierge et en zone envahie (Figure 33).

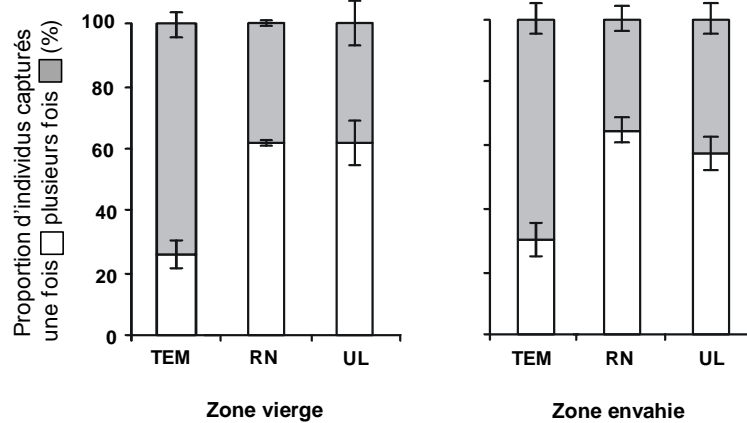


Figure 33. Proportion des individus capturés une fois ou plusieurs fois , en zone vierge et en zone envahie, dans les pièges témoins (TEM), avec odeur de rat noir (RN) ou odeur d'urine de lion (UL).

3.5. Discussion

Cette étude a permis de mettre en évidence que les deux espèces de rongeur natives étudiées reconnaissent et réagissent aux odeurs de différents prédateurs natifs, mais également aux odeurs du rat noir, compétiteur et prédateur potentiel introduit depuis environ 1 siècle au Mali.

Elle met également en évidence (i) une homogénéité des réponses dans les expériences témoins et (ii) une différence de réponse entre zones vierges et zones envahies uniquement pour les odeurs du rat noir. De plus, que les indicateurs relèvent de comportement d'anxiété (labyrinthe en Y), ou de diverses réactions motrices (piégeages), les différentes odeurs testées ont des effets répulsif et inhibiteur de l'activité des individus. Ces effets sont moins marqués pour les odeurs du rat noir en zone vierge. Ces différents éléments valident les choix des protocoles utilisés, notamment du fait de leur capacité à mettre en évidence des variations de réponses résultant du contact ou de l'absence de contact entre le rat noir introduit et les deux espèces natives.

- Comment expliquer la réponse rapide observée aux odeurs du rat noir, et les différences de réponses entre zones vierges et zones envahies

Les réponses des deux espèces de rongeur natives aux odeurs du rat noir, que ce soit lors des expériences comportementales en labyrinthe Y ou lors des expériences de piégeage en milieu naturel, sont significativement plus marquées en zones envahies qu'en zones vierges. Cette différence entre zones vierges et zones envahies n'est pas observée pour les réponses aux odeurs de prédateurs natifs testées. La différence de réponses entre les deux zones étudiées peut donc être considérée comme liée à la présence ou à l'absence du rat noir et non à des paramètres spécifiques des populations (i.e. variabilité, expérience individuelle) (Bramley *et al.*, 2000).

La reconnaissance d'un nouvel « ennemi » peut être acquise à travers l'apprentissage (depuis une expérience récente) ou suite à une évolution rapide (i.e. résultat d'une importante pression sélective) (Heavener *et al.*, 2014). D'après Heavener *et al.* (2014), il est peu probable que la compétition par exploitation impose suffisamment de pression sélective pour induire une évolution rapide. Cependant, la compétition par interférence et la prédation potentielle exercées par le rat noir sur les deux espèces de rongeurs natifs, pourraient avoir induit une pression suffisante pour permettre aux espèces natives d'apprendre à reconnaître rapidement cette nouvelle menace. Nos résultats montrent qu'environ un siècle de coexistence peut être suffisant pour que des individus natifs apprennent à reconnaître et à réagir à l'odeur d'une espèce introduite. Une coexistence de moins de 150 ans a également été suffisante pour que des rongeurs indigènes australiens montrent un comportement d'évitement de l'odeur du renard roux (*Vulpes vulpes*) introduit (Russell & Banks, 2007). Ainsi, certaines espèces indigènes sont capables d'évoluer rapidement pour reconnaître et éviter l'odeur d'un prédateur introduit, et ainsi, réduire leur risque de prédation et leur vulnérabilité face à cette invasion. A notre connaissance, Heavener (2010) et Heavener *et al.* (2014) sont les seuls à avoir étudié la naïveté compétitive entre deux espèces de rongeurs, un rongeur natif australien (le rat de brousse *Rattus fuscipes*) et le rat noir introduit. Ces études, également basées sur la reconnaissance de signaux olfactifs, montrent que le rat de brousse ne présente aucun signe de reconnaissance, d'anxiété ou d'évitement de l'odeur du rat noir. Ainsi, la perte de naïveté compétitive semble dépendante du contexte et du couple d'espèce considéré, puisqu'après environ 200 ans de coexistence, le rat de brousse semble avoir conservé sa naïveté compétitive vis-à-vis du rat noir introduit.

Même si plus faible qu'en zones envahies, des réponses aux odeurs de rat noir sont observées en zones vierges. La similarité dans la composition chimique des odeurs (ou « common constituent hypothesis ») est une des hypothèses avancée pour expliquer les réponses inattendus de certaines proies à l'odeur de prédateurs inconnus (Nolte *et al.*, 1994). Par exemple, les composés sulfureux résultants de la dégradation des protéines, qui se retrouvent dans les fèces et les urines des carnivores, peuvent induire une réponse globale des proies à ce type de prédateur (Dickman & Doncaster, 1984; Nolte *et al.*, 1994; Hayes, 2008). L'utilisation récurrente de l'olfaction dans les relations intra et inter-spécifiques chez les rongeurs (Apfelbach *et al.*, 2005), laisse supposer que la réponse des individus issus de zones vierges puisse être liée à des similitudes dans la composition chimique des odeurs du rat noir et de celles des rongeurs natifs avec lesquels ils interagissent ou entrent en compétition.

La réponse généralisée aux odeurs des trois prédateurs natifs testés dans les expériences en labyrinthe Y, qu'ils soient présents ou aujourd'hui disparus des sites d'études, semble confirmer l'effet répulsif, pour les proies, des composés sulfureux (liés à la digestion de la viande) communs dans les déjections des carnivores (Calder & Gorman, 1991; Nolte *et al.*, 1994). De plus, l'alimentation similaire des individus de ces trois espèces utilisés pour obtenir les odeurs, pourrait avoir accentué cet effet d'odeur commune. L'association par les rongeurs indigènes de l'odeur de ces composés à un risque de prédation plus important que celui infligé par les rats noirs, pourrait expliquer que l'évitement des odeurs de ces trois prédateurs natifs soit parfois plus marqué que l'évitement des odeurs du rat noir. En effet, les odeurs associées à une interaction majoritairement de type compétition pourraient avoir des effets répulsifs moins prononcés que les odeurs associées à une interaction de type prédation (Heavener, 2010).

- Variabilité de la perte de naïveté

Les expériences en labyrinthe Y ont mis en évidence une importante variabilité interindividuelle dans les réponses aux odeurs des prédateurs natifs et aux odeurs du rat noir. Cette variabilité a déjà été observée au sein de populations de rats noirs à Hawaii, ou de rat surmulot (*R. norvegicus*) en Nouvelle Zélande, lors de test d'évitement d'odeur de prédateurs natifs et introduits (Burwash *et al.*, 1998; Bramley *et al.*, 2000). Cette variabilité signifie que même si un siècle de coexistence est suffisant pour que la majeure partie des individus d'une population native reconnaissent et évitent l'odeur d'un compétiteur et prédateur potentiel

introduit, certains individus semblent rester naïfs face à cette menace. La perte de naïveté variable au sein d'une population, pourrait probablement dépendre de facteurs intrinsèques aux individus tels que leur personnalité (López *et al.*, 2005; Le Cœur *et al.*, 2015; Mella *et al.*, 2015). La personnalité d'un individu pourrait refléter son comportement anti-prédateur optimal, et ainsi influencer ses réponses face à la peur liée au risque de prédation (López *et al.*, 2005; Mella *et al.*, 2015).

- Influence du stress sur les réponses observées

L'augmentation de la latence, la diminution de l'indice exploratoire, la désaffection relative de la branche diffusant l'odeur et la baisse de l'indice d'activité observées dans les labyrinthes Y montrent que les rongeurs natifs présentent une certaine appréhension suite à la perception des différentes odeurs testées, et qu'ils évitent ensuite la zone où cette odeur est présente. Par contre, l'absence de différence entre les témoins de début et de fin d'expérience montre que ces effets des odeurs ne sont pas durables. Cela pourrait expliquer que l'augmentation de la latence (i.e. le stress immédiat lié à la perception des odeurs augmente l'appréhension des individus à quitter la première branche du labyrinthe) soit suivie après quelques minutes d'une exploration des autres parties du labyrinthe (i.e. absence d'effet durable du stress initial). Ces résultats suggèrent que le stress aigu associé à la perception des odeurs d'ennemis natifs ou introduits, puisse n'être durable (i.e. mémorisé) que s'il est associé à un autre stress (e.g. indice visuel de prédateur, douleur (stress physique)). Cela a été montré dans les expériences d'amélioration de la reconnaissance des prédateurs, dans lesquelles l'évitement d'un indice de prédation (e.g. prédateur empaillé, peluche) est mémorisé suite à la présentation de cet indice accompagné d'un signal stressant (e.g. alarme de conspécifiques) (Maloney & Mclean, 1995). Lors des expériences de piégeage, les individus subissent un stress important lors de la capture. Dans le cas de l'odeur du rat noir, le stress de la capture associé à cette odeur pourrait expliquer que celle-ci n'ait aucun effet répulsif sur les premières captures en zone vierge (i.e. absence d'évitement des odeurs du rat noir dans la zone où il est absent), mais que cet effet, toujours en zone vierge, soit significatif sur l'ensemble des captures (i.e. les individus se seraient mis à éviter l'odeur du rat noir suite au stress subi lors des premières captures). Cependant, la modification du patron d'activité des rongeurs natifs (i.e. activité aussi importante à l'aube qu'au crépuscule) observée sur les rendements de premières captures, montre que les évitements observés sont liés aux odeurs et non au stress subi lors des captures.

- Conséquences de la modification du patron et des zones d'activités en réponses aux odeurs

Une modification du patron d'activité (i.e. activité diurne pour une espèce habituellement nocturne) a également été observée chez le surmulot et associée à un évitement de la prédation par un prédateur natif (le renard roux, *Vulpes vulpes*) (Fenn & Macdonald, 1995) ou chez le rat épineux doré (*Acomys russatus*) suite à sa coexistence avec un autre rongeur natif en Israël, le rat épineux du Caire (*A. cahirinus*) (Pinter-Wollman *et al.*, 2006). Les horloges internes (journalières et saisonnières) des individus, qui contrôlent leur rythme d'activité, sont capables d'intégrer des synchroniseurs abiotiques (e.g. climat) et biotiques (e.g. signaux chimiques des plantes en germination) et semblent donc susceptibles d'être modifiées en présence d'odeurs de prédateurs ou compétiteurs (Pinter-Wollman *et al.*, 2006). Une telle modification des niches temporelles, peut être particulièrement néfaste pour les populations qui vivent dans le même biotope, avec notamment des espèces plus diurnes et d'autres plus nocturnes, comme c'est souvent le cas pour le couple *A. niloticus* et *M. huberti* (Granjon *et al.*, 2005) ou pour le couple *A. ansorgei* et *M. erythroleucus* (Crespin *et al.*, 2008), puisqu'elle va modifier leurs périodes d'activité et donc leurs interactions.

La diminution de la recapturabilité, observée avec ces pièges qui capturent les individus à leur insu lors de leur déplacement, montre que la présence d'odeurs dans le milieu modifie les zones d'activité des individus. Cette modification des zones d'activité peut également s'expliquer par la réduction de la mobilité observée avec la diminution de la distance entre recaptures successives, lors des expériences comportementales en labyrinthe en Y, ou par un déplacement des individus vers des sites où les odeurs ne sont pas présentes. La réduction de la mobilité, les déplacements vers des zones « sécurisées » et la diminution de l'activité globale sont des réponses qui permettent aux espèces natives de réduire leurs probabilités de rencontre avec des ennemis natifs ou introduits (Norrdahl & Korpimäki, 1998; Russell & Banks, 2007), mais qui peuvent avoir de lourdes conséquences sur leur capacité à se reproduire, s'alimenter et ainsi à long terme sur leur probabilité de survie (Apfelbach *et al.*, 2005; Anson *et al.*, 2013).

Conclusion

L'uniformisation de la distribution des archétypes de prédateurs au niveau des masses continentales, en raison des nombreux échanges de faunes entre l'Afrique, l'Eurasie et les

Amériques pourrait être à l'origine d'une absence de naïveté chez les espèces natives (Carthey & Banks, 2014). Dans notre étude, l'absence de réponse aux odeurs du rat noir chez la plupart des individus de zones vierges, laisse supposer que plusieurs dizaines d'années de coexistence avec un nouvel ennemi introduit, serait au moins dans certains cas nécessaire à la perte de naïveté des espèces natives, y compris dans un contexte continental. Les réponses d'évitement des odeurs du rat noir et la modification des zones d'activité des rongeurs natifs, pourraient apporter un élément de réponse quant aux mécanismes à l'origine des régressions progressives des rongeurs natifs observées suite à l'arrivée du rat noir. Les conséquences « positives » (i.e. réductions des rencontres agressives et potentiellement létales) ou « négatives » (i.e. réductions des capacités alimentaires, reproductives) des modifications de comportements, soulignent l'intérêt d'étudier les conséquences de ces changements sur la dynamique de populations des espèces natives, afin de mieux comprendre le rôle des espèces introduites et de la perte de naïveté dans le maintien, les déclin ou les extinctions d'espèces natives suite à l'arrivée de nouveaux « ennemis ».

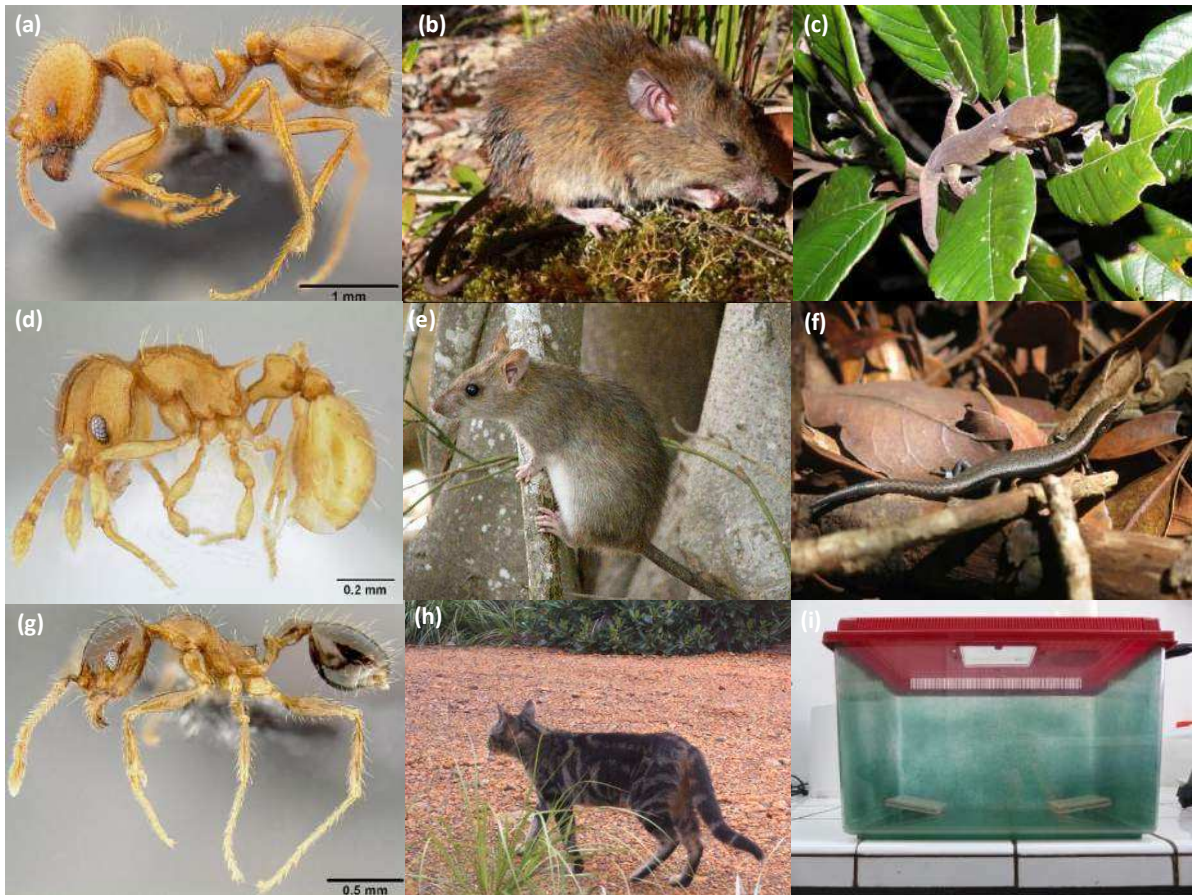
3.6. Références

- Anson, J.R., C.R. Dickman, R. Boonstra, & T.S. Jessop. (2013). Stress triangle: do introduced predators exert indirect costs on native predators and prey? *Plos One*. 8:e60916.
- Apfelbach, R., C.D. Blanchard, R.J. Blanchard, R.A. Hayes, & I.S. McGregor. (2005). The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci Biobehav R*. 29:1123-1144.
- Banks, P.B., & C.R. Dickman. (2000). Effects of winter food supplementation on reproduction, body mass, and numbers of small mammals in montane Australia. *Can J Zool*. 78:1775-1783.
- Banks, P.B., & N.K. Hughes. (2012). A review of the evidence for potential impacts of black rats (*Rattus rattus*) on wildlife and humans in Australia. *Wildlife Res*. 39:78-88.
- Borowski, Z. (2002). Individual and seasonal differences in antipredatory behaviour of root voles - a field experiment. *Can J Zool*. 80:1520-1525.
- Bramley, G.N., & J.R. Waas. (2001). Laboratory and field evaluation of predator odors as repellents for kiore (*Rattus exulans*) and ship rats (*R. rattus*). *J Chem Ecol*. 27:1029-1047.
- Bramley, G.N., J.R. Waas, & H.V. Henderson. (2000). Responses of wild Norway rats (*Rattus norvegicus*) to predator odors. *J Chem Ecol*. 26:705-719.
- Burbidge, A.A., & B.F.J. Manly. (2002). Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. *J Biogeogr*. 29:465-473.
- Burwash, M.D., M.E. Tobin, A.D. Woolhouse, & T.P. Sullivan. (1998). Laboratory evaluation of predator odors for eliciting an avoidance response in roof rats (*Rattus rattus*). *J Chem Ecol*. 24:49-66.
- Calder, C.J., & M.L. Gorman. (1991). The effects of red fox *Vulpes vulpes* Fecal odors on the feeding-behavior of orkney voles *Microtus arvalis*. *J Zool*. 224:599-606.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev*. 89:932-949.
- Clout, M.N., & J.C. Russell. (2008). The invasion ecology of mammals: a global perspective. *Wildlife Res*. 35:180-184.
- Cox, J.G., & S.L. Lima. (2006). Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol*. 21:674-680.
- Crespin, L., Y. Papillon, D. Abdoulaye, L. Granjon, & B. Sicard. (2008). Annual flooding, survival and recruitment in a rodent population from the Niger River plain in Mali. *J Trop Ecol*. 24:375-386.
- Dantzer, R. (1993). Psychobiologie de la peur. In: *Communications*. 57:25-34.
- Dickman, C.R., & C.P. Doncaster. (1984). Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odor. *J Zool*. 204:521-531.
- Fenn, M.G.P., & D.W. Macdonald. (1995). Use of middens by red foxes - risk reverses rhythms of rats. *J Mammal*. 76:130-136.
- Granjon, L., J.F. Cosson, E. Quesseveur, & B. Sicard. (2005). Population dynamics of the multimammate rat *Mastomys huberti* in an annually flooded agricultural region of central Mali. *J Mammal*. 86:997-1008.
- Granjon, L., & J.M. Duplantier. (2009). Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne. *IRD (Ed.) Marseille:245 pp*.
- Harrington, L.A., A.L. Harrington, N. Yamaguchi, M.D. Thom, P. Ferreras, T.R. Windham, & D.W. Macdonald. (2009). The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression? *Ecology*. 90:1207-1216.
- Harris, D.B. (2009). Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biol Invasions*. 11:1611-1630.
- Harris, D.B., & D.W. Macdonald. (2007). Interference competition between introduced black rats and endemic Galapagos rice rats. *Ecology*. 88:2330-2344.
- Hayes, R.A. (2008). Seasonal responses to predator faecal odours in Australian native rodents vary between species. In: *Hurst JL, Beynon RJ, Roberts SC, Wyatt TD (eds) Chemical Signals in Vertebrates 11. Springer, New York*. pp 379-387.
- Heavener, S.J. (2010). Olfactory communication between Bush Rats and Black Rats. Thesis. *University of New South Wales*. 69 pp.
- Heavener, S.J., A.J.R. Carthey, & P.B. Banks. (2014). Competitive naivete, between a highly successful invader and a functionally similar native species. *Oecologia*. 175:73-84.

- Henschel, P., L. Coad, C. Burton, B. Chataigner, A. Dunn, D.W. Macdonald, . . . L.T.B. Hunter. (2014). The lion in West Africa is critically endangered. *Plos One*. 9(1):e83500.
- Jones, H.P., B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, D.A. Croll, B.S. Keitt, M.E. Finkelstein, & G.R. Howald. (2008). Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conserv Biol*. 22:16-26.
- Konečný, A., A. Estoup, J.-M. Duplantier, J. Bryja, K. Bâ, M. Galan, . . . J.-F. Cosson. (2013). Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Mol Ecol*. 22:286-300.
- Le Cœur, C., M. Thibault, B. Pisanu, S. Thibault, J.-L. Chapuis, & E. Baudry. (2015). Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behav Ecol*. doi:10.1093/behaco/arv074
- Lehtonen, T.K., J.K. McCrary, & A. Meyer. (2010). Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders. *Behav Process*. 84:598-601.
- Long, J.L. (2003). Introduced Mammals of the World: Their History, Distribution and Influence. *CSIRO Publishing: Melbourne*. 612 pp.
- López, P., D. Hawlena, V. Polo, L. Amo, & J. Martín. (2005). Sources of individual shy–bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Anim Behav*. 69:1-9.
- Maloney, R.F., & I.G. Mclean. (1995). Historical and experimental learned predator recognition in free-living New-Zealand Robins. *Anim Behav*. 50:1193-1201.
- Masini, C.V., S. Sauer, J. White, H.E.W. Day, & S. Campeau. (2006). Non-associative defensive responses of rats to ferret odor. *Physiol Behav*. 87:72-81.
- Mella, V.S.A., A.J.W. Ward, P.B. Banks, & C. McArthur. (2015). Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear. *Oecologia*. 177:293-303.
- Nolte, D.L., J.R. Mason, G. Eppe, E. Aronov, & D.L. Campbell. (1994). Why are predator urines aversive to prey? *J Chem Ecol*. 20:1505-1516.
- Norrdahl, K., & E. Korpimäki. (1998). Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology*. 79:226-232.
- Pinter-Wollman, N., T. Dayan, D. Eilam, & N. Kronfeld-Schor. (2006). Can aggression be the force driving temporal separation between competing common and golden spiny mice? *J Mammal*. 87:48-53.
- Russell, B.G., & P.B. Banks. (2007). Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Austral Ecol*. 32:277-286.
- Shiels, A.B. (2010). Ecology and impacts of introduced rodents (*Rattus spp.* and *Mus musculus*) in the Hawaiian islands. Thesis. *University of Hawai'i*. 218 pp.
- Shiels, A.B., C.A. Flores, A. Khamsing, P.D. Krushelnycky, S.M. Mosher, & D.R. Drake. (2013). Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). *Biol Invasions*. 15:1037-1048.
- Stokes, V.L., P.B. Banks, & R.P. Pech. (2012). Influence of residency and social odors in interactions between competing native and alien rodents. *Behav Ecol Sociobiol*. 66:329-338.
- Towns, D.R., I.A.E. Atkinson, & C.H. Daugherty. (2006). Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol Invasions*. 8:863-891.
- Traoré, S. (2010). Amélioration du contrôle des rongeurs ravageurs du riz : techniques locales de capture des espèces du genre *Arvicanthis* et analyse des réseaux de pistes, nids et terriers. . Thèse. *Université de Bamako*. 151 pp.
- Veitch, D. (2005). Global Invasive Species Database. *Rattus rattus*. Available at <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=19&fr=1&sts=sss>
- Verhoeven, K.J.F., A. Biere, J.A. Harvey, & W.H. van der Putten. (2009). Plant invaders and their novel natural enemies: who is naive? *Ecol Lett*. 12:107-117.
- Wyatt, K.B., P.F. Campos, M.T.P. Gilbert, S.O. Kolokotronis, W.H. Hynes, R. DeSalle, . . . A.D. Greenwood. (2008). Historical mammal extinction on Christmas Island (Indian Ocean) correlates with introduced infectious disease. *Plos One*. 3:e3602.

Chapitre 4.

UNE ESPÈCE PEUT-ELLE PERDRE SA NAÏVETE ? RECONNAISSANCE DE PRÉDATEURS ET D'AGRESSEURS INTRODUIITS PAR DEUX SQUAMATES ENDÉMIQUES INSULAIRES



(a) Fourmi de feu tropicale (*Solenopsis geminata*) (© PIA key); (b) rat du Pacifique, *Rattus exulans* ; (c) Bavayia à bandes claires (*Bavayia septuiclavis*) (© A. Gérard) ; (d) petite fourmi de feu, *Wasmannia auropunctata* (© PIA key) ; (e) rat noir, *Rattus rattus* (© P.-E. Chaillon) ; (f) scinque commun de litière, *Caledoniscincus austrocaledonicus* (© IMBE) ; (g) fourmi à grosse tête, *Pheidole megacephala* (© PIA key) ; (h) chat harèt, *Felis catus* (© P. Palmas); terrarium utilisé pour les expériences de sélection de refuge (© A. Gérard)

4. UNE ESPÈCE PEUT-ELLE PERDRE SA NAÏVETE ? RECONNAISSANCE DE PRÉDATEURS ET D'AGRESSEURS INTRODUIITS PAR DEUX SQUAMATES ENDÉMIQUES INSULAIRES

4.1. Résumé :

Le caractère fixe longtemps attribué à la naïveté (i.e. absence de reconnaissance ou de réponse appropriées face à un nouvel « ennemi » en raison d'un manque d'expérience), a été récemment remis en question par des études qui indiquent que certaines espèces natives seraient capables de percevoir un risque et de développer des comportements adaptatifs suite au contact avec des prédateurs introduits. Dans ce cadre, nous avons étudié si deux squamates endémiques de Nouvelle-Calédonie, un scinque diurne *Caledoniscincus austrocaledonicus*, et un gecko nocturne *Bavayia septuiclavis*, reconnaissent et évitent l'odeur de six espèces introduites dans leur aire de répartition, depuis plusieurs dizaines d'années, un peu plus d'un siècle, ou environ 3000 ans. Parmi ces six espèces introduites, trois sont des prédateurs: deux espèces de rongeurs (le rat du pacifique *Rattus exulans* et le rat noir *Rattus rattus*) et un félin, le chat haret (*Felis catus*); les trois autres des agresseurs : la fourmi de feu tropicale (*Solenopsis geminata*), la petite fourmi de feu (*Wasmannia auropunctata*) et la fourmi à grosse tête (*Pheidole megacephala*). Afin de s'assurer que les réponses observées étaient bien liées à la perception d'un risque et non à une réponse généralisée aux odeurs, nous avons utilisé l'odeur du puffin du Pacifique (*Puffinus pacificus*) comme odeur témoin, inconnue et non associable à un risque par les individus. Nous avons utilisé un protocole expérimental dans lequel les squamates ont le choix entre deux sites de repos, l'un avec une odeur (i.e. prédateur, agresseur ou odeur témoin), l'autre sans aucune odeur. Les résultats obtenus montrent que les scinques évitent deux ou les trois odeurs de prédateurs testées (résultat variable en fonction du témoin considéré (i) taux d'évitement fixé arbitrairement à 50% ou (ii) taux d'évitement de l'odeur témoin), alors que les geckos évitent au maximum une seule des odeurs de prédateurs testées. Cela suggère que les scinques diurnes seraient plus réactifs que les geckos nocturnes à l'odeur de ces trois prédateurs introduits. Concernant les agresseurs, aucun évitement n'est observé, ni par les scinques, ni par les geckos, quelque soit l'espèce de fourmis testée. Ainsi, cette étude montre que les odeurs des prédateurs introduits influencent la sélection de refuge de ces deux squamates insulaires endémiques. L'évitement de certaines des odeurs testées, associé à une perte de naïveté, varie entre ces deux espèces natives, probablement comme une conséquence des différences biologiques entre ces deux espèces de squamates, de l'intensité de la menace et de la date d'introduction des prédateurs et agresseurs testés. Ces résultats suggèrent la nécessité de réaliser des études complémentaires sur la flexibilité comportementale des squamates dans le cadre de leurs réponses aux invasions biologiques.

Cette partie correspond à l'article publié suivant :

Gérard, A., Jourdan, H., Cugnière, C., Million, A., et E. Vidal (2014) Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two endemic island reptiles. *Naturwissenschaften*. 101: 921-927 (Annexe 3)

4.2. Introduction

Biological invasions have been recognized as the major cause of species extinction on islands (Vitousek *et al.*, 1997). The dramatic impact of alien predators on native insular species has been mainly attributed to island prey naïveté (Carthey & Banks, 2012). Ecological naïveté can be defined as ineffective anti-predator defenses due to the absence of a shared evolutionary history with predators (Cox & Lima, 2006). Not all naïve prey, however, show ineffective anti-predator responses to novel predators (Sih *et al.*, 2010). Carthey & Banks (2014) classified naïveté into four categories: (i) prey types which show no recognition of the alien species as a predator; (ii) prey types recognizing the predator as dangerous but adopting the wrong anti-predator response; (iii) prey types recognizing the predator as dangerous, having an appropriate anti-predator response but being “outgunned” by the superior tactics of the alien species; and (iv) prey types responding appropriately and effectively, but over-allocating effort to this response beyond what is necessary to minimize lethal effects. The progression through the multiple levels of naïveté towards predator wariness should occur with sufficient experience and passage of time (Banks & Dickman, 2007). Therefore, time since introduction of a novel predator could be one factor in this gradual shedding of naïveté. Evolutionary theory predicts that prey must either adapt to new threats or become extinct (Schlaepfer *et al.*, 2005; Carthey & Banks, 2012). To date, behavioral changes in native prey facing alien predators have only rarely been demonstrated, in some amphibian (Kiesecker & Blaustein, 1997), fish (Pollock *et al.*, 2003), and island mammal species (Russell & Banks, 2007; Carthey & Banks, 2012) but there has been little examination of the ability of reptilian species to develop anti-predator responses (but see Freidenfelds *et al.* 2012; Li *et al.* 2014).

Island squamates are known to be highly vulnerable to alien predators (mongooses, cats, rodents) or aggressive invaders (e.g., fire ants) (Case & Bolger, 1991; Towns *et al.*, 2001; Gasc *et al.*, 2010; Freidenfelds *et al.*, 2012). However, recent studies using native predator species (i.e., snake species), or where an investigator approaches in such a way as to simulate predation risk, reveal that island squamate species have a capacity for behavioral adaptation, i.e., changes in activity and mobility, adaptive vigilance, wariness, and flight distance (Downes, 2002; Berger *et al.*, 2007; Placyk & Burghardt, 2011). Antipredator behaviors were shown to differ across populations depending on whether or not they had previously been

exposed to introduced predators or on whether or not populations were syntopic with native predators (Downes, 2002; Placyk & Burghardt, 2011).

Squamates used vomerolfaction, a sense similar to olfaction but with distinct epithelium and neural connections (Cooper & Burghardt, 1990), and olfactory cues to detect prey, predators, or aggressors (Cooper & Alberts, 1991; Dial & Schwenk, 1996; Goldsbrough *et al.*, 2006). One technique commonly exploited to study the perceived risk of predation is to use the odors of the feces and/or urine of predators (Hayes, 2008). Four studies showed that the odor of native predators (snakes or varanid species) influences retreat site selection by skinks and geckos (Downes & Shine, 1998a, 1998b; Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009). Retreat site choice experiments mimic situations that squamates experience in their natural habitat (i.e., retreat into small crevices) and that allow them to reduce their vulnerability to predators (Schlesinger & Shine, 1994).

Here, we tested whether two island endemic squamates (a diurnal skink and a nocturnal diplodactylid gecko) recognize and respond to the odor of a range of alien predators and aggressors, using a retreat site choice experiment. Loss of naïveté was expected to vary depending both on the ecology of these two squamate species and on the impact and/or the time since introduction of the alien species.

4.3. Methods

4.3.1. Study species

Behavioral experiments were conducted on two common wild squamate species endemic to New Caledonia, the common litter skink (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) and the pale-striped Bavayia gecko (*Bavayia septuiclavis*). Skinks are diurnal species widespread in the litter of both open and wooded habitats on the west coast of the main island, whereas geckos are nocturnal and arboreal species inhabiting the closed humid forest of the south (Bauer & Sadlier, 2000).

Successive waves of human colonization of New Caledonia brought numerous alien species that have subsequently become invasive. The predators we focused on here were (i) the Pacific rat (*Rattus exulans*) introduced by the first Melanesian settlers ca. 3,000 years ago (Pascal *et al.*, 2006), (ii) the ship rat (*Rattus rattus*), and (iii) the feral cat (*Felis catus*), the

two latter species having arrived in New Caledonia in the nineteenth century with European colonizers (Pascal *et al.*, 2006). An ongoing study in New Caledonia finds skinks and geckos to be common prey in feral cat and rat diets (IMBE, unpublished data).

The aggressors we tested were three of the four introduced species of ants considered the most invasive in New Caledonia (Jourdan & Mille, 2006): the little fire ant (*Wasmannia auropunctata*), the tropical fire ant (*Solenopsis geminata*), and the big-headed ant (*Pheidole megacephala*), which were introduced into New Caledonia between 1881 and 1964 (Jourdan & Mille, 2006). These three species have a negative impact on both species richness and abundance of lizards (Jourdan *et al.*, 2001; Wojcik *et al.*, 2001; Fisher & Ineich, 2012).

Squamates were collected by hand in the field (then released after experiment) from the south of the main island in areas invaded by alien mammal predators (Pacific and ship rat, feral cat) and aggressors (invasive ants). For skinks, each individual was captured several hours before the experiment and placed in a small plastic box with a few leaves and water *ad libitum* 1 h before the beginning of the experiment. For geckos, each individual was maintained in a small plastic box with a few leaves, a piece of wood, crickets, and water *ad libitum* before and between experiments.

4.3.2. Retreat site choice experiment

We tested squamate response to the odor of alien species through retreat site choice (Downes & Shine, 1998b; Stapley, 2003). Retreat site choice has been used successfully in previous studies to assess the avoidance behaviors of lizards and provides a robust measure of predator avoidance (Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009). Tests were conducted after sunset for diurnal skinks and after sunrise for nocturnal geckos, respectively, during the normal activity period of these two species. Lizards were placed in opaque plastic boxes (l×w×h: 32× 21×20 cm) containing two ceramic tiles (7×7 cm) as retreat sites (Figure. 34).

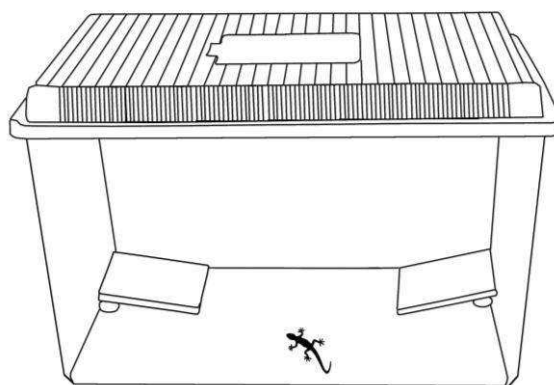


Figure 34. Experimental design. Skinks or geckos are individually placed at the center of the front part of the box at the beginning of the experiment (GNU Image Manipulation Program 2.8)

Boxes and tiles were washed with 95 % alcohol and dried between trials, and all manipulations were performed wearing latex gloves, to avoid human odor. A paper towel was placed under each tile, one treated with odors (predators, aggressors, or scent control) the other with distilled water (odorless control). To distinguish whether responses to odor were specific to the odor of predators or aggressors, or simply responses to any odor, we used as control scent a biological odor outside the experience of the species and the individuals tested (Dial & Schwenk, 1996). With our squamate populations not being coastal, we chose the odor of a seabird (wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*) as a non-predator, biological, odorous but unfamiliar odor. Cologne is sometimes used in tests of chemoreception in squamates (Cooper, 1995b; Dial & Schwenk, 1996; Amo *et al.*, 2004) but Dial and Schwenk (1996) suggested it is not an appropriate control scent because it may act as an irritant and suppress some chemosensory behavior. Choice and position of odor (right or left) were randomly determined before each trial (Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009). Responses were measured by comparing avoidance ratings defined as the number of odorless control tile choices divided by total number of tile choices.

Preliminary tests on 30 individuals per species showed that the response rate (i.e., the total number of tile choices (odorless control and scented tiles) divided by the total number of tests) for skinks decreased from 76 % when confronted with the first odor to 43 % when confronted with the last odor, while it was systematically high (87.2 ± 5 %) for geckos (Figure. 35 a, b).

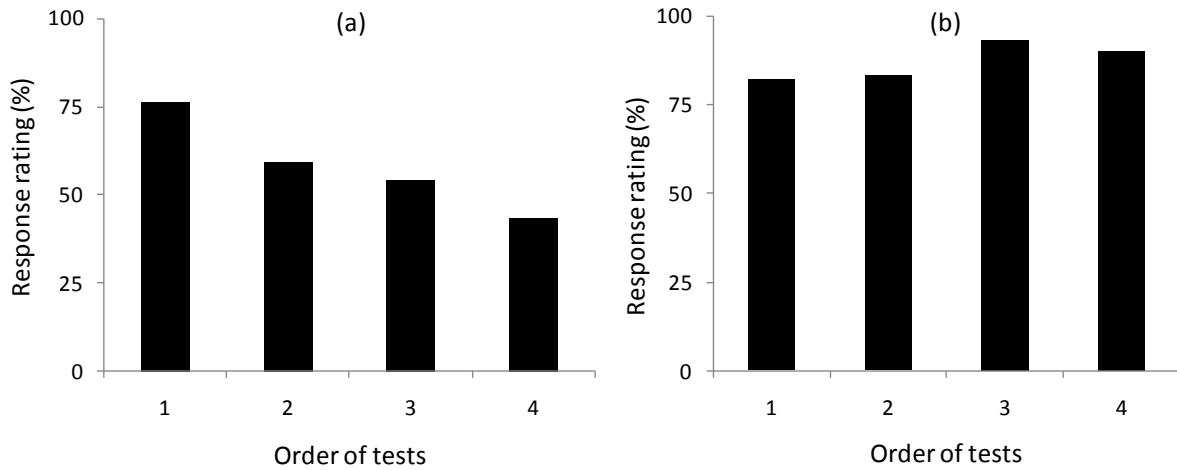


Figure 35. Response rating (i.e. total number of tile choices divided by total number of tests) for (a) skinks (n=30) and (b) geckos (n=30) when each individual tested all odors in random order.

To avoid this undesirable non-response effect, we confronted each skink with one odor only, while each gecko was successively confronted with all the odors in random order. We determined that odor sequence did not influence gecko retreat site choice (generalized linear mixed models (GLMM); $P=0.93$). Tests were therefore performed on 514 adult skinks and 53 adult geckos, and we obtained a response rate of $67\pm 13\%$ for skinks and $80.4\pm 6.1\%$ for geckos. Only responding lizards, those that had chosen a retreat site by the end of the experiment, were included in the calculation of the avoidance rating. The non-responding lizards, those that remained outside the tiles and did not choose a retreat site, were excluded from the calculation of the avoidance rating.

The odor of rats was obtained by placing paper towels on the floor of cages containing wild-trapped rats to collect urine and feces (Head *et al.*, 2002). The odor of cats was obtained by placing paper towels on the fur of a cat caught at capture sites and crushing feces on these paper towels. The odors of *P. megacephala*, *S. geminata*, and *W. auropunctata* were obtained by crushing the ants on paper towels placed at the bottom of boxes where the ants were kept for several days before testing. The control scent was obtained by placing paper towels on fresh corpses of *P. pacificus*.

We video-recorded the first 17 tests on skinks over 3 h. Analysis of the videos showed that 16 out of 17 lizards made their final choice of tile within the first 2 h, so we set test duration at 2 h. The tile under which the lizards were hiding at the end of testing was arguably

representative of their choice, since a further 54 tests on skinks and 30 on geckos showed that skinks spent the last 82 ± 8 min under the final tile and geckos the last 112 ± 13 min.

4.3.3. Data analysis

We tested whether skinks and geckos avoided a control scent (i.e., the odor of *P. pacificus*) unrelated to any predator/aggressor. Then, we compared lizard avoidance scores when confronted with predator or aggressor odors according to two different control references: (i) no effect of odor (i.e., random choice corresponding to an avoidance rating at 50 %) and (ii) control scent (*P. pacificus* odor). These two ways of analyzing the data yield complementary information: the first one revealing whether a particular predator/aggressor odor is attractive/repulsive and the second revealing whether one particular predator/aggressor odor is more attractive/repulsive than an unknown odor unrelated to any predator/aggressor. Doing this comparison would allow us to tease apart the strategy “avoid any odor” from “avoid the odor of recognized predator.” Statistical analyses were performed using generalized linear models (GLM) for skinks and generalized linear mixed models (GLMM) for geckos, with individual identity as a random factor to control for replicated data coming from a same individual. We also added sequence (order of odor presentation) as a fixed factor in the analysis for geckos. Both models were fitted with a binomial distribution of error (with logit link) and were implemented in R 2.15.0 (R Development Core Team 2012) using the “lme4” library (Bates *et al.*, 2014).

4.4. Results

Neither skinks nor geckos showed any avoidance of the control scent ($P=0.65$; $P=0.12$, respectively) (Figure 36; Tableau 11), indicating that they are not simply avoiding any scent, but are specifically responding to the scent of predators.

