N° attribué par la bibliothèque

UNIVERSITE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

ECOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE (ED 469)

Doctorat

Discipline : Biologie des populations et écologie

Institut Agronomique néo Calédonien (IAC) / Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE) / Institut de Recherche pour le Développement (IRD)

MALIK OEDIN

SENSIBILITE DES POPULATIONS DE ROUSSETTES (MEGACHIROPTERES, PTEROPODIDAE) AUX PRELEVEMENTS CYNEGETIQUES ET AUX PREDATEURS INTRODUITS : UNE APPROCHE ECO-DEMOGRAPHIQUE EN NOUVELLE-CALEDONIE

Thèse co-dirigée par Fabrice Brescia, Alexandre Millon et Éric Vidal.

JURY

Géraldine Veron	Professeure, MNHN-ISYEB	Rapporteur
Aurélien Besnard	Maitre de conférences HDR, CEFE-CNRS	Rapporteur
Emmanuelle Cam	Professeure, UBO-LEMAR	Examinateur
Morgan Mangeas	Directeur de recherche, IRD	Examinateur
Laurent Wantiez	Maitre de conférences HDR, UNC-ISEA	Examinateur
Fabrice Brescia	Chercheur, IAC	Co-encadrant
Alexandre Millon	Maitre de conférences HDR, AMU-IMBE	Co-encadrant
Éric Vidal	Directeur de recherche, IRD	Directeur

“L’ouvrier qui veut bien faire son travail doit commencer par aiguiser ses instruments.”

Confucius



Photographie de *Pteropus ornatus*, Domaine de Déva, Commune de Bourail © Malik OEDIN

Je dédie ce travail à ma famille, mes proches, mes ancêtres et mon pays.

Remerciements

Je souhaite commencer par adresser un remerciement particulier à mes encadrants, Fabrice Brescia, Alexandre Millon et Éric Vidal, pour leur investissement, leur encadrement et leur soutien dans ce long travail qu'a été ma thèse où j'espère avoir répondu à la plupart des objectifs fixés. Merci de m'avoir accordé du temps et de l'énergie dans des situations qui n'étaient pas forcément les plus simples pour vous parfois. Ce travail n'aurait pu se faire sans vous. Merci pour votre accompagnement qui m'a permis de construire mon esprit critique et affiner mes compétences en recherche et en gestion dans le domaine de la conservation. Vos valeurs concernant le renforcement des capacités locales via la formation de jeunes calédoniens comme moi en nous motivant à aller plus loin et à atteindre nos objectifs ont aussi été très appréciables.

Merci Fabrice pour ton soutien quotidien dans mes recherches et pour les nombreux échanges qu'on a pu avoir qui m'ont permis de positionner mon travail dans le contexte calédonien et régional, merci à la place que tu m'as donné dans l'unité Ecologie de la Faune qui a grandement motivé mon travail et son aboutissement. Je pense que très peu de doctorants bénéficient d'un tel confort de travail et soutien de ses encadrants.

Merci Alexandre de m'avoir accompagné dans mes recherches en me donnant les clés pour atteindre des objectifs de qualité en parfaisant mes compétences et en me confrontant à ton esprit critique affuté. Cela m'a permis de m'améliorer et nos nombreux échanges à distance, lors de nos sessions de travail intensives en Métropole et nos missions de terrain ont beaucoup contribué à la construction de mon travail de recherche et de ses objectifs tant scientifiques qu'appliqués. Merci aussi pour ton accueille en métropole qui a été pour moi une super expérience grâce à vous.

Merci Éric pour ton accompagnement depuis mon stage de Master 2. Bien que nos interactions étaient moins fréquentes qu'avec Fabrice et Alexandre, elles m'ont toujours été très bénéfique. Merci pour ton aiguillage constant de mes choix dans mes recherches et collaborations. J'espère avoir commencé à acquérir tes compétences de synthèse et formulation dans l'écriture, ta vision technique, contextualisée et précise des situations et ta diplomatie, notamment en réunion, en travaillant à tes cotés qui sont des atouts qui ont souvent fait avancer mon travail un peu plus vite et dans de meilleures conditions.

Je souhaite aussi remercier les instituts de recherche qui m'ont soutenu en m'accueillant dans leurs locaux, en me mettant du matériel à disposition et en finançant mes activités de recherche dans le cadre de ce travail.

Merci en particulier à la Direction Générale de l'Institut Agronomique néo Calédonien (IAC) pour leur soutien, Laurent L'Huillier, Bruno Fogliani puis Christophe Lefèvre, ainsi que les services administratifs pour avoir facilité l'ensemble de mes démarches. Merci aussi au centre de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Nouméa pour le soutien technique et à l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE) pour son accueil lors de mes missions en métropole. Merci aussi à l'ensemble des collègues de ces différents instituts avec lesquels j'ai discuté, échangé et travaillé toujours dans une ambiance positive. Merci à tous pour vos encouragements et votre soutien dans ce travail.

Ce travail n'aurait pu se faire sans le soutien financier de la Province Sud via un Prix d'Encouragement à la Recherche puis une prolongation mais aussi des Aides Exceptionnelles à la Recherche de la province Nord et enfin un complément de bourse doctorale de l'Institut Agronomique néo Calédonien qui m'ont permis de réaliser mon travail dans de bonnes conditions. Je remercie aussi l'Institut Agronomique néo Calédonien (IAC) qui a amorti la major partie des dépenses nécessaires aux recherches menées dans le présent travail avec le soutien de l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale. La Fondation François Sommer a aussi participé au financement de certaines activités de ce travail via le financement d'un projet global sur la conservation des roussettes chassées en Nouvelle-Calédonie. Merci également à Arnaud et Corinne qui m'ont aidé dans les démarches d'obtention de financements pour ce travail.

Merci à l'Institut Agronomique néo Calédonien pour les financements qui m'ont permis de réaliser des missions en métropole et de participer à des conférences internationales avec le soutien également de la Province Sud, l'Ecole Doctorale du Pacifique, l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale et l'Australasian Bat Society.

Merci à la Province Sud, à la SEM MWE ARA, à Tino de Gohapin et à la Société Le Nickel pour les autorisations d'accès à mes zones d'études et merci à Sophia, Célia, Mathieu, Kiam, Mathilde, Loux, Jessica, Alexis, Marie-Estelle, René, Yvy, Malia, Orane, Alexandre, David, Yohann, Jason, Jean-Yves ainsi qu'aux gardes nature de la province Nord et de la province Sud pour leur aide sur le terrain ou en laboratoire. Merci aussi à l'ensemble des autres participants aux suivis dont j'ai utilisé les données dans le cadre de ces recherches notamment Mélanie et les compteurs de l'observatoire roussette en province Nord et l'Association pour la Conservation des Chauves-Souris. Merci aux provinces, à l'Institut de la Statistique et des Etudes

Economiques, à l'Agence Rurale, à la Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales et plus généralement au Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie pour leurs accès aux données.

Merci aussi à l'ensemble des personnes avec qui j'ai pu échanger sur mon travail dans un cadre scientifique notamment les membres de mon comité de suivi, Laurent Wantiez, Cyrille Gouarant, Emmanuel Coutures et Sophie Petit, qui ont pu suivre et me conseiller sur mes stratégies de recherche et la conduite et l'avancée de mon travail. Merci aussi aux personnes avec qui j'ai eu de nombreux échanges concernant mon travail premièrement l'ensemble des co-auteurs des publications que l'on a rédigé durant la thèse mais aussi Martin, David, Alexandre, Bruno, Guillaume et Hervé.

Merci à l'Ecole Doctorale du Pacifique et à l'Université de la Nouvelle-Calédonie pour le travail réalisé en faveur des doctorants et des moyens mis à disposition qui m'ont été bénéfiques au cours de ce travail. Merci à l'ensemble des personnes avec qui j'ai pu interagir lors des différents conseils et commissions lorsque j'étais élus, ces échanges étaient très stimulants et je l'espère ont permis d'avancer dans la bonne direction au bénéfice de tous et plus particulièrement des doctorants que je représentais. Merci aussi à l'Ecole Doctorale pour les évènements, notamment les doctoriales, et modules de formation qui permettent aux doctorants d'interagir ensemble et avec d'autres personnes de la recherche ou non sur différents sujets mais aussi d'évaluer leur travail.

Merci à la team Association des Doctorants Néo-calédoniens (ADN) et aux doctorants avec qui j'ai interagi en général pour les échanges et pour les constructions de projets en faveur des doctorants ou pour la diffusion des savoirs et la rencontre du monde de la recherche et du grand public notamment les scolaires. Un travail d'ouverture des recherches doctorales au grand public qui a aussi été soutenu par le CRESICA et l'UNC lors des fêtes de la science notamment.

Merci aussi à Catherine Souty-Grosset, Éric Vidal, Pauline Palmas, Fabrice Brescia et Alexandre Millon qui m'ont permis de découvrir le monde de la recherche en écologie appliquée ce qui m'a ensuite conforté dans ce choix de poursuite d'étude qu'est la thèse. Merci aussi à l'équipe enseignante du Master EDP-GE de l'Université de Poitiers qui m'ont permis de me préparer confortablement à ma thèse en me permettant d'acquérir de nombreuses compétences dans un cadre de formation agréable et dynamique.

Merci également aux membres de Gardiens Des Iles et de l'Association pour la Conservation des Chauves-Souris pour leur aide et leur soutien dans ce travail.

Merci à tous mes proches en commençant par ma famille, ma chérie, mes parents, mes frères et sœurs et leur moitiés, Lili et Naïan, ainsi que ma belle-famille, tous ceux qui m'ont aidé et soutenu et apporté beaucoup de force dans ce travail et tendu la main autant que nécessaire pour me permettre de travailler dans de bonnes conditions. Merci aussi à mes frères et sœurs de la bande de Naïa, la bande de feu et la bande d'Anova qui m'ont toujours soutenu dans tout ce que je faisais. Merci à la team colloc de Nouré avec qui j'ai passé énormément de temps toujours dans la bonne humeur. Merci à toutes les autres personnes qui ne m'ont jamais lâché et toujours soutenus notamment Yvé, Nanag, Jason & Anso, Steevy & Yann, Guy, Fabien, Rycky, Domi et Jerem.

Un remerciement très particulier à ma chérie pour tout le soutien que tu m'as apporté durant ce travail. Je sais que cette période n'a pas toujours été facile mais tu as toujours été à mes côtés et mis en place des conditions pour que je puisse me concentrer sur mon travail. Merci pour tes encouragements réguliers et pour les sacrifices que tu as faits pour que ce travail puisse se faire. Ce travail est le résultat d'un partage et d'une entraide entre nous et n'aurais pas pu être aussi bien sans toi. Merci pour tout !

J'espère n'avoir oublié personne et si c'est le cas je suis vraiment désolé et pensez bien que c'est dû à une rédaction un peu dans la précipitation à la fin de ma thèse et que je remercie tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à ce travail. En espérant que vous comprendrez.