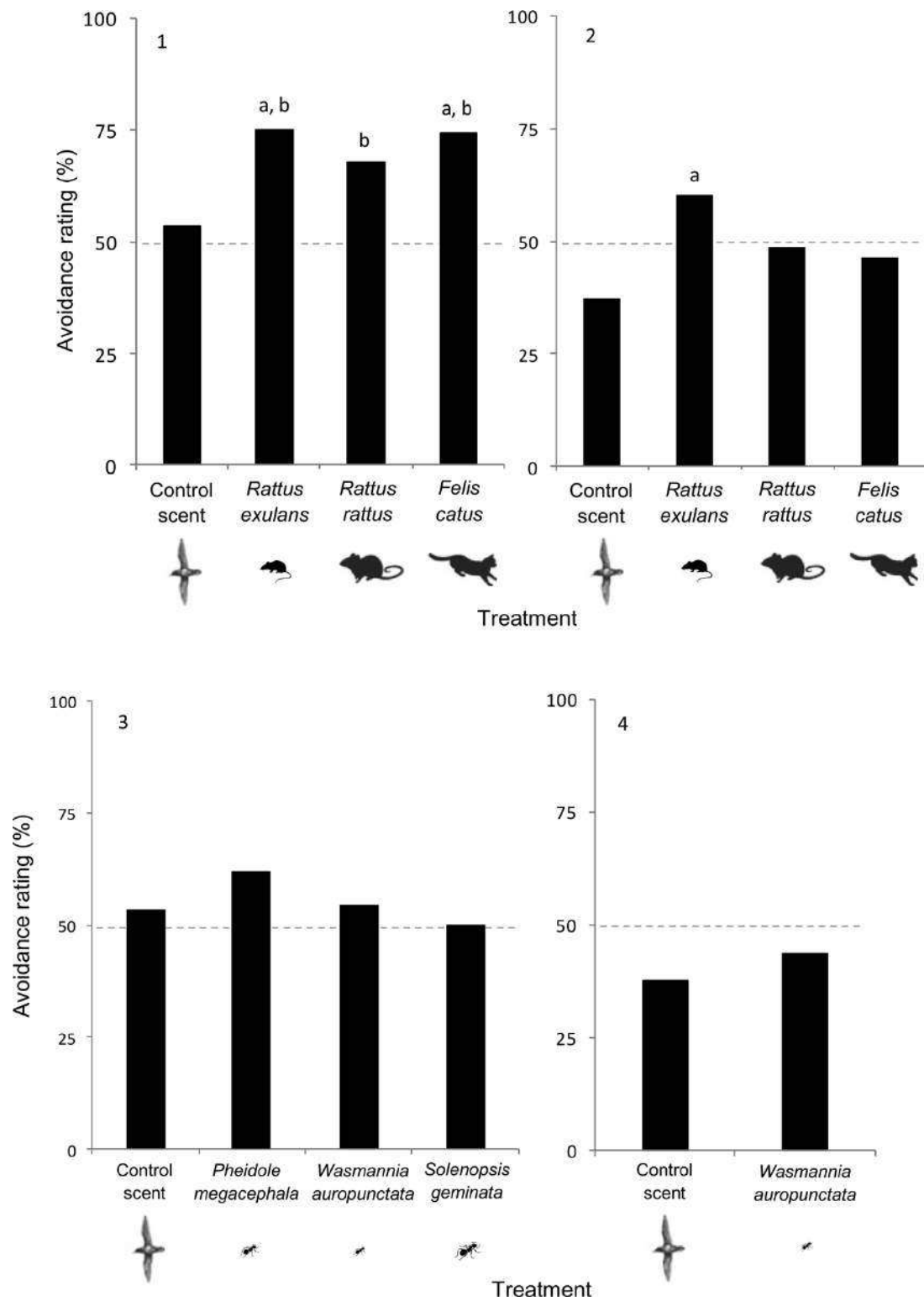


Figure 36. Avoidance rating (number of control tile choices divided by total number of tile choices) for: (1) skinks for retreat sites treated with the odor of control scent and predator; (2) geckos for retreat sites treated with the odor of control scent and predator; (3) skinks for retreat sites treated with the odor of control scent and aggressor; and (4) geckos for retreat sites treated with the odor of control scent and aggressor. Significance levels are indicated by letters above the bars (a significantly different from 50 %, the reference represented by the dotted line; b significantly different from control scent)

Tableau 11 Results of GLM for (a) skinks for tests with the odor of predator and skinks for tests with the odor of aggressor and LMER for (b) geckos for tests with the odor of predator and geckos for tests with the odor of aggressor, with no effect of odor (i.e. fixed avoidance rate at 50%) as the intercept

a				b			
	Estimate	Std. Error	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	Pr(> z)
<i>R. exulans</i>	1.099	0.333	0.001	<i>R. exulans</i>	0.425	0.312	0.173
<i>R. rattus</i>	0.747	0.286	0.009	<i>R. rattus</i>	-0.049	0.312	0.876
<i>F. catus</i>	1.068	0.349	0.002	<i>F. catus</i>	-0.147	0.313	0.640
<i>P. megacephala</i>	0.480	0.353	0.174	<i>W. auropunctata</i>	-0.259	0.323	0.425
<i>W. auropunctata</i>	0.182	0.350	0.602				
<i>S. geminata</i>	0.000	0.324	1.000				

Our models showed that diurnal skinks were more responsive than nocturnal geckos whatever the intercept considered. In fact, skinks avoided either two (i.e., the Pacific rat and the feral cat; $P < 0.04$; Figure 36 1; Tableau 12 a) or all three of the predator odors tested (i.e., the Pacific rat, the black rat, and the feral cat; $P < 0.009$; Figure. 36 1; Tableau 11 a) depending on the intercept. By contrast, geckos avoided the Pacific rat alone when compared with the control scent alone ($P = 0.03$; Figure 36 2; Tableau 12 b).

Tableau 12. Results of GLM for (a) skinks for tests with the odor of predator and skinks for tests with the odor of aggressor and LMER for (b) geckos for tests with the odor of predator and geckos for tests with the odor of aggressor, with control scent (*P. pacificus*) as the intercept

a				b			
	Estimate	Std. Error	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	Pr(> z)
Control scent	0.133	0.299	0.655	Control scent	-0.523	0.334	0.118
<i>R. exulans</i>	0.965	0.448	0.031	<i>R. exulans</i>	0.958	0.454	0.035
<i>R. rattus</i>	0.614	0.414	0.138	<i>R. rattus</i>	0.464	0.454	0.307
<i>F. catus</i>	0.934	0.460	0.042	<i>F. catus</i>	0.377	0.455	0.407
Control scent	0.133	0.299	0.655	Control scent	-0.531	0.339	0.117
<i>P. megacephala</i>	0.346	0.462	0.454	<i>W. auropunctata</i>	0.261	0.473	0.581
<i>W. auropunctata</i>	0.049	0.460	0.916				
<i>S. geminata</i>	-0.133	0.441	0.762				

The Pacific rat was therefore the only predator avoided both by skinks and by geckos ($P < 0.03$; $P = 0.03$ respectively; Figure. 36 1, 2; Tables 11 and 12), the feral cat and the ship rat being avoided only by skinks ($P < 0.04$; Figure 36 1; Table 11). No avoidance by either lizard could be detected for the odor of the three invasive ants tested ($P > 0.05$; Fig. 36 3, 4; Tables 11 and 12) whatever the intercept considered.

4.5. Discussion

Some island gecko or skink species are known to be able to detect and avoid the scent of native predators (Downes & Shine, 1998b; Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009), but this has never been tested for the scent of non-native predators. Here, a diurnal lizard species, and to a lesser extent a nocturnal gecko, were proved to recognize and avoid the scent of some alien predators.

The difference in avoidance observed between skinks and geckos suggests that each pair of antagonistic species, i.e., one endemic prey vs one introduced predator, should be considered separately. One reason for this difference might originate in the distinct ecology of the two squamate species. Skinks are diurnal species spending most of their time in retreat sites at night, when the three predators considered here are the most active. In contrast, geckos are nocturnal species occupying retreat sites during the day, when the three predators are less active. Therefore, the selection of a retreat site without predator odor would appear to be more crucial for skinks than for geckos. Moreover, skinks are active foragers making good use of their prey chemical discrimination abilities, whereas geckos tend to be ambush foragers relying less on prey chemical discrimination (Cooper, 1995a). This could explain why the avoidance of the odor of predators was less pronounced for geckos than for skinks.

Length of time since introduction could also be considered as a possible factor in loss of naïveté (Banks & Dickman, 2007). Here, the only predator avoided by both skinks and geckos was the Pacific rat, which was the earliest introduced predator. Thus, after ca. 3,000 years of co-existence with Pacific rats, skinks and geckos apparently associated the odor of the Pacific rat with a threat. However, despite a more recent introduction, the ship rat and the feral cat were already avoided by skinks. This implies that avoidance behavior may also depend on other factors, especially the archetype of the novel predator (Carthey & Banks, 2014) and the level of predation risk (Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009).

It has also been suggested that similar responses towards the odors of different predator species may be due to similarities in the chemical composition of these odors (Hayes, 2008). As the ship rat belongs to the same predator threat type as the Pacific rat (Cox & Lima, 2006), the long-standing presence of Pacific rats could have “predisposed” endemic skinks to avoid the more recently introduced ship rats.

Moreover, strength of predator-prey interaction (i.e., level of predation risk) could also influence avoidance behavior (Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009). In fact, a more recently introduced predator with major impact could evoke a greater prey response than an older introduced predator with less impact. Previous studies showed that some island gecko or skink species prioritize avoidance of predators posing different levels of threat (Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009). Recent diet studies conducted in New Caledonia (unpublished data) show that squamates are less frequent in the ship rat diet than in the Pacific rat diet and that geckos are significantly less frequent in the feral cat diet than skinks (though the relative abundance of the two lizards are unknown). Developing antipredator behavior is costly for prey species and is likely only if the costs are outweighed by the benefits (Blumstein & Daniel, 2005; Lloyd *et al.*, 2009). The intensity of the threat could thus be a key factor shaping anti-predator behavior leading to a loss of naïveté in native prey.

Both length of time since introduction and intensity of threat could explain why the two squamate species failed to respond to the odor of invasive ants, even though invasive ants are noxious aggressors known to reduce both the species richness and the abundance of squamates (Wojcik *et al.*, 2001; Jourdan & Mille, 2006; Fisher & Ineich, 2012). Invasive ants are the most recently introduced species, and their ca. 50– 130 years of co-existence could be too short to induce the development of behavioral adaptations. It has been shown that a common evolutionary history between ants and lizards allows an Australian skink to detect native ants based on chemosensory cues (Goldsbrough *et al.*, 2006). During fieldwork, Goldsbrough *et al.* (2006) rarely found this lizard under rocks with ants, but in experimental trials, the lizard did not avoid ant-scented retreat sites. Therefore, another hypothesis is that ant olfactory cues alone may be insufficient to induce avoidance of a retreat site, even though previous studies have already demonstrated that physical contact between invasive ants and squamates can cause behavioral changes (Langkilde, 2010; Freidenfelds *et al.*, 2012). In addition, body size and ontogenetic variation in anti-predator behavior (i.e., lower running speed and shorter flight distance) could make juvenile lizards more vulnerable to predation (Martin & Lopez, 2003). In our study, therefore, a lower risk of predation on adults could explain their lack of avoidance of the odor of invasive ants.

Our findings support the hypothesis that endemic island squamate species can indeed lose their original naïveté, learning and adapting to new threats such as introduced predators. This is in agreement with the idea put forward by Carthey & Banks (2012) that the behavioral

flexibility of some prey indicates that the “alien” status should not be considered immutable, i.e., that naïveté of island prey is not necessarily permanent and unalterable. Carthey & Banks (2012) propose that introduced species should be considered as native when the recipient community adapts to their novelty (e.g., when native prey develop appropriate anti-predator behavior). Further studies are required to determine whether the recipient community has really adapted to these new predators, but our findings suggest that this process may have begun for the two lizard species considered here. The mechanisms underlying the establishment of anti-predator behavior remain to be tested but such responses have been found to result from both innate factors and postnatal experience for snake species (Weldon & Burghardt, 1979; Weldon, 1982).

In conclusion, the capacity of some prey species to develop adaptive anti-predator behaviors (e.g., avoidance of scent marks of their predators) reduces the probability of encountering the predator and facilitates the co-existence of native prey and alien predators (Russell & Banks, 2007; Hayes, 2008). Thus, understanding the interactions between alien and native species in the mid to long term after establishment is crucial if management strategies for long-established invaders are to be designed (Strayer *et al.*, 2006). Such adaptive behavior also argues for prioritizing eradication or control of the more recent invaders because of their intensive impacts.

4.6. Références

- Amo, L., P. Lopez, & J. Martin. (2004). Chemosensory recognition and behavioral responses of Wall Lizards, *Podarcis muralis*, to scents of snakes that pose different risks of predation. *Copeia*. 3:691-696.
- Banks, P.B., & C.R. Dickman. (2007). Alien predation and the effects of multiple levels of prey naivete. *Trends Ecol Evol*. 22:229-230.
- Bates, D., M. Maechler, & B. Dai. (2014). lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-6. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>.
- Bauer, A.M., & R.A. Sadler. (2000). The herpetofauna of New Caledonia. *Society for the study of amphibians and reptiles*. Ithaca, New York.
- Berger, S., M. Wikelski, L.M. Romero, E.K. Kalko, & T. Roedl. (2007). Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galapagos marine iguana. *Horm Behav*. 52:653-663.
- Blumstein, D.T., & J.C. Daniel. (2005). The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *P Roy Soc B-Biol Sci*. 272:1663-1668.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2012). When does an alien become a native species? A vulnerable native mammal recognizes and responds to its long-term alien predator. *Plos One*. 7(2): e31804.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev*. 89:932-949.
- Case, T.J., & D.T. Bolger. (1991). The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. *Evolutionary Ecology*. 5:272-290.
- Cooper, W.E. (1995a). Foraging mode, prey chemical-discrimination, and phylogeny in lizards. *Anim Behav*. 50:973-985.
- Cooper, W.E. (1995b). Prey chemical discrimination and foraging mode in gekkonoid lizards. *Herpetological Monographs*. 9:120-129.
- Cooper, W.E., & A.C. Alberts. (1991). Tongue-flicking and biting in response to chemical food stimuli by an iguanid lizard (*Dipsosaurus Dorsalis*) having sealed vomeronasal ducts - vomerolfaction may mediate these behavioral-responses. *J Chem Ecol*. 17:135-146.
- Cooper, W.E., & G.M. Burghardt. (1990). Vomerolfaction and Vomodor. *J Chem Ecol*. 16:103-105.
- Cox, J.G., & S.L. Lima. (2006). Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol*. 21:674-680.
- Dial, B.E., & K. Schwenk. (1996). Olfaction and predator detection in *Coleonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), with comments on the functional significance of buccal pulsing in geckos. *Journal of Experimental Zoology*. 276:415-424.
- Downes, S., & R. Shine. (1998a). Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Anim Behav*. 55:1387-1396.
- Downes, S., & R. Shine. (1998b). Sedentary snakes and gullible geckos: predator-prey coevolution in nocturnal rock-dwelling reptiles. *Anim Behav*. 55:1373-1385.
- Downes, S.J. (2002). Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behav Ecol Sociobiol*. 52:38-42.
- Fisher, R., & I. Ineich. (2012). Cryptic extinction of a common Pacific lizard *Emoia impar* (Squamata, Scincidae) from the Hawaiian Islands. *Oryx*. 46:187-195.
- Freidenfelds, N.A., T.R. Robbins, & T. Langkilde. (2012). Evading invaders: the effectiveness of a behavioral response acquired through lifetime exposure. *Behav Ecol*. 23:659-664.
- Gasc, A., M.C. Duryea, R.M. Cox, A. Kern, & R. Calsbeek. (2010). Invasive predators deplete genetic diversity of island lizards. *Plos One*. 5(8): e12061.
- Goldsbrough, C.L., R. Shine, & D.F. Hochuli. (2006). Factors affecting retreat-site selection by coppertail skinks (*Ctenotus taeniolatus*) from sandstone outcrops in eastern Australia. *Austral Ecol*. 31:326-336.
- Hayes, R.A. (2008). Seasonal responses to predator faecal odours in Australian native rodents vary between species. In: Hurst JL, Beynon RJ, Roberts SC, Wyatt TD (eds) *Chemical Signals in Vertebrates 11*. Springer, New York. pp. 379-387.
- Head, M.L., J. Scott Keogh, & P. Doughty. (2002). Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *J Chem Ecol*. 28:541-554.

- Jourdan, H., & C. Mille. (2006). Les invertébrés introduits dans l'archipel néo-calédonien : espèces envahissantes et potentiellement envahissantes. Première évaluation et recommandations pour leur gestion. In: Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur*. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, cédérom. pp. 163-214.
- Jourdan, H., R.A. Sadlier, & A.M. Bauer. (2001). Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: Evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*. 38:283-301.
- Kiesecker, J.M., & A.R. Blaustein. (1997). Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana Aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*. 78:1752-1760.
- Langkilde, T. (2010). Repeated exposure and handling effects on the escape response of fence lizards to encounters with invasive fire ants. *Anim Behav*. 79:291-298.
- Li, B., A. Belasen, P. Pafilis, P. Bednekoff, & J. Foufopoulos. (2014). Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: insights from an ancient introduction. *P Roy Soc B-Biol Sci*. 281:20140339
- Lloyd, R., R.A. Alford, & L. Schwarzkopf. (2009). Chemical discrimination among predators by lizards: Responses of three skink species to the odours of high- and low-threat varanid predators. *Austral Ecol*. 34:50-54.
- Martin, J., & P. Lopez. (2003). Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Can J Zool*. 81:1131-1137.
- Pascal, M., N. Barré, M. De Garine-Wichatitsky, O. Lorvelec, T. Frétey, F. Brescia, & H. Jourdan. (2006). Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés : invasions, disparitions. In: Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur*. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, cédérom. pp. 116-162.
- Placyk, J.S., & G.M. Burghardt. (2011). Evolutionary Persistence of Chemically Elicited Ophiophagous Antipredator Responses in Gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). *J Comp Psychol*. 125:134-142.
- Pollock, M.S., D.P. Chivers, R.S. Mirza, & B.D. Wisenden. (2003). Fathead minnows, Pimephales promelas, learn to recognize chemical alarm cues of introduced brook stickleback, *Culaea inconstans*. *Environmental Biology of Fishes*. 66:313-319.
- Russell, B.G., & P.B. Banks. (2007). Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Austral Ecol*. 32:277-286.
- Schlaepfer, M.A., P.W. Sherman, B. Blossey, & M.C. Runge. (2005). Introduced species as evolutionary traps. *Ecol Lett*. 8:241-246.
- Schlesinger, C.A., & R. Shine. (1994). Selection of diurnal retreat sites by the nocturnal gekkonid lizard *Oedura lesueurii*. *Herpetologica*. 50:156-163.
- Sih, A., D.I. Bolnick, B. Luttbeg, J.L. Orrock, S.D. Peacor, L.M. Pintor, . . . J.R. Vonesh. (2010). Predator-prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*. 119:610-621.
- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: Evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology*. 109:785-796.
- Strayer, D.L., V.T. Eviner, J.M. Jeschke, & M.L. Pace. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol*. 21:645-651.
- Towns, D.R., C.H. Daugherty, & A. Cree. (2001). Raising the prospects for a forgotten fauna: a review of 10 years of conservation effort for New Zealand reptiles. *Biol Conserv*. 99:3-16.
- Vitousek, P.M., C.M. DAntonio, L.L. Loope, M. Rejmanek, & R. Westbrooks. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zeal J Ecol*. 21:1-16.
- Weldon, P.J. (1982). Responses to Ophiophagous Snakes by Snakes of the Genus *Thamnophis*. *Copeia*:788-794.
- Weldon, P.J., & G.M. Burghardt. (1979). Ophiophage Defensive Response in Crotaline Snakes - Extension to New Taxa. *J Chem Ecol*. 5:141-151.
- Wojcik, D.P., C.R. Allen, R.J. Brenner, E.A. Forsys, & D.P. Jouvenaz. (2001). Red Imported Fire Ants: Impact on Biodiversity. *American entomologist*. 47:16-23.

Chapitre 5.

EST-CE QUE LES NOUVEAUX ENVAHISSEURS
FONT NÉCESSAIREMENT FACE A DES ESPÈCES
NATIVES NAÏVES LORSQU'ILS ARRIVENT SUR
DES ÎLES?



(a) Craudaux buffles, *Rhinella marina* (© A. Gérard); (b) rainette dorée, *Litoria aurea* (© A. Gérard); (c) bavayia à bandes claires, *Bavayia septuiclavis* (© A. Gérard); (d) petite mangouste Indienne, *Herpestes javanicus* (© Asean Journal); (e) chat haret, *Felis catus* (© P. Palmas); (f) scinque commun de litière, *Caledoniscincus austrocaledonicus* (© IMBE); (g) terrarium utilisé pour les expériences de sélection de refuge (© A. Gérard); (h) *B. septuiclavis* ayant sélectionné à un refuge à la fin des deux heures d'expérience (© A. Gérard)

5. EST-CE QUE LES NOUVEAUX ENVAHISSEURS FONT NÉCESSAIREMENT FACE A DES ESPÈCES NATIVES NAÏVES LORSQU'ILS ARRIVENT SUR DES ÎLES ?

5.1. Résumé :

Aujourd'hui encore, un nombre toujours croissant d'espèces sont introduites au delà de leurs aires de répartitions initiales et de dispersions potentielles. La présence de prédateurs natifs, ou anciennement introduits, peut être cruciale pour la reconnaissance et le développement de comportements adaptatifs face à des nouveaux prédateurs ou compétiteurs du même archétype (i.e. espèces qui occupent une même niche écologique, et montrent des traits morphologiques et comportementaux similaires lorsqu'elles interagissent avec d'autres espèces). Cela est particulièrement vrai sur les îles, où les impacts des espèces invasives ont souvent été attribués à la naïveté des espèces indigènes (i.e. absence de reconnaissance d'un nouvel « ennemi » ou de réponses adaptatives appropriées en raison d'un manque d'expérience). Dans ce contexte, nous avons testé la réponse de deux espèces de squamates endémiques de Nouvelle-Calédonie, un scinque diurne *Caledoniscincus austrocaledonicus* et un gecko nocturne *Bavayia septuiclavis*, aux odeurs de deux invasives majeures des îles du Pacifique, non encore introduites en Nouvelle-Calédonie mais déjà interceptées à leurs arrivées. Pour les deux espèces de squamates testées, ces deux potentielles invasives correspondraient à un prédateur, la petite mangouste Indienne (*Herpestes javanicus*) et un compétiteur, le crapaud buffle (*Rhinella marina*). Ces deux espèces appartiennent respectivement aux mêmes archétypes que deux espèces déjà introduite en Nouvelle-Calédonie au cours du 19^{ème} siècle : le chat haret (*Felis catus*) et la rainette dorée (*Litoria aurea*). Ces expériences ont montré que les scinques évitent le prédateur introduit déjà présent (le chat haret) mais pas le prédateur inconnu (la petite mangouste Indienne), alors qu'ils évitent le compétiteur inconnu (le crapaud buffle) et pas le compétiteur déjà introduit (la rainette dorée), tandis que les geckos n'évitent aucune des odeurs testées. Ainsi, la perte ou l'absence de naïveté varie parmi les espèces natives, et la présence de prédateurs ou de compétiteurs déjà introduits ne semble pas influencer les réponses comportementales face à un nouvel ennemi appartenant au même archétype.

Cette partie correspond à l'article soumis suivant :

Gérard, A., Jourdan, H., Million, A., et E. Vidal. Knocking on heaven's door: are novel invaders necessarily facing naïve native species on islands? Soumis à *Plos One*

5.2. Introduction

Alien predators are known to inflict greater damage on prey populations than do native predators, especially on islands (Simberloff, 1995; Salo *et al.*, 2007; Paolucci *et al.*, 2013). Invasive alien species are thus the most significant drivers of population declines and species extinctions on island ecosystems worldwide (Vitousek *et al.*, 1997; Reaser *et al.*, 2007). Naïveté, defined as a lack of predator recognition and of effective anti-predator behavior owing to the lack of a common evolutionary history with a given predator, is considered as particularly characteristic of island native species (Cox & Lima, 2006; Carthey & Banks, 2014). Diamond & Case (1986) were among the first to suggest that the devastating impacts of invasive alien predators on their new environment might be due to the naïveté of island species.

However, naïveté is not restricted to predation and can be observed in connection with any antagonistic interactions. The inability to recognize and respond effectively to a novel competitor, defined as “competitive naïveté”, could also potentially affect access to resources and hence population growth and survival (Harrington *et al.*, 2009; Heavener *et al.*, 2014). Avoiding areas with introduced predators or competitor odor, which reduces the likelihood of costly or lethal encounters, may be an important adaptive trait in native species. The few studies on recognition and avoidance of the odor of introduced species have investigated changes in ventilatory frequency choice to forage and trapping success of native species, hundreds or thousands of years after alien species introduction (Banks, 1998; Blumstein, 2002; Banks *et al.*, 2003; Russell & Banks, 2007; Mella *et al.*, 2010; Gérard *et al.*, 2014; Heavener *et al.*, 2014).

On the whole, studies on island species naïveté have examined how native species respond to introduced predators or competitors with which they have co-existed for the centuries or millennia since their introduction, allowing the native species time to acquire “eco-evolutionary experience”(Saul *et al.*, 2013). The concept of “eco-evolutionary experience” posits that biotic interactions maintained during the evolutionary history of species influences the outcome of present-day interactions between native and introduced species (Saul *et al.*, 2013). Experience is defined here as familiarity not with particular species, but rather with archetypes of interaction partners (Saul & Jeschke, 2015). An archetype refers to a set of species that occupy a similar ecological niche and show similar morphological and behavioral

traits when interacting with other species (Cox & Lima, 2006). The presence of such an archetype could influence the naïveté level of insular prey species toward a novel species of the same archetype (Cox & Lima, 2006; Carthey & Banks, 2014). According to the “common constituent hypothesis”, carnivorous predators share a nonspecific common odor that could be perceived as a danger signal, thereby inducing generalized avoidance even in naïve species (Dickman & Doncaster, 1984; Nolte *et al.*, 1994). Therefore, the presence of native or anciently introduced predators or competitors may be crucial for the recognition and development of adaptive behavior toward unknown species of the same archetype (Dickman & Doncaster, 1984; Nolte *et al.*, 1994; Saul *et al.*, 2013).

To the best of our knowledge, however, the naïveté of island native species with respect to the odor of predators or competitors not yet introduced into their natural or dispersal range has never been explored. Currently, the spread of exotic species is accelerating under the influence of a number of global change drivers such as world trade, global transport, land-use and climate change (Sutherst, 1995; Dukes & Mooney, 1999; Perrings *et al.*, 2010), and various species (including alien predators or competitors) are likely to be introduced in new regions. Biodiversity hotspots, especially islands or groups of islands, will be disproportionately exposed to a high number of invasive alien species, both currently and in the future (Bellard *et al.*, 2014).

Thus, the Pacific region contains eight insular hotspots (Myers *et al.*, 2000) whose exceptional biodiversity is severely threatened by biological invasions (Bellard *et al.*, 2014). For instance, the small Indian mongoose (*Herpestes javanicus*) (Hodgson 1836) and the cane toad (*Rhinella marina*) (Linné, 1758) are two of the most devastating animal invaders in the Pacific islands, where they have been accidentally or intentionally introduced (Hays & Conant, 2007; Wozencraft *et al.*, 2008; Solís *et al.*, 2009). The mongoose and the cane toad have severe deleterious impacts on many native species, including endemic squamates (Morley, 2004; Hays & Conant, 2007; Shine, 2010). Their direct (i.e. predation) and indirect (i.e. competition for food or shelter sites) impacts induce reductions in abundance or the extirpation of squamate species (Zug, 1991; Catling *et al.*, 1999; Taylor & Edwards, 2005; Hays & Conant, 2007; Reed *et al.*, 2007). Squamates are commonly considered to have limited cognitive abilities of memory and learning (Leal & Powell, 2012) and for this reason may be predisposed to a high level of naïveté. However, studies have shown that some squamate species are able to detect and avoid the odor of native or already introduced predators (Downes & Shine, 1998b, a; Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009; Gérard *et al.*, 2014).

New Caledonia is one of the major biodiversity hotspots in the Pacific, especially for terrestrial squamates with high diversity (105 described species and probably 20-30 new ones currently under description) and extremely high levels of narrow-range endemism (92.8%) (Bauer *et al.*, 2012; Smith *et al.*, 2007). The small Indian mongoose and the cane toad have already been intercepted at three points of entry to New Caledonia (Les Nouvelles Calédoniennes, 2009, 2010; Barrière, 2010; Comité Français de l'IUCN, 2011) (Figure 37), due to the many air and maritime links between New Caledonia and several Pacific countries already invaded by these two species (Figure 38).



Figure 37. Map of New Caledonia with interception points (✈ international airport; 🏢 Noumea harbor and Prony industrial site) for the small Indian mongoose (*Herpestes javanicus*) (🐭) and the cane toad (*Rhinella marina*) (🐸) and capture sites for the common litter skink (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) (★) and the pale striped Bavayia gecko (*Bavayia septuiclavis*) (★)

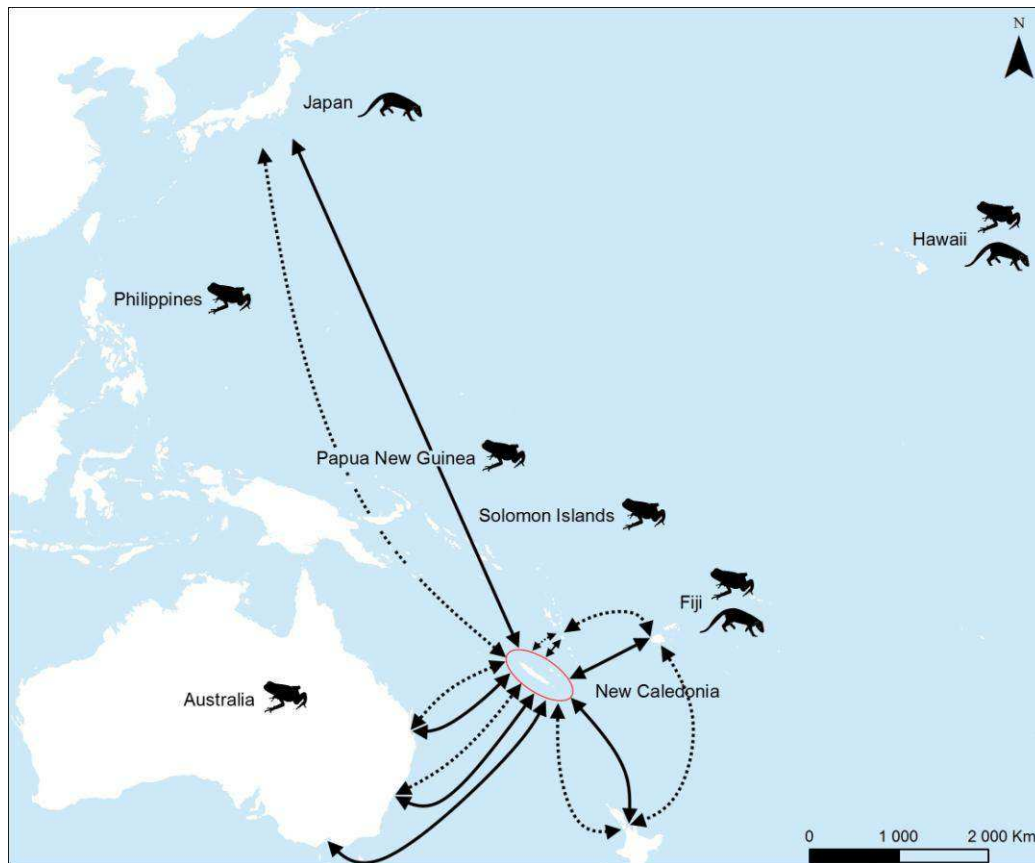


Figure 38. Map of the Pacific context regarding invasive threat by mongoose and cane toad for New Caledonia. (🐭) Islands invaded by the small Indian mongoose (*Herpestes javanicus*). (🐸) Islands invaded by the cane toad (*Rhinella marina*). Main air (↔) and maritime shipping links (↔) for New Caledonia (○)

Their future introduction and establishment therefore represents a significant ascertained threat to the New Caledonian fauna, including herpetofauna.

In this study, we tested whether two endemic squamates of New Caledonia, a diurnal skink (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) and a nocturnal gecko (*Bavayia septuiclavis*), recognize and respond to the odor of these two potential invaders (hereafter termed “unknown” species), and to the odor of two species already introduced into New Caledonia (hereafter termed “invasive alien” species), and belonging respectively to the same predator and competitor archetypes (the feral cat *Felis catus* and the golden bell frog *Litoria aurea*).

5.3. Methods

The native squamates chosen for this experiment are two common species in New Caledonia, the common litter skink (*C. austrocaledonicus*) and the pale-striped Bavayia gecko (*B. septuiclavis*). They were collected in the field (the skinks from open habitats and the

geckos from humid forest) from two areas (figure 38) currently invaded by the feral cat and the golden bell frog. Recognition and response by these two squamate species were tested through a retreat site-choice experiment. Retreat site choice provides a robust measure of predator avoidance and has been successfully used in previous studies (Downes & Shine, 1998b; Stapley, 2003; Lloyd *et al.*, 2009; Gérard *et al.*, 2014) to assess lizard avoidance behavior with respect to the odor of native or introduced predators.

The odors were obtained from samples or individuals collected in the field: from the mongoose and the cane toad in Fiji and Hawaii, where there are abundant populations of these introduced species, and from the feral cat and the golden bell frog in New Caledonia. Predator odors were obtained from fresh faeces collected in the field, from Fiji and Hawaii for the mongoose and from southern New Caledonia for the feral cat. Faeces of each species were kept frozen and then thawed and crushed on small pieces of paper towel just before the tests. Competitor odors were obtained from individuals collected in the field. The cane toad odors were obtained from 25 individuals captured in Fiji (x8) and Hawaii (x17). The golden bell frog odors were obtained from 15 individuals captured in New Caledonia. Cane toad and golden bell frog odors were obtained by placing paper towels on the floor of boxes where 4 or 5 individuals were kept for several days, to collect urine and faeces. With the cane toad, toxic exudates, extracted by pressing the parotid glands of individuals, were also deposited on the soiled paper towels from the boxes. These papers towels were then cut into small pieces of the same size as those carrying the crushed mongoose and feral cat faeces. To distinguish whether responses to odor were specific to predator or competitor odor, or simply responses to any odor, we used as control scent a biological odor outside the experience of the species and individuals tested. We chose the odor of a seabird (Wedge-tailed shearwater, *Puffinus pacificus*), an odor that was not from a predator or competitor and unfamiliar (Gérard *et al.*, 2014). As this seabird nests exclusively on the coastline (sandy beaches), there is no way that the squamate populations sampled here could have come into contact with it. The control scent odor was obtained by placing paper towels on one fresh corpse of *P. pacificus*.

Experimental tests were conducted after sunset for diurnal skinks and after sunrise for nocturnal geckos, during the normal period of inactivity when retreat sites are sought by these two species. Squamates were placed in opaque plastic boxes (L × l × h: 32 x 21 x 20 cm) containing two ceramic tiles (7 x 7 cm) as retreat sites (Figure 39).

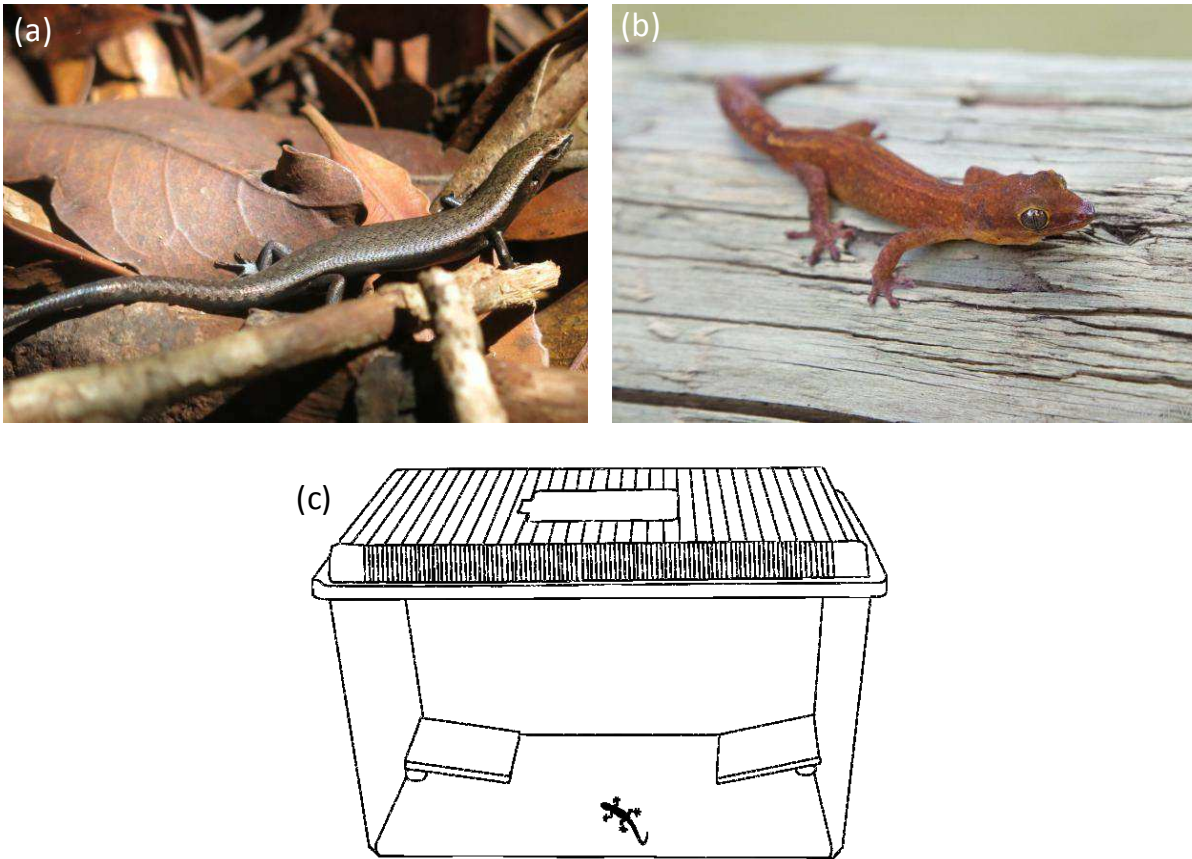


Figure 39. (a) *Caledoniscincus austrocaledonicus* (© IMBE); (b) *Bavayia septuiclavis* (© T. Vergoz); (c) Experimental design: Skinks or geckos are individually placed at the center of the front part of the box at the beginning of the experiment. (GNU Image Manipulation Program 2.8) (A. Gérard).

A paper towel was placed under each tile, one treated with odors (predator, competitor or control scent), the other with distilled water (odorless control). New pieces of paper towel, either unscented or randomly selected from the scent-carrying papers for each species, were used for each test. Boxes and tiles were washed with 95 % alcohol and dried between trials, and all manipulations were performed wearing latex gloves, to avoid human odor. Choice and position of odor (right or left) were randomly determined before each trial (Lloyd *et al.*, 2009; Stapley, 2003). Tests were performed for two hours and the result determined according to the tile under which the lizards were hiding at the end of the experiment. Gérard *et al.* 2014 (Gérard *et al.*, 2014) found in previous experiments that the skink response rate (i.e. total number of tile choices (odorless control and scented tiles) divided by total number of tests) decreased during successive tests with different odors, while the gecko response rate remained high. Therefore, to avoid this undesirable non-response effect, we exposed each skink to one odor only, while each gecko was exposed to all the odors successively, in random order (Gérard *et al.*, 2014). Tests were performed on 218 adult skinks and 79 adult geckos. For

skinks, each individual was captured several hours before the experiment and placed in a small plastic box with a few leaves and water ad libitum before the beginning of the experiment. For geckos, each individual was maintained in a small plastic box with a few leaves, a piece of wood, crickets, and water ad libitum before and between experiments. At the end of the experiment, all the skinks and geckos were released at their capture sites. Responses were measured by comparing avoidance ratings (number of odorless control tile choices divided by total number of tile choices) between tests with predator/competitor odors and two different controls: no effect of odor (i.e. fixed avoidance rating =50%) and the control scent (*P. pacificus* odor). The non-responding lizards, those that remained outside the tiles and did not choose a retreat site, were excluded from the calculation of the avoidance rating.

5.3.1. Data analysis

We tested whether skinks and geckos avoided a control scent (i.e., the odor of *P. pacificus*) unrelated to any predator/aggressor. Then, we compared lizard avoidance ratings when exposed to predator or aggressor odors, with two different controls: (i) no effect of odor (i.e., random choice corresponding to an avoidance rating of 50 %) and (ii) control scent (*P. pacificus* odor). These two ways of analyzing the data yield complementary information. The first reveals whether a predator/aggressor odor is attractive/repulsive. The second reveals whether one particular predator/aggressor odor is more attractive/ repulsive than an unknown odor unrelated to any predator/aggressor. Making this comparison should distinguish the strategy “avoid any odor” from the strategy “avoid the odor of a recognized predator”. Statistical analyses were performed using generalized linear models (GLM) for skinks and generalized linear mixed models (GLMM) for geckos, with individual identity as a random factor to control for replicated data coming from a single individual. We also added sequence (order of odor presentation) as a fixed factor in the analysis for geckos. Both models were fitted with a binomial distribution of error (with logit link) and were implemented in R 2.15.0 (Team, 2012) using the “lme4” library (Bates *et al.*, 2014).

5.4. Results

We found that neither skinks nor geckos avoided the control scent ($P=0.87$; $P=0.69$, respectively) (Figures 40, 41; Tables 13, 14) indicating that they are not simply avoiding all

scents, but are specifically responding to the scent of predators or competitors. We determined that the odor sequence did not influence gecko retreat site choice (generalized linear mixed models (GLMM; $P=0.12$)).

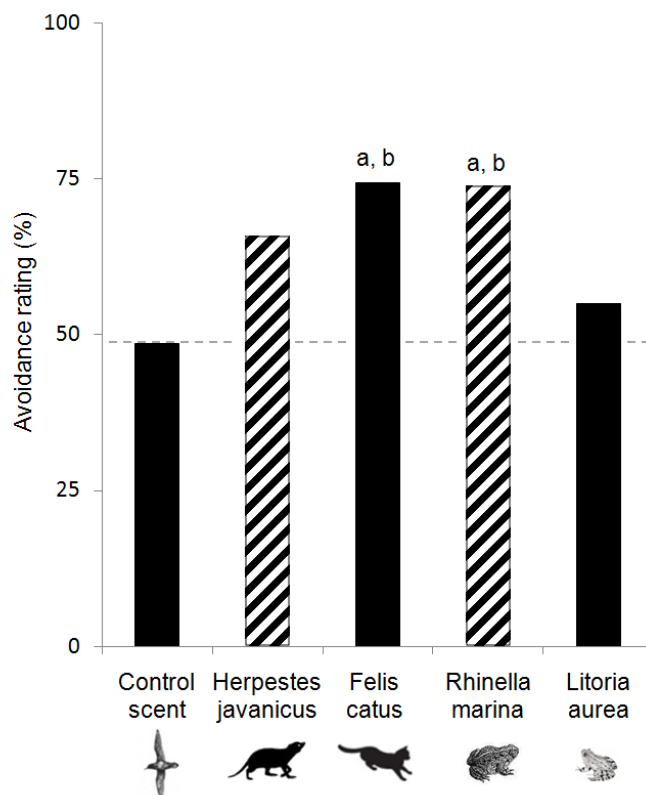


Figure 40. Avoidance rating (number of odorless control tile choices divided by total number of tile choices) of *Caledoniscincus austrocaledonicus* ($n=332$) for choice of retreat sites treated with odors of non-introduced predator (*Herpestes javanicus*), non-introduced (*Rhinella marina*) and extant (*Litoria aurea*) competitors or scent control (*Puffinus pacificus*). Black bars denote responses to the odor of species already present in New Caledonia. Hatched bars denote responses to the odor of species not yet introduced into New Caledonia. (a) significant difference with scent control (*P. pacificus*), (b) significant difference with no effect of odor (i.e. fixed avoidance rating=50%) (dotted line).

Table 13. Results of GLM for (a) skinks for tests with predator odors compared with scent control odor (*Puffinus pacificus*) (b) skinks for tests with predator odors compared with no effect of odor (i.e. fixed avoidance rating =50%).

a	Estimate	Std. Error	Pr(> z)
Control scent	-0.057	0.338	0.866
<i>H. javanicus</i>	0.711	0.481	0.139
<i>F. catus</i>	1.125	0.486	0.021
<i>R. marina</i>	1.093	0.487	0.025
<i>L. aurea</i>	0.258	0.426	0.545
b	Estimate	Std. Error	Pr(> z)
<i>H. javanicus</i>	0.654	0.342	0.056
<i>F. catus</i>	1.068	0.350	0.002
<i>R. marina</i>	1.036	0.351	0.003
<i>L. aurea</i>	0.201	0.259	0.439

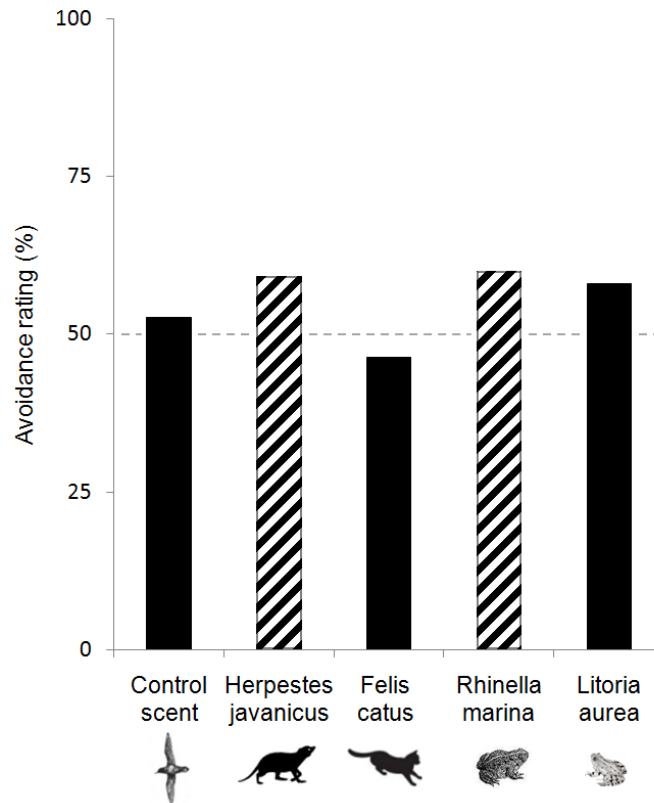


Figure 41. Avoidance rating (number of odorless control tile choices divided by total number of tile choices) of *Bavayia septuiclavis* (n=79) for choice of retreat sites treated with odor of non-introduced predator (*Herpestes javanicus*), non-introduced (*Rhinella marina*) and extant (*Litoria aurea*) competitors or scent control (*Puffinus pacificus*). Black bars denote responses to the odor of species already present in New Caledonia. Hatched bars denote responses to the odor of species not yet introduced into New Caledonia.

Table 14. Results of LME for (a) geckos for tests with predator odors compared with scent control odor (*Puffinus pacificus*) (b) geckos for tests with predator odors compared with no effect of odor (i.e. fixed avoidance rating =50%).

a	Estimate	Std. Error	Pr(> z)
Control scent	0.110	0.270	0.686
<i>H. javanicus</i>	0.258	0.409	0.527
<i>F. catus</i>	-0.256	0.432	0.536
<i>R. marina</i>	0.296	0.421	0.481
<i>L. aurea</i>	0.213	0.394	0.588
b	Estimate	Std. Error	Pr(> z)
<i>H. javanicus</i>	0.368	0.307	0.230
<i>F. catus</i>	-0.147	0.313	0.640
<i>R. marina</i>	0.405	0.323	0.209
<i>L. aurea</i>	0.323	0.286	0.260

Diurnal skinks were more responsive than nocturnal geckos whatever the intercept considered (Figures 40, 41; Tables 13, 14). In fact, the skinks avoided two of the odors (the feral cat and the cane toad) ($P < 0.02$; Figure 40; Table 13), while the geckos did not avoid any of the odors ($P > 0.21$; Figure 41; Table 14), whatever the control considered.

Neither skinks nor geckos avoided the odor of the unknown predator (the small Indian mongoose) ($P > 0.05$; Figures 40, 41; Table 13, 14). The odor of the unknown competitor (the cane toad) was avoided by skinks ($P < 0.02$; Figure 40; Table 13) but not by geckos ($P > 0.21$; Figure 41; Table 14).

The odor of the feral cat was also avoided by skinks ($P < 0.02$; Figure 40; Table 13) but not by geckos ($P > 0.54$; Figure 41; Table 14).

The odor of the golden bell frog was not avoided by skinks ($P > 0.44$; Figure 40; Table 13), nor by geckos ($P > 0.26$; figure 41; Table 14).

5.5. Discussion

Our experiment reveals that geckos are naïve with respect both to the odors of an unknown predator and an unknown competitor, as well as to the odors of a predator and a competitor they have lived with for centuries. In contrast, skinks seem to have lost some naïveté regarding the odor of a predator they have lived with for centuries and seem “predisposed” to avoid the odor of an unknown potential competitor.

According to the prey naïveté hypothesis, the ability of a prey species to detect and avoid novel predators depends on the life history, ecology, and evolutionary history of both predator and prey (e.g. degrees of experience) (Cox & Lima, 2006; Hayes *et al.*, 2006; Carthey & Banks, 2014). Prey species that have not acquired “eco-evolutionary experience” with predators belonging to certain archetypes are predisposed to high levels of naivety towards novel introduced predators from these archetypes (Saul *et al.*, 2013). However, island species that have coexisted with alien predators, for decades or centuries, and developed adaptive avoidance behavior to deal with predation risk, are more likely to avoid unknown predator odor and to associate it with a threat. This is especially true if introduced predators belong the same archetype as the unknown predator (Cox & Lima, 2006; Carthey & Banks, 2014). In this study, skinks and geckos did not avoid the odor of the small Indian mongoose, an unknown predator with which they do not share either evolutionary or ecological history, whereas skinks did recognize and avoid the odor of feral cats. Thus, although cat and mongoose could be considered as belonging to the same predator archetype (i.e. small carnivorous mammals), the presence of the feral cat for over 150 years in New Caledonia (Pascal *et al.*, 2006) and the recognition and avoidance of its odor by skinks, did not lead to the recognition and avoidance of the small Indian mongoose odor. This result appears to be somewhat inconsistent with the

“common constituent hypothesis”, according to which there is a general nonspecific carnivorous odor that prey are able to assess as a danger signal, even when predators are unfamiliar (Dickman & Doncaster, 1984; Nolte *et al.*, 1994). However, Barrio *et al.* 2010 (Barrio *et al.*, 2010) suggested that in the case of mammals, the common constituent hypothesis may only apply when taxonomic levels are closely related (i.e. between species of the same family). Therefore, due to the age divergence (about 37 million years) between Felidae and Mustelidae, the differences between these two families could be too great for there to be any avoidance of the mongoose odor by skinks (Bininda-Emonds *et al.*, 1999).

Regarding competitive naïveté toward competitors for food or shelter sites, our study showed that the skink *C. austrocaledonicus* avoided the odor of the cane toad despite their lack of shared ecological and evolutionary history. The gecko *B. septuiclavis*, however, did not avoid the cane toad odor. Differences in the biology of skinks and geckos have been advanced to explain the observed difference between these two groups of squamates in adaptive behavior when faced with introduced predators (Gérard *et al.*, 2014). Squamate species foraging in arboreal habitats (like geckos) were found to be at lower risk of decline in abundance than squamate species foraging on the ground and in riparian environments (Feit & Letnic, 2014). Moreover, diurnal skinks like the one we tested spend most of their time in retreat sites at night, when nocturnal species like the cane toad are most active. Conversely, nocturnal geckos occupy retreat sites during the day, when nocturnal species like the cane toad are less active. Therefore the selection of a retreat site without cane toad odor might be more crucial for skinks than for geckos. Moreover, the detection of toxic compounds, present in the exudates from the parotid and skin gland secretion (Lenaerts *et al.*, 2013) deposited on the paper towels, might explain the skinks’ avoidance of the odor of the cane toad. This avoidance suggests that skinks could be “predisposed” to recognize and/or to avoid this potential novel competitor and thus potential costly aggressive encounters (Gosling & McKay, 1990). Although cane toads and golden bell frogs belong to the same archetype and threat type (anouran), the avoidance of the cane toad odor by skinks does not appear to be linked to the presence in New Caledonia, and at our field sites, of the introduced golden bell frog, since skinks did not avoid the odor of this frog. Actually, neither skinks nor geckos avoided the golden bell frog, despite *ca.* 130 years of coexistence (Nicolas *et al.*, 2015). The intensity of a threat is considered important in shaping the development of adaptive behavior (Stapley, 2003; Gérard *et al.*, 2014). Although *L. aurea* is known to sometimes prey upon *C. austrocaledonicus* (Bauer & Vindum, 1990), these events are probably too sporadic (the *L.*

aurea diet being mainly composed of insects and tadpoles (Pyke & White, 2001) to induce pressure that would lead to avoidance of the odor of the golden bell frog by skinks and geckos.

This study thus shows that island species living in contact with invasive alien species for centuries may be, although not systematically, predisposed toward developing adaptive behavior with respect to species belonging to the same archetypes and introduced into their native range. Unfortunately, a number of global change drivers are accelerating the spread of exotic species. Climate change influences all invasive alien species by affecting their spread and colonization of new habitats (Sutherst, 1995). The fragmentation of the landscape by land use intensification reduces the ability of resident species to resist invasion (Sutherst, 1995). The growth and development of world markets (Perrings *et al.*, 2010), the adoption of novel species as pets (Krishnakumar *et al.*, 2009), are factors that facilitate or create conditions favorable to the arrival or progression of certain species. The possible future establishment of the small Indian mongoose and the cane toad in New Caledonia could therefore have serious consequences on the exceptional species richness of squamates in New Caledonia. The establishment of the small Indian mongoose would add predation pressure on New-Caledonian squamates, some of which have an extremely high level of narrow range endemism and are already severely threatened by feral cats and different species of introduced rodents (Beauvais *et al.*, 2006). The establishment of the cane toad could lead to lethal ingestion by large squamates (e.g. *Lioscincus nigrofasciolatum*, *Phoboscincus* sp.) and could impact the smaller endemic species via predation and competition for habitat or retreat sites (Feit and Letnic, 2014).

The increasing velocity of toad and mongoose expansion in areas where they have been introduced (Phillips *et al.*, 2007; Cirovic *et al.*, 2011), together with the difficulty or impossibility of creating barriers to further spread and the probable naïveté of local fauna in areas not yet invaded, highlight the importance of promoting biosecurity. New Caledonia, like many other Pacific islands, has become economically- and food-dependent on surrounding countries (Hughes & Lawrence, 2005). Supplies arrive in New Caledonia mainly by boat and plane, particularly from Fiji and Australia, where these potential major invaders are widely distributed. Therefore, people and supplies coming from these areas need to be the object of particular vigilance during biosecurity controls, to prevent the arrival of two of the most devastating animal invaders in the South Pacific islands. Preventing the introduction of species with a high risk of becoming invasive remains the best way to protect native species

and the most cost-effective management strategy (Pysek & Richardson, 2010; Simberloff *et al.*, 2013).

5.6. References

- Banks, P.B. (1998). Responses of Australian bush rats, *Rattus fuscipes*, to the odor of introduced *Vulpes vulpes*. *J Mammal.* 79:1260-1264.
- Banks, P.B., K.N. Hughes, & T. Rose. (2003). Do native Australian small mammals avoid faeces of domestic dogs? Responses of *Rattus fuscipes* and *Antechinus stuartii*. *Australian Zoologist.* 32:406-409.
- Barrière, P. (2010). Rapport d'autopsie des 2 mangoustes capturées au port Autonome (Nouméa). *Centre de REGulation des gros Gibiers (CREG).* Nessadiou. 3 pp.
- Barrio, I.C., C.G. Bueno, P.B. Banks, & F.S. Tortosa. (2010). Prey naïveté in an introduced prey species: the wild rabbit in Australia. *Behav Ecol.* 21:986-991.
- Bates, D., M. Maechler, & B. Dai. (2014). lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-6. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>.
- Bauer, A.M., T.R. Jackman, R.A. Sadler, & A.H. Whitaker. (2012). Revision of the giant geckos of New Caledonia (Reptilia: Diplodactylidae: Rhacodactylus). *Zootaxa.* 3404:1-52.
- Bauer, A.M., & J.V. Vindum. (1990). A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 47:17-45.
- Beauvais, M.L., A. Coleno, & H. Jourdan. (2006). Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur *Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, céderom.* 579 pp.
- Bellard, C., C. Leclerc, B. Leroy, M. Bakkenes, S. Veloz, W. Thuiller, & F. Courchamp. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecol Biogeogr.* 23:1376-1386.
- Bininda-Emonds, O.R.P., J.L. Gittleman, & A. Purvis. (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol Rev.* 74:143-175.
- Blumstein, D.T. (2002). Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *J Biogeogr.* 29:685-692.
- Les Nouvelles Calédoniennes (07 février 2009). <http://www.lnc.nc/article/environnement/enne-mi-public-numero-1>.
- Les Nouvelles Calédoniennes (25 Mai 2010). <http://www.lnc.nc/article/environnement/alerte-a-la-mangouste-sur-le-port-autonome>.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev.* 89:932-949.
- Catling, P.C., A. Hertog, R.J. Burt, J.C. Wombey, & R.I. Forrester. (1999). The short-term effect of cane toads (*Bufo marinus*) on native fauna in the Gulf Country of the Northern Territory. *Wildlife Res.* 26:161-185.
- Cirovic, D., M. Rakovic, M. Milenkovic, & M. Paunovic. (2011). Small Indian mongoose *Herpestes auropunctatus* (Herpestidae, Carnivora): an invasive species in Montenegro. *Biol Invasions.* 13:393-399.
- Comité français de l'UICN, O. (2011). Les vertébrés terrestres introduits en outre-mer et leurs impacts. Guide illustré des principales espèces envahissantes. *France.* 100 pp.
- Cox, J.G., & S.L. Lima. (2006). Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol.* 21:674-680.
- Diamond, J., & T.J. Case. (1986). Overview: introductions, extinctions, exterminations, and invasions. *Community Ecology.* pp. 65-79
- Dickman, C.R., & C.P. Doncaster. (1984). Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odor. *J Zool.* 204:521-531.
- Downes, S., & R. Shine. (1998a). Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Anim Behav.* 55:1387-1396.
- Downes, S., & R. Shine. (1998b). Sedentary snakes and gullible geckos: predator-prey coevolution in nocturnal rock-dwelling reptiles. *Anim Behav.* 55:1373-1385.
- Dukes, J.S., & H.A. Mooney. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol Evol.* 14:135-139.
- Feit, B., & M. Letnic. (2014). Species level traits determine positive and negative population impacts of invasive cane toads on native squamates. *Biodiversity and Conservation.* 24:1017-1029
- Gérard, A., H. Jourdan, C. Cugnière, A. Millon, & E. Vidal. (2014). Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two

- endemic island reptiles. *Naturwissenschaften*. 101:921-927.
- Gosling, L.M., & H.V. Mckay. (1990). Competitor assessment by scent matching - an experimental test. *Behav Ecol Sociobiol*. 26:415-420.
- Harrington, L.A., A.L. Harrington, N. Yamaguchi, M.D. Thom, P. Ferreras, T.R. Windham, & D.W. Macdonald. (2009). The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression? *Ecology*. 90:1207-1216.
- Hayes, R.A., H.F. Nahrung, & J.C. Wilson. (2006). The response of native Australian rodents to predator odours varies seasonally: a by-product of life history variation? *Anim Behav*. 71:1307-1314.
- Hays, W.S.T., & S. Conant. (2007). Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 1. A worldwide review of effects of the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus* (Carnivora : Herpestidae). *Pac Sci*. 61:3-16.
- Heavener, S.J., A.J.R. Carthey, & P.B. Banks. (2014). Competitive naivete, between a highly successful invader and a functionally similar native species. *Oecologia*. 175:73-84.
- Hughes, R.G., & M.A. Lawrence. (2005). Globalisation, food and health in Pacific island countries. *Asia Pac J Clin Nutr*. 14:298-306.
- Krishnakumar, K., R. Raghavan, G. Prasad, A. Bijukumar, M. Sekharan, B. Pereira, & A. Ali. (2009). When pets become pests - exotic aquarium fishes and biological invasions in Kerala, India. *Curr Sci India*. 97:474-476.
- Leal, M., & B.J. Powell. (2012). Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology Letters*. 8:28-30.
- Lenaerts, C., M. Demeyer, P. Gerbaux, & B. Blankert. (2013). Analytical aspects of marinobufagenin. *Clin Chim Acta*. 421:193-201.
- Lloyd, R., R.A. Alford, & L. Schwarzkopf. (2009). Chemical discrimination among predators by lizards: Responses of three skink species to the odours of high- and low-threat varanid predators. *Austral Ecol*. 34:50-54.
- Mella, V.S.A., C.E. Cooper, & S.J.J.F. Davies. (2010). Ventilatory frequency as a measure of the response of tamar wallabies (*Macropus eugenii*) to the odour of potential predators. *Aust J Zool*. 58:16-23.
- Morley, C.G. (2004). Has the invasive mongoose *Herpestes javanicus* yet reached the island of Taveuni, Fiji? *Oryx*. 38:457-460.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, & J. Kent. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403:853-858.
- Nicolas, V., P. Grandcolas, F. Braux, H. Jourdan, A. Malau, A. Couloux, & A. Ohler. (2015). Recent species in old Islands: the origin of introduced populations of *Litoria aurea* (Anura: Hylidae) in New Caledonia and Wallis. *Amphibia-Reptilia*. 36:65-81.
- Nolte, D.L., J.R. Mason, G. Epple, E. Aronov, & D.L. Campbell. (1994). Why are predator urines aversive to prey? *J Chem Ecol*. 20:1505-1516.
- Paolucci, E.M., H.J. MacIsaac, & A. Ricciardi. (2013). Origin matters: alien consumers inflict greater damage on prey populations than do native consumers. *Divers Distrib*. 19:988-995.
- Pascal, M., N. Barré, M. De Garine-Wichatitsky, O. Lorvelec, T. Frétey, F. Brescia, & H. Jourdan. (2006). Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés : invasions, disparitions. In: *Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, céderom*. pp. 116-162
- Perrings, C., H. Mooney, & M. Williamson. (2010). Bioinvasions and globalization. *Oxford University Press, Oxford*. 288 pp.
- Phillips, B.L., G.P. Brown, M. Greenlees, J.K. Webb, & R. Shine. (2007). Rapid expansion of the cane toad (*Bufo marinus*) invasion front in tropical Australia. *Austral Ecol*. 32:169-176.
- Pyke, G.H., & A.W. White. (2001). A review of the biology of the green and golden bell frog *Litoria aurea*. *Australian Zoologist*. 31:563-598.
- Pysek, P., & D.M. Richardson. (2010). Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources*. 35:25-55.
- Reaser, J.K., L.A. Meyerson, Q. Cronk, M. De Poorter, L.G. Eldrege, E. Green, . . . L. Vaiutu. (2007). Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environ Conserv*. 34:98-111.
- Reed, R.N., K.A. Bakkegard, G.E. Desy, & S.M. Plentovich. (2007). Diet composition of the invasive cane toad (*Chaunus marinus*) on Rota, Northern Mariana Islands *Pacific conservation biology*. 13:219-222.
- Russell, B.G., & P.B. Banks. (2007). Do Australian small mammals respond to native and

- introduced predator odours? *Austral Ecol.* 32:277-286.
- Salo, P., E. Korpimäki, P.B. Banks, M. Nordstrom, & C.R. Dickman. (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 274:1237-1243.
- Saul, W.C., & J.M. Jeschke. (2015). Eco-evolutionary experience in novel species interactions. *Ecol Lett.* 18:236-245.
- Saul, W.C., J.M. Jeschke, & T. Heger. (2013). The role of eco-evolutionary experience in invasion success. *NeoBiota.* 17:57-74.
- Shine, R. (2010). The ecological impact of invasive cane toad (*Bufo marinus*) in Australia. *The Quarterly Review of Biology* 85:253-291.
- Simberloff, D. (1995). Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? *Pac Sci.* 49:87-97.
- Simberloff, D., J.L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D.A. Wardle, J. Aronson, . . . M. Vila. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol Evol.* 28:58-66.
- Smith, S.A., R.A. Sadler, A.M. Bauer, C.C. Austin, & T. Jackman. (2007). Molecular phylogeny of the scincid lizards of New Caledonia and adjacent areas: Evidence for a single origin of the endemic skinks of Tasmantis. *Mol Phylogenet Evol.* 43:1151-1166.
- Solís, F., R. Ibáñez, G. Hammerson, B. Hedges, A. Diesmos, M. Matsui, . . . P. Ponce. (2009). *Rhinella marina*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2.* <www.iucnredlist.org>
- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: Evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology.* 109:785-796.
- Sutherst, R.W. (1995). Climate change and invasive species: a conceptual framework. In: *Mooney, H. A. and R. J. Hobbs (Ed) Invasive species in a changing world. Island Press.* pp. 211-240
- Taylor, R., & G. Edwards. (2005). A review of the impact and control of cane toads in Australia with recommendations for future research and management approaches. *A report to the Vertebrates Pests Committee from the National Cane Toad Taskforce.* 103 pp.
- Team, R.D.C. (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>*
- Vitousek, P.M., C.M. DAntonio, L.L. Loope, M. Rejmanek, & R. Westbrooks. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zeal J Ecol.* 21:1-16.
- Wozencraft, C., J.W. Duckworth, A. Choudury, D. Muddapa, P. Yonzon, B. Kanchanasaka, . . . G. Veron. (2008). *Herpestes javanicus*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2.* <www.iucnredlist.org>
- Zug, G.R. (1991). Lizards of Fiji: natural history and systematics. *Bishop Museum Press, Honolulu, HI, USA.* 136 pp.

Chapitre 6.

RÉPONSES D'UN SQUAMATE INSULAIRE ENDÉMIQUE APRÈS DES EXPOSITIONS RÉPÉTÉES A DEUX ESPÈCES AGRESSIVES DE FOURMIS INVASIVES



(a) Recherche de scinques communs de litière, *Caledoniscincus austrocaledonicus* (© M. Le Yannou-Cateine) ; (b) expérience d'expositions répétées des *C. austrocaledonicus* à deux espèces de fourmis invasives (© R. Pouteau) ; (c) fourmi à grosse tête, *Pheidole megacephala* (© PIA key) ; (d) scinque commun de litière, *Caledoniscincus austrocaledonicus* (© IMBE) ; (e) fourmi de feu tropicale (*Solenopsis geminata*) (© PIA key) ; (f) *S. geminata* entrain de piquer un *C. austrocaledonis* (© R. Pouteau)

6. RÉPONSES D'UN SQUAMATE INSULAIRE ENDÉMIQUE APRÈS DES EXPOSITIONS RÉPÉTÉES A DEUX ESPÈCES AGRESSIVES DE FOURMIS INVASIVES

6.1. Résumé :

Parmi les espèces invasives, les fourmis non-natives ont des impacts considérables sur une large gamme de vertébrés natifs (mammifères, squamates, oiseaux) des écosystèmes insulaires et continentaux où elles sont introduites. Les squamates peuvent être particulièrement vulnérables aux impacts directs (i.e. prédation) et indirects (i.e. compétition) des espèces de fourmis invasives. Apprendre à échapper à ces fourmis, ce qui permet de limiter l'envenimation lors des rencontres agressives, est une réponse comportementale efficace envers ce type de menace. Dans cette étude, nous examinons le comportement d'évitement d'un lézard endémique de Nouvelle-Calédonie, le scinque commun de litière (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) en réponse à la présence et à l'exposition répétée à deux espèces de fourmis introduites, la fourmi de feu tropicale (*Solenopsis geminata*) et la fourmi à grosse tête (*Pheidole megacephala*). Les lézards ont été capturés au niveau de sites envahis et non-envahis par ces espèces de fourmis, ce qui nous a permis d'obtenir des lots d'individus expérimentés (i.e. issus de zones envahies) et inexpérimentés (i.e. issus de zones non-envahies) face à ces menaces. Nous avons utilisé un dispositif dans lequel les différents lézards ont été déposés au milieu d'une fourmilière expérimentale, et nous avons analysé leur taux de sortie de la fourmilière, au niveau global (i.e. pour chaque lot d'individus) et au niveau individuel, ainsi que le temps qu'ils mettaient à sortir. Les résultats de cette étude montrent (i) que les réponses comportementales d'évitements varient en fonction du statut expérimenté ou inexpérimenté des individus (ii) ces réponses ne semblent pas pouvoir être acquises au cours des expositions répétées aux fourmis mais pourraient être améliorées par les individus inexpérimentés n'ayant pas encore calibré leur réponse face à ces menaces (iii) une variabilité individuelle de réponse en fonction de l'espèce de fourmis testée et du statut des individus. Cette étude souligne que des espèces invasives peuvent induire le développement de réponses adaptatives chez des espèces natives, et participe à la compréhension des différents processus pouvant permettre la coexistence entre espèces natives et introduites.

Cette partie correspond à l'article en préparation suivant :

Gérard, A., Vidal, E., Millon, A., et H. Jourdan. Escape response of an endemic island reptile after repeated exposure to aggressive invasive ants. En préparation pour *Animal Behaviour*

6.2. Introduction

Biological invasions are today considered a major factor in the decline or extinction of native biota (Clavero & Garcia-Berthou, 2005; Sax & Gaines, 2008). The introduction of invasive species such as non-native ants impacts both continental and island ecosystems throughout the world (Human & Gordon, 1996; Holway *et al.*, 2002; Plentovich *et al.*, 2009; Wittman, 2014). Experimental evidence suggests that these invasions could affect a wide range of vertebrate populations, including mammals, birds and squamates (Allen *et al.*, 1995; Feare, 1999; Jourdan *et al.*, 2001; Laakkonen *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2004; Plentovich *et al.*, 2009; Fisher & Ineich, 2012). Squamates may be particularly susceptible to direct (i.e. predation on vulnerable egg-stage, hatchlings or hibernating individuals) and indirect (i.e. exploitation or interference competition) impact from invasive ants (Allen *et al.*, 1994; Allen *et al.*, 2004; Wetterer, 2011). In the case of adult lizards, the impact predominantly results from interference competition (i.e. stings or bites). Stinging ants, and particularly those of the genus *Solenopsis*, are aggressive ants carrying allergens in their venom, which inflict extremely painful stings that are important for prey capture and defence (Haight & Tschinkel, 2003; Jourdan & Mille, 2006; Sukprasert *et al.*, 2012). Biting ants such as *Pheidole sp.* have an atrophied sting but use mass recruitment of aggressive soldiers to attack with bites (Wilson, 2003).

Negative impact from invasive species on native species has been often credited to the naïveté of native taxa, which is defined as “the existence of ineffective defences toward a novel introduced enemy owing to the lack of an evolutionary history with a given enemy archetype” (Cox & Lima, 2006; Carthey & Banks, 2014). In these cases, an archetype refers to a set of species that occupy a similar ecological niche and show similar morphological and behavioural traits when interacting with other species (Cox & Lima, 2006; Saul & Jeschke, 2015). To date, direct interactions between invasive ants and lizards has been tested only for the native fence lizard (*Sceloporus undulatus*) with respect to the non-native ant (*Solenopsis invicta*) in the United States (Langkilde, 2009, 2010; Trompeter & Langkilde, 2011; Freidenfelds *et al.*, 2012), but not in a context of competitive naïveté assessment. Moreover, and to the best of our knowledge, no studies have yet compared how squamates respond to different species of invasive ants.

In agonistic (i.e. aggressive) encounters with ants, learning to escape after the initial encounter, i.e. a loss of naïveté that reduces the risk of additional ants being recruited to the

attack, constitutes an effective behavioural defence (Langkilde, 2010; Freidenfelds *et al.*, 2012). An animal's ability to learn can depend on many factors, including the individual's physiological status (Overli *et al.*, 2007), the nature of the stimulus (Suboski, 1992; Terrick *et al.*, 1995) and the individual's history of exposure (Huntingford & Wright, 1992). In fact, learning to respond to stimuli is generally only possible if an individual encounters these stimuli, a scenario relatively common in nature between two native species sharing evolutionary history (Losos *et al.*, 2004). However, the escape behaviour shown toward invasive ant species may be modified through experience, as the information acquired during encounters can be used to predict and prepare an individual for future encounters with the same stimuli (Langkilde, 2010). The response of native lizards to attacks from invasive ants may depend on the population's history of exposure to invasion: individuals from ant-invaded sites are more likely to respond to encounters than individuals from an uninvaded location (Langkilde, 2009).

New Caledonia, a South Pacific archipelago, is a major hotspot for squamates, with high species diversity and an extremely high level of narrow range endemism (Smith *et al.*, 2007; Bauer *et al.*, 2012). In the native ecosystem, squamates have traditionally been the top predator, little impacted by ants. This is because the native ant fauna of New Caledonia is characterised by species that establish small colonies and do not dominate the habitat; they have poor recruitment capacities and low aggressiveness (Jourdan, 1999). These features of New Caledonian native ant species limit their interaction with native squamates and there is no predation or competition for resources between the two. However, New Caledonia has come under increasing pressure from ant invasions since European settlement (after 1853), with the introduction and spread of four of the six major invasive ants recognised worldwide (the tropical fire ant, *Solenopsis geminata*; the yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*; the big-headed ant, *Pheidole megacephala* and the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*) (Jourdan & Mille, 2006). All these species present life history traits (i.e. social structure, polygyny and large colonies, capacity to dominate habitat and monopolise resources) which differ dramatically from those of the New Caledonian native ant species (Jourdan, 1999).

Among these four species of invasive ants, *P. megacephala*, probably native to the Afrotropic, either to west Africa or the Ethiopian region or even the Malagasy region (Emery, 1915; Wetterer, 2007; Fischer & Fisher, 2013), was introduced into New Caledonia between 1955 and 1964 (Jourdan & Mille, 2006). *S. geminata*, originating from South America, was introduced at the beginning of European colonization in about 1871 (Emery, 1883; Jourdan &

Mille, 2006). Interactions between *P. megacephala*, *S. geminata* and terrestrial squamates mainly occur through interference competition (i.e. aggression by bites). Therefore, squamates need to learn to cope with these aggressor species in order to persist in invaded sites.

We examined the escape response of a New Caledonian endemic lizard, the common litter skink, *Caledoniscincus austrocaledonicus*, faced with *S. geminata* and *P. megacephala*. Escape responses were expected to vary according to whether or not skinks came from sites invaded by these ants. We also expected responses to the two invasive ant species to differ, since *S. geminata* has a sting that is more painful than the bite of *P. megacephala*.

6.3. Methods

6.3.1. Study species and sites

C. austrocaledonicus is a relatively abundant little diurnal endemic skink inhabiting the litter of both open and wooded habitats on the west coast of the main island (Bauer & Sadlier 2000). For our study, skinks were collected by hand in the south of the main New Caledonia island, from three sites each containing different invasive ant communities. Two of these sites (hereafter site 1 and 2) were respectively invaded by *S. geminata* and *P. megacephala*. We had previously ascertained that no other invasive ant species were present, by the use of attractive bait. Skinks collected at these sites are hereafter referred to as “experienced”, meaning that they were living in contact with the invasive ants with which they were tested. The last site (hereafter site 3) was not invaded by either *S. geminata* or *P. megacephala* or other invasive ants, as ascertained by the use of attractive bait. Skinks from this site are hereafter termed “inexperienced” because they were not living in contact with the invasive ants tested.

C. austrocaledonicus were captured one day before tests. We captured 34 skinks on site 1, 40 on site 2 and 80 on site 3, depending on availability. Each individual was maintained in a small numbered individual plastic box (for purposes of identification) containing a few leaves and a piece of wood for shelter, termites, and water ad libitum before and between experiments (Freidenfelds *et al.*, 2012). At the end of the series of behavioural tests, individuals were released at their capture location.

For each ant species, colonies were collected five days before the start of the tests from the same location where the skinks were captured. The colonies were maintained in plastic boxes (1×w×h: 28×28×9 cm), with sandy substrate, to allow them to build anthills. This yielded us two experimental anthills (one for each invasive ant species). Water and peanut butter were provided ad libitum throughout the experiment, placed respectively on a small plastic tube and on aluminium foil. This made them easy to remove, ensuring that no unconsumed peanut butter remained in the anthill and that moisture content was the same for each test. The edges of the experimental box were greased to prevent the ants from escaping. One plastic box with only sandy substrate and no ants was used as control throughout the experiments.

6.3.2. Behavioural assays

Behavioural responses of skinks to exposure to these two aggressive invasive ant species were tested by staging experimental encounters between skinks and ants. Skinks were removed from their individual holding box and placed directly in the centre of the experimental box, without hand manipulation. All tests were performed under a heating lamp to maintain the same temperature (28°C) for the entire experiment (Figure 42).

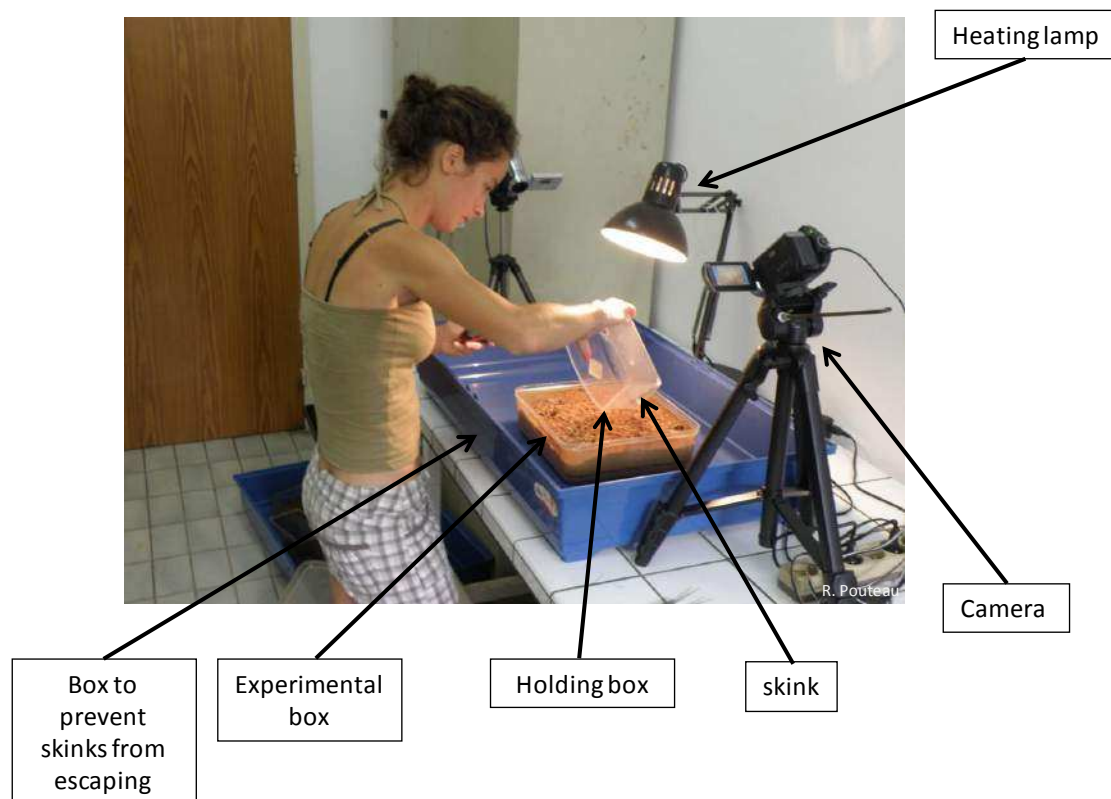


Figure 42. Diagram of the experimental design used for experiments.

For the control test on the first day, each skink was placed in the experimental control box. For the next six days of encounters with ants (i.e. day 1 to day 6), the skink was placed in an experimental box with anthills. We observed escape behaviour (i.e. whether the skinks fled the box and after how long) both in the experimental control box on the first day of the experiment and in the experimental boxes containing anthills for each consecutive day's encounter with ants. Any lizards that fled an experimental box during the first seconds were repositioned, to ensure that their escape response was due to an external stimulus (e.g. ants) and not simply a consequence of being placed in the box (Langkilde, 2010). Before each encounter between ants and a new individual, we checked that at least forty ants were active (i.e. foraging at the surface of the ground) in the box. Each test was video-recorded. Tests started when a skink was placed in the experimental box, and ended either as soon as the skink fled the experimental box or after 2 minutes, when skinks that did not exit the box were removed. Skinks captured from the site invaded by *S. geminata* (site 1) were placed in the experimental box containing the *S. geminata* anthill, and skinks captured from the site invaded by *P. megacephala* (site 2) in the box containing the *P. megacephala* anthill. Of the 80 skinks captured from the uninvaded site (i.e. site 3), forty were exposed to *S. geminata* and forty to *P. megacephala*. Each skink was tested only once a day, and the experiments were spread over one week. Comparing the control test with day 1 of exposure to ants was intended to indicate whether the escape behaviour of the lizards differed in the presence of ants, as well as to eliminate the possibility that behavioural responses were linked to another external stimulus rather than to the presence of ants. The use of six tests involving exposure to ants allowed us to observe whether the escape response of skinks varies depending on whether individuals are “experienced” or “inexperienced” and/or on the particular invasive ant species involved, as well as on whether exposure to this threat is repeated.

6.3.3. Data analysis

We analysed whether (i) the skink escape rate (i.e. number of skinks leaving the box divided by total number of skinks tested) and (ii) the average time before exiting the box (measured from video evidence) vary according to whether or not ants are present, and also whether they vary between the first and sixth days of successive exposure to ants. Statistical analyses were performed using generalised linear mixed models (GLMM) with individual identity as a random factor to control for replicated data coming from the same individual (Gérard *et al.*, 2014). The time before exiting the box was only measured for individuals that

left the box during the 2 minutes of the test. We performed interactive and additive models for each analysis; results are presented in supplementary material (Annexe 4). Results from the additive models are presented only when they provide information that supplements the interactive model results. To analyse individual escape rates, we attributed a “number of flights” to each individual corresponding to its number of flights over the 6 tests of exposure to ants. The number “0” was attributed to individuals that never left the box; “1” was attributed to individuals that left the box only once during the 6 tests, and so on; “6” was attributed to individuals that left the box during each of the 6 tests. The proportion comparison test of Kolmogorov-Smirnov was used to determine how individuals are distributed among these “numbers of flights” (i.e. number of individuals for each “number of flights” divided by total number of individuals tested) and whether these distributions vary depending on whether individuals are “experienced” or “inexperienced”. All analyses were implemented in R 2.15.0 (R Development Core Team 2012) using the “lme4” library (Bates *et al.*, 2014).

6.4. Results

6.4.1. Escape rate

6.4.1.1. Effect of ants’ presence on skink escape rate (control test vs tests with ants)

The presence of *P. megacephala* or *S. geminata* in the experimental box significantly increased the number of skinks that fled the box, compared with the control experiment conducted without any ants ($P=0.002$; $P=0.000$ respectively) (Figures 43; tables 1, 2 (annexe 4)). For *P. megacephala*, a similar increase was observed regardless of whether the skinks were “experienced” or “inexperienced” ($P>0.731$) (Figure 43a; table 1 (annexe 4)). For *S. geminata*, however, the increase was significantly higher for “experienced” than for “inexperienced” individuals ($P<0.002$) (figure 43b; table 2 (annexe 4)). Overall, this increase in individuals fleeing the box in response to the presence of ants was significantly greater for individuals encountering *S. geminata* than for individuals encountering *P. megacephala*, whether “experienced” or “inexperienced” ($P<0.026$) (table 3 (annexe 4)).

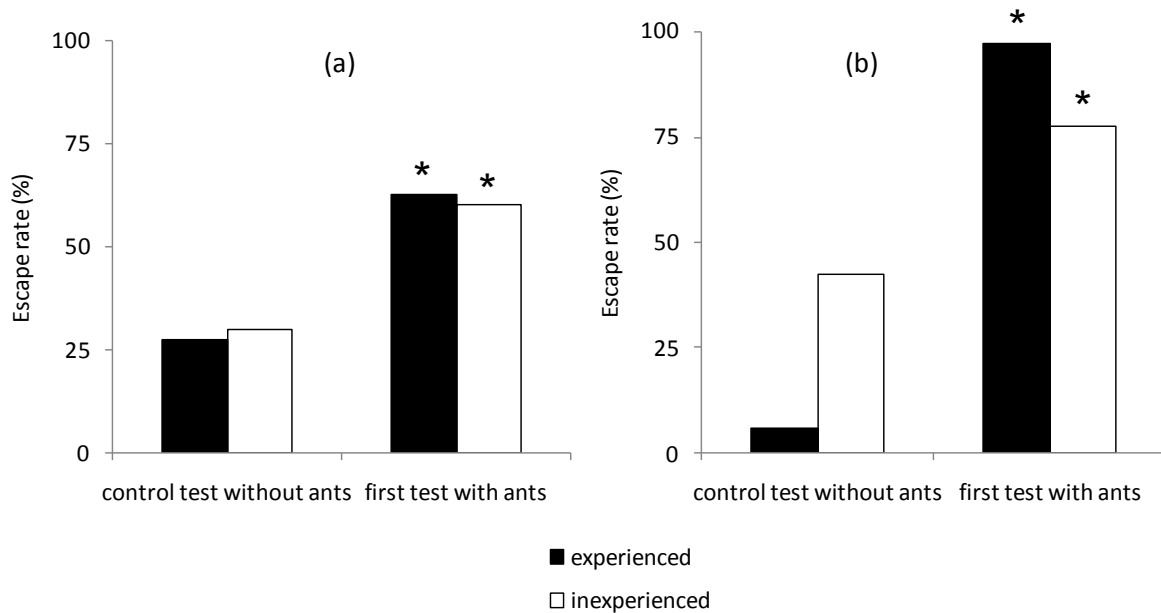


Figure 43. Exit rate (i.e. number of individuals that leave the box divided by total number of individuals tested) of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks in absence (day 0) and presence (day 1) of (a) *P. megacephala* and (b) *S. geminata*. * correspond to significant difference with respective control test.