Table des matières

1 Introduction générale 1

1.1 Contexte mondial 1

1.1.1 Effondrement de la biodiversité, origines et solutions 1

1.1.1.1 Priorisation de la conservation 3

1.1.1.2 Recommandations générales pour la conservation 7

1.1.1.3 Surexploitation et chasse 10

1.1.1.4 Espèces exotiques envahissantes 12

1.1.2 L'Océanie, une part importante de la biodiversité mondiale menacée 18

1.1.3 Les chauves-souris, des éléments écosystémiques essentiels mais mal connus et menacés 22

1.2 Le genre *Pteropus* 27

1.2.1 Généralités 27

1.2.1.1 Taxonomie 27

1.2.1.2 Distribution 28

1.2.1.3 Description 29

1.2.2 Biologie 30

1.2.2.1 Cycle de reproduction et comportements sexuels 30

1.2.2.2 Paramètres démographiques 32

1.2.2.2.1 Maturité sexuelle, taux de fécondité et taille de portée 32

1.2.2.2.2 Sex-ratio 33

1.2.3 Ecologie 34

1.2.3.1 Colonies et sites de repos diurnes 34

1.2.3.2 Déplacements 35

1.2.3.3 Alimentation et rôle écosystémique 36

1.2.4 Statuts et conservation 39
1.2.5 Enjeux sociaux et culturels autour des *Pteropus* 41
1.2.6 Sources de mortalité et menaces 41
1.2.6.1 Sources de mortalité 41
1.2.6.1.1 Chasse et vente 41
1.2.6.1.2 Persécution et abatages 42
1.2.6.1.3 Prédateurs et espèces invasives 44
1.2.6.1.4 Facteurs de mortalité épisodique 45
1.2.6.2 Menaces 46
1.3 Le cas de la Nouvelle-Calédonie 48
1.3.1 Généralités 48
1.3.1.1 Géographie et société 48
1.3.1.2 Conditions climatiques et environnementales 49
1.3.2 Un hotspot de biodiversité en péril 50
1.3.2.1 Menaces anthropiques directes 51
1.3.2.2 Prélèvements cynégétiques et halieutiques 52
1.3.2.3 Espèces invasives 54
1.3.2.3.1 Introductions multiples depuis l'arrivée de l'Homme 54
1.3.2.3.2 Le cas du chat haret (*Felis catus*) 55
1.3.3 Les chauves-souris de Nouvelle-Calédonie 55
1.3.3.1 Généralités 55
1.3.3.2 Les roussettes 57
1.3.3.2.1 Usages et représentations des roussettes pour les néo calédoniens 57
1.3.3.2.2 Menaces et conservation 58

1.4 Objectifs de la thèse 61

2 Chapitre 1 : Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia 64

2.1 Informations 64

2.2 Introduction 66

2.3 Methods 68

2.3.1 Model species 68

2.3.2 Study area, expert interviews, roost inventory, count methods & annual bags 68

2.3.3 Data analyses 72

2.4 Results 73

2.4.1 Roost persistence based according to expert local knowledge 73

2.4.2 Roost specific composition, total population size and harvesting rate 73

2.4.3 Temporal variation in flying-fox abundance 74

2.5 Discussion 75

2.5.1 Estimates of temporal trends from expert and count surveys 75

2.5.2 Estimates of population size and harvesting rate 76

2.5.3 *Pteropus* species in New Caledonia face multiple threats 78

2.6 Conclusions and recommendations 79

2.7 Acknowledgments 79

2.8 Supporting information 80

3 Chapitre 2: Make flying-fox hunting sustainable again: comparing expected demographic efficiency and hunters' acceptance of more restrictive regulations 84

3.1 Informations 84

3.2 Introduction 86

3.3 Material and methods 87
3.3.1 Study area and species 87
3.3.2 Questionnaire on hunting practices & alternative hunting regulations 89
3.3.3 Estimates of flying-fox demographic rates 89
3.3.4 Stochastic population model using age-structured matrix 91
3.4 Results 92
3.4.1 Population size, demographic rates, hunting bags & harvesting rates 92
3.4.2 Sensitivity of flying-foxes to hunting 93
3.4.3 Hunters' acceptance and demographic efficiency of new hunting regulations 94
3.5 Discussion 96
3.5.1 Does 'hunting as usual' remain sustainable in a rapidly changing world? 97
3.5.2 Combining demographic and sociological data into an adaptive management framework 99
3.6 Conclusion 100
3.7 Acknowledgments 100
3.8 Supporting information 101
4 Chapitre 3: Cats Felis catus as a threat to bats worldwide: a review of the evidence 116
4.1 Informations 116
4.2 Introduction 119
4.3 Methods 121
4.3.1 Bat species killed or threatened by cats 121
4.3.2 Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats 123
4.3.3 Data analyses 123
4.4 Results 124
4.4.1 Bat species preyed upon or threatened by cats 124

4.4.2 Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats 129
4.5 Discussion 130
4.5.1 Bat species preyed upon or threatened by cats 131
4.5.2 Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats 133
4.5.3 The impact of predation by cats on bats 134
4.6 Conclusion 135
4.7 Recommendations 135
4.8 Acknowledgements 138
4.9 Appendices 138
5 Chapitre 4 : Synthèse des résultats, discussion générale et perspectives 139
5.1 Synthèse des résultats 139
5.2 Discussion, recommandations et perspectives 141
5.2.1 Vers une gestion adaptative pour une chasse durable 141
5.2.1.1 Suivi des populations 143
5.2.1.2 Mise en place d'un processus de concertation 144
5.2.1.3 Les différents leviers et modalités de gestion possibles 148
5.2.1.3.1 La gestion hybride et communautaire 148
5.2.1.3.2 Les moratoires et les zones protégées 150
5.2.1.3.3 La limitation des modes de chasse 152
5.2.1.3.4 La promotion d'une chasse plus orientée vers les espèces gibier introduites 152
5.2.1.3.5 L'élevage de roussettes 153
5.2.1.4 Des connaissances à consolider 154
5.2.1.5 La menace chats harets, une nécessité urgente de contrôle 155

5.2.2 Vers une promotion de l'intérêt social et écosystémique des roussettes plus proche de la réalité : les pistes et les données manquantes 158

5.2.2.1 Intérêts socio-culturels 159

5.2.2.2 Intérêts et services écologiques 160

5.2.2.3 Vers une sensibilisation réussie 161

6 Conclusion 163

7 Références bibliographiques 164

8 Annexes 195

8.1 Questionnaire anonyme à l'attention des chasseurs (2020, 2 pages) 195

8.2 Premières estimations des prélèvements exercés par les chats harets *Felis catus* sur les roussettes du genre *Pteropus* en Nouvelle-Calédonie 197

8.2.1 Introduction 197

8.2.2 Matériel et Méthodes 199

8.2.2.1 Zone d'étude et données géographiques 199

8.2.2.1.1 Estimation de la fréquence d'occurrence des roussettes dans le régime alimentaire des chats harets 200

8.2.2.1.2 Récolte et analyse des fèces 200

8.2.2.1.3 Calculs des fréquences d'occurrences 201

8.2.2.1.4 Estimation des effectifs de roussettes prélevés par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie 201

8.2.3 Résultats 202

8.2.4 Discussion 203

8.2.4.1 Place des roussettes dans le régime alimentaire des chats harets 204

8.2.4.2 Niveau de prédation des chats harets sur les populations de roussettes 205

8.2.4.3 Analyse opérationnelle de la situation et pistes de gestion 206

8.2.5 Limites et perspectives 207
8.2.6 Références 208
8.2.7 Annexes 212
8.3 Portfolio 216
8.3.1 Productions et communications scientifiques 216
8.3.1.1 Articles 216
8.3.1.1.1 Relatifs à la thèse 216
8.3.1.1.2 Non relatifs à la thèse 216
8.3.1.2 Conférences 217
8.3.1.2.1 Internationales 217
8.3.1.2.1.1 Communications orales 217
8.3.1.2.1.2 Posters 217
8.3.1.2.1.3 Communication à distance 217
8.3.1.2.2 Locales 218
8.3.1.2.2.1 Communications orales 218
8.3.1.2.2.2 Soutenance et restitutions de thèse 218
8.3.1.2.2.3 Posters 219
8.3.1.2.2.4 Communication à distance 219
8.3.2 Autres activités d'expertise et de diffusion des connaissances 220
8.3.2.1 Rapports 220
8.3.2.2 Conférences grand public 220
8.3.2.3 Médias 220
8.3.2.3.1 Nationaux et internationaux 220
8.3.2.3.2 Locaux 221

8.3.3 Formations, enseignements et encadrements 222

8.3.3.1 Modules de formation suivis à l'Ecole Doctorale du Pacifique 222

8.3.3.2 Encadrement de stagiaires 223

8.3.3.3 Enseignements dispensés aux étudiants de Licence Sciences de la Vie et de la Terre et de Master Gestion de l'environnement à l'Université de Nouvelle-Calédonie (2017-2020) 223

8.4 Version publiée de l'article " Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia" 224

8.5 Version publiée de l'article « Cats *Felis catus* as a threat to bats worldwide: a review of the evidence» 240

1 Introduction générale

1.1 Contexte mondial

1.1.1 Effondrement de la biodiversité, origines et solutions

A l'échelle planétaire, on assiste actuellement à un effondrement de la biodiversité (Ceballos et al., 2017; Singh, J., 2002). La destruction et la dégradation des habitats, les espèces envahissantes et la surexploitation sont les trois principales menaces pesant sur la biodiversité à ce jour, les changements climatiques pouvant amplifier leurs effets (Clavero and Garciaberthou, 2005; IUCN, 2020a; Thomas et al., 2004; Wilson et al., 2016). La croissance démographique et industrielle de l'humanité, en plus d'être le moteur des changements climatiques, alimentent et renforcent l'importance des menaces anthropogéniques qui pèsent sur la biodiversité (Jha and Bawa, 2006; Voigt and Kingston, 2016). La biodiversité peut être expliquée sous la forme d'une entité regroupant trois principaux niveaux : génétique, population/espèce et communauté/écosystème (Figure 1) (Redford and Richter, 1999). Ainsi, la disparition des espèces implique une érosion de la diversité génétique, spécifique, fonctionnelle et des effets secondaires sur les écosystèmes (Ceballos et al., 2017; McNeely et al., 1990; Naeem et al., 2012). En effet, l'extinction de certaines espèces impacte aussi, directement ou indirectement, la survie ou le bon fonctionnement d'autres espèces ou des écosystèmes qui en dépendent (Ceballos et al., 2017; Koh et al., 2004). La liste rouge de l'IUCN estime qu'à l'heure actuelle 27% des espèces qu'ils ont évalué (N=120 372), soit 32 000 espèces, sont actuellement menacées ce qui représente 41% des amphibiens, 26% des mammifères, 34% des conifères, 14% des oiseaux, 30% des requins et raies, 33% des coraux et 28% des crustacés (IUCN, 2020a).