6.4.1.2. Effect of repeated exposure to ants on skink escape rate

The skink escape rate did not significantly evolve between the first and the sixth days of repeated exposure to *P. megacephala* or *S. geminata* ($P > 0.304$ and $P > 0.254$ respectively) (figure 44a, b; table 4, 5 (annexe 4)).

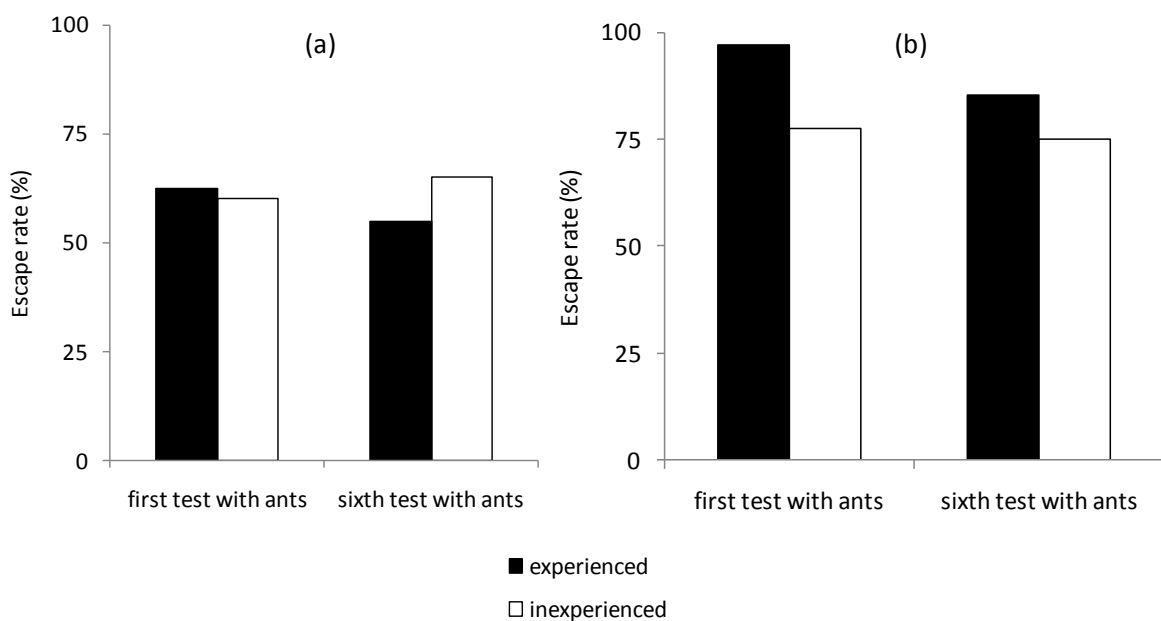


Figure 44. Exit rate (i.e. number of individuals that leave the box divided by total number of individuals tested) of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks on the first day of exposure (day 1) and the last day (day 6) of repeated exposure to (a) *P. megacephala* and (b) *S. geminata*.

Faced with *P. megacephala*, the skink escape rate was similar regardless of whether individuals were “experienced” or “inexperienced” ($P>0.304$) (figure 44a; table 4 (annexe 4)). Faced with *S. geminata*, the escape rate of “experienced” skinks was significantly higher than the escape rate of “inexperienced” skinks ($P<0.05$) (figure 44b; table 5 (annexe 4)). Overall, the escape rate of individuals faced with *S. geminata* (whatever their status) was significantly higher than that of individuals faced with *P. megacephala* (whether experienced or inexperienced) ($P=0.012$) (table 6 (annexe 4)).

6.4.2. Average time before exiting the box

6.4.2.1. Effect of ant presence on average time before exiting the box

The presence of *P. megacephala* increased the average time before “inexperienced” individuals left the box ($P=0.001$) (figure 45a; table 7 (annexe 4)) but did not affect the time before “experienced” skinks left the box ($P>0.05$) (figure 45a; table 7 (annexe 4)).

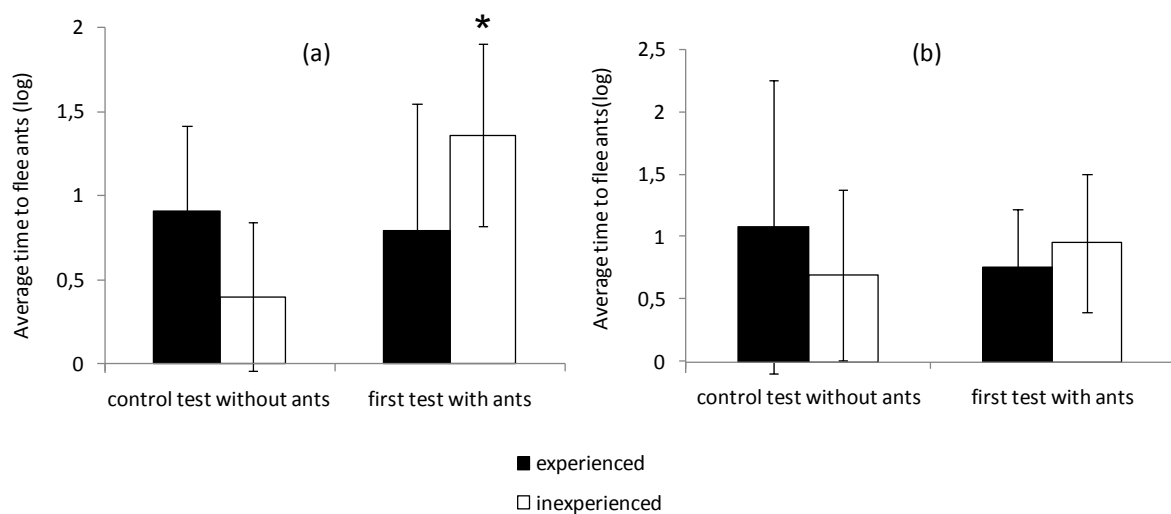


Figure 45. Average time taken to leave the box by ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks in absence (day 0) and presence (day 1) of (a) *P. megacephala* and (b) *S. geminata*. * correspond to significant difference with respective control test.

The presence of *S. geminata* did not affect the time before skinks, whether “experienced” or “inexperienced”, left the box, which was similar in both cases ($P>0.194$) (figure 45b; table 8 (annexe 4)). Overall, there is no difference between the time before individuals confronted with *S. geminata* fled the box and the time before “experienced” individuals confronted with *P. megacephala* fled ($P>0.05$) (table 9 (annexe 4)).

6.4.2.2. Effect of repeated exposure to ants on average time before exiting the box

The average time before individuals faced with *P. megacephala* left the box did not evolve significantly between the first and the sixth successive days of encounters with ants ($P>0.284$) (figure 46a; table 10 (annexe 4)).

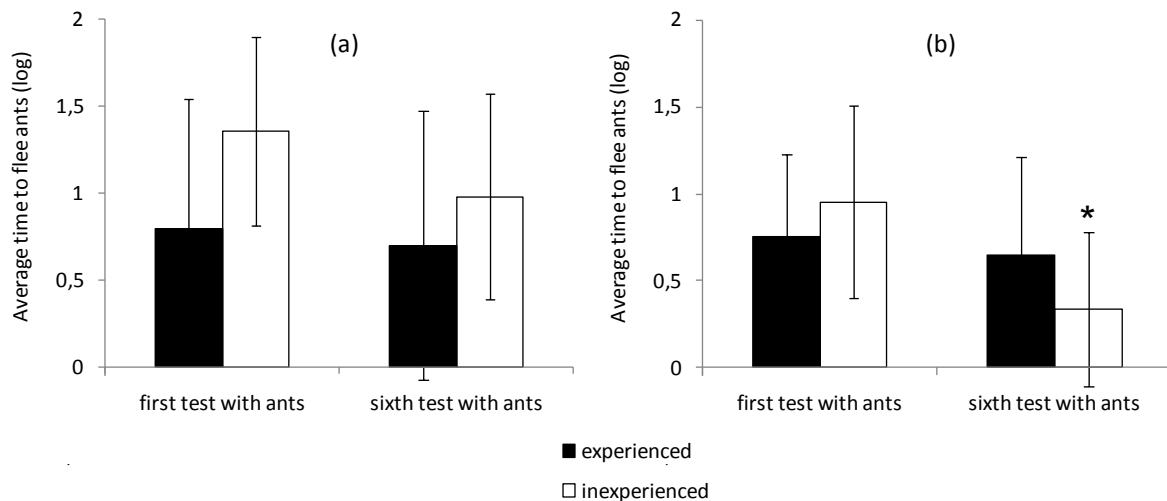


Figure 46. Average time taken to leave the box by ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks on the first day of exposure (day 1) and the last day (day 6) of repeated exposure to (a) *P. megacephala* and (b) *S. geminata*. * correspond to significant difference with respective first test.

However, the average time before “inexperienced” individuals faced with *P. megacephala* left the box was significantly higher than the average time before “experienced” individuals fled ($p=0.010$) (figure 46a; table 10 (annexe 4)). For skinks faced with *S. geminata*, the average time before the “inexperienced” individuals left the box was significantly higher on the first day of exposure than the average time before the “experienced” individuals fled ($P=0.05$) (figure 46b; table 11 (annexe 4)). However, the average time before the “inexperienced” individuals fled decreased between the first and the sixth successive days of encounters with ants, and was similar to the average time before the “experienced” individuals left the box on the sixth day of experiments ($P=0.006$) (figure 46b; table 11 (annexe 4)). Overall, on the sixth day of exposure to ants, the average time before individuals faced with *P. megacephala* fled (whether experienced or inexperienced) was significantly longer than the average time before individuals faced with *S. geminata* fled ($P=0.000$) (table 12 (annexe 4)).

6.4.3. Individual escape rate

For skinks faced with *P. megacephala*, there is no difference between “experienced” and “inexperienced” individuals in the distribution of individuals among “numbers of flights”, ($P=0.99$) (Figure 47 a).

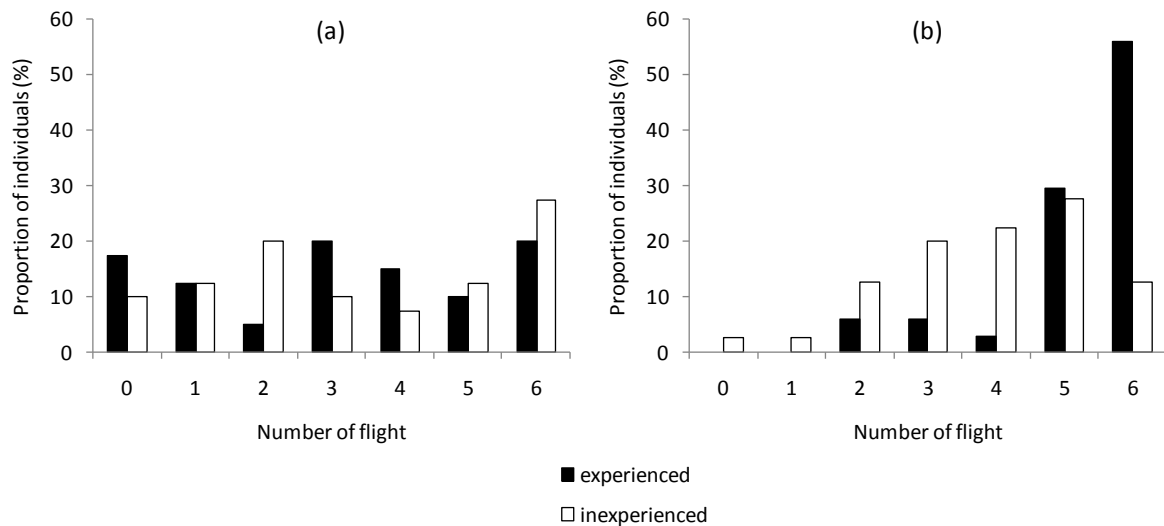


Figure 47. Individual escape rate (i.e. number of individuals that never leave the box (number of flights 0) or number of flights by individuals (number of flights 1 to 6) divided by total number of individuals tested) for ‘experienced’ and ‘inexperienced’ individuals faced with (a) *P. megacephala* and (b) *S. geminata*.

In the experiments involving *S. geminata*, there is a difference between “experienced” and “inexperienced” individuals in the distribution of individuals ($P=0.001$) (figure 47 b). The distribution is relatively homogeneous for “inexperienced” individuals, while the majority of “experienced” individuals (85.3%) left the box either in each test (55.9%) or five to six times out of six tests (29.4%).

6.5. Discussion

Our experiments reveal that the presence of invasive aggressive ants, and repeated exposure to these threats, may induce behavioural responses in island skinks. These responses may vary according to the species of the aggressive ants tested and to whether the lizards are experienced or inexperienced in co-existing with the ants.

The presence of *S. geminata* and *P. megacephala* induced an increased escape response (i.e. escape rate) from skinks, compared with the control experiment conducted without any ants, both for experienced and for inexperienced lizards. This confirms an effect of the presence of ants, which initiates the skink escape response, even when the threat has not previously been encountered. The responses of inexperienced individuals may be due to aggressive encounters with native ant species, which may have led to the acquisition of “eco-evolutionary experience” influencing responses toward currently introduced ant species (Saul *et al.*, 2013).

However, for the three behavioural responses assessed for this study (i.e. escape rate; average time before fleeing the box; individual escape rate), the escape responses of inexperienced individuals seem less appropriate to the threat than those of experienced individuals, in experiments both with *P. megacephala* and with *S. geminata*. The escape rate of inexperienced individuals encountering *S. geminata* was lower than that of experienced individuals. Individual escape rates of inexperienced individuals encountering *S. geminata* were also lower than those of experienced individuals. Moreover, inexperienced individuals faced with *P. megacephala* took longer to leave the box than experienced individuals. Finally, inexperienced individuals faced with *S. geminata* took longer to leave the box than experienced individuals on the first day of exposure to ants. Like many responses toward enemies, fleeing is probably costly, disrupting a lizard’s normal activity and potentially causing it to move farther from refuge (Blumstein, 2002; Cooper & Perez-Mellado, 2004; Amo *et al.*, 2007). This could explain why inexperienced individuals in our study did not show the most appropriate escape responses towards these two previously unencountered threats. This could also explain the longer time taken by inexperienced individuals to leave the box on the first day they were faced with *P. megacephala* compared to the control test: time spent assessing whether fleeing is necessary is time well spent for these lizards (Langkilde, 2010). Conversely, an individual that has regularly experienced attacks from ants (like the experienced individuals in this study) may determine that rapidly fleeing is typically the best course of action when an ant is encountered (Langkilde, 2010), which could explain the higher escape responses of the experienced individuals.

The escape rates of skinks faced with *P. megacephala* or *S. geminata* did not evolve during the 6 days of repeated exposure to ants. This is consistent with Langkilde (2010), who concluded that even repeated exposure to ants does not induce adult lizards to develop escape behaviour. However, although these escape rates were unchanged after 6 days of exposure to

ants, skinks encountering *S. geminata* consistently showed a higher escape rate than skinks encountering *P. megacephala*, whether experienced or inexperienced. Differences between these two species of ants also appeared for (i) individual skink escape rates and (ii) time before skinks left the box. Individual escape rates were homogenous when lizards were faced with *P. megacephala*, while the escape rates of individuals faced with *S. geminata* varied. Individuals faced with *S. geminata* took less time to leave the box than those faced with *P. megacephala*, on the 6th day of confrontation with ants. This suggests that the greater aggressiveness and the more painful stings of *S. geminata* than the bites of *P. megacephala* induce a more pronounced response from skinks. Some studies have shown that squamate species are able to prioritise avoidance based on level of predation risk (Stapley, 2003), but there has never been any investigation into how responses to different levels of interference competition may vary. Langkilde (2009) also showed that the likelihood that adult lizards will behaviourally respond to fire ant attack increases with time since invasion. The introduction of *S. geminata* about a century before *P. megacephala* could also explain the more pronounced response of skinks facing this species of invasive ant.

In a previous study (Gérard *et al.*, 2014), the odours of *P. megacephala* and *S. geminata* did not influence refuge site selection by *C. austrocaledonicus*. Thus, although the odour of these two species of invasive ants (probably quite volatile in the natural habitat and mainly located near the anthill) does not induce avoidance behaviour by skinks, direct encounters with these invasive ants in the current study induced adaptive escape responses. This is consistent with the prevalence of interference competition between these species and the benefits associated with escape behaviour during direct contact with ants, which sends a stronger direct threat signal than odour cues of presence.

Although lizards do not learn to flee after repeated exposure to ants, individuals that have already acquired this escape behaviour can optimise it by fleeing sooner (Langkilde, 2010). This behaviour was observed in our study for inexperienced individuals encountering *S. geminata*; after 6 days of repeated exposure to ants, they took roughly the same time to flee the box as experienced individuals did. This pattern of change across trials is typical of that associated with learned behaviours (e.g. Brown and Braithwaite, 2005; Paulissen, 2008) and could be interpreted as showing that these skinks are able to improve this adaptive behaviour following *S. geminata* invasion, which might help maintain the population under an invasion.

At the individual level, escape rates were highly variable in individuals faced with *P. megacephala*, compared with individuals faced with *S. geminata*, especially for experienced individuals. One important dimension of behavioural variation between individuals is the shy–bold continuum (Wilson *et al.*, 1994; Coleman & Wilson, 1998; Gosling, 2001); boldness being defined as the willingness to take risks in novel or challenging situations (Wilson *et al.*, 1994; Boissy, 1995). Individual variability in escape response of the lizards in this study could be explained by the position of each individual on this shy-bold continuum, which might reflect its optimal anti-predator behaviour and might be a function of innate differences in boldness (López *et al.*, 2005). However, because natural selection tends to favour individuals that avoid enemies successfully, individuals should have adjusted their behaviour over time (López *et al.*, 2005). Therefore, each individual experienced in co-existing with *S. geminata* could have adjusted its adaptive behaviour in order to escape when encountering fire ants, which could explain the much lower individual variability.

The introduction of a novel antagonist can lead to changes in the adaptive responses of native species (Strauss *et al.*, 2006), which could promote coexistence. In the case of *C. austrocaledonicus* and *S. geminata*, the escape behaviour of skinks seems to promote cohabitation between these two species. Consequently, the less pronounced escape behaviour toward *P. megacephala* could lead to selection of retreat or nesting sites invaded by ants, which could promote local extinction of this squamate species (Fisher & Ineich, 2012). Our study sheds light on mechanisms and factors that may be driving changes in behavioural interactions between island native and invasive species. Future work should address a range of biological models and types of interactions, providing insights into how well island fauna cope when faced with invasive species, and the factors that might be involved in processes of extinction, decline or coexistence.

6.6. Références

- Allen, C.R., S. Demarais, & R.S. Lutz. (1994). Red Imported Fire Ant Impact on Wildlife - an Overview. *Tex J Sci.* 46:51-59.
- Allen, C.R., D.M. Epperson, & A.S. Garmestani. (2004). Red imported fire ant impacts on wildlife: A decade of research. *Am Midl Nat.* 152:88-103.
- Allen, C.R., R.S. Lutz, & S. Demarais. (1995). Red Imported Fire Ant Impacts on Northern Bobwhite Populations. *Ecol Appl.* 5:632-638.
- Amo, L., P. Lopez, & J. Martin. (2007). Refuge use: A conflict between avoiding predation and losing mass in lizards. *Physiol Behav.* 90:334-343.
- Bates, D., M. Maechler, & B. Dai. (2014). lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-6. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>.
- Bauer, A.M., T.R. Jackman, R.A. Sadlier, & A.H. Whitaker. (2012). Revision of the giant geckos of New Caledonia (Reptilia: Diplodactylidae: *Rhacodactylus*). *Zootaxa*:1-52.
- Blumstein, D.T. (2002). Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *J Biogeogr.* 29:685-692.
- Boissy, A. (1995). Fear and fearfulness in animals. *Q Rev Biol.* 70:165-191.
- Brown, C., & V.A. Braithwaite. (2005). Effects of predation pressure on the cognitive ability of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Behav Ecol.* 16:482-487.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev.* 89:932-949.
- Clavero, M., & E. Garcia-Berthou. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol.* 20:110-110.
- Coleman, K., & D.S. Wilson. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Anim Behav.* 56:927-936.
- Cooper, W.E., & V. Perez-Mellado. (2004). Tradeoffs between escape behavior and foraging opportunity by the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). *Herpetologica.* 60:321-324.
- Cox, J.G., & S.L. Lima. (2006). Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol.* 21:674-680.
- Emery, C. (1883). Alcune formiche della nuova caledonia. *Bollettino della Societa Entomologica Italiana.* 15:145-151.
- Emery, C. (1915). Les Pheidole du groupe megacephala. *Revue de Zoologie Africaine.* 4:223-250.
- Feare, C. (1999). Ants take over from rats on Bird Island, Seychelles. *Bird Conserv Int.* 9:95-96.
- Fischer, G., & B.L. Fisher. (2013). A revision of *Pheidole* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) in the islands of the Southwest Indian Ocean and designation of a neotype for the invasive *Pheidole megacephala*. *Zootaxa.* 3683:301-356.
- Fisher, R., & I. Ineich. (2012). Cryptic extinction of a common Pacific lizard *Emoia impar* (Squamata, Scincidae) from the Hawaiian Islands. *Oryx.* 46:187-195.
- Freidenfelds, N.A., T.R. Robbins, & T. Langkilde. (2012). Evading invaders: the effectiveness of a behavioral response acquired through lifetime exposure. *Behav Ecol.* 23:659-664.
- Gérard, A., H. Jourdan, C. Cugnière, A. Millon, & E. Vidal. (2014). Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two endemic island reptiles. *Naturwissenschaften.* 101:921-927.
- Gosling, S.D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychol Bull.* 127:45-86.
- Haight, K.L., & W.R. Tschinkel. (2003). Patterns of venom synthesis and use in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Toxicon.* 42:673-682.
- Holway, D.A., L. Lach, A.V. Suarez, N.D. Tsutsui, & T.J. Case. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst.* 33:181-233.
- Human, K.G., & D.M. Gordon. (1996). Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia.* 105:405-412.
- Huntingford, F.A., & P.J. Wright. (1992). Inherited population differences in avoidance-conditioning in three spined sticklebacks, *Gasterosteus-Aculeatus*. *Behaviour.* 122:264-273.
- Jourdan, H. (1999). Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-

- calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse. 376 pp.
- Jourdan, H., & C. Mille. (2006). Les invertébrés introduits dans l'archipel néo-calédonien : espèces envahissantes et potentiellement envahissantes. Première évaluation et recommandations pour leur gestion. In: Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, cédérom* pp. 163-214
- Jourdan, H., R.A. Sadlier, & A.M. Bauer. (2001). Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: Evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*. 38:283-301.
- Laakkonen, J., R.N. Fisher, & T.J. Case. (2001). Effect of land cover, habitat fragmentation and ant colonies on the distribution and abundance of shrews in southern California. *J Anim Ecol*. 70:776-788.
- Langkilde, T. (2009). Invasive fire ants alter behavior and morphology of native lizards. *Ecology*. 90:208-217.
- Langkilde, T. (2010). Repeated exposure and handling effects on the escape response of fence lizards to encounters with invasive fire ants. *Anim Behav*. 79:291-298.
- López, P., D. Hawlena, V. Polo, L. Amo, & J. Martín. (2005). Sources of individual shy–bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Anim Behav*. 69:1-9.
- Losos, J.B., T.W. Schoener, & D.A. Spiller. (2004). Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature*. 432:505-508.
- Overli, O., C. Sorensen, K.G.T. Pulman, T.G. Pottinger, W.J. Korzan, C.H. Summers, & G.E. Nilsson. (2007). Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neurosci Biobehav R*. 31:396-412.
- Paulissen, M.A. (2008). Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: the importance of experience. *Anim Behav*. 76:135-141.
- Plentovich, S., A. Hebshi, & S. Conant. (2009). Detrimental effects of two widespread invasive ant species on weight and survival of colonial nesting seabirds in the Hawaiian Islands. *Biol Invasions*. 11:289-298.
- Saul, W.C., & J.M. Jeschke. (2015). Eco-evolutionary experience in novel species interactions. *Ecol Lett*. 18:236-245.
- Saul, W.C., J.M. Jeschke, & T. Heger. (2013). The role of eco-evolutionary experience in invasion success. *NeoBiota*. 17:57-74.
- Sax, D.F., & S.D. Gaines. (2008). Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *P Natl Acad Sci USA*. 105:11490-11497.
- Smith, S.A., R.A. Sadlier, A.M. Bauer, C.C. Austin, & T. Jackman. (2007). Molecular phylogeny of the scincid lizards of New Caledonia and adjacent areas: Evidence for a single origin of the endemic skinks of Tasmantis. *Mol Phylogenet Evol*. 43:1151-1166.
- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: Evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology*. 109:785-796.
- Strauss, S.Y., J.A. Lau, & S.P. Carroll. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecol Lett*. 9:354-371.
- Suboski, M.D. (1992). Releaser-induced recognition learning by amphibians and reptiles. *Anim Learn Behav*. 20:63-82.
- Sukprasert, S., N. Uawonggul, T. Jamjanya, S. Thammasirak, J. Daduang, & S. Daduang. (2012). Characterization of the allergen Sol gem 2 from the fire ant venom, *Solenopsis geminata*. *J Venom Anim Toxins*. 18:325-334.
- Terrick, T.D., R.L. Mumme, & G.M. Burghardt. (1995). Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Anim Behav*. 49:857-866.
- Trompeter, W.P., & T. Langkilde. (2011). Invader danger: Lizards faced with novel predators exhibit an altered behavioral response to stress. *Horm Behav*. 60:152-158.
- Wetterer, J.K. (2007). Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 3. The African big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera : Formicidae). *Pac Sci*. 61:437-456.
- Wetterer, J.K. (2011). Worldwide spread of the tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News*. 14:21-35.
- Wilson, D.S., A.B. Clark, K. Coleman, & T. Dearthstye. (1994). Shyness and Boldness in

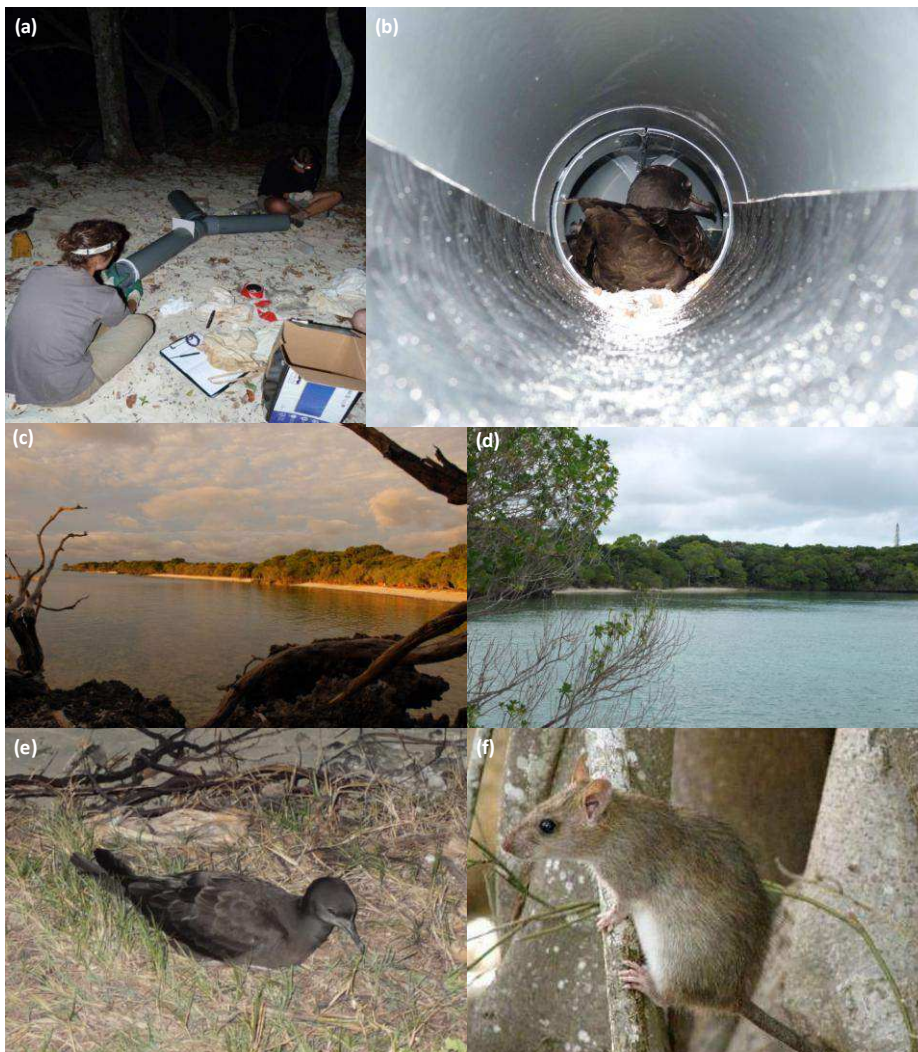
Humans and Other Animals. *Trends Ecol Evol.* 9:442-446.

Wilson, E.O. (2003). *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus.* Harvard University Press, Cambridge. 794 pp.

Wittman, S.E. (2014). Impacts of invasive ants on native ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News.* 19:111-123.

Chapitre 7.

ÉTUDE DU COMPORTEMENT ANTI-PRÉDATEUR D'UN PROCELLARIIFORME : LE PUFFIN DU PACIFIQUE NE RÉPOND PAS A L'ODEUR DU RAT NOIR INTRODUIT



(a) Etude comportementale du puffin du Pacifique (*Puffinus pacificus*) en labyrinthe en Y (© L. Debar) ; (b) *P. pacificus* dans un labyrinthe en Y (© A. Gérard) ; îlot Kuumo (Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie) (© A. Gérard) ; îlot Koé (Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie) (© H. De Meringo) ; *P. pacificus* (© H. De Meringo) ; rat noir, *Rattus rattus* (© P.-E. Chaillon)

7. ÉTUDE DU COMPORTEMENT ANTI-PREDATEUR D'UN PROCELLARIIFORME : LE PUFFIN DU PACIFIQUE NE RÉPOND PAS A L'ODEUR DU RAT NOIR INTRODUIT

7.1. Résumé :

Les mammifères introduits, et particulièrement les différentes espèces de rats, sont considérés comme un des principaux facteurs de déclin ou d'extinction d'espèces d'oiseaux marins à l'échelle mondiale. Cependant, cet impact semble contexte dépendant puisque, paradoxalement, des cas de coexistence à long terme (i.e. plusieurs siècles voir millénaires) entre des populations de rats introduits et des populations d'oiseaux marins ont été répertoriés dans différents lieux de la planète. Parmi les oiseaux marins, les Procellariiformes sont connus pour utiliser l'olfaction dans un grand nombre de comportements (e.g. reconnaissance de leur partenaire ou de leur terrier). Les rongeurs, font parti des espèces qui émettent des signaux odorants pour attester de leur présence et ainsi, l'olfaction pourrait être un moyen efficace de reconnaissance et d'évitement de ces prédateurs introduits. Cependant, le rôle de l'olfaction dans l'estimation du risque de prédation n'a pas encore été testé chez ces oiseaux. Dans cette étude, à l'aide d'un labyrinthe en Y, nous avons testé si les puffins du Pacifique (*Puffinus pacificus*) évitent l'odeur du rat noir (*Rattus rattus*), l'un des prédateurs introduits les plus néfastes au niveau insulaire. L'expérience à été réalisée sur trois îlots voisins du Sud de la Nouvelle Calédonie, différents par leur contextes écologiques car envahis soit par le rat noir, soit par le rat du pacifique (*Rattus exulans*). Contrairement à nos attentes, le puffin du Pacifique n'a pas détecté, ou n'a pas évité l'odeur du rat noir, malgré environ 175 ans de coexistence entre ces deux espèces en Nouvelle Calédonie. La présence du rat du pacifique sur un des îlots, appartenant au même archetype de prédateur que le rat noir et introduit depuis 3000 ans, n'a pas entraîné l'évitement de l'odeur du rat noir par les puffins de cet îlot. Ce résultat souligne la nécessité de réaliser de nouvelles expériences (sur d'autres espèces d'oiseaux marins et d'autres sites) afin de déterminer les facteurs responsables du paradoxe entre la haute vulnérabilité et la surprenante coexistence à long terme entre des populations de procellariiformes et de rats introduits.

Cette partie correspond à l'article publié suivant :

Gérard, A., Jourdan, H., Million, A., et E. Vidal (2015) Anti-predator behaviour in a procellariid seabird : wedge-tailed shearwater do not respond to the odour of introduced ship rat. *Austral Ecology*. doi: 10.1111/aec.12252 (Annexe 5)

7.2. Introduction

Introduced mammals, especially predators, are known to have severely impacted island birds worldwide, including seabird species (e.g. Owens & Bennett 2000; Courchamp *et al.* 2003; Hervias *et al.* 2013; Spatz *et al.* 2014). Rats (*Rattus* sp.) in particular have colonised about 90% of the world's islands (Atkinson 1985; Towns *et al.* 2006) and are among the main contributors to seabird extinction and endangerment documented worldwide, particularly for small- to medium-sized procellariid seabirds such as petrels and shearwaters (Jones *et al.*; 2008; Shiels *et al.* 2014). The vulnerability of petrels and shearwaters to invasive rats is enhanced by their ground- or burrow-nesting habits, which make the eggs, chicks and incubating adults easy prey (e.g. Warham 1996; Jones *et al.* 2008). Like many species having evolved in the absence of predators on isolated islands, petrels and shearwaters generally exhibit no or ineffective anti-predator behaviour when facing alien predators (Warham 1996; Carthey & Banks 2014).

Nevertheless, several cases of apparent long-term coexistence between rats and seabirds have been reported on many islands around the world (Catry *et al.* 2007; Quillfeldt *et al.* 2008; Ruffino *et al.* 2009). These paradoxical situations suggest that the impact of rats on seabirds could be context-dependent, i.e. may vary according to the period when seabirds are available as prey (returning to the land) and to the availability of alternative food resources during the year (Rayner *et al.* 2007). Alternatively, some seabirds may sometimes manage to chase away rats through aggression or nest defence behaviour (Warham 1996). Procellariid seabirds may also have locally developed indirect, cryptic anti-predator behaviours so as to reduce the impact of rats (e.g. Ruffino *et al.* 2009; Bourgeois *et al.* 2013). Interestingly, the extent and the rapidity of some seabird population recovery after rat eradication (Bourgeois *et al.* 2013) suggest that rats had previously prevented birds from breeding, and points to an as yet unidentified behavioural process enabling shearwaters to detect and avoid rat-infested islands, and to rapidly (re)colonise islands when rats are removed.

The use of olfaction to assess predation risk is common across species of vertebrates (Kats & Dill 1998) and it has recently been suggested that olfaction and chemical communication in birds may be more important than previously thought (Steiger 2008; Bonadonna & Mardon 2013). Procellariid seabirds in particular use chemical communication and their sense of smell for many purposes, including identification of foraging areas (Nevitt 2000; Nevitt &

Bonadonna 2005), homing and nest recognition (Bonadonna *et al.* 2003a, 2003b, 2004) or partner recognition (Bonadonna & Nevitt 2004). The ability to use chemical cues to ascertain predator presence and assess predation risk could be crucial for species nesting in cavities, i.e. habitats where visual detection of predators is not easy (Amo *et al.* 2008). This has recently been tested for hole-nesting songbirds (e.g. Godard *et al.* 2007; Amo *et al.* 2008; Roth *et al.* 2008; Amo *et al.* 2011) with positive and negative results. In fact, three of these studies showed that songbird species detected predator odours and showed anti-predator behaviour to cope with the risk of predation (Amo *et al.* 2008; Roth *et al.* 2008; Amo *et al.* 2011) whereas the last one showed that the presence of chemical cues of nest predators does not ultimately influence selection of nest site by eastern bluebird (*Sialia sialis*) (Godard *et al.* 2007). However, to the best of our knowledge, the use of chemical cues to detect predators has never been investigated in procellariid seabirds.

To fill this gap, we experimentally tested whether the wedge-tailed shearwater (*Puffinus pacificus*) could detect and respond to the odour of the ship rat. Experiments were conducted in the southern lagoon of New Caledonia, which hosts what is probably one of the world's largest colonies of *P. pacificus* (Benoit & Bretagnolle 2002). The ship rat can dramatically reduce the breeding success of *P. pacificus*, as documented on two Hawaiian islands, where the breeding success of birds sharply increased following rat eradication (Smith *et al.* 2006; Marie *et al.* 2014).

7.3. Methods

7.3.1. Study system

This study was conducted on breeding colonies of *P. pacificus* on three islets off Isle of Pines (22° 37' S, 167° 29' E), New Caledonia (South Pacific Ocean) in 2012. These islets, hereafter called islets A, B and C, are protected areas with restricted access for non-scientific activities. Their surface areas are respectively 33.6, 10.0 and 19.3 hectares. The islets are formed of uplifted coral blocks, with typical coastal forest on limestone substrate and sandy beaches housing shearwater colonies. Tests were performed between 11th November and 6th December, i.e. the period when *P. pacificus* returns to the colonies searching for mates, refurbishing existing burrows or digging new ones. We hypothesised that birds are

particularly sensitive to predators' odours at this crucial stage of the breeding cycle. *Puffinus pacificus* weigh an average of 389 ± 31 g (N = 113, Brooke 2004), spend most of their lives at sea, with intermittent returns to the islands during the breeding period (October to April).

The ship rat was introduced into New Caledonia by European settlers around 1850, while the smaller Pacific rat was introduced into New Caledonia much earlier, about 3000 years ago by Melanesian colonisers (Pascal *et al.* 2006). Our study islets A and B hosted the ship rat but were free of the Pacific rat, while islet C was free of the ship rat but hosted the Pacific rat. The presence/absence of the two rat species was confirmed by a total of 700 trap nights conducted on the islets.

7.3.2. Olfactory experiment setting

The experiment consisted of a standard binary choice test using a portable Y-maze involving the choice between two exit arms (Grubb 1974; Bonadonna *et al.* 2003a; Bonadonna & Nevitt 2004). The Y-maze was built from a single opaque PVC tube (16 cm of diameter) divided into three sections (Figure 48), to avoid any difference between arms that might influence the bird's choice.

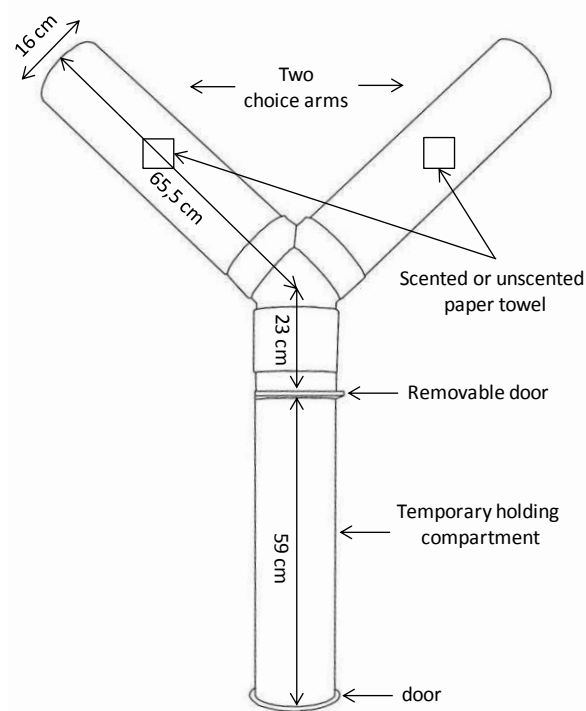


Figure 48: Diagram of the Y-maze used for experiments

The start arm had a temporary bird-holding compartment at its entrance. The two exit arms each contained a paper towel either scented with ship rat odour (obtained from seven wild-trapped ship rats and by placing paper towels on the floor of cages containing rats to collect urine and faeces) or unscented (soaked with distilled water). To avoid human scent contamination, the paper towels were prepared with latex gloves and handled with metal pliers (one pair of pliers to handle the unscented paper towels and another pair for the paper towels carrying the ship rat odour). For each test, new gloves were used and the pliers were cleaned with 95% ethanol. The paper towels were placed on the lower surface of the tube, half-way along each exit arm. The bird therefore had to walk over one of the paper towels before leaving the maze. New paper towels, either scented or unscented, were used for each test. The entire maze was cleaned with 95 % ethanol after each test to remove any odour (i.e. rat and shearwater). The same arm contained the ship rat odour in each test, to avoid potential bias due to any presence of residual rat odour (after cleaning) in the arm considered as the control arm. This involved disassembling and interchanging the arms between bird trials so that the odour was sequentially located on the left and on the right, allowing time (about 10 minutes) for the ethanol to evaporate before the next test. Birds were caught early at night on the ground, when they landed at the colony. There is unfortunately no ringing program on *P. pacificus* in the study area, so age or reproductive status of individuals (prospecting or breeding bird) could not be determined. Each bird was then placed individually in a new cotton bag (i.e. with no residual odour of other birds), transported to the maze and placed in the holding compartment for a 5-min acclimation period (Bonadonna *et al.* 2003a, 2003b; Bonadonna & Nevitt 2004; Bonadonna *et al.* 2004). The maze was placed outside the colony (approximately 50-100 m) to reduce possible interference from birds flying and calling in the vicinity. Both exit arms were oriented toward the edge of the forest habitat, i.e. toward a similar dark and uniform area, to avoid a possible visual effect on exit choice. The entrance of the maze faced the sea to avoid (i) the wind entering the two exit arms and potentially intensifying odour diffusion disproportionately in one arm, and (ii) odours from outside entering the two exit arms. After the trap door was raised, we recorded the bird's choice between scented/control arms to escape the maze. No individual visited the two arms before exiting. Total handling time (from capture to exit) did not exceed 25 minutes: 10 minutes between capture and acclimation period, 5 minutes of acclimation, and 5 to 10 minutes to exit the maze. Only a few birds left the maze without prompting. If the bird did not leave the holding compartment after five minutes, we gently knocked on the door to rouse it from its

quiescent state and prompt it to move. This procedure has previously been found not to affect birds' choice between two chambers (Amo *et al.* 2012). In our experiments, no individual left the maze immediately following our “knocking”; all the birds took time (5 to 10 minutes) choosing between the scented and unscented arms before exiting. This indicates that the birds' choice of exit was not affected by prompting, and a response was recorded for all birds tested. As the birds left the experimental device, they were recaptured and then released at their initial capture location. Each bird was marked with a dash on the palm of its foot by a permanent marker, so as to avoid birds being tested several times.

Overall, a total of 100 different birds were tested (45 on islet A, 15 on islet B and 40 on islet C). The binary response variable (0: scented arm; 1: unscented arm) was modelled according to the ecological conditions on the islets (a 3-level factor for islets A, B, C), using a generalized linear model (GLM) with a binomial distribution of error and a logit link (implemented in R 2.15.0; R Development Core Team 2012). We assessed whether the bird avoidance rating (proportion of birds choosing the unscented/control arm) differed from a random choice (intercept fixed at 50%). A power analysis, based on a binomial process with a threshold set at 80%, indicated an avoidance rating of 0.65, 0.70 & 0.72 respectively for a sample size of 100, 60 & 40.