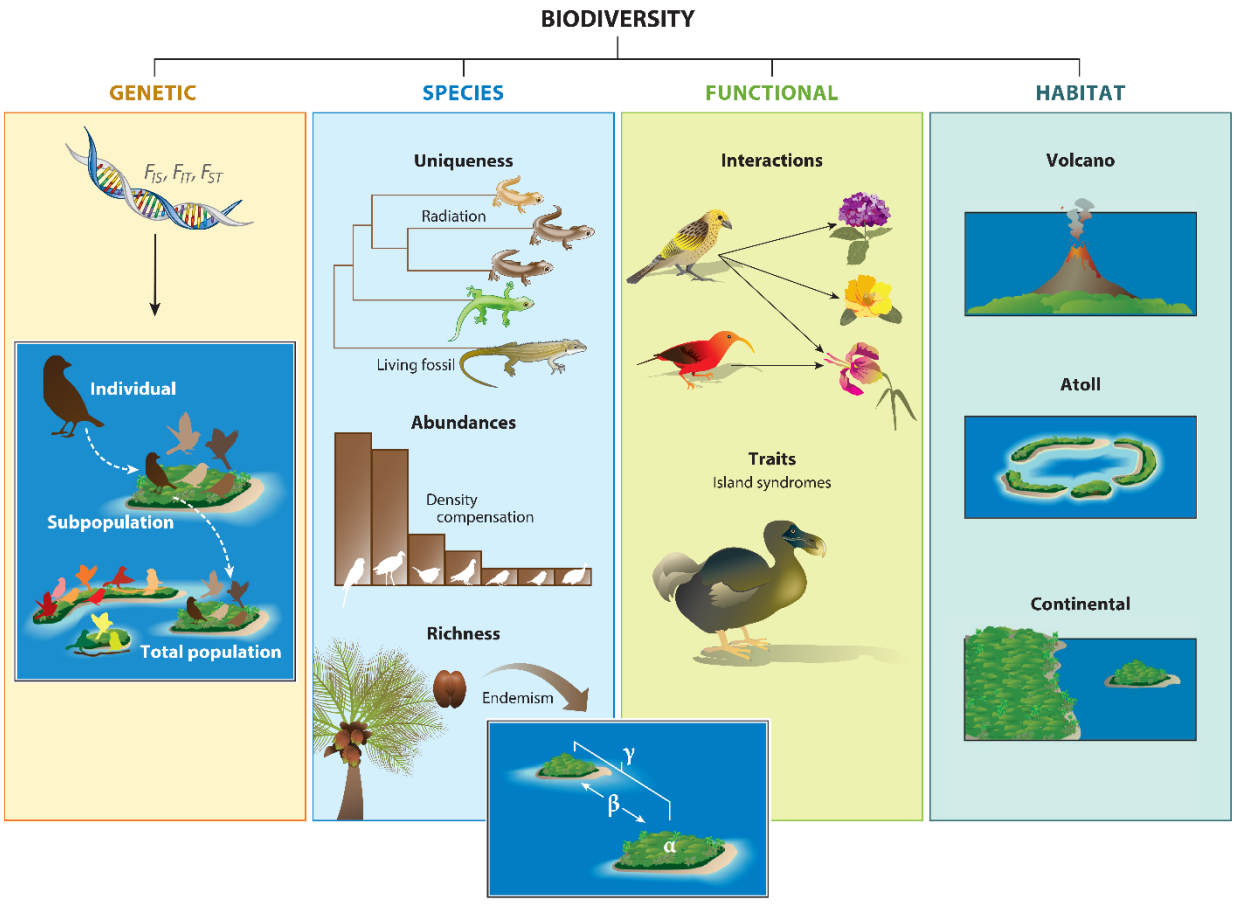


Figure 1 : Décomposition de la biodiversité en diversité génétique (individu, sous-population et population totale), en espèces (unicité, abondance et richesse), en diversité fonctionnelle (interactions et syndromes) et en diversité des habitats (types d'îles et hétérogénéité abiotique au sein de celles-ci). L'encadré décompose la richesse des espèces en alpha (au sein des îles), bêta (entre les îles) et gamma (au sein d'un groupe d'îles). *Sur les îles, les caractéristiques distinctes de la diversité des espèces comprennent la présence de radiations adaptatives uniques et de fossiles vivants en termes de phylogénie, la présence d'une compensation de densité dans les abondances, et des niveaux élevés d'endémisme dans la richesse des espèces* (Russell and Kueffer, 2019)**.**

La biodiversité joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes et des services qu'ils rendent aux sociétés humaines et son érosion impacte la qualité et la pérennité de ces services (Bullock et al., 2011; Haines-young and Marion Potschin, 2007; Lamarque et al., 2011; Mace et al., 2012; Redford and Richter, 1999; Salles, 2011; Sutherland, 2001). En effet, le fonctionnement, la durabilité et le bien être des sociétés humaines repose sur les services écosystémiques de l'environnement et sur l'utilisation des ressources naturelles (Figure 2) (Cardinale et al., 2012; Díaz et al., 2006; Jaisankar et al., 2018; Rands et al., 2010; Ripple et al., 2019; Worm et al., 2006). C'est le cas par exemple du service d'approvisionnement de l'écosystème qui consiste en la production d'un bien matériel via le fonctionnement d'un écosystème. Les populations humaines vivant directement de ces services sont d'autant plus menacés par cette crise comme c'est le cas dans de nombreuses îles d'Océanie et du Pacifique (Díaz et al., 2006; Golden et al., 2011; McFarlane et al., 2019; Payri

and Vidal, 2019). Cependant, chaque espèce, population, communauté ou écosystème a des capacités de résilience spécifiques, ainsi il existe un certain seuil d'exploitation ou d'impact des ressources naturelles par les activités humaines au-delà duquel ces entités viendront à décliner, dysfonctionner ou à s'éteindre (Ceballos et al., 2017; Groffman et al., 2006; Huggett, 2005; Lande et al., 1997; Worm et al., 2006). De plus, bien que longtemps peu pris en compte, notamment du fait de la difficulté d'y associer une valeur économique, la biodiversité comporte aussi de nombreux enjeux culturels, particulièrement au travers d'espèces emblématiques de forte importance pour certaines communautés (Clark et al., 2014; Cocks and Dold, 2006; Posey, 1999; Toledo, 2001).

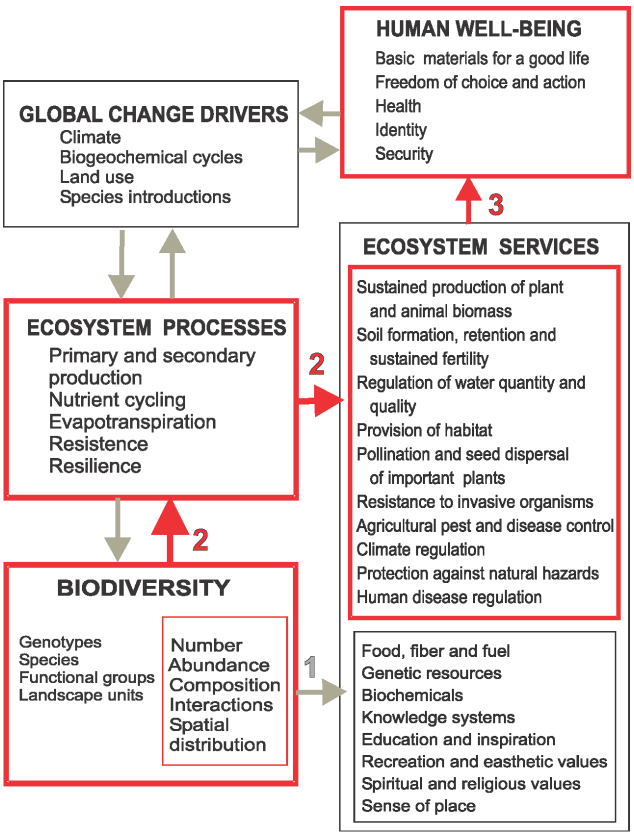


Figure 2: La biodiversité est à la fois une variable de réponse affectée par les moteurs du changement mondial et un facteur qui affecte le bien-être humain *(Díaz et al., 2006)*

1.1.1.1 Priorisation de la conservation

Il est important de rappeler qu'il est encore temps d'agir et que la majorité des processus d'extinction d'espèce sont réversibles cependant il est urgent de mettre en place des mesures et des moyens pour lutter contre l'érosion de la biodiversité (Johnson et al., 2017; Payri and Vidal, 2019; Worm et al., 2006).

L'urgence de la crise actuelle associée au manque de fonds disponibles nécessite de prioriser la conservation afin d'agir en priorité là où les menaces et les risques d'extinction sont les plus importants (Brooks et al., 2006; Wilson et al., 2006). Deux choix de classification sont communément faits, le choix de prioriser dans l'espace, ce qui est communément connu et utilisé via les *Hotspots* de biodiversité, et le choix de prioriser par espèce ou groupe d'espèces (IUCN, 2020a; Myers et al., 2000; ZSL, 2020). Plusieurs critères sont utilisés pour classer les espaces ou les espèces tels que l'endémisme ou la surface/distribution, la richesse spécifique, l'état des populations, les menaces, les extinctions connues ou encore le caractère exceptionnel d'espèces ou d'écosystèmes d'un point de vue écologique ou évolutif (Brum et al., 2017; IUCN-CEM, 2018; IUCN, 2020a; Myers et al., 2000; ZSL, 2020). Afin de combiner la préservation de la biodiversité et les intérêts socio-économiques la priorisation peut aussi être établie sur la base des services écosystémiques fournis par certaines espèces ou certains territoires où sont présents différents groupes d'espèces (Naidoo et al., 2008; Turner et al., 2007).

Des points chauds de biodiversité ou « Hotspots », caractérisés par une richesse spécifique et un taux d'endémisme exceptionnels mais vulnérables et menacés, ont étés définis dès 1988 par Norman Myers et al. comme zones nécessitant une priorité de conservation (Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000). A ce jour 35 hotspots ont été définis, et bien qu'ils ne représentent que 2,3% de la surface terrestre de la planète, leur conservation permettrait de sauvegarder au moins 27% de toute la biodiversité végétale et 75% des vertébrés terrestres (poissons exclus) (Mittermeier et al., 2011). La stratégie de conservation ainsi décrite vise à protéger en priorité ces points chauds afin de préserver un maximum d'espèces à une échelle mondiale. Dans la continuité des *Hotspots* de biodiversité, les scientifiques, gestionnaires et autres acteurs de l'environnement travaillent ensemble à l'échelle mondiale afin de définir les zones clés de biodiversité de manière à proposer une orientation mondiale réactualisée des actions de conservation (IUCN and KBA Standards and Appeals Committee, 2016; KBA Secretariat, 2019). A une échelle moindre des priorisations de la conservation se font aussi à l'échelle nationale ou locale. Plus récemment, la priorisation de la conservation s'intéresse aussi à classifier et évaluer les écosystèmes afin de prioriser les actions d'un point de vue écosystémique (IUCN, 2020b).

Les îles ont une importance particulière en terme de conservation : 10 *Hotposts* de biodiversité sont principalement ou entièrement constitués d'îles (Bellard et al., 2014; Global Island Network, 2020; Russell

and Kueffer, 2019). De plus, bien que les îles ne totalisent que 3% de la surface terrestre planétaire, elles hébergent 20% des espèces de plantes et de vertébrés terrestres du monde (Global Island Network, 2020; Keitt et al., 2011). Sur approximativement 465 000 îles connues, 1% (*N*=1288) abriteraient 1189 espèces de vertébrés hautement menacées, à titre d'information, l'IUCN en recense 1983 dans le monde en 2020, dont 319 amphibiens, 282 reptiles, 296 oiseaux et 292 mammifères soit 5% des vertébrés terrestres et 41% des vertébrés terrestres particulièrement menacés (IUCN, 2020a; Spatz et al., 2017). La biodiversité est complexe et comporte de nombreux éléments en connectés entre eux, notamment les espèces, la diversité fonctionnelle, l'habitat et la diversité génétique qui sont tous uniques dans les îles (Russell and Kueffer, 2019). Cependant ces écosystèmes abritant un nombre exceptionnel d'espèces sur de petites surfaces de terre avec donc des distribution très restreintes sont particulièrement menacés par 1) la surexploitation, 2) la transformation des habitats naturels et autres impacts inhérents à l'agriculture et au développement urbain, 3) les espèces invasives et les maladies et 4) la pollution (Loehle and Eschenbach, 2012; Nogué et al., 2017; Russell and Kueffer, 2019; Spatz et al., 2017). Par contre, la surexploitation et l'agriculture sont les principales menaces qui pèsent sur les espèces insulaires, mais par rapport aux continents, les invasions biologiques sont proportionnellement une menace plus importante (Russell and Kueffer, 2019). La majorité des extinctions d'espèces connues se seraient produites sur les îles ce qui représente plus précisément 95% des oiseaux, 90% des reptiles, 69% des mammifères et 68% des plantes éteintes (Global Island Network, 2020; Loehle and Eschenbach, 2012). Encore à l'heure actuelle, il a été démontré que les systèmes insulaires représentent des « hotspots » d'espèces menacées avec globalement des richesses en espèces menacées plus élevées que dans les continents indépendamment de leur richesse spécifique totale (Howard et al., 2020). Les espèces insulaires terrestres, notamment les espèces endémiques ou micro-endémiques, sont plus vulnérables aux perturbations anthropiques ou naturelles et aux changements climatiques notamment du fait de leur incapacité à migrer pour les éviter et de leur vulnérabilité face à des impacts localisés (Heinen et al., 2018; Taylor and Kumar, 2016; Veron et al., 2019). En effet, du fait de la superficie relativement réduite de la terre à la mer, des taux d'endémisme élevés et du peu d'adaptations pour éviter ou contrer les prédateurs, les espèces insulaires terrestres sont particulièrement vulnérables aux perturbations qu'elles subissent (Cox et al., 2016; Jupiter et al., 2014). Il en est de même pour les écosystèmes insulaires qui sont restreints à des espaces limités et donc plus sujets à une extinction. Aussi du fait de leur isolement et de la coévolution particulière des espèces dans les îles, plusieurs interactions entre espèces, se sont mises en place rendant des processus de reproduction ou

d'alimentation de certaines espèces dépendant d'autres espèces (Aizen et al., 2008; Cox and Elmqvist, 2000; Kaiser-Bunbury et al., 2010). La perte de ces espèces engendrerait donc la perte de certaines interactions ou fonctions de l'écosystème parfois nécessaires au fonctionnement de ce dernier ou à la reproduction d'espèces spécifiques (Croll et al., 2005). En Nouvelle-Zélande par exemple, il a été démontré que la disparition des oiseaux pollinisateurs a réduit la pollinisation, la production de graines et la densité de l'arbuste *Rhabdothamnus solandri* (A. Cunn., 1838) sur l'île du Nord de la Nouvelle-Zélande mais pas dans trois sanctuaires d'oiseaux insulaires voisins où les oiseaux restent abondants (Anderson et al., 2011). On peut parler de faible redondance fonctionnelle dans les écosystèmes insulaires ce qui rend encore plus crucial la préservation de certaines/nombreuses espèces dans les îles. Ainsi, d'un point de vue global, de nombreuses espèces insulaires, notamment les endémiques représentent des enjeux de conservation à plusieurs niveaux, que ce soit d'un point de vue génétique, fonctionnel ou encore évolutif car elles en sont les seules ou les rares représentantes (Figure 1) (Russell and Kueffer, 2019).

Au-delà de prioriser dans l'espace, les actions de conservation sont aussi priorisées au niveau des espèces ou des groupes d'espèces (IUCN, 2020a; ZSL, 2020). Deux axes de priorisation sont suivis dans le but d'optimiser la conservation de la biodiversité, la préservation des espèces menacées et la lutte contre leurs menaces, notamment les espèces invasives (IUCN, 2020a; Lowe et al., 2000; ZSL, 2020). Cette nécessité de classer les espèces selon leur statut de conservation a notamment engendré la création en 1964, de la liste rouge des espèces menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN Red List en anglais) pour produire un indicateur de la santé de la biodiversité mondiale et un outil standardisé d'évaluation de l'état de conservation des espèces animales, fongiques et végétales à l'échelle du globe (IUCN, 2020a). En effet, selon leur état de conservation, leur distribution et l'intensité de leur menaces, les espèces sont classées par la liste rouge de l'IUCN dans les neuf catégories suivantes, de la plus préoccupante à la moins préoccupante puis à la moins connue : Eteinte (EX), Eteinte à l'état sauvage (EW), En danger critique (CR), En danger (EN), Vulnérable (VU), Quasi menacée (NT), Préoccupation mineure (LC), Données insuffisantes (DD), Non évaluée (NE) (IUCN, 2020a). Des listes rouges régionales ou nationales ont aussi été mises en place afin de classer les espèces à un niveau plus proche de la gestion ce qui permet aussi une meilleur prise en compte du statut de conservation des espèces présentes sur plus d'un territoire (non endémiques) en fonction des localités (IUCN, 2020a). L'intérêt en terme de diversité, de fonctionnalité et d'originalité de certaines espèces à

l'échelle locale, nationale ou régionale peut-être différent de leur intérêt à l'échelle internationale, il est donc important d'avoir un second niveau d'évaluation et de priorisation de la conservation (Brito et al., 2010; Huang et al., 2012). Le programme EDGE of Existence (Evolutionarily Distinct and Globally Endangered) propose lui de mettre en valeur et protéger les espèces les plus uniques de la planète qui sont en voie d'extinction (ZSL, 2020). Les espèces identifiées par ce programme ont peu de parents proches d'un point de vue phylogénétique et sont exceptionnelles par leur apparence, leur mode de vie et/ou leur comportement, ainsi que dans leur constitution génétique. Elles représentent ainsi une partie unique et irremplaçable du patrimoine naturel mondial au bord de l'extinction (ZSL, 2020). Les espèces invasives représentant une menace certaine pour la biodiversité, notamment dans les écosystèmes insulaires, des classifications des espèces invasives les plus impactantes ont été faites et des cadres d'évaluation de leurs impacts ont été proposés par différents scientifiques (Blackburn et al., 2014; Lowe et al., 2000).

Enfin, les actions de conservation en elle-même sont ensuite classées et priorisées en fonction de différents critères tels que l'effort à mettre en place pour les réaliser, d'un point de vue humain, matériel et financier, leur efficacité sur la composante de la biodiversité ciblée et/ou sur la biodiversité globale et leur impact sociétal et économique (Auerbach et al., 2014; Cinner et al., 2020; Jones et al., 2016; Roberts et al., 2018; Williams et al., 2020; Wilson et al., 2007).

1.1.1.2 Recommandations générales pour la conservation

Malgré les avertissements de la communauté scientifique concernant l'urgence et la nécessité d'agir pour la conservation de la biodiversité et bien que certains efforts aient été mis en place, l'érosion persiste et aurait même tendance à s'accroitre (Ripple et al., 2017; Union of Concerned Scientists, 1992). C'est pourquoi il est important de recenser les outils et stratégies qui ont permis d'améliorer les mesures de conservation et d'aboutir à des résultats positifs pour la biodiversité.

La gestion adaptative propose un concept prometteur pour la gestion d'espèces soumises à des menaces importantes qui se base sur l'évaluation de la gestion basée sur des données de suivi scientifiques des populations et sur la co-construction de la gestion avec l'ensemble des acteurs concernés (Figure 3) (Bennett, 2016; Nichols and Williams, 2006; Salafsky et al., 2001). Aussi, les modèles prédictifs élaborés pour évaluer l'efficacité de mesures de gestion doivent pouvoir intégrer le comportement humain, dans son contexte socio-

économique en plus du contexte environnemental, comme par exemple proposer différents niveaux de respect des réglementations environnementales qui peuvent être estimés via des études en sciences sociales (Keane et al., 2008). Les recherches pour la conservation des espèces doivent produire des solutions et des alternatives pour réduire ou supprimer les effets des menaces et, même si ces étapes sont nécessaires à la finalité, non pas se restreindre à l'évaluation de l'état des populations et l'identification de leurs menaces (Williams et al., 2020). Associé à cela, des moyens dédiés à l'éducation environnementale en collaboration avec l'ensemble des acteurs (scientifiques, gestionnaires, associations, institutions et populations locales) doivent être mis en place afin de développer et d'améliorer les attitudes, les valeurs et les connaissances en matière d'environnement de la population (Ardoin et al., 2020). L'utilisation des savoirs traditionnels et des données historiques détenues par les populations locales sont aussi des outils permettant d'éclairer la gestion qu'il ne faut pas négliger notamment dans les territoires de l'Océanie (Gadgil et al., 1993; Huntington, 2000; Kingsford et al., 2009; Ziembicki et al., 2013).

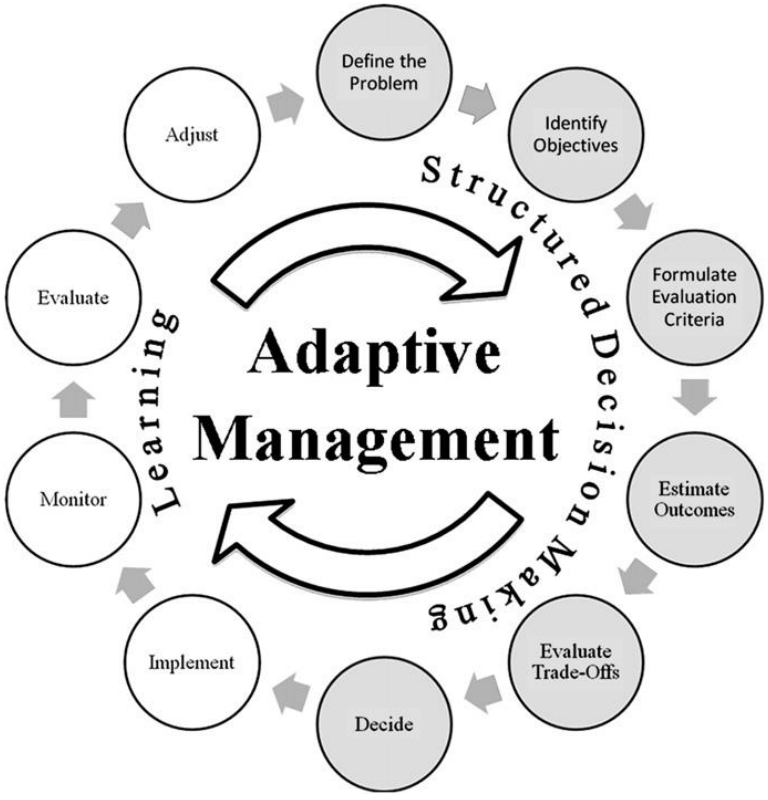


Figure 3 : La gestion adaptative, souvent caractérisée comme un "apprentissage par la pratique", est un processus itératif formel de gestion des ressources qui reconnaît l'incertitude et atteint les objectifs de gestion en augmentant la connaissance du système grâce à un processus de retour d'information structuré. *Comme illustré, le processus de gestion adaptative comporte à la fois un élément de décision et une occasion d'apprendre. La prise de décision structurée (cercles gris), un terme souvent confondu avec la gestion adaptative, est une approche organisée et transparente du processus de décision pour identifier et évaluer les alternatives et justifier des décisions complexes ; cependant, la prise de décision structurée ne nécessite pas*

l'itération et l'apprentissage d'ordre supérieur (cercles blancs) inhérents à la gestion adaptative (Allen et al., 2011).

Les acteurs de la conservation sont appelés à réconcilier les intérêts humains, notamment les intérêts économiques, à la préservation de la nature et de la biodiversité et montrer l'intérêt économique et social de la biodiversité et de sa conservation (Kluger et al., 2011; McShane et al., 2011; Rissman and Gillon, 2017). Ainsi, une meilleure compréhension par les scientifiques et une meilleure sensibilisation des décisionnaires, gestionnaires et de la population sur les liens entre la biodiversité, les services écosystémiques et le bien être humain sont des facteurs favorables à une meilleure conservation de la biodiversité (Bennett et al., 2015; Bickford et al., 2012; Kingsford et al., 2009). Le renforcement des capacités et l'implication de la population au niveau local, notamment les peuples indigènes, semble être une autre des clés de la réussite des mesures de conservation (Kingsford et al., 2009; Pretty and Smith, 2004; Sobrevila, 2008). De par leur fonctionnement, leurs valeurs et leur démographie les peuples indigènes, notamment en Asie et en Océanie, ont un mode de vie favorable à la conservation de la biodiversité il y a donc un intérêt particulier à comprendre leurs sociétés (Reese, 2017; Sangha et al., 2019; Sobrevila, 2008; Toledo, 2001). L'éducation de la population via la communication et la sensibilisation permet d'optimiser les mesures de conservation par la prise de conscience et l'engagement de la population (Morar and Peterlicean, 2012; Novacek, 2008; Tuttle, 2013). L'acceptabilité, l'acceptation et le respect, des mesures de gestion par la population représente un facteur optimisant le succès et l'impact positif de la conservation et l'éducation, l'engagement, l'honnêteté et la transparence en sont les clés (Gall and Rodwell, 2016; Roberts et al., 2018; Stankey and Shindler, 2006). Ainsi, des études permettant de mettre en évidence et de comprendre les facteurs influençant le respect des réglementations sont aussi des priorités de recherche pour optimiser les stratégies de conservation (Keane et al., 2008).

La conservation classique faite par les biologistes et écologistes pourrait donc évoluer positivement vers une stratégie transdisciplinaire voire pluridisciplinaire en intégrant différents outils et méthodologies issus d'autres domaines telles que les sciences sociales, les sciences de l'éducation, les sciences de la communication et les sciences juridiques pour optimiser son efficacité (Armitage et al., 2009; Defries and Nagendra, 2017; Roberts et al., 2018).