7.4. Results

For each islet, the number of choices of right arm versus left arm showed no lateral preference ($P > 0.46$).

Selection by *P. pacificus* of rat-scented/unscented arms to exit the plastic Y-maze did not differ from random (table 15; fig 49).

Table 15: Results of GLM for avoidance rating of arm treated with predator odour as compared to no effect of odour (avoidance rating 50%) for the three islets and for the two islets with ship rats (i.e. invaded) and the islet without ship rats (i.e. non-invaded)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Islet A	0.04	0.30	0.15	0.88
Islet B	-0.13	0.52	-0.26	0.80
Islet C	0.30	0.32	0.94	0.34
Invaded (A+B)	0.00	0.26	0.00	1.00
Non-invaded (C)	0.30	0.32	0.94	0.34

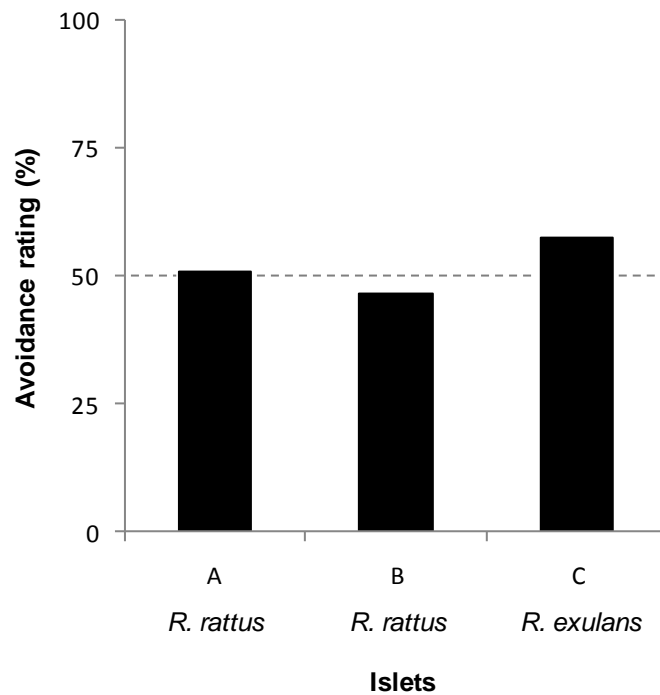


Figure 49: Avoidance rating (i.e. number of unscented arm choices divided by total number of arm choices) of birds for arm treated with predator (*Rattus rattus*) odour on the three islets of Isle of Pines Archipelago (New Caledonia). The dotted line indicates the rating fixed for no effect of odour, 50%. The species of rat present on the islets is indicated under A, B and C.

On islet A, 23 out of 45 birds left through the unscented arm, 7 out of 15 on islet B, and 23 out of 40 on islet C. Pooling the islets with ship rats (A and B) vs. the islet without ship rats (islet C) gave a similar result (table 15). The avoidance rate was therefore very close to 50% whatever the islet (51%, 47% and 57% respectively for islets A, B and C), and irrespective of the presence or absence of the ship rat (50% for islets A and B with ship rats present and 57% for islet C with no ship rats).

7.5. Discussion

Our results show that the *P. pacificus* either did not detect the odour of the ship rat or, if they detected it, did not avoid it. This result holds true irrespective of whether ship rats were present on the islet housing the shearwater colony, and is rather surprising given the high vulnerability of *Puffinus* spp. to rats, particularly the ship rat (Lock 2006; Smith *et al.* 2006; Jones *et al.* 2008, Rando & Alcover 2008; Spatz *et al.* 2014). The power analysis indicated that our experimental sample size was adequate to detect a biologically-relevant difference.

Even though the possibility that stress following capture impaired the birds' ability to respond to odour cannot entirely be ruled out, great care was taken to avoid this bias. In particular, the experiment was designed to minimize stress for individuals (e.g. short handling time, acclimation period before tests). Moreover, similar experiments testing the odours of partners (Bonadonna & Nevitt 2004) or nests (Bonadonna *et al.* 2003a, 2003b, 2004) have been successfully conducted on other procellariid seabirds (Antarctic prion *Pachyptila desolata*, common diving petrel *Pelecanoides urinatrix*, South-Georgian diving petrel *P. georgicus*, blue petrel *Halobaena caerulea*). These studies showed evidences for nest- and partner-odour recognition in procellariid seabirds, which provide an olfactory signature that allows birds to recognize their own burrow. We can therefore be reasonably confident that our results actually reveal that *P. pacificus* can detect but do not avoid the odour of ship rats in our study area.

This absence of avoidance is counter-intuitive, especially in light of the extensive use of olfaction in procellariid seabirds for various purposes (Warham 1996). While use of olfaction to assess predation risk has never been tested in procellariid seabirds, recent studies with hole-nesting songbirds have shown some evidence of variation in the ability to detect predators between closely related species (Johnson *et al.* 2011). Naïve great tits (*Parus major*) (i.e. maintained in captivity for 10 days after hatching and without predation events or signs of predator visits to nest-boxes containing nestlings during the first 10 days of their life) avoided the odour of predators when selecting cavities for roosting (Amo *et al.* 2011). However, eastern bluebirds (*Sialia sialis*), which had evolved with snakes and small mammal predators, were as likely to lay eggs in boxes with predator cues as in boxes with neutral cues (Godard *et al.* 2007); and house wrens (*Troglodytes aedon*), another species which had co-evolved with nest predators, either did not detect or did not respond to nest predator odour (Johnson *et al.* 2011). Two native bird species from New Zealand, the rifleman (*Acanthisitta chloris*) and the South Island robin (*Petroica australis*), which had not co-evolved with any mammalian predators, did not change their behaviour at nests when the odour of the ship rat (also an introduced predator in New Zealand) was present. In the same study area, only one of the two introduced European passerines, which had co-evolved with mammalian predators, altered their behaviour to minimize risk to themselves (Stanbury and Briskie, 2015). In our study, the lack of co-evolution with mammalian predators combined with the presence of two different

introduced rat species, respectively for about 3000 and 150 years, apparently did not lead to development of, or variation in, anti-predator behaviour in *P. pacificus*.

Following the introduction of a new predator in an ecosystem, it has been shown that some species of amphibians and mammals can rapidly develop anti-predator responses (Kiesecker & Blaustein 1997; Russell & Banks 2007). Regarding birds, one study showed that the New Zealand bellbird (*Anthornis melanura*) was able to respond to nest predation risk after a co-existence of about 700 years with introduced predators (i.e. mustelids, rats, cats, possums, hedgehogs) (Massaro *et al.* 2008). No data are available on the time that seabirds need to adapt their behaviour, and the about 150 years of co-existence between shearwaters and ship rats in our system may not be long enough to induce behavioural adaptations. The presence of a predator archetype (i.e. predator species that use similar morphological and behavioural adaptations in obtaining prey) might favour an anti-predator response from island prey (Cox & Lima 2006). Here, however, the roughly 3000-year presence of the Pacific rat, belonging to the same predator archetype as the ship rat and having similar effects on seabirds weighing <300g (Towns 2009), did not prepare shearwaters to avoid the odour of the ship rat.

Procellariiforms such as *P. pacificus* are highly philopatric and highly faithful to their breeding site (Warham 1990). These birds form long-term pair bonds and site fidelity constitutes a means for pairs to reunite (Bried *et al.* 2003). These biological characteristics may thus strongly constrain breeding site selection and encourage birds to come to breed on the same sites, despite the detection and presence of rats.

Shearwaters may also rely on cues other than smell to ascertain the presence of ship rats. These birds could use visual cues (i.e. direct encounters with rats) to assess the risks of nesting in a colony. Another cue might be conspecific reproductive success (Danchin *et al.* 1998). The long-lived shearwaters typically spend their first 3-5 years as non-breeders but regularly prospect colonies, and in so doing are able to assess average breeding success in different colonies so as to choose the most successful breeding site (Warham 1990; Warham 1996; Danchin *et al.* 1998). Breeding site selection based on an integrative cue such as conspecific reproductive success is likely to be more efficient than direct cues of the presence of predators.

All these factors may well explain the absence of avoidance of the ship rat odour; yet some observations had led us to believe that *P. pacificus* would respond. In fact, the dramatic

increase in some shearwaters' breeding population immediately following rat eradication (Bourgeois *et al.* 2013; Marie *et al.* 2014; VanderWerf *et al.* 2014) suggested that procellariid seabirds may select their breeding sites according to direct cues. However, we hypothesised that this selection could also be at least partially driven by olfaction (avoidance of burrows “smelling” of rats), with a predation-risk assessment based upon predator chemical cues. Moreover, there is growing evidence that some shearwater species select breeding areas based on the absence of introduced predators like ship rats, at different spatial scales (Bourgeois & Vidal 2007; Ruffino *et al.* 2008; Ruffino *et al.* 2009). For example, at the nest scale, the yelkouan shearwater (*P. yelkouan*) avoids cavities frequented by rats and preferentially selects the deepest and most winding cavities for breeding (Bourgeois & Vidal 2007; Ruffino *et al.* 2008). At the colony scale, selection of intra-island refuges (e.g. steep cliffs) less accessible to mammal predators could also partly explain the surprising length of apparent coexistence (about 2000 years) between procellariid seabirds and invasive ship rats on Mediterranean islands (Ruffino *et al.* 2009).

Although Smith *et al.* (2006) has shown that the ship rat could dramatically reduce the breeding success of *P. pacificus*, we suspect that for our three studied New Caledonian islets, the impact (i.e. the level of predation on eggs or chicks) of the ship rat may not actually be great enough to induce avoidance behaviour. In fact, if the costs of anti-predator responses do not outweigh the benefits, natural selection may not favour the detection of predator chemical cues, nor favour individuals that respond to this odour (Amo *et al.* 2011). The limited impact of ship rats may be explained by the presence of alternative food resources, or may reflect the process by which these predators were introduced. On islands, rats are likely to be introduced in an isolated manner, a few individuals at a time, which may result in a population that does not necessarily impact seabirds. Rat density (Iguar *et al.* 2006) and factors intrinsic to rats such as physical limiting factors (Freeman & Lemen 2008; Williams *et al.* 2009; Zarzoso-Lacoste *et al.* 2011), lack of predation skill, or social learning (Grant *et al.* 1981; Booth *et al.* 1996) can alter the magnitude of rat impact on seabirds. Therefore, further experiments should be conducted on a variety of procellariid seabirds, prospecting or breeding birds, and within colonies where the impact of rats is quantified, to determine to what extent ecological factors, bird species characteristics (e.g. body mass, egg size; Bradley & Marzluff 2003; Jones *et al.* 2008; Towns 2009), reproductive status of individuals and intensity of predator's impact influence the onset of anti-predator behaviour in procellariid seabirds.

7.6. Références

- Amo, L., I. Galvan, G. Tomas, & J.J. Sanz. (2008). Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Funct Ecol.* 22:289-293.
- Amo, L., I. Lopez-Rull, I. Pagan, & C.M. Garcia. (2012). Male quality and conspecific scent preferences in the house finch, *Carpodacus mexicanus*. *Anim Behav.* 84:1483-1489.
- Amo, L., M.E. Visser, & K. van Oers. (2011). Smelling out predators is innate in birds. *Ardea.* 99:177-184.
- Atkinson, I.A.E. (1985). The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *Conservation of Island Birds.* 3:35-81.
- Benoit, P.B., & V. Bretagnolle. (2002). Seabirds of the southern lagoon of New Caledonia; distribution, abundance and threats. *The Waterbird Society.* 25:202-213.
- Bonadonna, F., G.B. Cunningham, P. Jouventin, F. Hesters, & G.A. Nevitt. (2003a). Evidence for nest-odour recognition in two species of diving petrel. *Journal of Experimental Biology.* 206:3719-3722.
- Bonadonna, F., F. Hesters, & P. Jouventin. (2003b). Scent of a nest: discrimination of own-nest odours in Antarctic prions, *Pachyptila desolata*. *Behav Ecol Sociobiol.* 54:174-178.
- Bonadonna, F., & J. Mardon. (2013). Besides colours and songs, odour is the new black of avian communication. *Chemical Signals in Vertebrates 12.* 12:325-339.
- Bonadonna, F., & G.A. Nevitt. (2004). Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science.* 306:835.
- Bonadonna, F., M. Villafane, C. Bajzak, & P. Jouventin. (2004). Recognition of burrow's olfactory signature in blue petrels, *Halobaena caerulea*: an efficient discrimination mechanism in the dark. *Anim Behav.* 67:893-898.
- Booth, A.M., E.O. Minot, R.A. Fordham, & J.G. Innes. (1996). Kiore (*Rattus exulans*) predation on the eggs of the Little Shearwater (*Puffinus assimilis haurakiensis*). *Ornithological Society of New Zealand.* 43:147-153.
- Bourgeois, K., R. Ouni, M. Pascal, S. Dromzee, D. Fourcy, & A. Abiadh. (2013). Dramatic increase in the Zembretta Yelkouan shearwater breeding population following ship rat eradication spurs interest in managing a 1500-year old invasion. *Biol Invasions.* 15:475-482.
- Bradley, J.E., & J.M. Marzluff. (2003). Rodents as nest predators: influences on predatory behavior and consequences to nesting birds. *The Auk.* 120:1180-1187.
- Bried, J., D. Pontier, & P. Jouventin. (2003). Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Anim Behav.* 65:235-246.
- Brooke, M. (2004). Albatrosses and Petrels across the World. *Oxford University Press Inc., New York.* 499 pp.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev.* 89:932-949.
- Catry, P., M.C. Silva, S. MacKay, A. Campos, J. Masello, P. Quillfeldt, & I.J. Strange. (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 Biol.* 30:391-394.
- Courchamp, F., J.L. Chapuis, & M. Pascal. (2003). Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol Rev.* 78:347-383.
- Cox, J.G., & S.L. Lima. (2006). Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol.* 21:674-680.
- Danchin, E., T. Boulinier, & M. Massot. (1998). Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology.* 79:2415-2428.
- Freeman, P.W., & C.A. Lemen. (2008). Measuring bite force in small mammals with a piezo-resistive sensor. *J Mammal.* 89:513-517.
- Godard, R.D., B.B. Bowers, & C.M. Wilson. (2007). Eastern bluebirds *Sialia sialis* do not avoid nest boxes with chemical cues from two common nest predators. *Journal of Avian Biology.* 38:128-131.
- Grant, G.S., T.N. Pettit, & G.C. Whittow. (1981). Rat predation on Bonin petrel eggs on Midway atoll. *Journal of Field Ornithology.* 52:336-338.
- Grubb, T.C. (1974). Olfactory navigation to the nesting burrow in Leach's petrel (*Oceanodroma leucorhoa*). *Anim Behav.* 22:192-202.

- Hervias, S., A. Henriques, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, J.A. Ramos, . . . S. Opiel. (2013). Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival. *Biol Invasions*. 15:143-155.
- Igual, J.M., M.G. Forero, T. Gomez, J.F. Orueta, & D. Oro. (2006). Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. *Animal Conservation*. 9:59-65.
- Johnson, L.S., S.M. Murphy, & G.W. Parrish. (2011). Lack of predator-odor detection and avoidance by a songbird, the house wren. *Journal of Field Ornithology*. 82:150-157.
- Jones, H.P., B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, D.A. Croll, B.S. Keitt, M.E. Finkelstein, & G.R. Howald. (2008). Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conserv Biol*. 22:16-26.
- Kats, L.B., & L.M. Dill. (1998). The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*. 5:361-394.
- Kiesecker, J.M., & A.R. Blaustein. (1997). Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana Aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*. 78:1752-1760.
- 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.
- Marie, A., E.A. VanderWerf, L.C. Young, D.G. Smith, J. Eijzenga, & M.T. Lohr. (2014). Response of wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*) to eradication of black rats (*Rattus rattus*) from Moku'auia island after Reinvasion. *Pac Sci*. 68:547-553.
- Massaro, M., A. Starling-Windhof, J.V. Briskie, & T.E. Martin. (2008). Introduced Mammalian Predators Induce Behavioural Changes in Parental Care in an Endemic New Zealand Bird. *Plos One*. 3(6): e2331.
- Nevitt, G.A. (2000). Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: Life at high reynolds numbers. *Biological Bulletin*. 198:245-253.
- Nevitt, G.A., & F. Bonadonna. (2005). Seeing the world through the nose of a bird: new developments in the sensory ecology of procellariiform seabirds. *Marine Ecology Progress Series*. 287:292-295.
- Owens, I.P.F., & P.M. Bennett. (2000). Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *P Natl Acad Sci USA*. 97:12144-12148.
- Pascal, M., N. Barré, M. De Garine-Wichatitsky, O. Lorvelec, T. Frétey, F. Brescia, & H. Jourdan. (2006). Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés : invasions, disparitions. In: *Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions. Paris, France, céderom*. pp. 116-162
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R.A.R. McGill, I.J. Strange, J.F. Masello, A. Gladbach, . . . R.W. Furness. (2008). Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol*. 31:333-349.
- Rando, J.C., & J.A. Alcover. (2008). Evidence for a second western Palaearctic seabird extinction during the last Millennium: the Lava Shearwater *Puffinus olsoni*. *Ibis*. 150:188-192.
- Rayner, M.J., M.E. Hauber, M.J. Imber, R.K. Stamp, & M.N. Clout. (2007). Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104:20862-20865.
- Roth, T.C., J.G. Cox, & S.L. Lima. (2008). Can foraging birds assess predation risk by scent? *Anim Behav*. 76:2021-2027.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, C. Duhem, M. Paracuellos, F. Escribano, . . . D. Oro. (2009). Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol Invasions*. 11:1631-1651.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, J. Icard, F. Torre, & J. Legrand. (2008). Introduced predators and cavity-nesting seabirds: unexpected low level of interaction at breeding sites. *Can J Zool*. 86:1068-1073.
- Russell, B.G., & P.B. Banks. (2007). Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Austral Ecol*. 32:277-286.
- Shiels, A.B., W.C. Pitt, R.T. Sugihara, & G.W. Witmer. (2014). Biology and impacts of Pacific Island invasives species. The black rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae). *Pac Sci*. 68:145-184.
- Smith, D.G., E.K. Shiinoki, & E.A. VanderWerf. (2006). Recovery of Native Species following

- Rat Eradication on Mokoli'i Island, O'ahu, Hawai'i. *Pac Sci.* 60:299-303.
- Spatz, D.R., K.M. Newton, R. Heinz, B. Tershy, N.D. Holmes, S.H.M. Butchart, & D.A. Croll. (2014). The biogeography of globally threatened seabirds and island conservation opportunities. *Conserv Biol.* 28:1282-1290.
- Stanbury, M., & V. Briskie. (2015). I smell a rat: can New Zealand birds recognize the odor of an invasive mammalian predator? *Current Zoology.* 61:34-41.
- Steiger, S.S., A.E. Fidler, M. Valcu, & B. Kempenaers. (2008). Avian olfactory receptor gene repertoires: evidence for a well-developed sense of smell in birds? *P Roy Soc B-Biol Sci.* 275:2309-2317.
- Towns, D.R. (2009). Eradications as reverse invasions: lessons from Pacific rat (*Rattus exulans*) removals on New Zealand islands. *Biol Invasions.* 11:1719-1733.
- Towns, D.R., I.A.E. Atkinson, & C.H. Daugherty. (2006). Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol Invasions.* 8:863-891.
- VanderWerf, E.A., L.C. Young, S.E. Crow, E. Opie, H. Yamazaki, C.J. Miller, . . . J. Eijzenga. (2014). Increase in wedge-tailed shearwaters and changes in soil nutrients following removal of alien mammalian predators and nitrogen-fixing plants at Kaena point, Hawaii. *Restoration Ecology.* 22:676-684.
- Warham, J. (1990). The petrels: their ecology and breeding systems. *Academic Press, London.*
- Warham, J. (1996). The behaviour, population biology and physiology of the petrels. *Academic Press, London, UK.* 616 pp.
- Williams, S.H., E. Peiffer, & S. Ford. (2009). Gape and bite force in the rodents *Onychomys leucogaster* and *Peromyscus maniculatus*: Does jaw-muscle anatomy predict performance? *Journal of Morphology.* 270:1338-1347.
- Zarzoso-Lacoste, D., L. Ruffino, & E. Vidal. (2011). Limited predatory capacity of introduced black rats on bird eggs: an experimental approach. *J Zool.* 285:188-193.

Chapitre 8.

DISCUSSION GÉNÉRALE,
APPLICATIONS,
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

8.1. Discussion générale

8.1.1. Naïveté

Pour de nombreuses espèces animales, les adaptations comportementales représentent souvent une des premières réponses à des modifications qui apparaissent dans leur environnement (Wong & Candolin, 2014). Suite à l'arrivée d'espèces introduites, l'expérience acquise par une espèce native vis-à-vis du risque de prédation ou de compétition, semble influencer sa plasticité comportementale et donc sa capacité à perdre sa naïveté face à une nouvelle menace (Ferrari *et al.*, 2015; Saul & Jeschke, 2015). Au niveau de régions continentales, l'expérience « éco-évolutive » acquise par les espèces natives face à toute une gamme de prédateurs et de compétiteurs natifs pourrait favoriser le développement de réponses adaptatives aux invasions (Saul *et al.*, 2013). L'évitement généralisé des odeurs de prédateurs natifs (lion *Panthera leo*, chacal *Canis aureus*, hyène *Crocuta crocuta*) par deux espèces de rongeurs Soudano-Sahéliens semble confirmer ce postulat d'expérience acquise au cours de l'histoire évolutive. Par contre, l'évitement des odeurs du rat noir introduit, qui varie en fonction de sa présence ou de son absence au niveau des zones d'études, montre que dans certaines conditions, même en situation continentale, le développement de comportements adaptatifs face à une nouvelle menace nécessite plusieurs dizaines d'années de coexistence avec le nouvel « ennemi » qui en est à l'origine (**Chapitre 3.**).

Qu'en est-il pour les espèces insulaires qui ont évolué en absence de prédateurs mammaliens ?

Qu'il s'agisse de la réponse à des odeurs de prédateurs ou de compétiteurs introduits depuis plusieurs dizaines voir milliers d'années, ou la réponse à des odeurs de prédateurs ou compétiteurs non-encore introduits, la réponse de deux squamates endémiques néo-calédoniens (*Caledoniscincus austrocaledonicus* et *Bavayia septuiclavis*) semble dépendante du couple d'espèces « native-invasive » étudié (**Chapitres 4. et 5.**). A l'exception des fourmis invasives (*Solenopsis geminata*, *Pheidole megacephala* et *Wasmannia auropunctata*) pour lesquelles aucune de ces deux espèces de squamates n'a montré d'évitement, l'espèce de gecko évite une seule odeur (i.e. rat du Pacifique) parmi les six odeurs testées (rat du Pacifique, rat noir, chat haret, mangouste, crapaud buffle, rainette) tandis que l'espèce de

scinque évite quatre (i.e. rat du Pacifique, rat noir, chat haret, crapaud buffle) de ces six odeurs testées. Concernant les trois prédateurs introduits en Nouvelle-Calédonie (rat du Pacifique, rat noir, chat haret), les geckos évitent seulement l'odeur du rat du Pacifique, le prédateur le plus anciennement introduit. Les scinques évitent le rat du Pacifique, le chat haret et dans une moindre mesure le rat noir. Cette observation semble souligner l'importance de l'intensité de l'impact et de la date d'introduction des espèces dans le développement de comportements adaptatifs et la perte de naïveté (Stapley, 2003; Langkilde, 2009; Nunes *et al.*, 2014). En effet, les études des régimes alimentaires de rongeurs introduits et du chat haret en cours à l'IMBE à Nouméa (données non publiées) montrent que les squamates sont moins fréquents dans le régime alimentaire du rat noir que dans celui du rat du Pacifique, et que les geckos sont significativement moins fréquents que les scinques dans le régime alimentaire du chat haret. L'importance de ces deux facteurs a également été observée lors des confrontations directes avec deux agresseurs introduits, puisque les *C. austrocaledonicus* montrent des réponses plus marquées pour la fourmi de feu (*S. geminata*), l'agresseur ayant le plus d'impact et le plus anciennement introduit comparativement à la fourmi à grosse tête (*P. megacephala*) (**Chapitre 6**). L'importance de l'intensité de l'impact est également visible chez les *C. austrocaledonicus* qui évitent d'une manière plus marquée l'odeur du chat haret, le prédateur ayant le plus d'impact parmi les deux prédateurs les plus récemment introduits (i.e. rat noir et chat haret).

8.1.2. Nouveauté

Qu'il s'agisse de la réponse à des prédateurs ou compétiteurs non-encore introduits (**Chapitre 5**), ou à des prédateurs ou compétiteurs encore absents des zones d'études (**Chapitres 3. et 6.**), la nouveauté est souvent associée à une absence de réponse ou à des réponses moins marquées. Cependant, l'évitement du crapaud buffle par les *C. austrocaledonicus*, d'une manière équivalente à l'évitement du chat haret (introduit depuis 150 ans en Nouvelle-Calédonie), montre que certaines espèces natives pourraient, de manière innée, développer des réponses adaptatives face à certaines espèces invasives encore inconnues.

Cependant, est-ce que le niveau de naïveté des espèces natives peut permettre de prédire l'impact d'une espèce invasive ?

Selon Carthey & Banks (2014), plus une espèce native est naïve, plus l'impact d'une espèce introduite sera important. Cependant, la naïveté des espèces natives est seulement l'un des facteurs permettant de prédire ou de préjuger du succès de l'invasion d'une espèce introduite (Saul *et al.*, 2013). En effet, la naïveté peut également survenir chez l'espèce introduite. Ainsi, l'hypothèse de la « résistance biotique » ou « des nouvelles interactions » suppose qu'une espèce introduite peut se retrouver inexpérimentée face aux ennemis natifs du milieu d'introduction et ainsi manquer de mécanismes de défense lui permettant de s'établir (Verhoeven *et al.*, 2009; Saul *et al.*, 2013). A l'inverse, l'hypothèse de « perte des ennemis » stipule que l'absence d'ennemis éco-évolutivement expérimentés dans le milieu d'introduction pourrait favoriser l'établissement et le succès d'une espèce invasive (Verhoeven *et al.*, 2009; Saul *et al.*, 2013). Ainsi, pour prédire au mieux l'impact d'une espèce introduite il est nécessaire d'estimer le niveau de naïveté global de toute la communauté d'espèces de l'écosystème d'introduction, et d'évaluer comment cette communauté va interagir avec l'espèce introduite en lien notamment avec les différents ennemis potentiels présents (Carthey & Banks, 2014).

8.1.3. Indigénisation

L'évitement du prédateur le plus anciennement introduit, *R. exulans* (i.e. 3000 ans de présence) par les deux espèces de squamates endémiques testées comme « modèles » en Nouvelle-Calédonie, pourrait signifier, selon Carthey & Banks (2012) une possible « indigénisation » en cours pour cette espèce. Le temps de présence d'une espèce dans un milieu a été récemment évoqué parmi les critères à considérer pour la terminologie à attribuer aux espèces introduites, avec la difficulté de déterminer à partir de quand une espèce introduite pourrait être considérée comme native (Heger *et al.*, 2013). L'évitement d'espèces introduites depuis plusieurs dizaines d'années voire 1 ou 2 siècles, comme observé chez les *C. austrocaledonicus*, a également été observé chez des espèces natives dans d'autres régions du monde (Phillips & Shine, 2006; Russell & Banks, 2007; Langkilde, 2009; Hudgens & Garcelon, 2011). Cela suggère que le temps de présence d'une espèce introduite dans un milieu, nécessaire au développement de comportements adaptatifs par les espèces natives,

pourrait être hautement variable et contexte dépendant. Ainsi, le critère de perte de naïveté des espèces natives, plutôt que celui du temps de coexistence entre espèces introduites et natives, semble être un critère plus approprié pour déterminer « l'indigénisation » d'une espèce introduite (Carthey & Banks, 2012).

8.2. Applications possibles dans le cadre des stratégies de conservation de la biodiversité

Malgré le renforcement des mesures de biosécurité mis en place à travers la planète, un nombre toujours croissant d'espèces se propagent et se retrouvent introduites dans des milieux nouveaux (Simberloff, 2009; Chapple *et al.*, 2013). A la vue des nombreux impacts liés à ces invasions, trouver des mesures de conservation appropriées pour limiter l'impact des espèces introduites devient un enjeu majeur pour protéger les écosystèmes natifs et la biodiversité (Simberloff *et al.*, 2013). Jusqu'ici, les mesures de gestion (e.g. éradication, contrôle) ont abordé ce problème principalement du point de vue des espèces introduites. Les dernières avancées sur les réponses évolutives des espèces natives face aux nouveaux ennemis (Strauss *et al.*, 2006; Sih *et al.*, 2009; Wong & Candolin, 2014) ont permis une prise de conscience sur la nécessité d'aborder ce problème à la fois du point de vue de l'espèce introduite et du point de vue des espèces natives à protéger (Moseby *et al.*, 2015).

8.2.1. Comment prendre en compte la naïveté des espèces natives dans les différentes mesures de gestion des espèces invasives?

Les opérations d'éradication des espèces invasives, au niveau des systèmes insulaires, sont devenues une pratique courante en conservation (Dawson *et al.*, 2015) et plus de 1000 éradications de vertébrés ont été réussies jusqu'en 2013 (Keitt *et al.*, 2011; Island conservation). L'efficacité des éradications et l'amélioration des techniques ne cessent d'augmenter (Veitch *et al.*, 2011), et des opérations d'éradication de grandes ampleurs sont aujourd'hui envisagées (Russell *et al.*, 2015). Cependant, toutes les opérations d'éradication, et particulièrement celles à grande échelle, nécessitent d'importants moyens (e.g. humains, financiers) parfois sur du long terme (Martins *et al.*, 2006; Dawson *et al.*, 2015; Russell *et al.*, 2015) qui ne sont pas toujours disponibles. De plus, des opérations d'éradication au sein de larges zones continentales ou montagneuses, sont aujourd'hui encore inenvisageables (Moseby *et al.*, 2015). Les opérations de contrôle (i.e. limitation de l'abondance des

populations) ont été envisagées comme une solution alternative aux éradications. Cependant, ces opérations nécessitent d'être régulièrement renouvelées et ne sont donc pas nécessairement des alternatives durables et rentables pour lutter contre des espèces invasives (Simberloff *et al.*, 2013). En plus de se heurter parfois aux intérêts sociaux et culturels que peuvent représenter certaines espèces introduites (Clavero, 2014) de telles opérations d'éradication ou de contrôle se heurtent à une réalité de terrain pas toujours favorable et à des moyens humains et financiers pas toujours présents ou suffisants (Parkes *et al.*, 2014; Will *et al.*, 2015). Réussir à déterminer les secteurs les plus à risques afin d'y prioriser les opérations d'éradication ou de contrôle est d'une grande importance pour limiter les moyens liés à ces opérations et en maximiser les bénéfices (Dawson *et al.*, 2015). La capacité d'identifier les prédateurs ayant ou pouvant avoir des impacts majeurs devient donc essentiel pour prioriser les efforts de gestion (Ricciardi & Atkinson, 2004).

Dans ce contexte, l'étude de la naïveté des espèces natives, et donc de leur niveau potentiel de sensibilité aux espèces introduites, participe à éclairer la compréhension de l'impact des espèces introduites et les priorités de gestion. Les prédateurs ou compétiteurs considérés comme « indigénisés », pourraient représenter une préoccupation plus mineure dans le cadre des opérations de gestions par rapport à d'autres espèces pour lesquelles les espèces natives n'auraient pas perdu leur naïveté (sensibilité élevée à la prédation/compétition). Ces espèces « indigénisées », et donc pouvant être considérées comme natives sur le plan écosystémique et des interactions biotiques (Carthey & Banks, 2012), en plus d'avoir un impact limité sur les espèces natives, pourraient également jouer un rôle clé dans le fonctionnement du « nouvel écosystème » (Shackelford *et al.*, 2013; Simberloff *et al.*, 2013). Leur éradication ou la réduction de leurs populations pourraient avoir un impact négatif sur les espèces et communautés natives (Shackelford *et al.*, 2013; Simberloff *et al.*, 2013).

Cependant, cela se heurte à l'échelle d'appréciation des phénomènes écologiques à laquelle nous pouvons considérer qu'une espèce introduite est « indigénisée ». En effet, les études de la naïveté ont jusqu'à aujourd'hui été réalisées seulement sur quelques couples d'espèces « prédateur introduit-proie native », « compétiteur introduit-compétiteur natif » et non pas à l'échelle des multiples interactions possibles entre une espèce introduite et la faune d'un écosystème. De plus, à notre connaissance, la seule étude ayant considéré une espèce introduite comme « indigénisée », a étudié l'évitement des jardins dans lesquels des chiens

(*Canis lupus familiaris*) introduits en Australie il y a environ 150 ans étaient présents, par des bandicoot à nez long (*Perameles nasuta*) (Carthey & Banks, 2012). A cette échelle, lorsque des prédateurs sont limités à des espaces clos, l'évitement de ces espaces par une espèce native peut permettre de conclure que cette espèce reconnaît et répond efficacement à ce prédateur introduit. Cependant, comment conclure à l'échelle d'un écosystème naturel, dans lequel les prédateurs introduits n'ont pas de territoire restreint, qu'une espèce introduite est indigénisée ? Par exemple, en Australie, des restes de bandicoot retrouvés dans des estomacs de dingo (*Canis lupus dingo*) (Corbett, 1995), introduits il y a 4000 ans, et appartenant au même archétype (et à la même espèce) que les *C. lupus familiaris*, montrent que l'apparente « indigénisation » de ces derniers au niveau des milieux urbains ne serait certainement pas applicable dans le milieu naturel.

A l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, bien que nous ayons étudié seulement le niveau 1 de naïveté (capacité de perception d'un risque et développement d'une réponse comportementale), l'évitement des odeurs de chats haret et de rats du Pacifique par les *C. austrocaledonicus*, s'accompagne tout de même d'une importante pression de prédation puisque des *C. austrocaledonicus* sont retrouvés dans les analyses du régime alimentaire de ces deux prédateurs introduits (IMBE données non publiées). De plus, les évitements moins marqués voire l'absence d'évitement des odeurs par les *B. septuiclavis*, montrent que « l'indigénisation » d'une espèce peut être hautement variable en fonction de l'espèce native considérée. De plus, malgré la possibilité de perte de naïveté des espèces natives, l'« indigénisation » d'une espèce introduite ne se traduirait pas par une absence d'impact de celle-ci, mais par un impact qui pourrait être similaire à l'impact « normal » infligé par une espèce native.

Ainsi, établir des priorités de gestion sur la base de « l'indigénisation » d'une espèce introduite, semble compromis par rapport à la réelle possibilité pour une espèce introduite de « s'indigéniser » à l'échelle d'un écosystème. En effet, une perte de naïveté de l'ensemble des espèces natives potentiellement menacées par une espèce invasive, semble peu probable et très difficile à évaluer. Une telle difficulté pour établir si une espèce introduite a suffisamment « perdu » sa nouveauté pour être considérée comme native, fait écho au débat actuel sur une gestion des espèces sur la base de leurs impacts plutôt qu'en fonction de leur statut dans l'écosystème (Davis *et al.*, 2011). Ainsi, une des principales critiques de l'écologie de la restauration « traditionnelle », dont la composante majeure a été le contrôle ou le retrait des

espèces introduites (Jordan & Lubick, 2011), est que la biosphère est de plus en plus dominée par des « nouveaux écosystèmes », sous la pression d'un afflux d'espèces introduites et des déplacements de l'aire de répartition d'espèces natives en réponse à différentes forces anthropiques, telles que le changement climatique (Hobbs, 2013; Simberloff & Vitule, 2014). Cette ligne de raisonnement suggère qu'il serait dans de nombreux cas inutile de lutter contre les espèces introduites pour rétablir un écosystème passé, mais plutôt se concentrer sur l'amélioration du « nouvel écosystème » pour qu'il fournisse les services éco-systémiques souhaités. Cette vision très anthropocentrique de la gestion d'un écosystème, fortement critiquée par Simberloff & Vitule (2014) reviendrait à accepter qu'une espèce introduite puisse avoir des impacts sur les espèces natives, tant que ceux-ci ne viennent pas nuire aux services que l'écosystème peut rendre. Cela pourrait également impliquer une réduction de la vigilance accordée à des espèces nouvellement introduites, en raison de leur absence d'impact détectable tant que celles-ci n'ont pas formé de populations pérennes dans leur nouveau milieu, et ainsi retarder les mesures de gestions qui, si prises rapidement, pourraient probablement dans certains cas limiter voire éliminer les impacts d'une telle invasion.

Malgré ces débats et les visions contrastées de la gestion des espèces introduites, les opérations de réintroduction d'espèces natives, souvent en complément d'opérations de contrôle ou d'éradication d'espèces invasives, restent une des mesures de gestion de plus en plus utilisées pour compenser l'impact des espèces introduites et tenter de restaurer un écosystème passé (Moseby *et al.*, 2015).

8.2.1.1. Réintroductions

Avant toute opération de réintroduction, il est nécessaire de déterminer la taille et la composition (i.e. stade démographique, sex ratio) de la population à introduire pour créer une population viable dans l'écosystème receveur. Cette détermination se fait à l'aide de modèles qui prennent en compte la diversité génétique de l'espèce, ses capacités de dispersion et les caractéristiques biotiques et abiotiques de l'habitat receveur (Armstrong & Seddon, 2008). Parmi les caractéristiques biotiques, la présence de prédateurs introduits reste dans certains cas la principale cause d'échec de ces opérations (Short, 2009; Moseby *et al.*, 2011). Cependant, améliorer la réponse des proies face à leurs prédateurs potentiels a reçu peu d'attention dans le cadre des opérations de réintroduction (Moseby *et al.*, 2015).

Les études sur la naïveté ont montré que ce caractère peut se diviser en différents niveaux au travers desquelles les proies peuvent progresser dans leur réponses adaptatives face à différents ennemis, après suffisamment de temps et d'expérience (Banks & Dickman, 2007; Carthey & Banks, 2012, 2014). Par exemple, les renards gris insulaires (*Urocyon littoralis*) de l'île de Santa Cruz (Californie) ont rapidement modifié leur patron d'activité en réponse à la prédation des aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) introduits (Hudgens & Garcelon, 2011). Des oiseaux néo-zélandais ont rapidement modifié leurs soins parentaux en réponse à l'introduction des chats haret et celles de différentes espèces de rongeurs et de mustélidés (Massaro *et al.*, 2008). Des petits mammifères australiens semblent avoir perdu une partie de leur naïveté face à différents mammifères introduits (i.e. chats haret, renards, chiens) (Anson & Dickman, 2013; Carthey, 2013). Ainsi, la plasticité comportementale ou les adaptations rapides observées chez certaines espèces natives face à des nouvelles menaces, laissent supposer qu'un comportement anti-prédateur pourrait être développé ou amélioré chez certaines espèces avant leur réintroduction. Dans ce contexte, il a été possible à plusieurs reprises d'améliorer le comportement anti-prédateurs de certaines proies captives (e.g. McLean *et al.*, 1999 ; McLean *et al.*, 2000). Cependant, peu d'études ont cherché à mesurer l'efficacité de cette perte de naïveté sur le terrain une fois la réintroduction réalisée (Miller *et al.*, 1990; Moseby *et al.*, 2012). Pour être efficace lors des réintroductions, le comportement appris doit être retenu chez les espèces relâchées, et idéalement renforcé rapidement après les réintroductions et transmis à la descendance (Moseby *et al.*, 2015). Ainsi, des nouvelles méthodes d'entraînement pourraient impliquer l'exposition réelle *in-situ* des espèces natives et des ennemis introduits. Dans ce cadre, une expérience est en cours en Australie dans laquelle des populations de proies menacées sont exposées à une faible pression de prédation par des chats et des dingos au sein de grands enclos. Cette expérience expose donc les proies à un risque réel de prédation, l'objectif étant qu'il soit assez faible pour permettre leur survie et l'acquisition d'expérience permettant *in fine* une modification de leur comportement anti-prédateur (Moseby *et al.*, 2015). Si cette expérience fonctionne, cela permettra la réintroduction de proies ayant perdu leur naïveté et acquis une certaine prudence leur permettant de se maintenir dans un milieu envahi par différentes espèces de prédateurs introduites (Moseby *et al.*, 2015).

8.2.1.2. Limitation de l'impact des espèces invasives

Lorsque les éradications ou contrôles des espèces invasives ne sont pas envisageables, trouver des solutions pour permettre le maintien des espèces natives dans les milieux envahis pourraient constituer des alternatives pertinentes. Par exemple, en Australie, le déploiement dans le milieu d'appâts permettant une aversion gustative conditionnée face aux crapauds buffles, est une des solutions prometteuse qui pourrait permettre le maintien du chat marsupial du Nord (*Dasyurus hallucatus*), espèces native classée en danger selon l'IUCN et directement menacée par la présence de cette proie toxique introduite (O'Donnell *et al.*, 2010). En effet, les individus ayant perdu leur naïveté face à ce nouvel envahisseur ont des taux de survie supérieur à ceux des individus naïfs (O'Donnell *et al.*, 2010) (Figure 50).

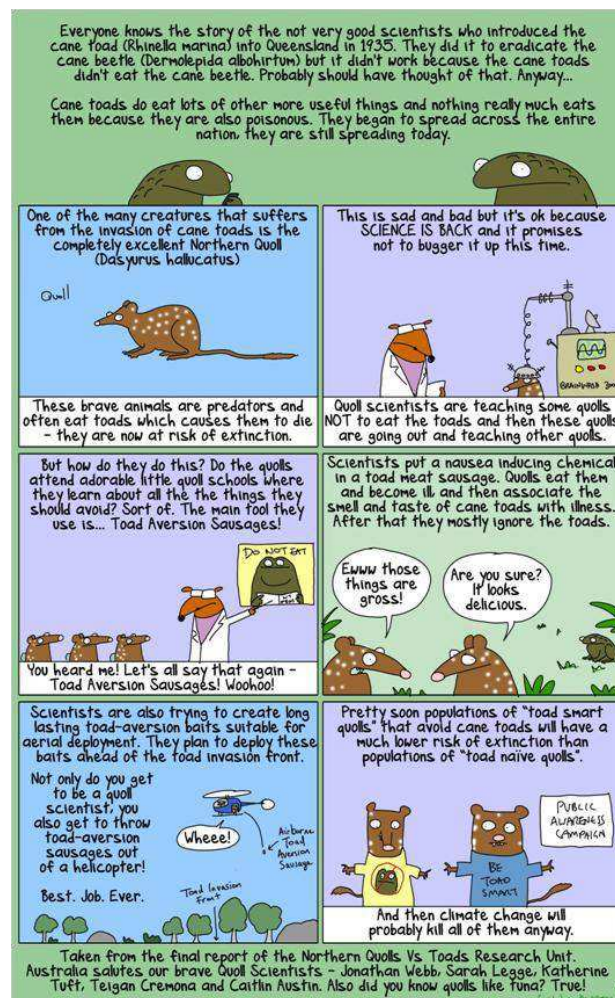


Figure 50. Illustration de l'expérience d'aversion gustative conditionnée entre le chat marsupial du Nord (*Dasyurus hallucatus*) et le crapaud buffle (*Rhinella marina*)

<http://www.theguardian.com/commentisfree/2015/jun/17/science-is-back-to-help-educate-quolls-about-cane-toads-with-sausages>

Dans le cadre de la gestion des prédateurs introduits, de telles approches pourraient être utilisées en complément des méthodes de contrôle classiques, afin de modifier le comportement alimentaire de ces prédateurs et ainsi aider à réduire la pression de prédation sur les faunes natives (Nicolaus & Nellis, 1987; O'Donnell *et al.*, 2010). Cela pourrait être particulièrement utile pour des espèces naïves telles que certaines espèces d'oiseaux ou de squamates, dont les œufs peuvent être particulièrement exposés aux prédateurs introduits (e.g. oiseaux qui nichent au sol, tortues marines). En effet, apprendre à ces prédateurs (e.g. rongeurs, mustélidés) à éviter des œufs toxiques en captivité, semble limiter leur taux de prédation d'œufs dans le milieu naturel une fois relâchés (Nicolaus & Nellis, 1987). La disposition d'œufs toxiques dans les milieux naturels pourrait probablement permettre le maintien de cette réduction du taux de prédation sur plusieurs générations de prédateurs. Ainsi, cette méthode pourrait permettre de limiter l'impact d'un prédateur introduit malgré le maintien d'un certain niveau de naïveté notamment dans le comportement reproducteur de certaines espèces natives.