1.1.1.3 Surexploitation et chasse

La surexploitation, c'est-à-dire l'exploitation au-delà des capacités de résilience, apparait comme la première menace des espèces insulaires (Russell and Kueffer, 2019). L'exploitation de la faune sauvage est l'un des principaux moteurs de la perte de biodiversité (Ceballos et al., 2017; Ripple et al., 2019, 2016). Bien que l'Homme exploite la faune sauvage depuis des millénaires, l'augmentation des populations humaines, l'amélioration des technologies de chasse associée à la facilité d'acquisition des installations de stockage et l'augmentation du commerce de la viande de brousse, autorisé ou non, contribuent à accroître la pression sur les populations exploitées (Di Minin et al., 2019; Ripple et al., 2019). Actuellement, sur les 74597 espèces sauvages animales évaluées par l'UICN, au moins 13% (N = 9530) sont actuellement collectées pour la consommation humaine (IUCN, 2020a). La problématique de l'exploitation des espèces est une problématique socio-économique qui a des répercussions sur la biodiversité. L'exploitation des ressources naturelles sauvages participe directement à la subsistance de certaines populations humaines, notamment dans les pays peu développés, ce qui complique la gestion de cette menace car même des exploitations de subsistance peuvent représenter une menace pour la biodiversité (Golden, 2009; Golden et al., 2014; Mehdi, 2001; Pangau-Adam et al., 2012; Peres, 2000; Robinson and Bennett, 2000). L'exploitation des ressources naturelles représente aussi un intérêt économique dont l'ampleur varie en fonction des régions ou localités cependant la vente des espèces récoltés peut être un catalyseur de leur exploitation et conduire à leur perte notamment pour ce qui est des espèces gibier (IUCN, 2020a; Mickleburgh et al., 2009; Ripple et al., 2016; Wiles, 1992). Ce fut le cas pour le renard volant de Guam *Pteropus tokudae* (Tate, 1934) par exemple pour lequel la chasse excessive (surexploitation), notamment influencé par la vente, a mené à sa perte (IUCN, 2020a; Wiles and Payne, 1986). Il est primordial de conserver la biodiversité et le bon fonctionnement des écosystèmes afin de pérenniser ces services écosystémiques cependant des objectifs d'exploitation soutenable doivent être atteints pour se faire. En effet, la gestion de la chasse de subsistance et de la chasse « rituelle » a aussi pour servir les besoins de la communauté en permettant la coexistence pérenne entre culture et biodiversité (McCorquodale, 1997).

L'utilisation durable des espèces de gibier est une étape essentielle pour la préservation de la faune sauvage cependant elle est rarement atteinte. La mise en place de gestions permettant la durabilité des espèces gibier repose sur des connaissances accrues de la dynamique des populations pour pouvoir la modéliser et permettre d'évaluer et de prévoir l'effet de différentes modalités de gestion (Sutherland, 2001). Cependant, les

défenseurs de la nature rencontrent de grandes difficultés pour collecter des données démographiques et de prélèvements et, lorsque cela est possible, pour évaluer le respect et l'acceptation des réglementations par les chasseurs (Burton, 2012; Milner-Gulland et al., 2008; Milner-Gulland and Shea, 2017). Ce manque de données sur la biologie et l'écologie des espèces, la dynamique de populations d'animaux sauvages et les taux de prélèvement rend difficile l'évaluation de la durabilité et de l'efficacité de la gestion des prélèvements (Weinbaum et al., 2013). Le challenge des biologistes de la conservation est ensuite de réussir à réunir l'ensemble des acteurs de manière à co-construire une réglementation basée sur des données scientifiques tout en prenant en compte les incertitudes possibles et à mettre en place une gestion adaptée, adaptable, concertée et durable : la gestion adaptative (Allen and Gunderson, 2011; Armitage et al., 2009; Bennett, 2016; Defries and Nagendra, 2017; Nichols and Williams, 2006).

Les prélèvements cynégétiques représentent une menace particulièrement étendue et importante sur la biodiversité et l'une, si ce n'est la première, des principales menaces pour les animaux sauvages terrestres (Harrison et al., 2016; IUCN, 2020a). Il est souvent difficile d'évaluer un système cynégétique afin d'estimer si on se place dans le cadre de chasse durable ou de sur-chasse et donc identifier les situations de surexploitation (Holopainen et al., 2018). En effet, bien que souvent considéré comme peu impactante, même la chasse de subsistance exercée par des petites communautés humaines peut représenter une menace pour certaines espèces chassés notamment lorsque la chasse n'est pas la seule menace pesant sur l'espèce (Robinson and Bennett, 2000; Velho et al., 2012). Dans cette condition aussi la gestion adaptative semble une solution particulièrement adéquate pour mettre en place des modalités de gestion dans un cadre souple permettant de les ajuster en fonction de l'évolution de la population chassée en fournissant un cadre décisionnel solide même en présence d'incertitudes (Allen and Gunderson, 2011). Cette stratégie a notamment été mise en place pour gérer la chasse aux canards colverts *(Anas platyrhynchos*, Linnaeus, 1758) en Amérique du Nord et semble être un succès (Nichols et al., 2007).

Parmi les espèces chassées le cas des mammifères semble particulièrement inquiétant, en effet bien qu'à l'état sauvage ils soient globalement menacés dans le monde entier, au moins 1417 espèces de mammifères actuellement en vie à l'état sauvage sont consommées par l'Homme (Bowyer et al., 2019; IUCN, 2020a; Ripple et al., 2016). Selon l'UICN (2020), bien qu'il y ait presque deux fois plus d'espèces d'oiseaux (N = 10983) que d'espèces de mammifères (N = 5767), les mammifères ont actuellement une proportion plus

élevée d'espèces menacées d'extinction (26%) que les oiseaux (14%) et il en va de même pour la proportion d'espèces chassées, avec respectivement 21% contre 15%. Parmi les mammifères chassés, les chauves-souris frugivores (Pteropodidae) en représentent 7% avec 105 espèces chassées sur 184 espèces vivantes (57%) (IUCN, 2020a). Les Pteropodidae sont, comme la plupart des chauves-souris, des espèces à longue durée de vie mais à démographie lente, ce qui les rend particulièrement vulnérables à ces prélèvements (Brook et al., 2019; Epstein et al., 2009; Hayman et al., 2012; McIlwee and Martin, 2002; Oedin et al., 2019). Ces espèces représentent donc des priorités pour la conservation, notamment celles qui sont chassées dans les écosystèmes insulaires et qui ne bénéficient donc que d'une distribution restreinte, c'est le cas notamment de nombreuses espèces de *Pteropus* en Asie et en Océanie (Vincenot et al., 2017b).

1.1.1.4 Espèces exotiques envahissantes

Une espèce exotique envahissante peut être définie comme une espèce, ou sous-espèce, animale ou végétale, introduite par l'Homme en dehors de son aire de répartition ou de dispersion naturelle, qui s'est établie (reproduction sans intervention humaine) et qui étend son aire de distribution et les effectifs de ses populations au-delà de ce que les limites et barrières naturelles ne le permettent (INPN, 2020; IUCN, 2020c). L'impact des espèces exotiques envahissantes, ci-après dénommées espèces invasives, sur la biodiversité et leur rôle sur les extinctions d'espèces et les modifications de l'environnement fait encore débat à l'heure actuelle au sein de la communauté scientifique (Boltovskoy et al., 2018; Clavero and Garciaberthou, 2005; Courchamp et al., 2017; Davis et al., 2011; Gurevitch and Padilla, 2004; Simberloff, 2011). Bien qu'admis par une majorité, l'impact des espèces invasives n'est pas accepté par tous (Courchamp et al., 2017; Davis et al., 2011; Gurevitch and Padilla, 2004). En effet, certains scientifiques pointaient du doigt la rareté de la mise en relation claire entre l'extinction d'espèces et les invasions biologiques ce qui était légitime dû au manque de données et donc à la grande difficulté d'évaluer ces interactions (Gurevitch and Padilla, 2004; Simberloff et al., 2013). Dans certains cas les espèces invasives pourraient avoir un rôle bénéfique pour certaines espèces natives, certains écosystèmes ou rendre des services écosystémiques ; cependant il est difficile de mesurer si cet impact est bénéfique d'un point de vue plus global (Bertness and Coverdale, 2013; Boltovskoy et al., 2018; Davis et al., 2011; McLaughlan et al., 2014; Rodriguez, 2006). D'autres proposent une hypothèse alternative qui serait que le principal moteur d'extinction serait la dégradation des habitats et que les espèces invasives en serait bénéficiaires au détriment des espèces indigènes dont les populations seraient plus impactées par ces

modifications de leur environnement (Davis, 2003; Didham et al., 2005; Turkington and MacDougall, 2005). Cette dernière hypothèse n'excluant donc pas l'impact des espèces invasives sur les espèces indigènes qui découle de la monopolisation des niches écologiques par les invasives.

A l'heure actuelle, plusieurs études démontrent que les introductions d'espèces par l'Homme en dehors de leur aire de répartition naturelle ont eu de très grands impacts sur l'environnement et la biodiversité à différentes échelles et dont les effets impactent aussi les sociétés humaines, notamment d'un point de vue économique (Charles and Dukes, 2007; Clavero et al., 2009; Clavero and Garciaberthou, 2005; Holmes et al., 2009; Lovell and Stone, 2005; McGeoch et al., 2010; Mcneely, 2001; Pejchar, 2012; Pyšek et al., 2020; Simberloff, 2011). En plus des effets sur l'environnement, les introductions d'espèces participent à l'extinction d'espèces indigènes et à l'homogénéisation de la biodiversité (Clavero et al., 2009; Clavero and Garciaberthou, 2005; Molnar et al., 2008). Un impact direct des prédateurs introduits, invasifs ou non, sur les populations d'espèces indigènes et la biodiversité a notamment été mis en évidence (Doherty et al., 2016; Murphy et al., 2019; Woinarski et al., 2018, 2017). De plus, elles peuvent aussi occuper voir monopoliser les niches écologiques de certaines espèces indigènes et les remplacer en terme de fonctionnalité dans les écosystèmes, cependant elles ne sont parfois pas disposées à proposer une même qualité de service (Aizen et al., 2008; Kato and Kawakita, 2004; Zavaleta et al., 2001). En outre, une étude de 20 ans sur les pollinisateurs de l'herbe endémique *Alstroemeria aurea* (Graham, 1833) dans le nord de la Patagonie indique que les bourdons introduits *Bombus ruderatus* (Fabricius, 1775) et *B. terrestris* (Linnaeus, 1758) ont remplacé l'espèce endémique *B. dahlbomii* (Guérin-Méneville, 1835), autrefois le pollinisateur le plus abondant (Morales et al., 2013). Certaines espèces invasives peuvent aussi engendrer des modifications physiques ou chimiques de l'environnement qui peuvent être bénéfiques ou non pour l'écosystème en place et les espèces natives (Croll et al., 2005; Cuddington and Hastings, 2004; Fukami et al., 2006; Weidenhamer and Callaway, 2010). Les invasions biologiques concernent aussi l'introduction de pathogènes et de parasites, qui s'achemine souvent par le biais d'autres espèces introduites qui les hébergent, dont les conséquences sur les populations d'espèces natives, animales ou végétales, peuvent être très importantes (Atkinson and Samuel, 2010; Tompkins and Gleeson, 2006; Torchin and Mitchell, 2004; Walker et al., 2008). C'est le cas par exemple de l'écrevisse rouge de Louisiane *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) introduite en Europe et qui de par son activité de creusement de terrier provoque l'érosion des berges des rivières ou des canaux et augmente la turbidité de l'eau mais qui

est aussi l'un des vecteurs de la peste des écrevisses, l'aphanomycose, qui est principalement asymptomatique chez les espèces d'écrevisses nord-américaines mais qui est mortelle pour les écrevisses d'autres régions (Loureiro et al., 2015).

Les écosystèmes insulaires sont particulièrement vulnérables aux invasions biologiques car ils présentent généralement une diversité spécifique faible, des chaines trophiques simplifiées, un fort taux d'endémisme et de nombreuses espèces à aire de répartition réduite et effectifs faible (Berglund et al., 2009; Russell and Kueffer, 2019; Vitousek et al., 1995; Williamson, 1996). Ainsi, du fait de leurs spécificités, les écosystèmes insulaires, et les espèces qu'ils abritent, sont particulièrement vulnérables et menacés par les invasions biologiques qui vont participer à l'extinction de certaines espèces endémiques ou natives et à l'homogénéisation de la biodiversité globale (Figure 4 ; Russell et al., 2017; Russell and Kueffer, 2019; Spatz et al., 2017). En effet, les espèces invasives sont identifiées comme étant le premier facteur de l'extinction des espèces sur les îles (Bellard et al., 2016; Blackburn, 2004; Spatz et al., 2017). Elles sont notamment impliquées dans 86 % des extinctions d'espèces insulaires depuis 1500 après J.-C. (Bellard et al., 2016).

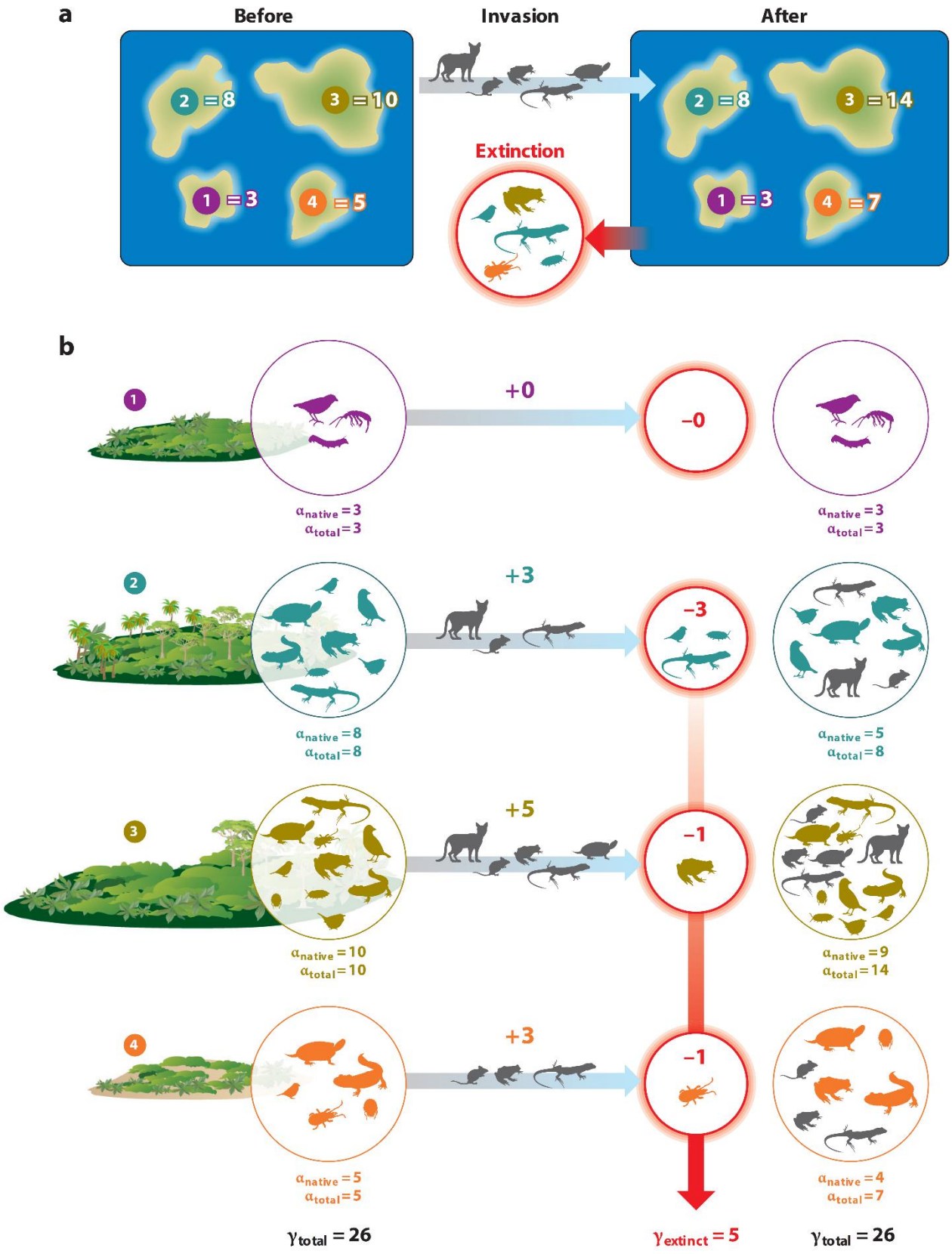


Figure 4: Un exemple hypothétique illustrant le rôle de l'échelle dans l'évaluation des changements de la richesse en espèces suite à une invasion dans un simple archipel de quatre îles. *(a) Avant l'invasion, l'archipel contient un total de 26 espèces uniques, qui sont toutes indigènes et endémiques à une seule île (colonne Avant). Suite à l'établissement de cinq espèces identiques introduites en nombre différent dans les îles de l'archipel (colonne Invasion), cinq des espèces endémiques des îles indigènes ont disparu (colonne Après). (b)*

Bien que la richesse en espèces des îles (α) soit restée la même (îles 1 et 2) ou ait augmenté (îles 3 et 4), et que la richesse en espèces de l'archipel (α) soit restée la même, soit 26 espèces uniques, la richesse en espèces indigènes a diminué avec cinq extinctions, ce qui affecte la richesse en espèces au niveau mondial, étant donné qu'il s'agit d'espèces endémiques. Il est essentiel de distinguer la richesse en espèces indigènes de la richesse en espèces non indigènes (α). L'île 1 pourrait être un candidat pour la conservation des espèces et la biosécurité, l'île 2 pourrait être un nouvel écosystème diversifié composé de différents assemblages d'espèces indigènes et non indigènes, l'île 3 pourrait être le lieu où les espèces indigènes et introduites coexistent dans différents habitats, et l'île 4 pourrait être une espèce indigène protégée par une conservation intensive ex situ, inter situ et in situ (Russell and Kueffer, 2019)**.**

Parmi les espèces invasives, certaines ont un impact beaucoup plus important que d'autres, c'est le cas des prédateurs introduits, notamment les mammifères (Doherty et al., 2016). Le chat *Felis catus* (Linnaeus, 1758) est un mammifère carnivore de taille moyenne domestiqué il y a environ 9500 ans au Moyen-Orient, issu d'individus du chat sauvage africain *Felis silvestris lybica*, qui a été introduit par l'Homme dans le monde entier, causant dès lors et jusqu'au jour d'aujourd'hui des impacts important et parfois irrémédiables, comme l'extinction d'espèces, sur la faune indigène dans divers environnements, des villes aux habitats naturels éloignés (Driscoll et al., 2007; Turner and Bateson, 2013; Vigne, 2004). En effet, le chat sous toutes ses formes (domestique, en liberté ou errant et sauvage) est reconnu comme l'une des espèces invasives les plus nuisibles à la biodiversité (Doherty et al., 2016; Loss et al., 2013; Lowe et al., 2000), en particulier sur les îles (Bonnaud et al., 2011; Doherty et al., 2017; Murphy et al., 2019; Nogales et al., 2013; Woinarski et al., 2018, 2017). À titre d'exemple, le chat a contribué à 26 % des extinctions récentes (depuis le 16ème siècle) de vertébrés, soit 63 espèces (40 oiseaux, 21 mammifères et 2 reptiles), principalement sur des îles. En outre, 430 autres espèces de vertébrés sont actuellement considérées comme menacées par les chats (Doherty et al., 2016).

La croissance des populations humaines associée à l'évolution des flux humains et de marchandises a catalysé l'introduction d'espèces exotiques à travers le monde, dont l'installation est facilitée par les changements globaux, ce qui en fait une menace encore grandissante pour la biodiversité à l'échelle planétaire (Early et al., 2016; Pyšek et al., 2020; Seebens et al., 2015). Il est maintenant de plus en plus démontré que la lutte informée contre les espèces invasives doit être une priorité parmi les mesures de conservation bénéfiques pour la biodiversité cependant cette menace est rarement traitée avec l'attention et les moyens adaptés à son importance (Early et al., 2016; Pyšek et al., 2020; Ripple et al., 2017). La gestion des espèces invasives est souvent évaluée en confrontant les coûts liés à la gestion à ses bénéfices et le facteur temps est un élément clé à considérer dans ce rapport. En effet, le meilleur rapport coût/bénéfice est celui qui évite l'introduction de

l'espèce, une fois introduite c'est celui qui évite sa naturalisation et une fois naturalisée c'est celui qui évite son invasion (Figure 5) (Simberloff et al., 2013).

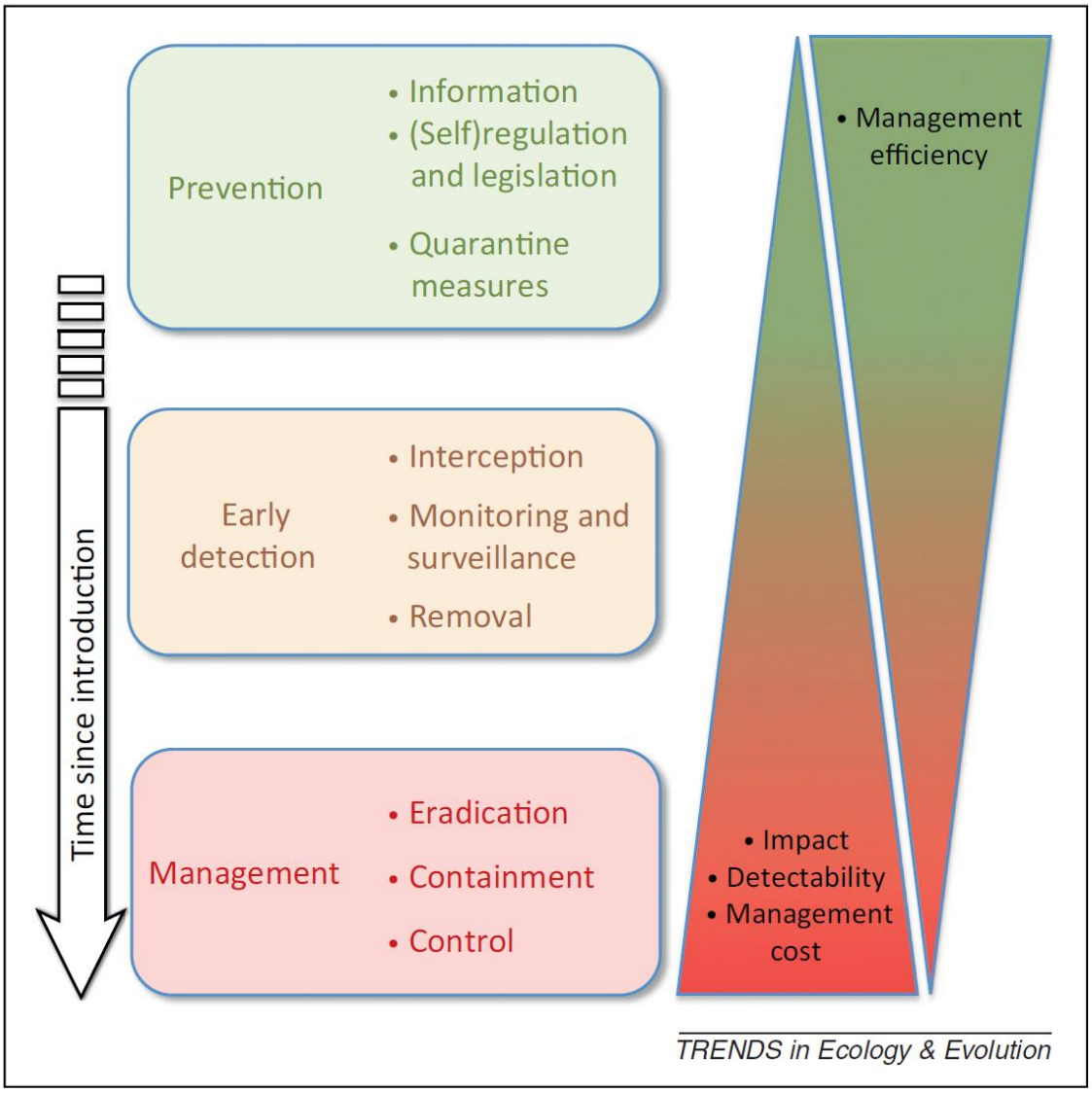


Figure 5. Stratégie de gestion contre les espèces envahissantes. La stratégie optimale évolue avec le temps depuis l'introduction, l'efficacité de la gestion diminuant et les coûts de gestion augmentant avec le temps depuis l'introduction (Simberloff et al., 2013)

Ainsi, les mesures et réglementations sur la biosécurité des territoires représente le premier et le meilleur rempart contre les invasions biologiques (Pyšek et al., 2020; Simberloff et al., 2013). Pyšek *et al.*, en 2020 ont fait un point sur la nécessité de gérer les espèces invasives et sur les clés permettant d'améliorer cette gestion à l'échelle mondiale et locale. Les facteurs influançant principalement la gestion des espèces invasives avant ou après leur introduction sont l'efficacité des mesures de biosécurité et la coordination et l'engagement des

térritoires qui échangent du matériel ou des personnes, la veille et la lutte précoce lors de l'introduction et la sensibilisation des citoyens pour qu'ils adhèrent à la stratégie de gestion (veille et action participatives).