8.2.2. Comment prendre des mesures de gestion appropriées malgré le caractère « contexte-dépendant » des invasions biologiques et de la naïveté ?

L'écologie des invasions fait face à plusieurs difficultés dont la spécificité des processus d'invasion, leur caractère complexe (i.e. interactions de plusieurs facteurs pour déterminer le succès d'une invasion) et contexte dépendant (i.e. le succès d'une invasion varie dans l'espace et dans le temps) (Heger *et al.*, 2013). Cela implique qu'il existe probablement très peu de patrons prédictibles d'impacts d'une espèce introduite (Ricciardi & Atkinson, 2004; Heger *et al.*, 2013). De plus, rares sont les milieux dans lesquels une seule espèce est introduite, et les introductions multiples compliquent la pression de sélection qui pèse sur les espèces natives (Berthon, 2015; Doherty *et al.*, 2015). De plus, la naïveté des espèces natives au sein du même écosystème apparaît dépendante du couple d'espèce « invasive-native » considéré. En effet, une espèce introduite peut sembler « indigénisée » pour une espèce native, mais représenter une nouvelle menace face à laquelle d'autres espèces natives du même écosystème peuvent être encore totalement naïves. Comprendre l'impact réel des invasions comme le résultat d'interactions multiples entre les différentes espèces d'un écosystème est actuellement devenu crucial pour la gestion des espèces introduites (Berthon, 2015).

Les variabilités interindividuelles de réponses observées dans les études de la naïveté peuvent ajouter une difficulté supplémentaire à certaines mesures de gestion et notamment aux opérations de réintroduction. En effet, des études récentes ont montré que les individus les plus « audacieux » pourraient être davantage impactés par la prédation que les individus plus « prudents » (Bremner-Harrison *et al.*, 2004; May, 2011) et que la « personnalité » animale est directement liée au fitness des individus (Dingemanse & Réale, 2005; Smith & Blumstein, 2008). Ainsi, la prise en compte de la personnalité, afin de sélectionner les individus ayant les plus importantes probabilités de survie, pourrait permettre de limiter les variabilités interindividuelles et être un paramètre important permettant d'améliorer les probabilités de succès des réintroductions (Moseby *et al.*, 2015). Cependant, cela se heurte aux variations temporelles des conséquences (i.e. avantages *vs* inconvénients) que peut avoir la personnalité sur d'autres facteurs que les comportements anti-prédateurs (Dingemanse *et al.*, 2004; Quinn *et al.*, 2009; Le Cœur *et al.*, 2015). En effet, dans des environnements changeants (e.g. fluctuations annuelles de la disponibilité des ressources), le succès reproducteur des individus les plus audacieux peut varier d'une année sur l'autre (Le Cœur *et al.*, 2015) rendant la présence de différentes personnalités bénéfique pour une meilleure persistance globale des populations. Les variations des bénéfices liés à un certain tempérament pourraient d'ailleurs être une des raisons expliquant le maintien des différentes personnalités au sein d'une population soumise à la sélection naturelle (Smith & Blumstein, 2008; Carter *et al.*, 2013).

8.3. Conséquences négatives de la perte de naïveté : Effets sub-létaux des prédateurs

Dans la plupart des études, la perte de naïveté est vue comme un processus adaptatif permettant aux espèces natives de limiter leurs risques face à de nouvelles menaces (Banks & Dickman, 2007; Carthey & Banks, 2014). Cependant, un même stress qui induit des modifications comportementales positives, peut également induire des coûts sub-létaux (i.e. indirects) résultants des effets négatifs liés à l'augmentation des hormones de stress (i.e. immunosuppression, sensibilité aux parasites, inhibition de la reproduction) ou à l'évitement du risque et à l'augmentation de la vigilance (i.e. coûts énergétiques et nutritionnels) (Figure 51). Ces effets ont respectivement donné lieu à deux hypothèses, « l'hypothèse du stress lié à la présence d'un prédateur » et « l'hypothèse des conséquences alimentaires liées à la présence d'un prédateur » (Figure 51). L'hypothèse du stress lié à la présence d'un

prédateur prédit que la peur va entraîner une réponse de stress (i.e. production chronique de glucocorticoïdes) laquelle peut mener à une immunosuppression qui augmente la sensibilité des espèces natives à différents pathogènes (e.g. augmentation de la charge parasitaire) et peut entraîner une inhibition de la reproduction (Figure 51). L'hypothèse des conséquences alimentaires liées à la présence d'un prédateur, prédit que les espèces natives vont réduire leur alimentation, ce qui va entraîner une réduction de leur condition corporelle. Les conséquences de cette modification des conditions corporelles augmentent également la sensibilité des espèces natives à différents pathogènes et peut mener à une inhibition de leur reproduction (Figure 51).

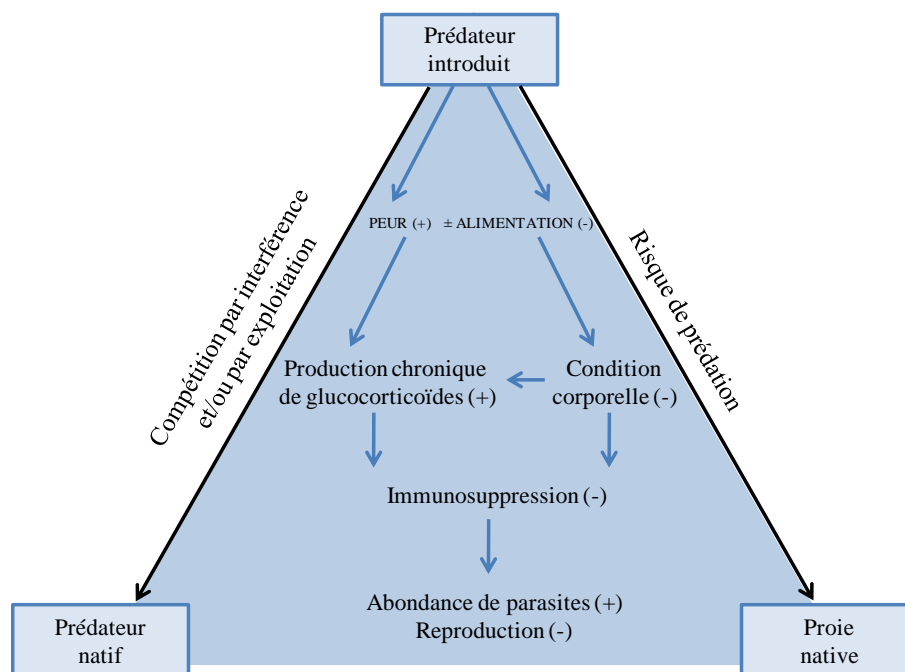


Figure 51. Schéma des différents impacts indirects d'une espèce introduite sur une espèce de compétiteur ou de proie native. Les flèches indiquent les voies potentielles de déroulement du processus, les symboles (+) et (-) indiquent respectivement une augmentation ou une diminution des paramètres indiqués sur la gauche de ces symboles (modifié de Anson *et al.* 2013).

Ces impacts indirects, liés à la perception d'un risque, ont jusque là été surtout étudiés au niveau des relations entre prédateurs natifs et proies natives, dans le cadre de recherches sur une écologie appelée parfois « l'écologie de la peur » (Apfelbach *et al.*, 2005; Clinchy *et al.*, 2013; Le Saout *et al.*, 2015). Au niveau des relations entre prédateurs introduits et proies natives, ces impacts sont probablement particulièrement élevés chez les proies natives qui sur-allouent des efforts à leurs réponses adaptatives au delà de ce qui est nécessaire pour limiter leurs risques liés aux prédateurs introduits (niveau 4 de naïveté) (Carthey & Banks, 2014).

Cependant, à notre connaissance, une seule étude s'est intéressée aux coûts potentiels indirects que pourrait exercer une espèce introduite sur des espèces natives (Anson & Dickman, 2013). Cette étude, réalisée en Australie, a étudié les effets indirects liés à la présence du renard roux introduit en fonction de son abondance (i.e. faible, moyenne, forte), chez un compétiteur natif, le varan bigarré (*Varanus varius*) et une proie native, l'opossum à queue en anneau (*Pseudocheirus peregrinus*). Cette étude montre des changements dans les conditions corporelles et le comportement alimentaire du compétiteur natif (i.e. résultat d'une probable compétition par interférence et dans une moindre mesure par exploitation), alors que la proie native ne montre aucune modification de son comportement quelle que soit la densité de prédateurs présents. Ces observations, associées à la naïveté des espèces natives ou à une forte pression sélective exercée par le renard roux, montrent qu'une espèce introduite peut également induire des coûts indirects chez les faunes natives, et que ces coûts varient en fonction du couple d'espèces considéré (Anson & Dickman, 2013).

L'étude de l'évitement des odeurs dans des labyrinthes en Y ou dans les protocoles de sélection de refuge en laboratoire, comme nous l'avons réalisée, ne permet pas de détecter les effets sub-létaux potentiels, ni d'appréhender les conséquences (i.e. coûts ou bénéfiques) de l'évitement de ces odeurs. Des prélèvements sanguins permettant de mesurer le niveau de stress des individus, permettraient de détecter un effet sub-létal potentiel prédit par l'hypothèse du stress lié à la présence d'un prédateur (Berger *et al.*, 2007; Rodl *et al.*, 2007; Anson *et al.*, 2013).

Par contre, les protocoles de piégeages et notamment la méthode de capture utilisée dans l'étude de la naïveté des rongeurs Soudano-sahéliens (Chapitre 3), permettent de mieux appréhender ces effets sub-létaux potentiels liés à la perception d'un risque. En effet, la modification des zones d'activité et des patrons temporels d'activité, pourrait se traduire par des effets négatifs (e.g. baisse du succès reproducteur) liés aux deux hypothèses d'Anson *et al.* (2013), suite à une modification des zones d'alimentation et au stress induit par de nouvelles interactions spécifiques potentielles.

8.4. Perspectives

Comment mieux comprendre les facteurs à l'origine de la perte de naïveté des espèces natives?

Etudier la réponse d'espèces natives au niveau de zones écologiques comparables (i.e. communautés similaires de faunes et flores natives, histoire géologique identique, localisation géographique proche) mais avec des patrons d'invasions distincts (i.e. absence ou présence d'une ou de plusieurs espèces introduites) et des répliques de ces situations, pourrait fournir un éclairage intéressant sur les facteurs à l'origine de la perte ou du maintien de la naïveté des espèces natives (Li *et al.*, 2014). Au cours de cette thèse, une expérience préliminaire a été engagée dans cette perspective, à l'île des Pins (Grande Terre et ses différents îlots satellites), mais n'a pas pu être terminée en raison d'une suspension temporaire d'accès aux sites d'études situés en terres coutumières, en raison d'un conflit entre la chefferie et les autorités provinciales. Cet archipel présente une Grande Terre envahie par les chats harets et deux des espèces de rats présents en Nouvelle-Calédonie, *R. exulans* et *R. rattus*, et est entourée par de nombreux îlots sur lesquels les cortèges d'espèces introduites sont variables (Figure 52).

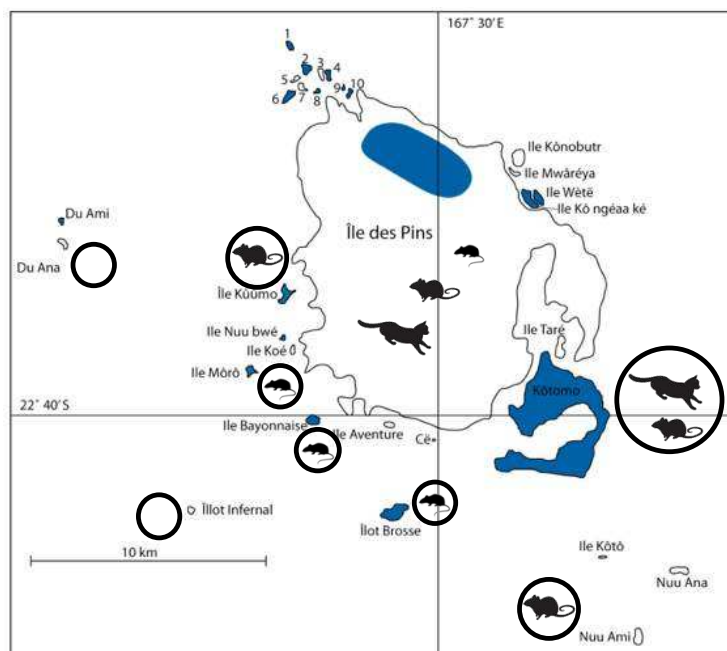





Figure 52. Contexte de l'Archipel de l'île des Pins du point de vue de l'invasion par quelques espèces invasives majeures. Les cercles noirs vides correspondent à des îlots sur lesquels aucune espèce introduite n'est présente.  îlots avec présence du chat haret;  îlots avec présence du rat noir;  îlots avec présence du rat du pacifique.

La présence d'espèces de scinques appartenant au même genre (*Caledoniscincus* sp.) au niveau de la Grande Terre et de nombreux îlots périphériques, permet de comparer les réponses d'individus qui diffèrent dans leurs expériences face aux différents prédateurs introduits de cet archipel.

Cet archipel présente également l'intérêt d'être localement envahi par deux espèces introduites appartenant au même archétype de prédateur (i.e. le rat du Pacifique et le rat noir) avec le rat du Pacifique introduit plus anciennement (3000 ans) et le rat noir introduit plus récemment (environ 150 ans). Cette situation représente un contexte favorable pour mieux comprendre le rôle de la similarité des archétypes, de la présence d'odeurs communes et de la date d'introduction dans la perte de naïveté des espèces natives. Il serait intéressant d'étudier la naïveté des espèces natives face à ces deux prédateurs au niveau des îlots uniquement envahis par l'une ou l'autre de ces deux espèces, ou en provenance d'îlots dépourvus de rongeurs. Une réponse généralisée des espèces natives à ces deux prédateurs montrerait que la similarité des archétypes et la présence d'odeurs communes pourraient induire une perte de naïveté même vis-à-vis d'espèces inconnues. Une variabilité de réponse face à ces deux prédateurs pourrait mettre en évidence l'importance de la date d'introduction et de l'acquisition d'expérience pour le développement de réponses adaptatives.

La présence de répliques d'îlots présentant les mêmes espèces envahissantes permettrait de tester si la naïveté des espèces natives est identique dans des situations écologiques similaires. Une différence de réponse entre ces situations viendrait confirmer le caractère très contexte dépendant des invasions biologiques et de leurs impacts (Heger *et al.*, 2013).

Etudier les différents niveaux de naïveté et multiplier les types d'expériences

Comme observé entre le scinque *C. austrocaledonicus* et les différentes espèces de fourmis introduites, l'exposition des espèces natives à différents types d'indices de risque peut donner des réponses contrastées. Ainsi, multiplier les types d'expériences, et notamment aller au-delà de l'étude de la perception et de l'évitement de l'odeur (étude du niveau 1 de naïveté) en essayant de quantifier les conséquences des réponses observées (i.e. évitement ou absence d'évitement de l'indice de risque) dans le milieu naturel, est indispensable pour obtenir une meilleure compréhension du rôle de la naïveté dans les phénomènes de persistance ou d'extinction d'espèces natives suite à l'arrivée de nouveaux ennemis. Par exemple, ces dix

dernières années ont été marquées par une nette augmentation des études consacrées à l'évaluation de la distance d'initiation de fuite chez les squamates (voir synthèse Samia *et al.*, 2015). Ce type d'expérience a notamment été utilisé chez différentes espèces natives insulaires en réponse à des prédateurs introduits, y compris dans des systèmes insulaires avec des populations exposées ou non exposées aux prédateurs mammaliens introduits (Berger *et al.*, 2007; Brock *et al.*, 2015). Ces études montrent que la distance d'initiation de fuite varie en fonction de la présence ou de l'absence de prédateurs introduits, avec une augmentation de cette distance observée pour les populations exposées aux prédateurs. Ainsi, cette approche pourrait être complémentaire aux études de perception de l'odeur et permettre notamment d'étudier le rôle de différentes caractéristiques des prédateurs (e.g. taille, vitesse d'approche) sur la perte de naïveté et le développement d'une réponse adaptative (Samia *et al.*, 2015).

Tester la naïveté d'espèces menacées et micro-endémiques

Les différentes expériences de cette thèse ont été réalisées sur des espèces natives, abondantes et assez largement réparties, avec le postulat que les espèces encore abondantes, malgré la présence de prédateurs introduits, étaient de bonnes candidates pour avoir développé les réponses adaptatives que nous voulions étudier. De plus, travailler sur des espèces menacées et peu abondantes présente la difficulté du nombre limité d'individus disponibles, et de l'ajout potentiel d'un facteur de stress lié aux expériences sur ces populations déjà fragiles. Dans l'optique de préserver des espèces parfois réduites à quelques dizaines d'individus dans des secteurs géographiques très restreints, il serait intéressant d'étudier la naïveté de ces populations avec comme objectif l'amélioration de leur réponses adaptatives face aux menaces liées aux espèces introduites, dans le cadre d'éventuelles opérations de translocation ou de réintroduction.

En Nouvelle-Calédonie, l'exploitation minière est une des ressources économiques majeures du pays (Bonvallot *et al.*, 2012), mais représente aussi une des principales menaces pour les écosystèmes néo-calédoniens (Pascal *et al.*, 2008). De nombreux massifs miniers présentent des espèces de squamates qui y sont restreints, qualifiées de micro-endémiques (Bauer & Jackman, 2006). Dans ce cadre, la translocation préalable d'espèces animales endémiques et menacées vers des habitats similaires en dehors des massifs exploités, pourrait constituer une solution ultime pour éviter des extinctions liées aux impacts d'une telle

exploitation. Réussir à réduire la naïveté de telles espèces face aux menaces liées aux espèces introduites dans leurs zones de translocation, pourrait favoriser la réussite de telles opérations.

Au niveau de certains îlots, des populations de squamates sont probablement réduites à quelques dizaines d'individus suite aux menaces liées aux invasions biologiques et à l'augmentation des activités touristiques (Jourdan *et al.*, 2014). Envisager de réintroduire des individus dont la capacité de résistance aux espèces introduites a été améliorée, pourrait permettre de limiter la probabilité d'extinction de telles populations.

Mieux comprendre le paradoxe entre la persistance ou la vulnérabilité des colonies d'oiseaux marins en présence de rongeurs introduits

Au niveau mondial, les oiseaux marins semblent, à priori, particulièrement vulnérables aux impacts des rongeurs introduits du genre *Rattus* et notamment aux rat noir *R. rattus* (Jones *et al.*, 2008; Shiels *et al.*, 2014). Cependant, l'impact des rats semble varier en fonction du contexte insulaire (Martin *et al.*, 2000), et des coexistences à long terme ont été observées pour des colonies de différentes espèces d'oiseaux marins malgré la présence de rongeurs introduits (Catry *et al.*, 2007; Quillfeldt *et al.*, 2008; Ruffino *et al.*, 2009; Bourgeois *et al.*, 2014). Les facteurs impliqués dans cet important paradoxe sont encore peu connus, faute d'expérimentations sur la base de méthodes permettant d'estimer réellement l'impact des rongeurs introduits (e.g. pièges photographiques, enregistrements vidéos) ou d'études en situations contrôlées sur le terrain ou en laboratoire (e.g. tests comportementaux) (Ruffino, 2010). Comme évoqué précédemment, aucune étude n'avait encore été publiée quant à la perception d'un risque de prédation chez des oiseaux marins (chapitre 6), et leurs capacités à développer des réponses adaptatives. Les résultats quelque peu contre intuitifs obtenus dans l'étude que nous avons réalisée, pointent la nécessité de compléter cette approche et de réaliser des expériences de plus grande ampleur, sur des colonies et des îlots de tailles variables, et notamment dans des situations où les colonies d'oiseaux et les populations de rongeurs introduits font l'objet de suivis depuis plusieurs années. Travailler sur des colonies d'oiseaux bagués permettrait de connaître l'âge approximatif, le statut (i.e. prospecteurs vs reproducteurs) et l'histoire de reproduction des individus (e.g. nombre d'années de reproduction dans la colonie étudiée, changement de colonie de reproduction) (Bourgeois *et al.*, 2014). Ces différents facteurs peuvent être liés à la pression de prédation que subit la colonie, et pourrait également influencer la réponse des individus face à la perception d'un

risque de prédation (Ruffino *et al.*, 2008). Ainsi, travailler sur des colonies dans lesquelles la répartition des rongeurs est connue (e.g. densité plus élevée en bordure qu'au centre de la colonie) et leur impact quantifié, permettra de lier les absences de réponses, ou les variabilités potentielles de réponses au sein de la colonie, au degré d'exposition des individus au risque de prédation.

Mieux comprendre les effets des multi-invasions

Dans le contexte de l'anthropisation accélérée de la biosphère, la présence de plusieurs espèces introduites dans un même milieu est un phénomène courant et complique la pression sélective que subissent les espèces natives (Berthon, 2015; Doherty *et al.*, 2015). Dans ce contexte, la capacité d'une espèce native à prioriser sa vigilance ou le développement de comportements adaptatifs face aux menaces les plus importantes pourraient probablement favoriser son maintien. Dans ce cadre, des expériences de sélection de refuge (chapitre 4 et 5) réalisées en proposant aux squamates endémiques, le choix entre différentes odeurs de prédateurs introduits (i.e. *R. exulans*, *R. rattus*, *F. catus*), pourrait apporter un éclairage intéressant quant aux réponses anti-prédateurs permettant aux proies de faire face à des systèmes de multi-invasions (Stapley, 2003).

Mieux comprendre la part d'innée et d'apprentissage dans les réponses observées

Au cours de cette thèse, la perte de naïveté des espèces natives a été explorée uniquement chez des individus natifs adultes, principalement capturés au niveau de zones envahies par les espèces introduites. Réaliser les mêmes expériences sur des juvéniles, pourrait permettre de mieux comprendre le rôle de l'ontogénèse (évaluer la part de l'innée et de l'acquis) dans le développement de comportements adaptatifs et la perte de naïveté (Chivers *et al.*, 2001; Berger *et al.*, 2007; Epp & Gabor, 2008). Par exemple, pour des espèces de squamates, capturer des adultes dans le milieu naturel et étudier la réponse de juvéniles éclos en captivité, permettrait de détecter des réponses innées aux prédateurs (Stapley, 2003). La reconnaissance innée d'un prédateur introduit et le développement de réponses adaptatives chez les juvéniles, pourraient potentiellement limiter la vulnérabilité de certaines espèces natives pour lesquels la prédation s'exerce majoritairement sur les juvéniles (Head *et al.*, 2002; Berger *et al.*, 2007). En outre, étudier simultanément la réponse d'individus nés en captivité et d'individus exposés

aux prédateurs introduits, pourrait permettre de détecter des réponses comportementales liées à l'expérience acquise et ainsi un effet combiné de l'innée et de l'acquis dans le développement de réponses adaptatives (Epp & Gabor, 2008). Enfin, étudier la réponse de juvéniles exposés aux prédateurs introduits pourrait également permettre de détecter un âge potentiel de reconnaissance et de réponse aux prédateurs. En effet, une pression de prédation plus importante sur les juvéniles pourrait entraîner une réponse aux odeurs qui serait absente chez les adultes (Head *et al.*, 2002).

8.5. Conclusions

La naïveté, longtemps considérée comme un caractère fixe associé aux espèces insulaires, et un des principaux facteurs à l'origine des nombreux déclin ou extinctions d'espèces insulaires natives suite à l'arrivée d'un prédateur introduit, semble être un caractère complexe, également présent à l'échelle continentale, et pouvant être perdu suite à l'influence de nombreux facteurs liés aux spécificités de l'invasion, au type d'espèce introduite, et aux caractéristiques biologiques des espèces natives. La perte de naïveté, notamment face à des espèces introduites depuis plusieurs centaines voire milliers d'années, a donné lieu à la notion d'« indigénisation » possible d'une espèce introduite, qui fait échos au débat actuel concernant la gestion des espèces en fonction de leurs impacts plutôt qu'en fonction de leur statut natives ou introduites, dans ce qui est actuellement qualifié par certains de « nouvel écosystème ». Cette notion de « nouvel écosystème » a été récemment critiquée, en raison d'une absence de bases claires pour reconnaître un écosystème hybride et un seuil de changement irréversible permettant de qualifier un écosystème « nouveau » et de considérer que des opérations de restauration ne sont plus envisageables (Murcia *et al.*, 2014). Les bases permettant de définir qu'une espèce introduite est « indigénisée » à l'échelle d'un écosystème n'ont également pas encore été définies. Celles-ci promettent d'être complexes en raison de l'importante variation des réponses observées entre des espèces natives d'un même écosystème et les multiples facteurs impliqués dans la perte de naïveté. De plus, même si certaines espèces natives semblent perdre leur naïveté et se maintenir en présence d'espèces introduites, il n'en reste pas moins que celles-ci auront un impact au moins similaire à ceux d'une espèce native, et viennent ainsi ajouter une pression supplémentaire aux espèces natives potentiellement déjà menacées par d'autres facteurs d'impact anthropiques (e.g. fragmentation ou perte d'habitat, changement climatique).

Enfin, les interactions entre les menaces liées aux invasions biologiques et différents facteurs de changement global (Doherty *et al.*, 2015), qui rendent l'évolution temporelle des impacts d'une espèce introduite hautement imprévisible, soulignent également la nécessité de ne pas négliger la prévention et la gestion visant à limiter les impacts des espèces introduites, dans le champ global d'actions actuellement mis en place pour limiter l'érosion mondiale de la biodiversité.

8.6. Références

- Anson, J.R., & C.R. Dickman. (2013). Behavioral responses of native prey to disparate predators: naïvete and predator recognition. *Oecologia*. 171:367-377.
- Anson, J.R., C.R. Dickman, R. Boonstra, & T.S. Jessop. (2013). Stress triangle: do introduced predators exert indirect costs on native predators and prey? *Plos One*. 8:e60916.
- Apfelbach, R., C.D. Blanchard, R.J. Blanchard, R.A. Hayes, & I.S. McGregor. (2005). The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci Biobehav R*. 29:1123-1144.
- Armstrong, D.P., & P.J. Seddon. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol Evol*. 23:20-25.
- Banks, P.B., & C.R. Dickman. (2007). Alien predation and the effects of multiple levels of prey naïvete. *Trends Ecol Evol*. 22:229-230.
- Bauer, A.M., & T. Jackman. (2006). Phylogeny and microendemism of the New Caledonian lizard fauna. In: *Proceedings of the 13th congress of the societates Europaea herpetologica*. pp. 9-13
- Berger, S., M. Wikelski, L.M. Romero, E.K. Kalko, & T. Roedl. (2007). Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galapagos marine iguana. *Horm Behav*. 52:653-663.
- Berthon, K. (2015). How do native species respond to invaders? Mechanistic and trait-based perspectives. *Biol Invasions*. Doi 10.1007/s10530-015-0874-7
- Bonvallet, J., J.C. Gay, & E. Habert. (2012). Atlas de la Nouvelle-calédonie. Ed: *Institut de recherche pour le développement (IRD)*. 269 pp.
- Bourgeois, K., S. Dromzée, & E. Vidal. (2014). Relationships between nest-cavity and mate selection, reproductive performance and fidelity in the mediterranean endemic yelkouan shearwater *Puffinus yelkouan*. *Acta Ornithologica*. 49:9-22.
- Bremner-Harrison, S., P.A. Prodohl, & R.W. Elwood. (2004). Behavioural trait assessment as a release criterion: boldness predicts early death in a reintroduction programme of captive-bred swift fox (*Vulpes velox*). *Animal Conservation*. 7:313-320.
- Brock, K.M., P.A. Bednekoff, P. Pafilis, & J. Foufopoulos. (2015). Evolution of antipredator behavior in an island lizard species, *Podarcis erhardii* (Reptilia: Lacertidae): The sum of all fears? *Evolution*. 69:216-231.
- Carter, A.J., W.E. Feeney, H.H. Marshall, G. Cowlshaw, & R. Heinsohn. (2013). Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biol Rev*. 88:465-475.
- Carthey, A.J.R. (2013). Naivete, novelty and native status: mismatched ecological interactions in the Australian environment. Thesis. *School of Biological Sciences, University of Sydney*.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2012). When does an alien become a native species? A vulnerable native mammal recognizes and responds to its long-term alien predator. *Plos One*. 7:1-4.
- Carthey, A.J.R., & P.B. Banks. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev*. 89:932-949.
- Catry, P., M.C. Silva, S. MacKay, A. Campos, J. Masello, P. Quillfeldt, & I.J. Strange. (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 Biol*. 30:391-394.
- Chapple, D.G., A.H. Whitaker, S.N. Chappel, K.A. Miller, & M.B. Thompson. (2013). Biosecurity interceptions of an invasive lizard: origin of stowaways and human-assisted spread within New Zealand. *Evol Appl*. 6:324-339.
- Chivers, D.P., E.L. Wildy, J.M. Kiesecker, & A.R. Blaustein. (2001). Avoidance response of juvenile pacific treefrogs to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. *J Chem Ecol*. 27:1667-1676.
- Clavero, M. (2014). Shifting baselines and the conservation of non-native species. *Conserv Biol*. 28:1434-1436.
- Clinchy, M., M.J. Sheriff, & L.Y. Zanette. (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Funct Ecol*. 27:56-65.
- Corbett, L. (1995). The dingo in Australia and Asia. *Dawson, T. (ed). University of New South Wales Press*. 200 pp.
- Davis, A.D., M.K. Chew, R.J. Hobbs, A.E. Lugo, J.J. Ewel, G.J. Vermeij, . . . J.C. Briggs. (2011). Don't judge species on their origins. *Nature*. 474:153-154.
- Dawson, J., S. Oppel, R.J. Cuthbert, N. Holmes, J.P. Bird, S.H.M. Butchart, . . . B. Tershy.

- (2015). Prioritizing islands for the eradication of invasive vertebrates in the United Kingdom overseas territories. *Conserv Biol.* 29:143-153.
- Dingemanse, N.J., C. Both, P.J. Drent, & J.M. Tinbergen. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271:847-852
- Dingemanse, N.J., & D. Réale. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour.* 142:1159-1184.
- Doherty, T.S., C.R. Dickman, D.G. Nimmo, & E.G. Ritchie. (2015). Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biol Conserv.* 190:60-68.
- Epp, K.J., & C.R. Gabor. (2008). Innate and learned predator recognition mediated by chemical signals in *Eurycea nana*. *Ethology.* 114:607-615.
- Ferrari, M.C.O., A.L. Crane, G.E. Brown, & D.P. Chivers. (2015). Getting ready for invasions: can background level of risk predict the ability of naive prey to survive novel predators? *Sci. Rep.* 5:8309
- Head, M.L., J. Scott Keogh, & P. Doughty. (2002). Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *J Chem Ecol.* 28:541-554.
- Heger, T., A.T. Pahl, Z. Botta-Dukát, F. Gherardi, C. Hoppe, I. Hoste, . . . J.M. Jeschke. (2013). Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *Ambio.* 42:527-540.
- Hobbs, R.J. (2013). Grieving for the past and hoping for the future: balancing polarizing perspectives in conservation and restoration. *Restoration Ecology.* 21:145-148.
- Hudgens, B.R., & D.K. Garcelon. (2011). Induced changes in island fox (*Urocyon littoralis*) activity do not mitigate the extinction threat posed by a novel predator. *Oecologia.* 165:699-705.
- Jones, H.P., B.R. Tershy, E.S. Zavaleta, D.A. Croll, B.S. Keitt, M.E. Finkelstein, & G.R. Howald. (2008). Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conserv Biol.* 22:16-26.
- Jordan, W.R., & G.M. Lubick. (2011). Making nature whole: a history of ecological restoration. Paper from the 1982 Strategy Conference. pp. 35-42
- Jourdan, H., H. De Méringo, A.-S. Millot, & P. Machful. (2014). Enjeux de conservation des reptiles de l'île des Pins et des îlots périphériques et interactions avec les principales espèces animales envahissantes. *Rapport final de convention.* 30 pp.
- Keitt, B., K.J. Campbell, A. Saunders, M. Clout, Y. Wang, R. Heinz, . . . B. Tershy. (2011). The global islands invasive vertebrate eradication database: a tool to improve and facilitate restoration of island ecosystems. In: Veitch, C. R.; Clout, M. N. and Towns, D. R. (eds) *Island invasives: eradication and management IUCN, Gland, Switzerland.* pp. 74-77
- Langkilde, T. (2009). Invasive fire ants alter behavior and morphology of native lizards. *Ecology.* 90:208-217.
- Le Cœur, C., M. Thibault, B. Pisanu, S. Thibault, J.-L. Chapuis, & E. Baudry. (2015). Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behav Ecol.* doi: 10.1093/beheco/arv074
- Le Saout, S., J.-L. Martin, P. Blanchard, N. Cebe, A.J. Mark Hewison, J.-L. Rames, & S. Chamailié-Jammes. (2015). Seeing a ghost? Vigilance and its drivers in a predator-free world. *Ethology.* 121:651-660.
- Li, B., A. Belasen, P. Pafilis, P. Bednekoff, & J. Foufopoulos. (2014). Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: insights from an ancient introduction. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 281:20140339
- Martin, J.-L., J.-C. Thibault, & V. Bretagnolle. (2000). Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: consequences of an ancient introduction. *Conserv Biol.* 14:1452-1466.
- Martins, T.L.F., M.d.L. Brooke, G.M. Hilton, S. Farnsworth, J. Gould, & D.J. Pain. (2006). Costing eradications of alien mammals from islands. *Animal Conservation.* 9:439-444.
- Massaro, M., A. Starling-Windhof, J.V. Briskie, & T.E. Martin. (2008). Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand Bird. *Plos One.* 3(6): e2331.
- May, T. (2011). Does personality play a role in translocation success? A case study on brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*). Thesis. *Murdoch University, Perth, Western Australia.*
- McLean, I.G., C. Holzer, & B.J.S. Studholme. (1999). Teaching predator-recognition to a

- naïve bird: implications for management. *Biol Conserv.* 87:123-130.
- McLean, I.G., N.T. Schmitt, P.J. Jarman, C. Duncan, & C.D.L. Wynne. (2000). Learning for life: training marsupials to recognise introduced predators. *Behaviour.* 137:1361-1376.
- Miller, B., D. Biggins, C. Wemmer, R. Powell, L. Calvo, L. Hanebury, & T. Wharton. (1990). Development of survival skills in captive-raised Siberian polecats (*Mustela eversmanni*) II: Predator avoidance. *J. Ethol.* 8:95-104.
- Moseby, K., A. Carthey, & T. Schroeder. (2015). The influence of predators and prey naivety on reintroduction success: current and future directions. In: Armstrong, D., Hayward, M., Moro, D. & Seddon, P. (eds). *Advances in Reintroduction Biology of Australian and New Zealand Fauna.* 320 pp.
- Moseby, K.E., A. Cameron, & H.A. Crisp. (2012). Can predator avoidance training improve reintroduction outcomes for the greater bilby in arid Australia? *Anim Behav.* 83:1011-1021.
- Moseby, K.E., J.L. Read, D.C. Paton, P. Copley, B.M. Hill, & H.A. Crisp. (2011). Predation determines the outcome of 10 reintroduction attempts in arid South Australia. *Biol Conserv.* 144:2863-2872.
- Murcia, C., J. Aronson, G.H. Kattan, D. Moreno-Mateos, K. Dixon, & D. Simberloff. (2014). A critique of the 'novel ecosystem' concept. *Trends Ecol Evol.* 29:548-553.
- Nicolaus, L.K., & D.W. Nellis. (1987). The first evaluation of the use of conditioned taste aversion to control predation by mongooses upon eggs. *Appl Anim Behav Sci.* 17:329-346.
- Nunes, A.L., G. Orizaola, A. Laurila, & R. Rebelo. (2014). Rapid evolution of constitutive and inducible defenses against an invasive predator. *Ecology.* 95:1520-1530.
- O'Donnell, S., J.K. Webb, & R. Shine. (2010). Conditioned taste aversion enhances the survival of an endangered predator imperilled by a toxic invader. *J Appl Ecol.* 47:558-565.
- Parkes, J., P. Fisher, S. Robinson, & A. Aguirre-Muñoz. (2014). Eradication of feral cats from large islands: an assessment of the effort required for success. *New Zeal J Ecol.* 38:307-314.
- Pascal, M., B.R. De Forges, H. Le Guyader, & D. Simberloff. (2008). Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conserv Biol.* 22:498-499.
- Phillips, B.L., & R. Shine. (2006). An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 273:1545-1550.
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R.A.R. McGill, I.J. Strange, J.F. Masello, A. Gladbach, . . . R.W. Furness. (2008). Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol.* 31:333-349.
- Quinn, J.L., S.C. Patrick, S. Bouwhuis, T.A. Wilkin, & B.C. Sheldon. (2009). Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment. *J Anim Ecol.* 78:1203-1215.
- Ricciardi, A., & S.K. Atkinson. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecol Lett.* 7:781-784.
- Rodl, T., S. Berger, L.M. Romero, & M. Wikelski. (2007). Tameness and stress physiology in a predator-naïve island species confronted with novel predation threat. *P Roy Soc B-Biol Sci.* 274:577-582.
- Ruffino, L. (2010). Ecologie, dynamique de population, comportement et impact d'un rongeur introduit *Rattus rattus* sur les îles de méditerranée. Thèse. Aix Marseille Université. 248 pp.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, C. Duhem, M. Paracuellos, F. Escribano, . . . D. Oro. (2009). Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol Invasions.* 11:1631-1651.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, J. Icard, F. Torre, & J. Legrand. (2008). Introduced predators and cavity-nesting seabirds: unexpected low level of interaction at breeding sites. *Can J Zool.* 86:1068-1073.
- Russell, B.G., & P.B. Banks. (2007). Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Austral Ecol.* 32:277-286.
- Russell, J.C., J.G. Innes, P.H. Brown, & A.E. Byrom. (2015). Predator-free New Zealand: Conservation country. *Bioscience.* 65:520-525.
- Samia, D.S.M., D.T. Blumstein, T. Stankowich, & W.E. Cooper. (2015). Fifty years of chasing lizards: new insights advance optimal escape theory. *Biol Rev.* doi: 10.1111/brv.12173

- Saul, W.C., & J.M. Jeschke. (2015). Eco-evolutionary experience in novel species interactions. *Ecol Lett.* 18:236-245.
- Saul, W.C., J.M. Jeschke, & T. Heger. (2013). The role of eco-evolutionary experience in invasion success. *NeoBiota.* 17:57-74.
- Shackelford, N., R.J. Hobbs, N.E. Heller, L.M. Hallett, & T.R. Seastedt. (2013). Finding a middle-ground: The native/non-native debate. *Biol Conserv.* 158:55-62.
- Shiels, A.B., W.C. Pitt, R.T. Sugihara, & G.W. Witmer. (2014). Biology and impacts of Pacific Island invasives species. The black rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae). *Pac Sci.* 68:145-184.
- Short, J. (2009). The characteristics and success of vertebrate translocations within Australia. A progress report to Department of Agriculture, Fisheries and Forestry, Canberra. 103 pp.
- Sih, A., D.I. Bolnick, B. Luttbeg, J.L. Orrock, S.D. Peacor, L.M. Pintor, . . . J.R. Vonesh. (2009). Predator-prey naivete, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos.* 119:610-621.
- Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 40:81-102.
- Simberloff, D., J.L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D.A. Wardle, J. Aronson, . . . M. Vila. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol Evol.* 28:58-66.
- Simberloff, D., & J.R.S. Vitule. (2014). A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos.* 123:408-413.
- Smith, B.R., & D.T. Blumstein. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav Ecol.* 19:448-455.
- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: Evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology.* 109:785-796.
- Strauss, S.Y., J.A. Lau, & S.P. Carroll. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecol Lett.* 9:354-371.
- Veitch, C.R., M. Clout, & D.R. Towns. (2011). Island invasives: eradication and management. *IUCN, Gland, Switzerland.*
- Verhoeven, K.J.F., A. Biere, J.A. Harvey, & W.H. van der Putten. (2009). Plant invaders and their novel natural enemies: who is naive? *Ecol Lett.* 12:107-117.
- Will, D.J., K.J. Campbell, & N.D. Holmes. (2015). Using digital data collection tools to improve overall cost-efficiency and provide timely analysis for decision making during invasive species eradication campaigns. *Wildlife Res.* 41:499-509.
- Wong, B.B., & U. Candolin. (2014). Behavioral responses to changing environments. *Behav Ecol.* doi:10.1093/beheco/aru183

ANNEXES

Annexe 1

Liste des 63 espèces de *Scincidae* (scinques) décrites
en Nouvelle-Calédonie, accompagnée de leur statut

IUCN

(CR : espèces en danger critique d'extinction ; EN : espèces en danger
d'extinction ; VU : espèces vulnérables)