1.1.2 L'Océanie, une part importante de la biodiversité mondiale menacée

L'Océanie est constituée de l' Australie, la Nouvelle-Zélande et les 22 pays et territoires des îles du Pacifique qui constituent la Mélanésie, la Micronésie et la Polynésie soit 25 000 îles réparties sur près 40 millions de km² (IUCN, 2020c; Payri and Vidal, 2019). Ainsi sa superficie totale de terres émergées dépasse à peine 8,5 millions de km², les grandes îles d'Australie (7 millions de km²), de Papouasie-Nouvelle-Guinée (463 000 km²) et de Nouvelle-Zélande (268 000 km²) représentant environ 93 % de cette superficie totale (IUCN, 2020c). La population humaine totale est estimée à 35 millions d'habitants, dont un peu plus de 22 millions en Australie et 4 millions en Nouvelle-Zélande (IUCN, 2020c). Environ 9 millions de personnes vivent dans les différents pays et territoires insulaires du Pacifique, avec des différences observées selon la taille du pays : par exemple, plus de 5 millions de personnes dans la plus grande masse terrestre de Papouasie-Nouvelle-Guinée et des populations de moins de 2 000 habitants dans des pays comme Niue et Tokelau (IUCN, 2020c).

Au-delà de l'importance physique de cette région, l'Océanie abrite aussi une proportion importante de la biodiversité terrestre et marine mondiale (IUCN, 2020c; Payri and Vidal, 2019). En effet, l'Océanie abrite six des 35 hotspot identifiés à ce jour mais aussi au moins 10 917 espèces endémiques (IUCN, 2020a; Mittermeier et al., 2011). Environ 30 000 espèces végétales ont été recensées en Océanie avec des taux d'endémisme pouvant aller jusqu'à 75% dans certains territoires (Payri and Vidal, 2019). On estime aussi que l'Océanie abrite au moins 3000 espèces de vertébrés terrestres (Payri and Vidal, 2019). Bien qu'abritant une biodiversité exceptionnelle, l'Océanie est aussi un territoire qui a été le siège de nombreuses extinctions d'espèces, notamment des espèces endémiques, fortement induites par les activités humaines (Duncan et al., 2013; IUCN, 2020a; Johnson, 2006). Il semblerait que les impacts des activités humaines sur la biodiversité dans cette zone, notamment sur l'avifaune, remonte à l'arrivée des premières civilisations (Duncan et al., 2013; Hawkins and Worthy, 2019; Steadman and Martin, 2003). Cette riche biodiversité Océanienne, qui est terrestre et marine, se voit encore actuellement menacée notamment par la destruction et la transformation des habitats naturels, la surexploitation des ressources naturelles et les espèces invasives (Adams et al., 2016; Pippard et al., 2017; SPREP, 2020). Ces menaces sur la biodiversité Océanienne sont notamment alimentées par

l'exploitation des ressources géologiques et forestières, comme par exemple l'exploitation du bois en Papouasie Nouvelle-Guinée ou l'exploitation du Nickel en Nouvelle-Calédonie, l'augmentation de la démographie de ces îles et l'augmentation des flux d'humains et de matériels dans ces écosystèmes vulnérables et facilement perméables pour de nombreuses espèces invasives (Adams et al., 2016; Ibanez et al., 2019; IUCN, 2020c).

Cette région du monde est particulièrement sujette à des évènements climatiques extrêmes comme les cyclones tropicaux, les inondations ou les sècheresses (McFarlane et al., 2019). L'Océanie est aussi l'une des régions du monde qui subit de manière prioritaire et intensive les effets du changement climatique notamment la montée des eaux du fait qu'elle soit principalement composée d'îles et îlots qui pour la plupart ont une altitude moyenne proche du niveau de la mer (Kingsford and Watson, 2011; McMichael et al., 2002; Taylor and Kumar, 2016). Ces deux facteurs influençant de manière négative la dynamique, voire la survie, de nombreuses espèces qui pourrait générer des effets cascades qui, bien que difficilement réfutables, sont encore mal connus (Taylor and Kumar, 2016). En effet, on peut par exemple prendre le cas des espèces frugivores qui dispersent des graines, ou d'espèces pollinisatrices, d'espèces végétales spécifiques et qui se révèlent irremplaçables ce qui est accentuée dans les systèmes insulaires et donc en Océanie (Cox and Elmqvist, 2000; Heinen et al., 2018). C'est notamment le cas de certaines espèces de renards volants et de colombidés qui sont dans plusieurs écosystèmes insulaires, notamment en Océanie, les seuls disperseurs fruits à grosses graines (Helgen et al., 2009; McConkey and Drake, 2015, 2009). Du fait de la taille de leurs territoires qui sont, hormis l'Australie et la Nouvelle Zélande, de petites îles, les espèces et écosystèmes d'Océanie qui subissent des pressions naturelles ou anthropiques sont particulièrement peu résilientes même lorsqu'il s'agit de perturbations localisées (Heinen et al., 2018). Le rapport des ateliers « Biodiversité en Océanie », tenus les 24 et 25 juin 2019 à Nouméa et qui ont permis de réunir 140 experts régionaux, nationaux et internationaux, va jusqu'à caractériser les îles du Pacifique comme l'un des « épicentres de la crise mondiale de biodiversité » (Payri and Vidal, 2019). Aussi, disproportionnellement à l'importance de sa biodiversité, l'Océanie souffre d'un important manque de connaissance sur ses écosystèmes, ses espèces et leurs menaces il est donc particulièrement difficile de mettre en place des actions de conservation adaptées dans cette région (SPREP, 2020).

Pour situer l'Océanie par rapport aux autres régions du monde en termes d'extinction d'espèces on peut utiliser l'indice de la liste rouge (Red List Index, RLI) régional qui estime les tendances du risque global d'extinction des espèces par région IUCN entre 1994 et 2020 mais qui met aussi en évidence les régions dans lesquelles on a le plus d'incertitudes. Cet outil est notamment utilisé par les gouvernements ou entités supranationales pour suivre leurs progrès vers les objectifs de réduction de la perte de biodiversité. Cet indice ne prend en compte que les oiseaux, mammifères, amphibiens, cycadales et coraux formant des récifs en eau chaude. A l'heure actuel, il suggère que la tendance du RLI de l'Océanie est la région la plus préoccupante comparée au reste du monde et c'est aussi celle où on a le plus d'incertitudes (IUCN, 2020a).

On peut qualifier l'environnement (la nature) et les humains (sociétés) d'indissociables en Océanie (Payri and Vidal, 2019; SPREP, 2020). En effet, force est de constater que la nature soutient les moyens de subsistance quotidiens de ces communautés insulaires et constitue souvent la principale source de nourriture, d'eau et de revenus et constitue donc un des piliers du bienêtre en Océanie (IUCN, 2020c; Jenkins et al., 2018). La nature est aussi importante sur le plan culturel où elle va jouer un rôle symbolique et emblématique ou encore servir à confectionner des artefacts pour des rituels spécifiques. La consommation de certaines espèces peut aussi avoir une forte valeur symbolique durant certaines cérémonies coutumières comme c'est le cas des renards volants en Nouvelle-Calédonie qui sont consommées durant la fête de l'igname qui est l'un des évènements coutumiers les plus important de la culture Kanak (Mélanésiens). Pour toutes ces raisons, la conservation de la biodiversité en Océanie doit se faire de manière intégrée et donc adaptée car sa préservation passera par la préservation du socio-écosystème auquel elle appartient en accord et avec l'aide des populations locales. Pour ce qui est des espèces en déclin ou menacées mais exploitées pour des raisons de subsistance ou culturels par exemple, il sera important de comprendre ces usages et représentations et de faire comprendre à la population que la régulation des prélèvements permettra de prélever les espèces exploitées mais aussi tout ce qui s'en rattache (McCorquodale, 1997). Toutefois, les pressions croissantes exercées par la croissance démographique, les industries extractives, le développement des infrastructures et les espèces envahissantes augmentent le risque de perte de biodiversité dans de nombreux pays (IUCN, 2020c).

L'Australie et la Nouvelle-Zélande sont à la tête du développement économique de la région, et disposent de solides capacités en matière de gestion environnementale des aménagements qui en font des leaders mondiaux du domaine, cependant les autres pays Océaniens, notamment les petits états insulaires indépendant

ne disposent pas de moyens aussi conséquents ce qui représente un vrai frein à la gestion de leur environnement. Un autre frein à la gestion de l'environnement dans le Pacifique est l'isolement de certains territoires qui impose des moyens de gestion très particuliers et des frais de déplacement plus conséquent pour les actions de conservation. Heureusement les populations Océanienne bénéficient d'une solide entraide entre les différents pays et territoires ce qui permet de combler et de surpasser certains de ces freins. C'est par exemple le cas de la Communauté du Pacific (CPS) ou l'IUCN qui va soutenir les actions de conservation et de gestion durable ou le réseau de recherche des universités des îles du Pacifique (Pacific Islands Universities Research Network, PIURN) qui permet de dynamiser les partenariats de recherche dans la région. Il existe aussi des financements dédiés à la préservation de la biodiversité dans la région mis à disposition par des pays de la région ou par l'Europe comme par exemple les financements des programmes « INitiative des TErritoires pour la Gestion Régionale de l'Environnement » (INTEGRE) et « Projet Régional Océanien des TErritoires pour la Gestion durable des Ecosystèmes » (PROTEGE). Les pays et territoires de l'Océanie peuvent aussi signer des conventions qui les lient et les engagent à participer et contribuer à un objectif commun. C'est le cas notamment de la Convention de Nouméa (aussi appelée convention SPREP), signée à Nouméa en 1986, et regroupant douze États membres, dont la zone de compétence est la région du Pacifique Sud, et qui a pour objectif de prévenir, réduire et contrôler la pollution de l'environnement. Une autre convention encore en cours est celle d'Apia, signée en 1976, et a pour mission la protection de la nature dans le Pacifique Sud. Elle porte la création du Programme Régional Océanien de l'Environnement (PROE). Le PROE est maintenant une organisation environnementale intergouvernementale opérant dans le Pacifique et a pour objectif de promouvoir la coopération régionale en matière d'environnement, d'assister ses membres dans la définition et la mise en œuvre de politiques de protection de leur environnement commun et d'en évaluer l'état.