	Genre	Espèce	Auteur (s)	Date	IUCN
Eugongylidae	<i>Caledoniscincus</i>	<i>aquilonius</i>	Sadlier, Bauer & Colgan	1999	NT
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>atropunctatus</i>	(Roux)	1913	LC
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>auratus</i>	Sadlier, Bauer & Colgan	1999	EN
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>austrocaledonicus</i>	(Bavay)	1869	LC
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>bodoi</i>	(Börner)	1980	LC
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>chazeaui</i>	Sadlier, Bauer & Colgan	1999	EN
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>constellatus</i>	Sadlier, Whitaker, Wood & Bauer	2012	CR
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>cryptos</i>	Sadlier, Bauer & Colgan	1999	DD
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>festivus</i>	(Roux)	1913	LC
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>haplorhinus</i>	(Günther)	1872	LC
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>notialis</i>	Sadlier, Bauer, Wood, Smith & Jackman	2013	VU
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>orestes</i>	Sadlier	1986	EN
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>pelletieri</i>	Sadlier, Whitaker, Wood & Bauer	2014	CR
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>renevieri</i>	Sadlier, Bauer & Colgan	1999	EN
	<i>Caledoniscincus</i>	<i>terma</i>	Sadlier, Bauer & Colgan	1999	VU
	<i>Celaticincus</i>	<i>euryotis</i>	(Werner)	1909	EN
	<i>Celaticincus</i>	<i>similis</i>	Sadlier, Smith & Bauer	2006	EN
	<i>Cryptoblepharus</i>	<i>novocaledonicus</i>	(Mertens)	1928	LC
	<i>Emoia</i>	<i>cyanura</i>	(Lesson)	1830	LC
	<i>Emoia</i>	<i>loyaltiensis</i>	(Roux)	1913	VU
	<i>Geoscincus</i>	<i>haraldmeieri</i>	(Böhme)	1976	CR
	<i>Graciliscincus</i>	<i>shonae</i>	Sadlier	1986	VU
	<i>Kanakysaurus</i>	<i>viviparus</i>	Sadlier, Smith, Bauer & Whitaker	2004	EN
	<i>Kanakysaurus</i>	<i>zebratus</i>	Sadlier, Smith, Whitaker & Bauer	2009	EN
	<i>Lacertoides</i>	<i>pardalis</i>	Sadlier, Shea & Bauer	1997	VU
	<i>Lioscincus</i>	<i>greeri</i>	(Böhme)	1979	DD
	<i>Lioscincus</i>	<i>maruia</i>	Sadlier, Whitaker & Bauer	1998	EN
	<i>Lioscincus</i>	<i>nigrofasciolatum</i>	(Peters)	1869	LC

	Genre	Espèce	Auteur (s)	Date	IUCN
Eugongylidae	<i>Lioscincus</i>	<i>novaecaledoniae</i>	(Parker)	1926	LC
	<i>Lioscincus</i>	<i>steindachneri</i>	Bocage	1873	EN
	<i>Lioscincus</i>	<i>tillieri</i>	(Ineich & Sadlier)	1991	NT
	<i>Lioscincus</i>	<i>vivae</i>	Sadlier, Bauer, Whitaker & Smith	2004	CR
	<i>Marmorosphax</i>	<i>boulinda</i>	Sadlier, Smith, Bauer & Whitaker	2009	VU
	<i>Marmorosphax</i>	<i>kaala</i>	Sadlier, Smith, Bauer & Whitaker	2009	CR
	<i>Marmorosphax</i>	<i>montana</i>	Sadlier & Bauer	2000	VU
	<i>Marmorosphax</i>	<i>taom</i>	Sadlier, Smith, Bauer & Whitaker	2009	CR
	<i>Marmorosphax</i>	<i>tricolor</i>	(Bavay)	1869	LC
	<i>Nannoscincus</i>	<i>exos</i>	Sadlier, Bauer & Whitaker	2002	CR
	<i>Nannoscincus</i>	<i>fuscus</i>	Günther	1872	DD
	<i>Nannoscincus</i>	<i>garrulus</i>	Sadlier, Bauer & Smith	2006	EN
	<i>Nannoscincus</i>	<i>gracilis</i>	(Bavay)	1869	VU
	<i>Nannoscincus</i>	<i>greeri</i>	Sadlier	1986	EN
	<i>Nannoscincus</i>	<i>hanchisteus</i>	Sadlier, Bauer & Whitaker	2000	CR
	<i>Nannoscincus</i>	<i>humectus</i>	Sadlier, Bauer & Whitaker	2000	EN
	<i>Nannoscincus</i>	<i>koniambo</i>	Sadlier, Bauer, Whitaker & Wood	2014	CR
	<i>Nannoscincus</i>	<i>manautei</i>	Sadlier, Bauer, Whitaker & Smith	2004	CR
	<i>Nannoscincus</i>	<i>mariei</i>	(Bavay)	1869	VU
	<i>Nannoscincus</i>	<i>rankini</i>	Sadlier	1986	VU
	<i>Nannoscincus</i>	<i>slevini</i>	(Loveridge)	1941	EN
	<i>Phaeoscincus</i>	<i>ouinensis</i>	Sadlier, Whitaker, Smirh & Bauer	2014	VU
	<i>Phaeoscincus</i>	<i>taomensis</i>	Sadlier, Whitaker, Smirh & Bauer	2014	CR
	<i>Phoboscincus</i>	<i>bocourti</i>	(Brocchi)	1876	EN
	<i>Phoboscincus</i>	<i>garnieri</i>	(Bavay)	1869	LC
	<i>Sigaloseps</i>	<i>balios</i>	Sadlier, Bauer & Wood	2014	VU
	<i>Sigaloseps</i>	<i>conditus</i>	Sadlier, Bauer & Wood	2014	DD
	<i>Sigaloseps</i>	<i>deplanchei</i>	(Bavay)	1869	NT

	Genre	Espèce	Auteur (s)	Date	IUCN
Eugongylidae	<i>Sigaloseps</i>	<i>ferrugicauda</i>	Sadlier, Smith, Shea & Bauer	2014	VU
	<i>Sigaloseps</i>	<i>pisinnus</i>	Sadlier, Shea, Whitaker, Bauer & Wood	2014	EN
	<i>Sigaloseps</i>	<i>ruficauda</i>	Sadlier & Bauer	1999	VU
	<i>Simiscincus</i>	<i>aurantiacus</i>	Sadlier & Bauer	1997	VU
	<i>Tropidoscincus</i>	<i>aubrianus</i>	Bocage	1873	VU
	<i>Tropidoscincus</i>	<i>boreus</i>	Sadlier & Bauer	2000	LC
	<i>Tropidoscincus</i>	<i>variabilis</i>	Bavay	1869	LC
Total : 63 espèces décrites					

Annexe 2

Liste des 42 espèces de *Diplodactylidae* et
Gekkonidae (geckos) décrites en Nouvelle-Calédonie,
accompagnée de leur statut IUCN

(CR : espèces en danger critique d'extinction ; EN : espèces en danger
d'extinction ; VU : espèces vulnérables)

	Genre	Espèce	Auteur(s)	Date	IUCN
Diplodactylidae	<i>Bavayia</i>	<i>crassicollis</i>	Roux	1913	DD
	<i>Bavayia</i>	<i>cyclura</i>	(Günther)	1872	DD
	<i>Bavayia</i>	<i>exsuccida</i>	Bauer, Whitaker & Sadlier	1998	EN
	<i>Bavayia</i>	<i>geitaina</i>	Wright, Bauer & Sadlier	2000	VU
	<i>Bavayia</i>	<i>goroensis</i>	Bauer, Jackman, Sadlier, Shea & Whitaker	2008	EN
	<i>Bavayia</i>	<i>montana</i>	Roux	1913	DD
	<i>Bavayia</i>	<i>nubila</i>	Bauer, Sadlier, Jackman & Shea	2012	EN
	<i>Bavayia</i>	<i>ornata</i>	Roux	1913	EN
	<i>Bavayia</i>	<i>pulchella</i>	Bauer, Whitaker & Sadlier	1998	NT
	<i>Bavayia</i>	<i>robusta</i>	Wright, Bauer & Sadlier	2000	NT
	<i>Bavayia</i>	<i>sauvagii</i>	(Boulenger)	1883	DD
	<i>Bavayia</i>	<i>septuiclavis</i>	Sadlier	1989	NT
	<i>Correlophus</i>	<i>belepensis</i>	Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman	2012	CR
	<i>Correlophus</i>	<i>ciliatus</i>	Guichenot	1866	VU
	<i>Correlophus</i>	<i>sarasinorum</i>	(Roux)	1913	EN
	<i>Dierogekko</i>	<i>baaba</i>	Bauer, Whitaker & Sadlier	2014	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>inexpectatus</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>insularis</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	NT
	<i>Dierogekko</i>	<i>kaalaensis</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>koniambo</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>nehoueensis</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>poumensis</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>thomaswhitei</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2006	CR
	<i>Dierogekko</i>	<i>validiclavis</i>	(Sadlier)	1989	EN
	<i>Eurydactylodes</i>	<i>agricolae</i>	Henkel & Böhme	2001	NT
	<i>Eurydactylodes</i>	<i>occidentalis</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2009	CR
	<i>Eurydactylodes</i>	<i>symmetricus</i>	(Andersson)	1908	EN
	<i>Eurydactylodes</i>	<i>vieillardii</i>	(Bavay)	1869	NT
	<i>Mniarogekko</i>	<i>chahoua</i>	(Bavay)	1869	VU
	<i>Mniarogekko</i>	<i>jalu</i>	Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman	2012	EN

	Genre	Espèce	Auteur(s)	Date	IUCN
Diplodactylidae	<i>Oedodera</i>	<i>marmorata</i>	Bauer, Jackman, Sadlier & Whitaker	2001	CR
	<i>Paniegekko</i>	<i>madjo</i>	(Bauer, Jones & Sadlier)	2000	NT
	<i>Rhacodactylus</i>	<i>auriculatus</i>	(Bavay)	1869	LC
	<i>Rhacodactylus</i>	<i>leachianus</i>	(Cuvier)	1829	LC
	<i>Rhacodactylus</i>	<i>trachycephalus</i>	(Boulenger)	1878	CR
	<i>Rhacodactylus</i>	<i>trachyrhynchus</i>	Bocage	1873	EN
Gekkonidae	<i>Gehyra</i>	<i>georgpotthasti</i>	Flecks, Schmitz, Böhme, Henkel & Ineich	2012	DD
	<i>Hemidactylus</i>	<i>garnotii</i>	Duméril & Bibron	1836	<i>Inexistant</i>
	<i>Hemidactylus</i>	<i>frenatus</i>	Duméril & Bibron	1836	<i>Inexistant</i>
	<i>Hemiphyllodactylus</i>	<i>typus</i>	Bleeker	1860	<i>Inexistant</i>
	<i>Lepidodactylus</i>	<i>lugubris</i>	(Duméril & Bibron)	1836	<i>Inexistant</i>
	<i>Nactus</i>	<i>pelagicus</i>	(Girard)	1857	<i>Inexistant</i>
Total : 42 espèces décrites					

Annexe 3

Gérard, A., Jourdan, H., Cugnière, C., Million, A., et
E. Vidal (2014) Is naïveté forever? Alien predator and
aggressor recognition by two endemic island reptiles.

Naturwissenschaften. 101: 921-927

Is naïveté forever? Alien predator and aggressor recognition by two endemic island reptiles

A. Gérard · H. Jourdan · C. Cugnière · A. Millon · E. Vidal

Received: 25 August 2014 / Accepted: 27 August 2014 / Published online: 6 September 2014
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2014

Abstract The disproportionate impacts of invasive predators are often attributed to the naïveté (i.e., inefficient or non-existing anti-predator behavior) of island native species having evolved without such predators. Naïveté has long been regarded as a fixed characteristic, but a few recent studies indicate a capacity for behavioral adaptation in native species in contact with alien predators. Here, we tested whether two reptiles endemic to New Caledonia, a skink, *Caledoniscincus austrocaledonicus*, and a gecko, *Bavayia septuiclavis*, recognized and responded to the odor of six introduced species (two rodents, the feral cat, and three species of ants). We used an experimental design in which reptiles had a choice of retreat sites with or without the odor of predators or aggressors. Skinks avoided two or three of the predators, whereas geckos avoided at most one. These results suggest that diurnal skinks are more responsive than nocturnal geckos to the odor of introduced predators. Neither skinks nor geckos avoided the three species of ants. Thus, the odors of alien predators are shown to influence retreat site selection by two native island reptiles. Moreover, the study suggests that this loss of naïveté varies among native species, probably as a consequence of the intensity of the threat and of time since introduction. These findings argue for re-thinking the behavioral flexibility of

ectothermic reptiles in terms of their responses to biological invasion.

Keywords Naïveté · Anti-predator response · Retreat site selection · Invasive species · Behavioral adaptation

Introduction

Biological invasions have been recognized as the major cause of species extinction on islands (Vitousek et al. 1997). The dramatic impact of alien predators on native insular species has been mainly attributed to island prey naïveté (Carthey and Banks 2012). Ecological naïveté can be defined as ineffective anti-predator defenses due to the absence of a shared evolutionary history with predators (Cox and Lima 2006). Not all naïve prey, however, show ineffective anti-predator responses to novel predators (Sih et al. 2010). Carthey and Banks (2014) classified naïveté into four categories: (i) prey types which show no recognition of the alien species as a predator; (ii) prey types recognizing the predator as dangerous but adopting the wrong anti-predator response; (iii) prey types recognizing the predator as dangerous, having an appropriate anti-predator response but being “outgunned” by the superior tactics of the alien species; and (iv) prey types responding appropriately and effectively, but over-allocating effort to this response beyond what is necessary to minimize lethal effects. The progression through the multiple levels of naïveté towards predator wariness should occur with sufficient experience and passage of time (Banks and Dickman 2007). Therefore, time since introduction of a novel predator could be one factor in this gradual shedding of naïveté. Evolutionary theory predicts that prey must either adapt to new threats or become extinct (Schlaepfer et al. 2005; Carthey and Banks 2012). To date, behavioral changes in native prey facing alien predators have only rarely been demonstrated, in some amphibian

Communicated by: Sven Thatje

A. Gérard (✉) · H. Jourdan · C. Cugnière · E. 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, France
e-mail: agathe.gerard@ird.fr

A. Millon
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS, IRD, UAPV, Europôle de l'Arbois, BP 80, 13545 Aix-en-Provence, France

(Kiesecker and Blaustein 1997), fish (Pollock et al. 2003), and island mammal species (Russell and Banks 2007; Carthey and Banks 2012) but there has been little examination of the ability of reptilian species to develop anti-predator responses (but see Freidenfelds et al. 2012; Li et al. 2014).

Island reptiles are known to be highly vulnerable to alien predators (mongooses, cats, rodents) or aggressive invaders (e.g., fire ants) (Case and Bolger 1991; Towns et al. 2001; Gasc et al. 2010; Freidenfelds et al. 2012). However, recent studies using native predator species (i.e., snake species), or where an investigator approaches in such a way as to simulate predation risk, reveal that island reptile species have a capacity for behavioral adaptation, i.e., changes in activity and mobility, adaptive vigilance, wariness, and flight distance (Downes 2002; Berger et al. 2007; Placyk and Burghardt 2011). Anti-predator behaviors were shown to differ across populations depending on whether or not they had previously been exposed to introduced predators or on whether or not populations were syntopic with native predators (Downes 2002; Placyk and Burghardt 2011).

Reptiles used vomerolfaction, a sense similar to olfaction but with distinct epithelium and neural connections (Cooper and Burghardt 1990), and olfactory cues to detect prey, predators, or aggressors (Cooper and Alberts 1991; Dial and Schwenk 1996; Goldsbrough et al. 2006). One technique commonly exploited to study the perceived risk of predation is to use the odors of the feces and/or urine of predators (Hayes 2008). Four studies showed that the odor of native predators (snakes or varanid species) influences retreat site selection by skinks and geckos (Downes and Shine 1998a, b; Stapley 2003; Lloyd et al. 2009). Retreat site choice experiments mimic situations that reptiles experience in their natural habitat (i.e., retreat into small crevices) and that allow them to reduce their vulnerability to predators (Schlesinger and Shine 1994).

Here, we tested whether two island endemic reptiles (a diurnal skink and a nocturnal diplodactylid gecko) recognize and respond to the odor of a range of alien predators and aggressors, using a retreat site choice experiment. Loss of naïveté was expected to vary depending both on the ecology of these two reptile species and on the impact and/or the time since introduction of the alien species.

Methods

Study species

Behavioral experiments were conducted on two common wild reptile species endemic to New Caledonia, the common litter skink (*Caledoniscincus austrocaledonicus*) and the pale-striped Bavayia gecko (*Bavayia septuiclavis*). Skinks are diurnal species widespread in the litter of both open and wooded

habitats on the west coast of the main island, whereas geckos are nocturnal and arboreal species inhabiting the closed humid forest of the south (Bauer and Sadlier 2000).

Successive waves of human colonization of New Caledonia brought numerous alien species that have subsequently become invasive. The predators we focused on here were (i) the Pacific rat (*Rattus exulans*) introduced by the first Melanesian settlers ca. 3,000 years ago (Pascal et al. 2006), (ii) the ship rat (*Rattus rattus*), and (iii) the feral cat (*Felis catus*), the two latter species having arrived in New Caledonia in the nineteenth century with European colonizers (Pascal et al. 2006). An ongoing study in New Caledonia finds skinks and geckos to be common prey in feral cat and rat diets (IMBE, unpublished data).

The aggressors we tested were three of the four introduced species of ants considered the most invasive in New Caledonia (Jourdan and Mille 2006): the little fire ant (*Wasmannia auropunctata*), the tropical fire ant (*Solenopsis geminata*), and the big-headed ant (*Pheidole megacephala*), which were introduced into New Caledonia between 1881 and 1964 (Jourdan and Mille 2006). These three species have a negative impact on both species richness and abundance of lizards (Jourdan et al. 2001; Wojcik et al. 2001; Fisher and Ineich 2012).

Reptiles were collected by hand in the field (then released after experiment) from the south of the main island in areas invaded by alien mammal predators (Pacific and ship rat, feral cat) and aggressors (invasive ants). For skinks, each individual was captured several hours before the experiment and placed in a small plastic box with a few leaves and water ad libitum 1 h before the beginning of the experiment. For geckos, each individual was maintained in a small plastic box with a few leaves, a piece of wood, crickets, and water ad libitum before and between experiments.

Retreat site choice experiment

We tested reptile response to the odor of alien species through retreat site choice (Downes and Shine 1998b; Stapley 2003). Retreat site choice has been used successfully in previous studies to assess the avoidance behaviors of lizards and provides a robust measure of predator avoidance (Stapley 2003; Lloyd et al. 2009). Tests were conducted after sunset for diurnal skinks and after sunrise for nocturnal geckos, respectively, during the normal activity period of these two species. Lizards were placed in opaque plastic boxes ($l \times w \times h$: $32 \times 21 \times 20$ cm) containing two ceramic tiles (7×7 cm) as retreat sites (Fig. 1). Boxes and tiles were washed with 95 % alcohol and dried between trials, and all manipulations were performed wearing latex gloves, to avoid human odor. A paper towel was placed under each tile, one treated with odors (predators, aggressors, or scent control) the other with distilled water (odorless control). To distinguish whether responses to

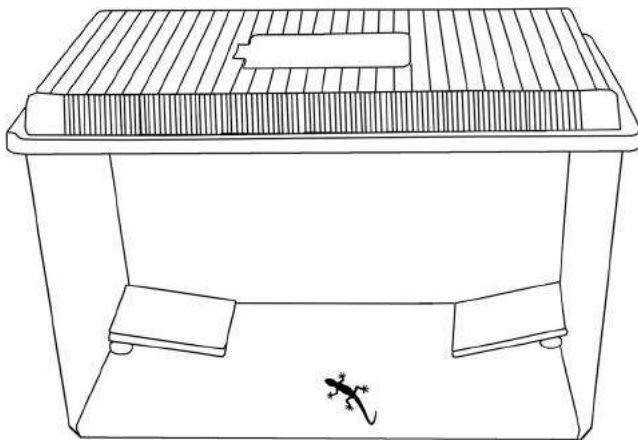


Fig. 1 Experimental design. Skinks or geckos are individually placed at the center of the front part of the box at the beginning of the experiment (GNU Image Manipulation Program 2.8)

odor were specific to the odor of predators or aggressors, or simply responses to any odor, we used as control scent a biological odor outside the experience of the species and the individuals tested (Dial and Schwenk 1996). With our reptile populations not being coastal, we chose the odor of a seabird (wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*) as a non-predator, biological, odorous but unfamiliar odor. Cologne is sometimes used in tests of chemoreception in squamates (Cooper 1995a; Dial and Schwenk 1996; Amo et al. 2004) but Dial and Schwenk (1996) suggested it is not an appropriate control scent because it may act as an irritant and suppress some chemosensory behavior. Choice and position of odor (right or left) were randomly determined before each trial (Stapley 2003; Lloyd et al. 2009). Responses were measured by comparing avoidance ratings defined as the number of odorless control tile choices divided by total number of tile choices.

Preliminary tests on 30 individuals per species showed that the response rate (i.e., the total number of tile choices (odorless control and scented tiles) divided by the total number of tests) for skinks decreased from 76 % when confronted with the first odor to 43 % when confronted with the last odor, while it was systematically high (87.2 ± 5 %) for geckos (Fig. 2). To avoid this undesirable non-response effect, we confronted each skink with one odor only, while each gecko was successively confronted with all the odors in random order. We determined that odor sequence did not influence gecko retreat site choice (generalized linear mixed models (GLMM); $P=0.93$). Tests were therefore performed on 514 adult skinks and 53 adult geckos, and we obtained a response rate of 67 ± 13 % for skinks and 80.4 ± 6.1 % for geckos. Only responding lizards, those that had chosen a retreat site by the end of the experiment, were included in the calculation of the avoidance rating. The non-responding lizards, those that remained outside the tiles and did not choose a retreat site, were excluded from the calculation of the avoidance rating.

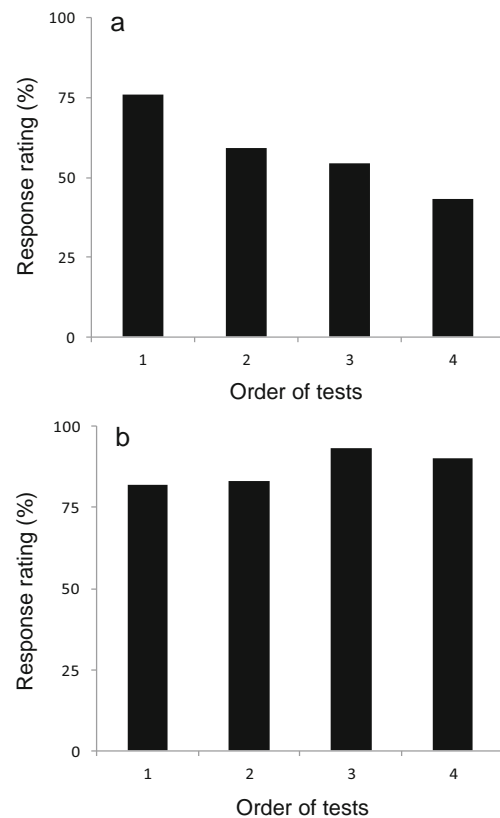


Fig. 2 Response rating (i.e. total number of tile choices divided by total number of tests) for **a** skinks ($n=30$) and **b** geckos ($n=30$) when each individual tested all odors in random order

The odor of rats was obtained by placing paper towels on the floor of cages containing wild-trapped rats to collect urine and feces (Head et al. 2002). The odor of cats was obtained by placing paper towels on the fur of a cat caught at capture sites and crushing feces on these paper towels. The odors of *P. megacephala*, *S. geminata*, and *W. auropunctata* were obtained by crushing the ants on paper towels placed at the bottom of boxes where the ants were kept for several days before testing. The control scent was obtained by placing paper towels on fresh corpses of *P. pacificus*.

We video-recorded the first 17 tests on skinks over 3 h. Analysis of the videos showed that 16 out of 17 lizards made their final choice of tile within the first 2 h, so we set test duration at 2 h. The tile under which the lizards were hiding at the end of testing was arguably representative of their choice, since a further 54 tests on skinks and 30 on geckos showed that skinks spent the last 82 ± 8 min under the final tile and geckos the last 112 ± 13 min.

Data analysis

We tested whether skinks and geckos avoided a control scent (i.e., the odor of *P. pacificus*) unrelated to any predator/aggressor. Then, we compared lizard avoidance scores when

confronted with predator or aggressor odors according to two different control references: (i) no effect of odor (i.e., random choice corresponding to an avoidance rating at 50 %) and (ii) control scent (*P. pacificus* odor). These two ways of analyzing the data yield complementary information: the first one revealing whether a particular predator/aggressor odor is attractive/repulsive and the second revealing whether one particular predator/aggressor odor is more attractive/repulsive than an unknown odor unrelated to any predator/aggressor. Doing this comparison would allow us to tease apart the strategy “avoid any odor” from “avoid the odor of recognized predator.” Statistical analyses were performed using generalized linear models (GLM) for skinks and generalized linear mixed models (GLMM) for geckos, with individual identity as a random factor to control for replicated data coming from a same individual. We also added sequence

(order of odor presentation) as a fixed factor in the analysis for geckos. Both models were fitted with a binomial distribution of error (with logit link) and were implemented in R 2.15.0 (R Development Core Team 2012) using the “lme4” library (Bates et al. 2014).

Results

Neither skinks nor geckos showed any avoidance of the control scent ($P=0.65$; $P=0.12$, respectively) (Fig. 3; Table 1), indicating that they are not simply avoiding any scent, but are specifically responding to the scent of predators.

Our models showed that diurnal skinks were more responsive than nocturnal geckos whatever the intercept considered. In fact,

Fig. 3 Avoidance rating (number of control tile choices divided by total number of tile choices) for: (1) skinks for retreat sites treated with the odor of control scent and predator; (2) geckos for retreat sites treated with the odor of control scent and predator; (3) skinks for retreat sites treated with the odor of control scent and aggressor; and (4) geckos for retreat sites treated with the odor of control scent and aggressor. Significance levels are indicated by letters above the bars (*a* significantly different from 50 %, the reference represented by the dotted line; *b* significantly different from control scent)

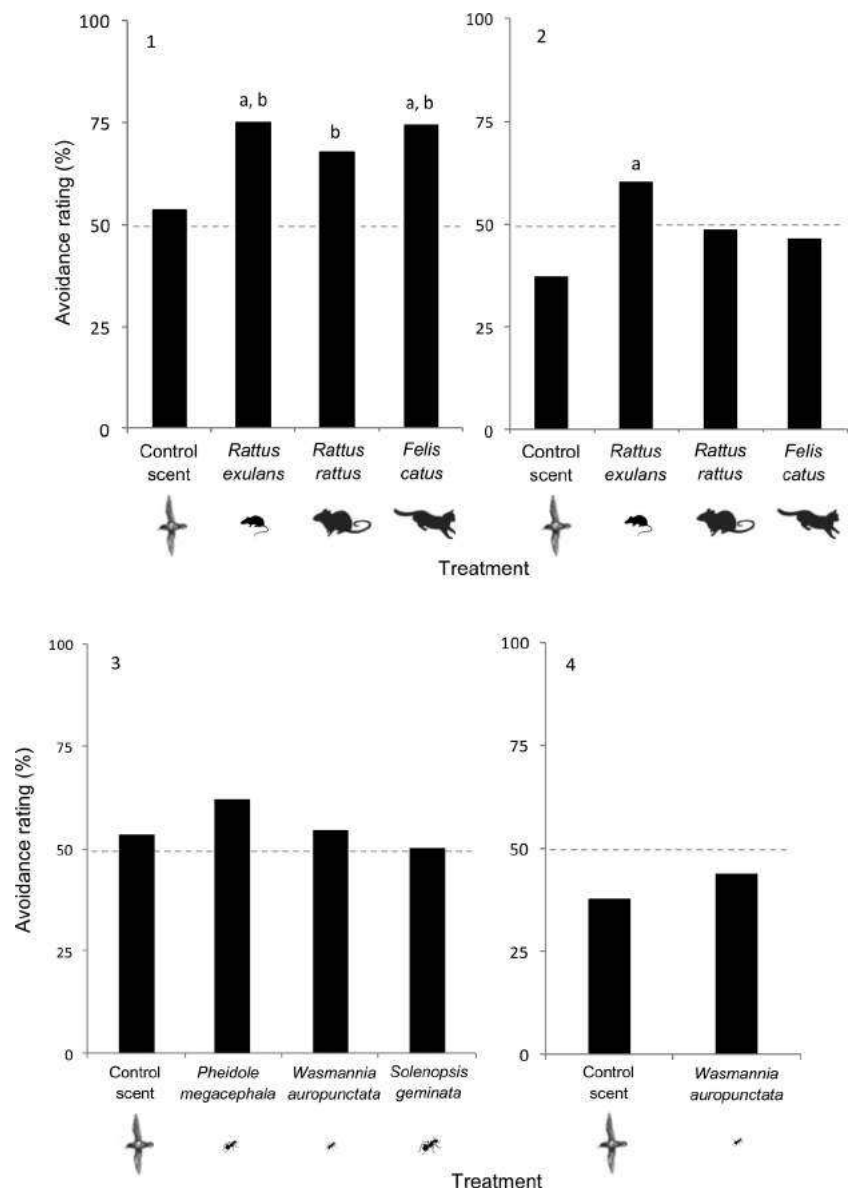


Table 1 Results of GLM for (a) skinks for tests with the odor of predator and skinks for tests with the odor of aggressor and LMER for (b) geckos for tests with the odor of predator and geckos for tests with the odor of aggressor, with no effect of odor (i.e. fixed avoidance rate at 50 %) as the intercept

	Estimate	Standard error	Pr(> z)
a			
Control scent	0.133	0.299	0.655
<i>R. exulans</i>	1.099	0.333	0.001
<i>R. rattus</i>	0.747	0.286	0.009
<i>F. catus</i>	1.068	0.349	0.002
Control scent	0.133	0.299	0.655
<i>P. megacephala</i>	0.480	0.353	0.174
<i>W. auropunctata</i>	0.182	0.350	0.602
<i>S. geminata</i>	0.000	0.324	1.000
b			
Control scent	-0.523	0.334	0.118
<i>R. exulans</i>	0.425	0.312	0.173
<i>R. rattus</i>	-0.049	0.312	0.876
<i>F. catus</i>	-0.147	0.313	0.640
Control scent	-0.531	0.339	0.117
<i>W. auropunctata</i>	-0.259	0.323	0.425

skinks avoided either two (i.e., the Pacific rat and the feral cat; $P < 0.04$; Fig. 3 1; Table 2 a) or all three of the predator odors tested (i.e., the Pacific rat, the black rat, and the feral cat; $P < 0.009$; Fig. 3 1; Table 1 a) depending on the intercept. By

Table 2 Results of GLM for (a) skinks for tests with the odor of predator and skinks for tests with the odor of aggressor and LMER for (b) geckos for tests with the odor of predator and geckos for tests with the odor of aggressor, with control scent (*P. pacificus*) as the intercept

	Estimate	Standard error	Pr(> z)
a			
Control scent	0.133	0.299	0.655
<i>R. exulans</i>	0.965	0.448	0.031
<i>R. rattus</i>	0.614	0.414	0.138
<i>F. catus</i>	0.934	0.460	0.042
Control scent	0.133	0.299	0.655
<i>P. megacephala</i>	0.346	0.462	0.454
<i>W. auropunctata</i>	0.049	0.460	0.916
<i>S. geminata</i>	-0.133	0.441	0.762
b			
Control scent	-0.523	0.334	0.118
<i>R. exulans</i>	0.958	0.454	0.035
<i>R. rattus</i>	0.464	0.454	0.307
<i>F. catus</i>	0.377	0.455	0.407
Control scent	-0.531	0.339	0.117
<i>W. auropunctata</i>	0.261	0.473	0.581

contrast, geckos avoided the Pacific rat alone when compared with the control scent alone ($P = 0.03$; Fig. 3 2; Table 2 b).

The Pacific rat was therefore the only predator avoided both by skinks and by geckos ($P < 0.03$; $P = 0.03$ respectively; Fig. 3 1, 2; Tables 1 and 2), the feral cat and the ship rat being avoided only by skinks ($P < 0.04$; Fig. 3 1; Table 1).

No avoidance by either lizard could be detected for the odor of the three invasive ants tested ($P > 0.05$; Fig. 3 3, 4; Tables 1 and 2) whatever the intercept considered.

Discussion

Some island gecko or skink species are known to be able to detect and avoid the scent of native predators (Downes and Shine 1998b; Stapley 2003; Lloyd et al. 2009), but this has never been tested for the scent of non-native predators. Here, a diurnal lizard species, and to a lesser extent a nocturnal gecko, were proved to recognize and avoid the scent of some alien predators.

The difference in avoidance observed between skinks and geckos suggests that each pair of antagonistic species, i.e., one endemic prey vs one introduced predator, should be considered separately. One reason for this difference might originate in the distinct ecology of the two reptile species. Skinks are diurnal species spending most of their time in retreat sites at night, when the three predators considered here are the most active. In contrast, geckos are nocturnal species occupying retreat sites during the day, when the three predators are less active. Therefore, the selection of a retreat site without predator odor would appear to be more crucial for skinks than for geckos. Moreover, skinks are active foragers making good use of their prey chemical discrimination abilities, whereas geckos tend to be ambush foragers relying less on prey chemical discrimination (Cooper 1995b). This could explain why the avoidance of the odor of predators was less pronounced for geckos than for skinks.

Length of time since introduction could also be considered as a possible factor in loss of naïveté (Banks and Dickman 2007). Here, the only predator avoided by both skinks and geckos was the Pacific rat, which was the earliest introduced predator. Thus, after ca. 3,000 years of co-existence with Pacific rats, skinks and geckos apparently associated the odor of the Pacific rat with a threat. However, despite a more recent introduction, the ship rat and the feral cat were already avoided by skinks. This implies that avoidance behavior may also depend on other factors, especially the archetype of the novel predator (Carthey and Banks 2014) and the level of predation risk (Stapley 2003; Lloyd et al. 2009).

It has also been suggested that similar responses towards the odors of different predator species may be due to similarities in the chemical composition of these odors (Hayes 2008). As the ship rat belongs to the same predator threat type as the Pacific rat (Cox and Lima 2006), the long-standing presence of Pacific rats

could have “prepared” endemic skinks to avoid the more recently introduced ship rats.

Moreover, strength of predator-prey interaction (i.e., level of predation risk) could also influence avoidance behavior (Stapley 2003; Lloyd et al. 2009). In fact, a more recently introduced predator with major impact could evoke a greater prey response than an older introduced predator with less impact. Previous studies showed that some island gecko or skink species prioritize avoidance of predators posing different levels of threat (Stapley 2003; Lloyd et al. 2009). Recent diet studies conducted in New Caledonia (unpublished data) show that reptiles are less frequent in the ship rat diet than in the Pacific rat diet and that geckos are significantly less frequent in the feral cat diet than skinks (though the relative abundance of the two lizards are unknown). Developing anti-predator behavior is costly for prey species and is likely only if the costs are outweighed by the benefits (Blumstein and Daniel 2005; Lloyd et al. 2009). The intensity of the threat could thus be a key factor shaping anti-predator behavior leading to a loss of naïveté in native prey.

Both length of time since introduction and intensity of threat could explain why the two reptile species failed to respond to the odor of invasive ants, even though invasive ants are noxious aggressors known to reduce both the species richness and the abundance of reptiles (Wojcik et al. 2001; Jourdan and Mille 2006; Fisher and Ineich 2012). Invasive ants are the most recently introduced species, and their ca. 50–130 years of co-existence could be too short to induce the development of behavioral adaptations. It has been shown that a common evolutionary history between ants and lizards allows an Australian skink to detect native ants based on chemosensory cues (Goldsbrough et al. 2006). During fieldwork, Goldsbrough et al. (2006) rarely found this lizard under rocks with ants, but in experimental trials, the lizard did not avoid ant-scented retreat sites. Therefore, another hypothesis is that ant olfactory cues alone may be insufficient to induce avoidance of a retreat site, even though previous studies have already demonstrated that physical contact between invasive ants and reptiles can cause behavioral changes (Langkilde 2010; Freidenfelds et al. 2012). In addition, body size and ontogenetic variation in anti-predator behavior (i.e., lower running speed and shorter flight distance) could make juvenile lizards more vulnerable to predation (Martin and Lopez 2003). In our study, therefore, a lower risk of predation on adults could explain their lack of avoidance of the odor of invasive ants.

Our findings support the hypothesis that endemic island reptile species can indeed lose their original naïveté, learning and adapting to new threats such as introduced predators. This is in agreement with the idea put forward by Carthey and Banks (2012) that the behavioral flexibility of some prey indicates that the “alien” status should not be considered immutable, i.e., that naïveté of island prey is not necessarily

permanent and unalterable. Carthey and Banks (2012) propose that introduced species should be considered as native when the recipient community adapts to their novelty (e.g., when native prey develop appropriate anti-predator behavior). Further studies are required to determine whether the recipient community has really adapted to these new predators, but our findings suggest that this process may have begun for the two lizard species considered here. The mechanisms underlying the establishment of anti-predator behavior remain to be tested but such responses have been found to result from both innate factors and postnatal experience for snake species (Weldon 1982; Weldon and Burghardt 1979).

In conclusion, the capacity of some prey species to develop adaptive anti-predator behaviors (e.g., avoidance of scent marks of their predators) reduces the probability of encountering the predator and facilitates the co-existence of native prey and alien predators (Russell and Banks 2007; Hayes 2008). Thus, understanding the interactions between alien and native species in the mid to long term after establishment is crucial if management strategies for long-established invaders are to be designed (Strayer et al. 2006). Such adaptive behavior also argues for prioritizing eradication or control of the more recent invaders because of their intensive impacts.

Acknowledgments We thank the staff of the Parc Provincial de la Rivière Bleue for allowing us access to field sites and the Parc Zoologique et Forestier for providing us with the boxes used in the experiments. This study was funded by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), the Institut Écologie et Environnement (INEE) (PEPS Program), and A.G. was funded by a Ph.D. scholarship from the École Doctorale Sciences de l’Environnement EDSE251. We are grateful to H. de Meringo, F. Rigault, L. Debar, M. Cateine, and E. Bourguet for their help in the field, N. Kaldonski for his advice on the experimental settings, and R. Pouteau for his help in discussion and drafting of the manuscript. We thank M. Sweetko for English language revision. We appreciate the comments by four anonymous reviewers who helped improve the manuscript.

Ethical standards The experiments comply with the current laws of France and New Caledonia (permission for sampling protocol (decreen 2155-2012/ARR/DENV)).

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

References

- Amo L, Lopez P, Martin J (2004) Chemosensory recognition and behavioral responses of Wall Lizards, *Podarcis muralis*, to scents of snakes that pose different risks of predation. *Copeia* 2004:691–696
- Banks PB, Dickman CR (2007) Alien predation and the effects of multiple levels of prey naïveté. *Trends Ecol Evol* 22:229–230
- Bates D, Maechler M, Dai B (2014) lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-6. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>
- Bauer AM, Sadler RA (2000) The herpetofauna of New Caledonia. Society for the study of amphibians and reptiles. Missouri, USA

- Berger S, Wikelski M, Romero LM, Kalko EK, Roedl T (2007) Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galapagos marine iguana. *Horm Behav* 52:653–663
- Blumstein DT, Daniel JC (2005) The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proc R Soc B Biol Sci* 272:1663–1668
- Carthey AJR, Banks PB (2012) When does an alien become a native species? A vulnerable native mammal recognizes and responds to its long-term alien predator. *Plos One* 7:e31804
- Carthey AJR, Banks PB (2014) Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol Rev*. doi:10.1111/brv.12087
- Case TJ, Bolger DT (1991) The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. *Evol Ecol* 5:272–290
- Cooper WE (1995a) Prey chemical discrimination and foraging mode in gekkonoid lizards. *Herpetol Monogr* 9:120–129
- Cooper WE (1995b) Foraging mode, prey chemical-discrimination, and phylogeny in lizards. *Anim Behav* 50:973–985
- Cooper WE, Alberts AC (1991) Tongue-flicking and biting in response to chemical food stimuli by an iguanid lizard (*Dipsosaurus dorsalis*) having sealed vomeronasal ducts - vomerolfaction may mediate these behavioral-responses. *J Chem Ecol* 17:135–146
- Cooper WE, Burghardt GM (1990) Vomerolfaction and Vomodor. *J Chem Ecol* 16:103–105
- Cox JG, Lima SL (2006) Naivete and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol* 21:674–680
- Dial BE, Schwenk K (1996) Olfaction and predator detection in *Coleonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), with comments on the functional significance of buccal pulsing in geckos. *J Exp Zool* 276:415–424
- Downes S, Shine R (1998a) Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Anim Behav* 55:1387–1396
- Downes S, Shine R (1998b) Sedentary snakes and gullible geckos: predator-prey coevolution in nocturnal rock-dwelling reptiles. *Anim Behav* 55:1373–1385
- Downes SJ (2002) Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behav Ecol Sociobiol* 52:38–42
- Fisher R, Ineich I (2012) Cryptic extinction of a common Pacific lizard *Emoia impar* (Squamata, Scincidae) from the Hawaiian Islands. *Oryx* 46:187–195
- Freidenfelds NA, Robbins TR, Langkilde T (2012) Evading invaders: the effectiveness of a behavioral response acquired through lifetime exposure. *Behav Ecol* 23:659–664
- Gasc A, Duryea MC, Cox RM, Kern A, Calsbeek R (2010) Invasive predators deplete genetic diversity of island lizards. *Plos One* 5:e12061
- Goldsbrough CL, Shine R, Hochuli DF (2006) Factors affecting retreat-site selection by coppertail skinks (*Ctenotus taeniolatus*) from sandstone outcrops in eastern Australia. *Aust Ecol* 3:326–336
- Hayes RA (2008) Seasonal responses to predator faecal odours in Australian native rodents vary between species. In: Hurst JL, Beynon RJ, Roberts SC, Wyatt TD (eds) *Chemical signals in vertebrates* 11. Springer, New York, pp 379–387
- Head ML, Scott Keogh J, Doughty P (2002) Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *J Chem Ecol* 28:541–554
- Jourdan H, Mille C (2006) Les invertébrés introduits dans l'archipel néo-calédonien : espèces envahissantes et potentiellement envahissantes. Première évaluation et recommandations pour leur gestion. In: Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur*. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions Paris, France, cédérom pp 163–214
- Jourdan H, Sadlier RA, Bauer AM (2001) Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 38:283–301
- Kiesecker JM, Blaustein AR (1997) Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology* 78:1752–1760
- Langkilde T (2010) Repeated exposure and handling effects on the escape response of fence lizards to encounters with invasive fire ants. *Anim Behav* 79:291–298
- Li B, Belasen A, Pafilis P, Bednekoff P, Foutopoulos J (2014) Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: insights from an ancient introduction. *P Roy Soc B-Biol Sci* 281:20140339
- Lloyd R, Alford RA, Schwarzkopf L (2009) Chemical discrimination among predators by lizards: responses of three skink species to the odours of high- and low-threat varanid predators. *Aust Ecol* 34:50–54
- Martin J, Lopez P (2003) Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Can J Zool* 81:1131–1137
- 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. In: Beauvais ML, Coleno A, Jourdan H (Eds) *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : un risque environnemental et économique majeur*. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions Paris, France, cédérom pp 116–162
- Placyk JS, Burghardt GM (2011) Evolutionary persistence of chemically elicited ophiophagous antipredator responses in gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). *J Comp Psychol* 125:134–142
- Pollock MS, Chivers DP, Mirza RS, Wisenden BD (2003) Fathead minnows, *Pimephales promelas*, learn to recognize chemical alarm cues of introduced brook stickleback, *Culaea inconstans*. *Environ Biol Fish* 66:313–319
- R Development Core Team (2012) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Russell BG, Banks PB (2007) Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Aust Ecol* 32:277–286
- Schlaepfer MA, Sherman PW, Blossey B, Runge MC (2005) Introduced species as evolutionary traps. *Ecol Lett* 8:241–246
- Schlesinger CA, Shine R (1994) Selection of diurnal retreat sites by the nocturnal gekkonid lizard *Oedura lesueurii*. *Herpetologica* 50:156–163
- Sih A, Bolnick DI, Luttbeg B, Orrock JL, Peacor SD, Pintor LM, Preisser E, Rehage JS, Vonesh JR (2010) Predator-prey naivete, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos* 119:610–621
- Stapley J (2003) Differential avoidance of snake odours by a lizard: evidence for prioritized avoidance based on risk. *Ethology* 109:785–796
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol* 21:645–651
- Towns DR, Daugherty CH, Cree A (2001) Raising the prospects for a forgotten fauna: a review of 10 years of conservation effort for New Zealand reptiles. *Biol Conserv* 99:3–16
- Vitousek PM, DAntonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N Z J Ecol* 21:1–16
- Weldon PJ (1982) Responses to ophiophagous snakes by snakes of the genus *Thamnophis*. *Copeia* 4:788–794
- Weldon PJ, Burghardt GM (1979) Ophiophage defensive response in crotaline snakes: extension to new taxa. *J Chem Ecol* 5:141–151
- Wojcik DP, Allen CR, Brenner RJ, Forsy EA, Jouvenaz DP (2001) Red imported fire ants: impact on biodiversity. *Am Entomol* 47:16–23

Annexe 4

Supplementary materials

(Chapitre 6.)

Table 1. Result of LMER (interactive model) for the escape rate of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks with or without *P. megacephala*

	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	-0.995	0.360	-2.762	0.006
Ants	1.520	0.484	3.140	0.002
Status	0.125	0.497	0.251	0.802
Ants : Status	-0.233	0.678	-0.344	0.731

Table 2. Result of LMER (interactive model) for the escape rate of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks with or without *S. geminata*

	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	-3.022	0.807	-3.744	0.000
Ants	6.778	1.371	4.942	0.000
Status	2.674	0.862	3.104	0.002
Ants : Status	-5.034	1.463	-3.441	0.000

Table 3. Result of LMER (interactive model) for the escape rate of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks with or without *P. megacephala* and *S. geminata*

	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	-0.996	0.360	-2.762	0.006
Ants	1.521	0.484	3.141	0.002
Status	0.125	0.497	0.251	0.802
Species	-1.840	0.825	-2.231	0.026
Ants : Status	-0.233	0.678	-0.344	0.731
Ants : Species	4.853	1.365	3.555	0.004
Status : Species	2.399	0.950	2.524	0.012
Ants: Status: Species	-4.561	1.529	-2.983	0.003

Table 4. Result of LMER (interactive model) for the escape rate of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks during the 6 days of repeated exposure to *P. megacephala*

	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	0.640	0.412	1.555	0.120
Day	-0.089	0.092	-0.966	0.334
Status	-0.248	0.565	0.565	0.660
Day: Status	0.135	0.131	0.131	0.304

Table 5. Result of LMER ((a) interactive model; (b) additive model) for the escape rate of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks during the 6 days of repeated exposure to *S. geminata*

(a)	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	4.061	1.312	3.096	0.002
Day	-0.357	0.239	-1.491	0.136
Status	-2.676	1.391	-1.924	0.054
Day : Status	0.327	0.263	1.245	0.213

(b)	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	2.920	0.603	4.844	0.000
Day	-0.108	0.094	-1.140	0.254
Status	-1.250	0.529	-2.363	0.018

Table 6. Result of LMER (interactive model) for the escape rate of ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks during the 6 days of repeated exposure to *P. megacephala* and *S. geminata*

	Estimate	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	0.599	0.398	1.503	0.133
Day	-0.083	0.091	-1.912	0.362
Status	-0.232	0.559	-0.416	0.677
Species	3.265	1.295	2.522	0.012
Day: Status	0.126	0.130	0.971	0.331
Day : Species	-0.266	0.244	-1.088	0.277
Status: Species	-2.355	1.430	-1.648	0.099
Day: Status : Species	0.195	0.282	0.691	0.489

Table 7. Result of LME (interactive model) for the average time before ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks leave the box with or without *P. megacephala*

	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	0.908	0.183	34	4.958	0.000
Ants	-1.114	0.220	33	-0.518	0.607
Status	-0.510	0.253	33	-2.012	0.052
Ants: Status	1.074	0.308	33	3.484	0.001

Table 8. Result of LME (interactive model) for the average time before ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks leave the box with or without *S. geminata*

	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	1.084	0.398	42	2.725	0.009
Ants	-0.328	0.409	42	-0.800	0.428
Status	-0.389	0.420	42	-0.925	0.360
Ants : Status	0.586	0.444	42	1.318	0.194

Table 9. Result of LME (interactive model) for the average time before ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks leave the box with or without *P. megacephala* or *S. geminata*

	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	0.908	0.176	105	5.158	0.000
Ants	-0.114	0.211	105	-0.539	0.591
Status	-0.510	0.244	105	-2.092	0.039
Species	0.176	0.449	105	0.391	0.696
Ants : Status	1.074	0.296	105	3.624	0.000
Ants : Species	-0.214	0.475	105	-0.450	0.653
Status : Species	0.121	0.500	105	0.242	0.810
Ants : Status : Species	-0.488	0.548	105	-0.890	0.375

Table 10. Result of LME (interactive model) for the average time before ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks leave the box during the 6 days of repeated exposure to *P. megacephala*

	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	0.810	0.162	54	4.984	0.000
Day	-0.017	0.039	54	-0.443	0.660
Status	0.626	0.233	54	2.683	0.010
Day : Status	-0.059	0.054	54	-1.081	0.284

Table 11. Result of LME (interactive model) for the average time before ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks leave the box during the 6 days of repeated exposure to *S. geminata*

	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	0.776	0.106	74	7.310	0.000
Day	-0.022	0.025	74	-0.879	0.382
Status	0.306	0.154	74	1.989	0.050
Day : Status	-0.102	0.036	74	-2.816	0.006

Table 12. Result of LME ((a) interactive model; (b) additive model) for the average time before ‘experienced’ and ‘inexperienced’ skinks leave the box during the 6 days of repeated exposure to *P. megacephala* or *S. geminata*.

(a)	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	0.810	0.142	165	5.708	0.000
Day	-0.017	0.034	165	-0.498	0.619
Status	0.620	0.204	165	3.041	0.003
Species	-0.032	0.187	165	-0.170	0.865
Day : Status	-0.058	0.048	165	-1.228	0.211
Day : Species	-0.005	0.046	165	-0.113	0.910
Status : Species	-0.319	0.273	165	-1.171	0.243
Day : Status : Species	-0.045	0.064	165	-0.685	0.494

(b)	Value	Std. Error	DF	t-value	p-value
Intercept	1.092	0.093	169	11.738	0.000
Day	-0.062	0.016	169	-3.757	0.000
Status	0.161	0.082	169	1.952	0.052
Species	-0.292	0.083	169	-3.538	0.000

Annexe 5

Gérard, A., Jourdan, H., Million, A., et E. Vidal
(2015) Anti-predator behaviour in a procellariid
seabird : wedge-tailed shearwater do not respond to the
odour of introduced ship rat. *Austral Ecology*.

doi: 10.1111/aec.12252

Anti-predator behaviour in a procellariid seabird: Wedge-tailed shearwaters do not respond to the odour of introduced ship rats

A. GÉRARD,^{1,*} H. JOURDAN,¹ A. MILLON² AND E. VIDAL¹

¹*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS – IRD – UAPV, Centre IRD de Nouméa, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie, France (Email: agathe.gerard@ird.fr), and* ²*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS – IRD – UAPV, Europôle de l'Arbois, Aix-en-Provence, France*

Abstract Seabirds are particularly vulnerable to introduced alien mammalian predators, especially invasive rats, which are the main contributors to seabird extinction and endangerment in many places worldwide. However, this appears context-dependent because, paradoxically, cases of apparent long-term coexistence between rats and some species of seabird have been reported for centuries, in various locations. Among seabirds, procellariiforms are known to have developed a range of olfactory-driven behaviours, such as partner recognition and homing. Olfaction could be an effective means of recognizing and thereafter avoiding invasive predators. However, the role of olfaction in predation risk assessment has not yet been examined in any procellariiform. Here, we investigated, through a Y-maze experiment, whether the wedge-tailed shearwater (*Puffinus pacificus*) avoided the odour of one of the most damaging alien predators on islands, the ship rat (*Rattus rattus*). The experiment was conducted in different ecological contexts on three neighbouring islets off New Caledonia having different communities of invasive rats. Contrary to our expectations, the wedge-tailed shearwater either did not detect or did not avoid the odour of the ship rat, despite about 175 years of coexistence between rats and shearwaters in New Caledonia. These findings highlight the need for further investigations (across species, across sites) into the factors underpinning the paradox between high vulnerability and the surprising long-term coexistence between procellariid seabirds and alien invasive rats.

Key words: avoidance behaviour, introduced rodent, invasive species, Procellariiformes, Y-maze experiment.

INTRODUCTION

Introduced mammals, especially predators, are known to have severely impacted island birds worldwide, including seabird species (e.g. Owens & Bennett 2000; Courchamp *et al.* 2003; Hervias *et al.* 2013; Spatz *et al.* 2014). Rats (*Rattus* sp.) in particular have colonized about 90% of the world's islands (Atkinson 1985; Towns *et al.* 2006) and are among the main contributors to seabird extinction and endangerment documented worldwide, particularly for small- to medium-sized procellariid seabirds such as petrels and shearwaters (Jones *et al.* 2008; Shiels *et al.* 2014). The vulnerability of petrels and shearwaters to invasive rats is enhanced by their ground- or burrow-nesting habits, which make the eggs, chicks and incubating adults easy prey (e.g. Warham 1996; Jones *et al.* 2008). Like many species having evolved in the absence of predators on isolated islands, petrels and shearwaters gen-

erally exhibit no or ineffective anti-predator behaviour when facing alien predators (Warham 1996; Carthey & Banks 2014).

Nevertheless, several cases of apparent long-term coexistence between rats and seabirds have been reported on many islands around the world (Carty *et al.* 2007; Quillfeldt *et al.* 2008; Ruffino *et al.* 2009). These paradoxical situations suggest that the impact of rats on seabirds could be context dependent, that is, may vary according to the period when seabirds are available as prey (returning to the land) and to the availability of alternative food resources during the year (Rayner *et al.* 2007). Alternatively, some seabirds may sometimes manage to chase away rats through aggression or nest defence behaviour (Warham 1996). Procellariid seabirds may also have locally developed indirect, cryptic anti-predator behaviours so as to reduce the impact of rats (e.g. Ruffino *et al.* 2009; Bourgeois *et al.* 2013). Interestingly, the extent and the rapidity of some seabird population recovery after rat eradication (Bourgeois *et al.* 2013) suggest that rats had previously prevented birds from breeding, and points to an as yet unidentified behavioural process

*Corresponding author.

Accepted for publication March 2015.

enabling shearwaters to detect and avoid rat-infested islands, and to rapidly (re)colonize islands when rats are removed.

The use of olfaction to assess predation risk is common across species of vertebrates (Kats & Dill 1998), and it has recently been suggested that olfaction and chemical communication in birds may be more important than previously thought (Steiger *et al.* 2008; Bonadonna & Mardon 2013). Procellariid seabirds in particular use chemical communication and their sense of smell for many purposes, including identification of foraging areas (Nevitt 2000; Nevitt & Bonadonna 2005), homing and nest recognition (Bonadonna *et al.* 2003a,b; Bonadonna *et al.* 2004), or partner recognition (Bonadonna & Nevitt 2004). The ability to use chemical cues to ascertain predator presence and assess predation risk could be crucial for species nesting in cavities, that is, habitats where visual detection of predators is not easy (Amo *et al.* 2008). This has recently been tested for hole-nesting songbirds (e.g. Godard *et al.* 2007; Amo *et al.* 2008; Roth *et al.* 2008; Amo *et al.* 2011) with positive and negative results. In fact, three of these studies showed that songbird species detected predator odours and showed anti-predator behaviour to cope with the risk of predation (Amo *et al.* 2008, 2011; Roth *et al.* 2008), whereas the last one showed that the presence of chemical cues of nest predators does not ultimately influence selection of nest site by eastern bluebird (*Sialia sialis*) (Godard *et al.* 2007). However, to the best of our knowledge, the use of chemical cues to detect predators has never been investigated in procellariid seabirds.

To fill this gap, we experimentally tested whether the wedge-tailed shearwater (*Puffinus pacificus*) could detect and respond to the odour of the ship rat. Experiments were conducted in the southern lagoon of New Caledonia, which hosts what is probably one of the world's largest colonies of *P. pacificus* (Benoit & Bretagnolle 2002). The ship rat can dramatically reduce the breeding success of *P. pacificus*, as documented on two Hawaiian islands, where the breeding success of birds sharply increased following rat eradication (Smith *et al.* 2006; Marie *et al.* 2014).

METHODS

Study system

This study was conducted on breeding colonies of *P. pacificus* on three islets off Isle of Pines (22°37'S, 167°29'E), New Caledonia (South Pacific Ocean) in 2012. These islets, hereafter called islets A, B and C, are protected areas with restricted access for non-scientific activities. Their surface areas are respectively 33.6, 10.0 and 19.3 ha. The islets are formed of uplifted coral blocks, with

typical coastal forest on limestone substrate and sandy beaches housing shearwater colonies. Tests were performed between 11 November and 6 December, that is, the period when *P. pacificus* returns to the colonies searching for mates, refurbishing existing burrows or digging new ones. We hypothesized that birds are particularly sensitive to predators' odours at this crucial stage of the breeding cycle. *Puffinus pacificus* weigh an average of 389 ± 31 g ($N = 113$, Brooke 2004), spend most of their lives at sea, with intermittent returns to the islands during the breeding period (October to April).

The ship rat was introduced into New Caledonia by European settlers around 1850, whereas the smaller Pacific rat was introduced into New Caledonia much earlier, about 3000 years ago by Melanesian colonizers (Pascal *et al.* 2006). Our study islets A and B hosted the ship rat but were free of the Pacific rat, whereas islet C was free of the ship rat but hosted the Pacific rat. The presence/absence of the two rat species was confirmed by a total of 700 trap-nights conducted on the islets.

Olfactory experiment setting

The experiment consisted of a standard binary choice test using a portable Y-maze involving the choice between two exit arms (Grubb 1974; Bonadonna *et al.* 2003a; Bonadonna & Nevitt 2004). The Y-maze was built from a single opaque Polyvinyl chloride (PVC) tube (16 cm of diameter) divided into three sections (Fig. 1), to avoid any difference between arms that might influence the bird's choice. The start arm had a temporary bird-holding compartment at its entrance.

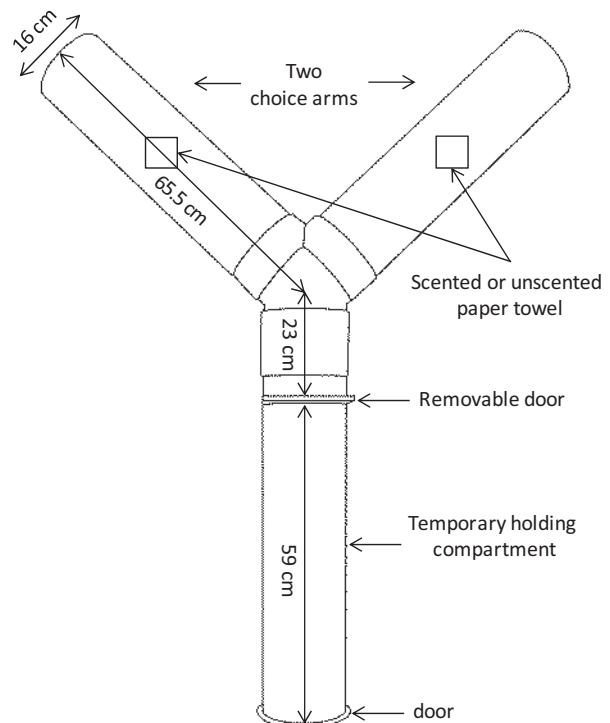


Fig. 1. Diagram of the Y-maze used for experiments.

The two exit arms each contained a paper towel either scented with ship rat odour (obtained from seven wild-trapped ship rats and by placing paper towels on the floor of cages containing rats to collect urine and faeces) or unscented (soaked with distilled water). To avoid human scent contamination, the paper towels were prepared with latex gloves and handled with metal pliers (one pair of pliers to handle the unscented paper towels and another pair for the paper towels carrying the ship rat odour). For each test, new gloves were used, and the pliers were cleaned with 95% ethanol. The paper towels were placed on the lower surface of the tube, half way along each exit arm. The bird therefore had to walk over one of the paper towels before leaving the maze. New paper towels, either scented or unscented, were used for each test. The entire maze was cleaned with 95% ethanol after each test to remove any odour (i.e. rat and shearwater). The same arm contained the ship rat odour in each test, to avoid potential bias due to any presence of residual rat odour (after cleaning) in the arm considered as the control arm. This involved disassembling and interchanging the arms between bird trials so that the odour was sequentially located on the left and on the right, allowing time (about 10 min) for the ethanol to evaporate before the next test.

Birds were caught early at night on the ground, when they landed at the colony. There is unfortunately no ringing programme on *P. pacificus* in the study area, so age or reproductive status of individuals (prospecting or breeding bird) could not be determined. Each bird was then placed individually in a new cotton bag (i.e. with no residual odour of other birds), transported to the maze and placed in the holding compartment for a 5-min acclimation period (Bonadonna *et al.* 2003a,b; Bonadonna & Nevitt 2004; Bonadonna *et al.* 2004). The maze was placed outside the colony (approximately 50–100 m) to reduce possible interference from birds flying and calling in the vicinity. Both exit arms were oriented toward the edge of the forest habitat, that is, toward a similar dark and uniform area, to avoid a possible visual effect on exit choice. The entrance of the maze faced the sea to avoid (i) the wind entering the two exit arms and potentially intensifying odour diffusion disproportionately in one arm, and (ii) odours from outside entering the two exit arms.

After the trap door was raised, we recorded the bird's choice between scented/control arms to escape the maze. No individual visited the two arms before exiting. Total handling time (from capture to exit) did not exceed 25 min: 10 min between capture and acclimation period, 5 min of acclimation, and 5–10 min to exit the maze. Only a few birds left the maze without prompting. If the bird did not leave the holding compartment after 5 min, we gently knocked on the door to rouse it from its quiescent state and prompt it to move. This procedure has previously been found not to affect birds' choice between two chambers (Amo *et al.* 2012). In our experiments, no individual left the maze immediately following our 'knocking'; all the birds took time (5–10 min) choosing between the scented and unscented arms before exiting. This indicates that the birds' choice of exit was not affected by prompting, and a response was recorded for all birds tested. As the birds left the experimental device, they were recaptured and then released at their initial capture location. Each bird was marked with a dash on the palm of its foot by a permanent marker, so as to avoid birds being tested several times.

Overall, a total of 100 different birds were tested (45 on islet A, 15 on islet B and 40 on islet C). The binary response variable (0: scented arm; 1: unscented arm) was modelled according to the ecological conditions on the islets (a three-level factor for islets A, B, C), using a generalized linear model with a binomial distribution of error and a logit link (implemented in R 2.15.0; R Development Core Team 2012). We assessed whether the bird avoidance rating (proportion of birds choosing the unscented/control arm) differed from a random choice (intercept fixed at 50%). A power analysis, based on a binomial process with a threshold set at 80%, indicated an avoidance rating of 0.65, 0.70 and 0.72 respectively for a sample size of 100, 60 and 40.

RESULTS

For each islet, the number of choices of right arm *versus* left arm showed no lateral preference ($P > 0.46$).

Selection by *P. pacificus* of rat-scented/unscented arms to exit the plastic Y-maze did not differ from random (Fig. 2; Table 1). On islet A, 23 out of 45 birds left through the unscented arm, 7 out of 15 on islet B, and 23 out of 40 on islet C. Pooling the islets with ship rats (A and B) *versus* the islet without ship rats (islet C) gave a similar result (Table 1). The avoidance rate was therefore very close to 50% whatever the islet (51%, 47% and 57% respectively for islets A, B and C), and irrespective of the presence or absence of the ship rat (50% for islets A and B with ship rats present and 57% for islet C with no ship rats).

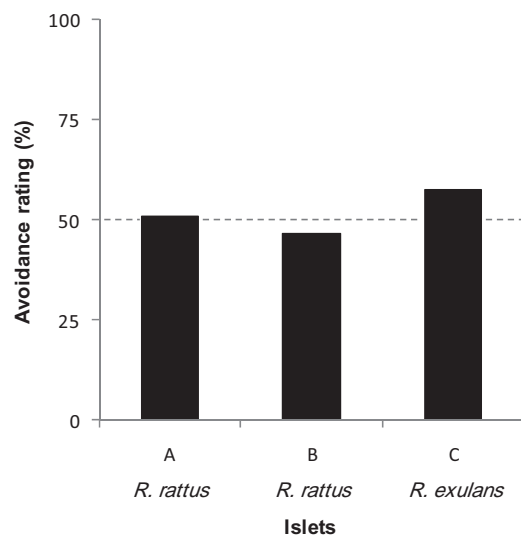


Fig. 2. Avoidance rating (i.e. number of unscented arm choices divided by total number of arm choices) of birds for arm treated with predator (*Rattus rattus*) odour on the three islets of Isle of Pines Archipelago (New Caledonia). The dotted line indicates the rating fixed for no effect of odour, 50%. The species of rat present on the islets is indicated under A, B and C.

Table 1. Results of generalized linear model for avoidance rating of arm treated with predator odour as compared with no effect of odour (avoidance rating 50%) for the three islets and for the two islets with ship rats (i.e. invaded) and the islet without ship rats (i.e. non-invaded)

	Estimate	Standard error	z value	Pr (> z)
Islet A	0.04	0.30	0.15	0.88
Islet B	-0.13	0.52	-0.26	0.80
Islet C	0.30	0.32	0.94	0.34
Invaded (A + B)	0.00	0.26	0.00	1.00
Non-invaded (C)	0.30	0.32	0.94	0.34

DISCUSSION

Our results show that the *P. pacificus* either did not detect the odour of the ship rat or, if they detected it, did not avoid it. This result holds true irrespective of whether ship rats were present on the islet housing the shearwater colony, and is rather surprising given the high vulnerability of *Puffinus* spp. to rats, particularly the ship rat (Lock 2006; Smith *et al.* 2006; Jones *et al.* 2008; Rando & Alcover 2008; Spatz *et al.* 2014). The power analysis indicated that our experimental sample size was adequate to detect a biologically relevant difference.

Even though the possibility that stress following capture impaired the birds' ability to respond to odour cannot entirely be ruled out, great care was taken to avoid this bias. In particular, the experiment was designed to minimize stress for individuals (e.g. short handling time, acclimation period before tests). Moreover, similar experiments testing the odours of partners (Bonadonna & Nevitt 2004) or nests (Bonadonna *et al.* 2003a,b; Bonadonna *et al.* 2004) have been successfully conducted on other procellariid seabirds (Antarctic prion *Pachyptila desolata*, common diving petrel *Pelecanoides urinatrix*, South-Georgian diving petrel *P. georgicus*, blue petrel *Halobaena caerulea*). These studies showed evidences for nest- and partner-odour recognition in procellariid seabirds, which provide an olfactory signature that allows birds to recognize their own burrow. We can therefore be reasonably confident that our results actually reveal that *P. pacificus* can detect but do not avoid the odour of ship rats in our study area.

This absence of avoidance is counter-intuitive, especially in light of the extensive use of olfaction in procellariid seabirds for various purposes (Warham 1996). Although the use of olfaction to assess predation risk has never been tested in procellariid seabirds, recent studies with hole-nesting songbirds have shown some evidence of variation in the ability to detect predators between closely related species (Johnson *et al.* 2011). Naïve great tits (*Parus major*) (i.e. main-

tained in captivity for 10 days after hatching and without predation events or signs of predator visits to nest boxes containing nestlings during the first 10 days of their life) avoided the odour of predators when selecting cavities for roosting (Amo *et al.* 2011). However, eastern bluebirds (*Sialia sialis*), which had evolved with snakes and small mammal predators, were as likely to lay eggs in boxes with predator cues as in boxes with neutral cues (Godard *et al.* 2007); and house wrens (*Troglodytes aedon*), another species which had co-evolved with nest predators, either did not detect or did not respond to nest predator odour (Johnson *et al.* 2011). Two native bird species from New Zealand, the rifleman (*Acanthisitta chloris*) and the South Island robin (*Petroica australis*), which had not co-evolved with any mammalian predators, did not change their behaviour at nests when the odour of the ship rat (also an introduced predator in New Zealand) was present. In the same study area, only one of the two introduced European passerines, which had co-evolved with mammalian predators, altered their behaviour to minimize risk to themselves (Stanbury & Briskie 2015). In our study, the lack of co-evolution with mammalian predators combined with the presence of two different introduced rat species, respectively for about 3000 and 150 years, apparently did not lead to development of, or variation in, anti-predator behaviour in *P. pacificus*.

Following the introduction of a new predator in an ecosystem, it has been shown that some species of amphibians and mammals can rapidly develop anti-predator responses (Kiesecker & Blaustein 1997; Russell & Banks 2007). Regarding birds, one study showed that the New Zealand bellbird (*Anthornis melanura*) was able to respond to nest predation risk after a co-existence of about 700 years with introduced predators (i.e. mustelids, rats, cats, possums, hedgehogs) (Massaro *et al.* 2008). No data are available on the time that seabirds need to adapt their behaviour, and the about 150 years of co-existence between shearwaters and ship rats in our system may not be long enough to induce behavioural adaptations. The presence of a predator archetype (i.e. predator species that use similar morphological and behavioural adaptations in obtaining prey) might favour an anti-predator response from island prey (Cox & Lima 2006). Here, however, the roughly 3000-year presence of the Pacific rat, belonging to the same predator archetype as the ship rat and having similar effects on seabirds weighing <300 g (Townsend 2009), did not prepare shearwaters to avoid the odour of the ship rat.

Procellariiforms such as *P. pacificus* are highly philopatric and highly faithful to their breeding site (Warham 1990). These birds form long-term pair bonds, and site fidelity constitutes a means for pairs to reunite (Bried *et al.* 2003). These biological character-

istics may thus strongly constrain breeding site selection and encourage birds to come to breed on the same sites, despite the detection and presence of rats.

Shearwaters may also rely on cues other than smell to ascertain the presence of ship rats. These birds could use visual cues (i.e. direct encounters with rats) to assess the risks of nesting in a colony. Another cue might be conspecific reproductive success (Danchin *et al.* 1998). The long-lived shearwaters typically spend their first 3–5 years as non-breeders but regularly prospect colonies, and in so doing are able to assess average breeding success in different colonies so as to choose the most successful breeding site (Warham 1990, 1996; Danchin *et al.* 1998). Breeding site selection based on an integrative cue such as conspecific reproductive success is likely to be more efficient than direct cues of the presence of predators.

All these factors may well explain the absence of avoidance of the ship rat odour; yet, some observations had led us to believe that *P. pacificus* would respond. In fact, the dramatic increase in some shearwaters' breeding population immediately following rat eradication (Bourgeois *et al.* 2013; Marie *et al.* 2014; VanderWerf *et al.* 2014) suggested that procellariid seabirds may select their breeding sites according to direct cues. However, we hypothesized that this selection could also be at least partially driven by olfaction (avoidance of burrows 'smelling' of rats), with a predation risk assessment based upon predator chemical cues. Moreover, there is growing evidence that some shearwater species select breeding areas based on the absence of introduced predators, like ship rats, at different spatial scales (Bourgeois & Vidal 2007; Ruffino *et al.* 2008, 2009). For example, at the nest scale, the yelkouan shearwater (*Puffinus yelkouan*) avoids cavities frequented by rats and preferentially selects the deepest and most winding cavities for breeding (Bourgeois & Vidal 2007; Ruffino *et al.* 2008). At the colony scale, selection of intra-island refuges (e.g. steep cliffs) less accessible to mammal predators could also partly explain the surprising length of apparent coexistence (about 2000 years) between procellariid seabirds and invasive ship rats on Mediterranean islands (Ruffino *et al.* 2009).

Although Smith *et al.* (2006) has shown that the ship rat could dramatically reduce the breeding success of *P. pacificus*, we suspect that for our three studied New Caledonian islets, the impact (i.e. the level of predation on eggs or chicks) of the ship rat may not actually be great enough to induce avoidance behaviour. In fact, if the costs of anti-predator responses do not outweigh the benefits, natural selection may not favour the detection of predator chemical cues, nor favour individuals that respond to this odour (Amo *et al.* 2011). The limited

impact of ship rats may be explained by the presence of alternative food resources or may reflect the process by which these predators were introduced. On islands, rats are likely to be introduced in an isolated manner, a few individuals at a time, which may result in a population that does not necessarily impact seabirds. Rat density (Iguar *et al.* 2006) and factors intrinsic to rats such as physical-limiting factors (Freeman & Lemen 2008; Williams *et al.* 2009; Zarzoso-Lacoste *et al.* 2011), lack of predation skill or social learning (Grant *et al.* 1981; Booth *et al.* 1996) can alter the magnitude of rat impact on seabirds. Therefore, further experiments should be conducted on a variety of procellariid seabirds, prospecting or breeding birds, and within colonies where the impact of rats is quantified, to determine to what extent ecological factors, bird species characteristics (e.g. body mass, egg size; Bradley & Marzluff 2003; Jones *et al.* 2008; Towns 2009), reproductive status of individuals and intensity of predator's impact influence the onset of anti-predator behaviour in procellariid seabirds.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the traditional and civil authorities of Isle of Pines and Province Sud for allowing us access to the field sites. We are grateful to H. Kouate, E. Muret and L. Debar, for their help in the field, to K. Bourgeois for its scientific advice and to M. Sweetko for English language revision. A.G. was funded by a Ph.D. scholarship from the École Doctorale Sciences de l'Environnement EDSE251. Additional funds were provided by Province Sud (DENV). We thank the two anonymous reviewers and editor for constructive comments on a draft of this manuscript. The experiments comply with the current laws of France and New Caledonia (permission for sampling protocol n°2155-2012/ARR/DENV).

REFERENCES

- Amo L., Galvan I., Tomas G. & Sanz J. J. (2008) Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Funct. Ecol.* **22**, 289–93.
- Amo L., Lopez-Rull I., Pagan I. & Garcia C. M. (2012) Male quality and conspecific scent preferences in the house finch, *Carpodacus mexicanus*. *Anim. Behav.* **84**, 1483–9.
- Amo L., Visser M. E. & van Oers K. (2011) Smelling out predators is innate in birds. *Ardea* **99**, 177–84.
- Atkinson I. A. E. (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *ICPB Tech. Publ.* **3**, 35–81.
- Benoit P. B. & Bretagnolle V. (2002) Seabirds of the southern lagoon of New Caledonia; distribution, abundance and threats. *Waterbird Soc.* **25**, 202–13.

- Bonadonna F., Cunningham G. B., Jouventin P., Hesters F. & Nevitt G. A. (2003a) Evidence for nest-odour recognition in two species of diving petrel. *J. Exp. Biol.* **206**, 3719–22.
- Bonadonna F., Hesters F. & Jouventin P. (2003b) Scent of a nest: discrimination of own-nest odours in Antarctic prions, *Pachyptila desolata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **54**, 174–8.
- Bonadonna F. & Mardon J. (2013) Besides colours and songs, odour is the new black of avian communication. *Chem. Signals Vertebr.* **12**, 325–39.
- Bonadonna F. & Nevitt G. A. (2004) Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science* **306**, 835.
- Bonadonna F., Villafane M., Bajzak C. & Jouventin P. (2004) Recognition of burrow's olfactory signature in blue petrels, *Halobaena caerulea*: an efficient discrimination mechanism in the dark. *Anim. Behav.* **67**, 893–8.
- Booth A. M., Minot E. O., Fordham R. A. & Innes J. G. (1996) Kiore (*Rattus exulans*) predation on the eggs of the Little Shearwater (*Puffinus assimilis haurakiensis*). *Notornis* **43**, 147–53.
- Bourgeois K., Ouni R., Pascal M., Dromzee 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. *Biol. Inv.* **15**, 475–82.
- Bourgeois K. & Vidal E. (2007) Yelkouan shearwater nest-cavity selection and breeding success. *Cr. Biol.* **330**, 205–14.
- Bradley J. E. & Marzluff J. M. (2003) Rodents as nest predators: influence on predatory behavior and consequences to nesting birds. *Auk* **120**, 1180–7.
- Bried J., Pontier D. & Jouventin P. (2003) Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the *Procellariiformes*. *Anim. Behav.* **65**, 235–46.
- Brooke M. (2004) *Albatrosses and Petrels across the World*. Oxford University Press, New York.
- Carthey A. J. R. & Banks P. B. (2014) Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. *Biol. Rev.* **89**, 932–49. doi: 10.1111/brv.12087
- Catry P., Silva M. C., MacKay S. et al. (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 Biol.* **30**, 291–394.
- Courchamp F., Chapuis J. L. & Pascal M. (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.* **78**, 347–83.
- Cox J. G. & Lima S. L. (2006) Naïveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 674–80.
- Danchin E., Boulinier T. & Massot M. (1998) Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**, 2415–28.
- Freeman P. W. & Lemen C. A. (2008) Measuring bite force in small mammals with a piezo-resistive sensor. *J. Mammal.* **89**, 513–17.
- Godard R. D., Bowers B. B. & Wilson C. M. (2007) Eastern bluebirds *Sialia sialis* do not avoid nest boxes with chemical cues from two common nest predators. *J. Avian. Biol.* **38**, 128–31.
- Grant G. S., Pettit T. N. & Whittow G. C. (1981) Rat predation on Bonin petrel eggs on Midway atoll. *J. Field Ornithol.* **52**, 336–8.
- Grubb T. C. (1974) Olfactory navigation to the nesting burrow in Leach's petrel (*Oceanodroma leucorhoa*). *Anim. Behav.* **22**, 192–202.
- Hervias S., Henriques A., Oliveira N. et al. (2013) Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival. *Biol. Inv.* **15**, 143–55.
- Igual J. M., Forero M. G., Gomez T., Orueta J. F. & Oro D. (2006) Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. *Anim. Conserv.* **9**, 59–65.
- Johnson L. S., Murphy S. M. & Parrish G. W. (2011) Lack of predator-odor detection and avoidance by a songbird, the House Wren. *J. Field. Ornithol.* **82**, 150–7.
- Jones H. P., Tershy B. R., Zavaleta E. S. et al. (2008) Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. *Conserv. Biol.* **22**, 16–26.
- Kats L. B. & Dill L. M. (1998) The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* **5**, 361–94.
- Kiesecker J. M. & Blaustein A. R. (1997) Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology* **78**, 1752–60.
- Lock J. (2006) Eradication of brown rats *Rattus norvegicus* and black rats *Rattus rattus* to restore breeding seabird populations on Lundy Island, Devon, England. *Conserv. Evid.* **3**, 111–13.
- Marie A., Vanderwerf E. A., Young L. C., Smith D. G., Eijzena J. & Lohr M. T. (2014) Response of wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*) to eradication of black rats (*Rattus rattus*) from Moku'auia Island after reinvasion. *Pac. Sci.* **68**, 547–53.
- Massaro M., Starling-Windhof A., Briskie J. V. & Martin T. E. (2008) Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand Bird. *PLoS ONE* **3**, e2331.
- Nevitt G. A. (2000) Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: life at high Reynolds numbers. *Biol. Bull.* **198**, 245–53.
- Nevitt G. A. & Bonadonna F. (2005) Seeing the world through the nose of a bird: new developments in the sensory ecology of procellariiform seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **287**, 292–5.
- Owens I. P. F. & Bennett P. M. (2000) Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**, 12144–8.
- Pascal M., Barré N., De Garine-Wichatitsky M. et al. (2006) Les peuplements néo-calédoniens de vertébrés: invasions, disparitions. In: *Les Espèces Envahissantes Dans L'archipel Néo-Calédonien: Un Risque Environnemental et Économique Majeur* (eds M. L. Beauvais, A. Coleno & H. Jourdan) pp. 116–67. Collection Expertise Collégiale, IRD Editions, Paris.
- Quillfeldt P., Schenk I., McGill R. A. R. et al. (2008) Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falklands: abundance, habitat preferences and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol.* **31**, 333–49.
- R Development Core Team (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, Available from URL: <http://www.R-project.org>
- Rando J. C. & Alcover J. A. (2008) Evidence for a second western Palaearctic seabird extinction during the last millennium: the lava shearwater *Puffinus olsoni*. *Ibis* **150**, 188–92.
- Rayner M. J., Hauber M. E., Imber M. J., Stamp R. K. & Klout M. N. (2007) Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104**, 20862–5.

- Roth T. C., Cox J. G. & Lima S. L. (2008) Can foraging birds assess predation risk by scent? *Anim. Behav.* **76**, 2021–7.
- Ruffino L., Bourgeois K., Vidal E., Icard J., Torre F. & Legrand J. (2008) Introduced predators and cavity-nesting seabirds: unexpected low level of interaction at breeding sites. *Can. J. Zool.* **86**, 1068–73.
- Ruffino L., Bourgeois K., Vidal E. *et al.* (2009) Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol. Inv.* **11**, 1631–51.
- Russell B. G. & Banks P. B. (2007) Do Australian small mammals respond to native and introduced predator odours? *Austral Ecol.* **32**, 277–86.
- Shiels A. B., Pitt W. C., Sugihara R. T. & Witmer G. W. (2014) Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 11. *Rattus rattus*, the black rat (Rodentia: Muridae). *Pac. Sci.* **68**, 145–84.
- Smith D. G., Shiinoki E. K. & VanderWerf E. A. (2006) Recovery of native species following rat eradication on Mokoli'i Island, O'ahu, Hawai'i. *Pac. Sci.* **60**, 299–303.
- Spatz D. R., Newton K. M., Heinz R. *et al.* (2014) The biogeography of globally threatened seabirds and island conservation opportunities. *Conserv. Biol.* **28**, 1282–90. doi: 10.1111/cobi.12279
- Stanbury M. & Briskie V. (2015) I smell a rat: can New Zealand birds recognize the odor of an invasive mammalian predator? *Curr. Zool.* **61**, 34–41.
- Steiger S. S., Fidler A. E., Valcu M. & Kempenaers B. (2008) Avian olfactory receptor gene repertoires: evidence for a well-developed sense of smell in birds? *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* **275**, 2309–17.
- Towns D. R. (2009) Eradications as reverse invasions: lessons from Pacific rat (*Rattus exulans*) removals on New Zealand islands. *Biol. Inv.* **11**, 1719–33.
- Towns D. R., Atkinson I. A. E. & Daugherty C. H. (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol. Inv.* **8**, 863–91.
- VanderWerf E. A., Young L. C., Crow S. E. *et al.* (2014) Increase in wedge-tailed shearwaters and changes in soil nutrients following removal of alien mammalian predators and nitrogen-fixing plants at Kaena Point, Hawaii. *Restor. Ecol.* **22**, 676–84. doi: 10.1111/rec.12126
- Warham J. (1990) *The Petrels: Their Ecology and Breeding Systems*. Academic Press, London.
- Warham J. (1996) *The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels*. Academic Press, London.
- Williams S. H., Peiffer E. & Ford S. (2009) Gape and bite force in the rodents *Onychomys leucogaster* and *Peromyscus maniculatus*: does jaw-muscle anatomy predict performance? *J. Morphol.* **270**, 1338–47.
- Zarzoso-Lacoste D., Ruffino L. & Vidal E. (2011) Limited predatory capacity of introduced black rats on bird eggs: an experimental approach. *J. Zool.* **285**, 188–93.

Naïveté, nouveauté et indigénisation: vers une meilleure compréhension de l'impact des espèces animales invasives sur les faunes natives

Résumé

La naïveté, définie comme l'absence de reconnaissance d'un nouvel « ennemi » ou de réponses appropriées en raison d'un manque d'expérience, a été longtemps considérée comme une des caractéristiques des espèces insulaires natives, et comme un des principaux facteurs de leur sensibilité face à l'arrivée de prédateurs ou compétiteurs introduits, particulièrement en milieux insulaires. A travers l'analyse des réponses comportementales aux odeurs d'espèces invasives, nous avons étudié la naïveté de différents modèles biologiques d'espèces natives (squamates, oiseaux, mammifères), au niveau insulaire (Nouvelle-Calédonie) et continental (Mali). Ces expérimentations ont concerné différents types d'interactions (prédateurs invasifs vs proies natives, compétiteurs ou agresseurs invasifs vs compétiteurs natifs), avec une gamme d'espèces introduites depuis plusieurs dizaines, centaines, voire milliers d'années, ou face à des espèces non-encore introduites mais avec une forte probabilité d'introduction. La naïveté apparaît comme un facteur complexe, présent chez des espèces natives insulaires et continentales, dépendant du couple d'espèces introduite/native considéré, et pouvant être perdu sous l'influence de différents facteurs liés à l'histoire de l'invasion et à l'intensité de l'impact de l'espèce introduite. Etudier les conséquences de la perte de naïveté, permet de mieux comprendre le rôle de la naïveté dans les processus de persistance, de déclin ou d'extinction d'espèces natives suite à l'arrivée de nouveaux « ennemis », et d'éclairer les stratégies de gestion destinées à limiter l'impact des espèces introduites et l'érosion mondiale de la biodiversité.

Mots clés : naïveté, invasions biologiques, Nouvelle-Calédonie, Mali, odeurs, adaptations comportementales, squamates, mammifères, oiseaux, fourmis.

Naïveté, novelty and indigenization: toward a better understanding of invasive species impacts on native fauna

Abstract

The introduction of alien predators are causing rapid extinctions or declines in many native prey species, and these impacts are generally attributed to prey naïveté, i.e. their failure to recognize a novel enemy and respond appropriately, due to a lack of experience, particularly on island ecosystems. Here, we tested behavioral responses of different native species towards invasive species odors for several biological models of native species (squamates, mammals, birds), on island (New Caledonia) and mainland (Mali) ecosystems. We tested different types of species interactions (invasive predators vs native prey, invasive competitors/aggressors vs native competitors), for species introduced since decades, centuries, millennium, or not yet introduced but with a high risk of introduction. Naïveté is a complex phenomenon, that occurs both for mainland and island native species, that varies among species probably as a consequence of time since introduction and of the intensity of the threat posed by invasive species. Studying the consequences of the loss of naïveté improve our understanding of the factors underpinning the persistence, declines or extinctions of native species after alien species introduction and provide insights for developing accurate management strategies of invasive species impacts and limiting the current biodiversity loss.

Keywords: naïveté, biological invasions, New-Caledonia, Mali, odors, behavioral adaptations, squamates, mammals, birds, ants.