Cependant de nombreux réseaux ne sont pas constitués avec les populations locales ou ne participent pas au renforcement des capacités locales ce qui implique une dépendance de l'extérieur des pays ou territoires dans lesquels ils interviennent. L'évolution de nos connaissances sur les savoirs traditionnels et culturels en termes de gestion de l'environnement en Océanie met en évidence des systèmes de gestion communautaires ancestraux qui, combinés à la faible démographie humaine passée de ces territoires, ont permis d'entretenir des systèmes cynégétiques ou halieutiques pérennes (Dahl, 1985; Glazier, 2019; Pernetta and Hill, 1984). L'exemple le plus connu sont les systèmes de gestion communautaires traditionnelles des ressources marines

qui pouvaient « réglementer » plusieurs paramètres comme notamment des limitations d'entrée, des saisons d'interdiction, des zones fermées, des limites de taille pour certaines espèces et (bien que rarement) des restrictions sur les engins de pêche et ce bien avant que ces stratégies soient mises en place en Occident (Johannes, 2002). Un autre exemple sur le domaine terrestre est la gestion des populations de couscous de l'île de l'Amirauté (*Spilocuscus kraemeri*, Schwartz, 1910), un marsupial chassé de Papouasie-Nouvelle-Guinée, via un système de réserve périodique (zones taboues où la chasse est temporairement interdite). Cette gestion semble être globalement bien respectée et particulièrement efficace dans le cas de taux prélèvements faibles à moyens (10 à 30 %) mais moins à des taux plus élevés (50 %) (Whitmore et al., 2016). Cependant, ces méthodes de gestion atteignent leurs limites du fait de l'augmentation de la démographie humaine et des nombreuses pressions exercées sur la biodiversité comme notamment la surexploitation des ressources. L'une des stratégies adoptées par l'Océanie pour gérer ces ressources étant à l'heure actuelle de combiner la gestion traditionnelle Océanienne avec les outils scientifiques et législatifs occidentaux et de se baser sur les données scientifiques mais aussi les données historiques accumulées dans la connaissance locale (Adams et al., 2016; Berkes et al., 2000; Payri and Vidal, 2019). Cela pourra permettre *in fine* de combiner les leviers de gestion locaux, notamment coutumiers, et administratifs et construire une gestion hybride afin 1) de prendre en compte l'ensemble de la population locale, surtout dans des contextes pluriethniques, et 2) de légitimer et d'optimiser l'efficience des actions de gestion (Payri and Vidal, 2019; Rohe et al., 2017). Associé à cela, afin de permettre une gestion correcte de l'environnement sur l'ensemble de l'Océanie il devient nécessaire de trouver des solutions de recherche et de gestion à moindre coût pour que ce soit cohérent avec ce que les différents états et pays océaniens peuvent investir.

1.1.3 Les chauves-souris, des éléments écosystémiques essentiels mais mal connus et menacés

Certains groupes d'espèces se distinguent par leur proportion d'espèces menacées particulièrement élevé, ce qui résulte de l'intensité et/ou de la diversité des menaces qu'ils subissent et de leur capacité de résilience, c'est le cas notamment de la classe des mammifères. Cette classe a la particularité de regrouper des espèces réparties sur un très large avec d'un côté des espèces invasives qui vont avoir une démographie forte et une importante plasticité environnementale, comme par exemple les chats (*Felis catus*), et d'un autre côté des espèces menacées, voire proches de l'extinction, souvent caractérisées par une démographie lente et des exigences écologiques très spécifiques, comme par exemple les chauves-souris (Chiroptera).

Les chauves-souris représentent le deuxième ordre taxonomique de mammifères le plus riche sur Terre avec plus de 1400 espèces connues (Burgin et al., 2018; Simmons and Cirranello, 2020; Voigt and Kingston, 2016). Au-delà de la diversité spécifique que représente les chauves-souris, elles représentent aussi une diversité fonctionnelle et des éléments clés dans les écosystèmes (Kunz and Fenton, 2003). Les chauves-souris ont notamment un rôle important et souvent irremplaçable dans la pollinisation de certaines fleurs et la dispersion de certaines graines ce qui permet en plus de maintenir de la connectivité dans les habitats fragmentés (Kasso and Balakrishnan, 2013; Ripperger et al., 2015). Elles fournissent aussi d'autres services écosystémiques comme la lutte contre les insectes ravageurs de culture ou vecteurs de pathogènes, la pollinisation d'espèces exploitées voir cultivées ou encore la participation à l'alimentation de certaines communautés notamment dans le Pacifique (Ghanem and Voigt, 2012; Kasso and Balakrishnan, 2013; Kunz et al., 2011; Mildenstein et al., 2016). Les chauves-souris, en plus d'avoir une importance écologique, ont donc une importance économique importante (Aziz et al., 2017b; Kasso and Balakrishnan, 2013). Parmi elles, au moins 1 280 espèces ont vu leur statut de conservation évalué par l'UICN à l'échelle mondiale, 21% de ces espèces étant actuellement considérées comme menacées ou quasi-menacées et 19% dont le statut de leur population est inconnu (Frick et al., 2020; IUCN, 2020a). Au moins cinq espèces de chauves-souris se sont également éteintes du fait des activités humaines (Frick et al., 2020; IUCN, 2020a). Bien que les chauves-souris n'aient pas une proportion d'espèces menacées supérieure à celles des autres mammifères, leur proportion est similaire à celle des oiseaux, par contre, l'état de conservation des espèces chauves-souris est proportionnellement bien moins connu que celui des autres mammifères et des oiseaux (Tableau 1 ; (Frick et al., 2020)). Les principales menaces qui pèsent sur les chauves-souris sont, par ordre décroissant d'importance, i) la destruction et la transformation de leurs habitats naturels pour l'agriculture, la récolte du bois ou le développement résidentiel et commercial, ii) d'autres formes d'intrusion et de perturbation humaine (y compris le tourisme), iii) l'exploitation des mines et des carrières, iv) la chasse pour la viande de brousse et la médecine traditionnelle, et v) les incendies et les phénomènes météorologiques extrêmes tels que les vagues de chaleur ou les tempêtes tropicales (IUCN, 2020a; O'Shea et al., 2016; Voigt and Kingston, 2016). D'autres menaces ont été récemment identifiées, telles que les maladies émergentes (par exemple le syndrome du nez blanc), l'abattage massif pour la protection des cultures et la persécution humaine en relation avec le risque de propagation à l'homme, ou aux animaux domestiques ou d'élevage, de maladies transmises par les chauves-souris (Aziz et al., 2017a; Blehert et al., 2009; Florens and Baider, 2019; O'Shea et al., 2016; Zhao, 2020).

Tableau 1: Statut IUCN des chauves-souris par rapport aux autres mammifères et aux oiseaux (Frick et al., 2020).

Taxon	Nombre d'espèces évaluées	Nombre d'espèces menacées (%)	Nombre d'espèces Données insuffisantes (%)
Chauves-souris	1236	180 (18%)[a]	227 (15%)[b]
Autres mammifères	4358	1030 (24%)	578 (13%)
Oiseaux	10 961	1469 (13%)	58 (1%)

Note : L'état de conservation est résumé par les espèces classées comme menacées (en danger critique d'extinction, en danger et vulnérable) ou données insuffisantes de la Liste rouge de l'UICN (données consultées le 26 juillet 2018). [a] La proportion d'espèces dans les catégories menacées était significativement plus faible ($P < 0,001$) pour les chauves-souris que pour les autres mammifères, mais pas significativement différent de celui des oiseaux ($P > 0,25$), basé sur un modèle linéaire généralisé avec des erreurs binomiales. [b] La proportion d'espèces classées dans la catégorie "données insuffisantes" était significativement plus élevée pour les chauves-souris ($P < 0,001$) que pour les autres mammifères et les oiseaux, basé sur un modèle linéaire généralisé avec des erreurs binomiales.

Malgré leur importance économique et écologique et la situation critique de nombreuses de leurs populations, les chauves-souris peuvent être la cible de comportements hostiles de la part des humains. Cela peut être particulièrement influencé par les risques sanitaires engendrés par les chauves-souris et aboutir à des délogements ou des massacres de chauves-souris. Par exemple suite à la pandémie causée par le COVID-19 et aux affirmations sur l'origine potentielle de ce virus des médecins, virologues et autres spécialistes non conscient du risque pour les chauves-souris, certaines populations dans différentes localités ont eu des comportements pouvant impacter les populations de chauves-souris pour s'en « protéger » (Fenton et al., 2020). Autre exemple, en Chine la population demandait à expulser les chauves-souris en hibernation dans ou à proximité de leurs maisons (Zhao, 2020). Au Pérou, une grotte a été attaquée par la population et bien que 200 chauves-souris aient pu être sauvées, 300 ont péries au cours de cette attaque (Marat, 2020). Pour éviter que ces persécutions ne perdurent, des experts ont produit des lignes directrices pour la communication sur les chauves-souris et leur liens avec les zoonoses, notamment le COVID-19, afin de prévenir les persécutions à l'époque de la COVID-19 (MacFarlane and Rocha, 2020). Il est vrai que les chauves-souris abritent de nombreux virus pouvant impacter l'Homme cependant ce sont les activités humaines qui optimisent les chances de transfert de ces pathogènes depuis les chauves-souris vers l'Homme en les consommant et en détruisant et en colonisant leur habitats (MacFarlane and Rocha, 2020). La chasse aux chauves-souris pour la consommation comme viande de brousse et comme médicament est très répandue et concerne au moins 167 espèces de chauves-souris (soit environ 13 % des espèces de chauves-souris du monde) distribuées en Afrique, en Asie, dans les îles de l'Océanie et, dans une moindre mesure, en Amérique centrale et en Amérique du Sud,

ce qui suggère que le risque de transmission de zoonoses reste encore très élevé (MacFarlane and Rocha, 2020; Mildenstein et al., 2016). Les chauves-souris présentent généralement un faible taux de reproduction, une maturité tardive et une longue période de gestation, naturellement compensée par une durée de vie prolongée (Barclay and Harder, 2003; Racey and Entwistle, 2000; Gerald S Wilkinson and South, 2002). Leur cycle de vie lent les rend particulièrement vulnérables à des sources de mortalité additives, notamment les sources anthropiques (Fleischer et al., 2017; McIlwee and Martin, 2002; Voigt and Kingston, 2016). En outre, le comportement grégaire de nombreuses espèces de chauves-souris dans les sites de repos diurnes conduit à ce que de grandes proportions de populations se rassemblent dans des zones spatialement restreintes, ce qui les rend particulièrement vulnérables aux événements de prédation ou de chasse même lorsque ce sont des événements de perturbation rares (Kunz and Fenton, 2003; Welch and Leppanen, 2017). Aussi, ces espèces présentent de manière globale une distribution très importante dans les écosystèmes insulaires ce qui les rends particulièrement vulnérables à des impacts au niveau de leurs populations (Fleming and Racey, 2009). En effet, les chauves-souris ont une forte spécialisation écologique et plus de la moitié d'entre elles (60,3%) ont un distribution restreinte aux îles et un quart (24,5%) sont présentes dans des écosystèmes insulaires, cela qui les rend vulnérables aux extinctions mais également peu étudiées comparé aux espèces présentes sur les continents (Conenna et al., 2017; Jones et al., 2009, 2003; Sagot and Chaverri, 2015).

Ainsi, les chauves-souris représentent une priorité de conservation du fait que ce soit un groupe globalement menacé (perte d'habitat, chasse et espèces invasives) mais aussi globalement méconnu, les connaissances de l'état de leurs populations rendant difficile la mise en place et la priorisation des mesures de conservation (Frick et al., 2020; IUCN, 2020a; Voigt and Kingston, 2016; Welch and Leppanen, 2017). Les espèces présentes en Océanie, notamment celles présentes uniquement sur de petites îles comme les îles de la Mélanésie, principalement du fait de leur spécialisation pour certains habitats et certaines ressources alimentaires qui sont détruits ou fragmentés par les activités humaines mais aussi par les changements climatiques dans un futur proche (eg. montée des eaux, élévation de la température) (IUCN, 2020c, 2020b; Kingsford and Watson, 2011; Wiles and Glass, 2010). A l'heure actuelle, sur les 1296 espèces de chauves-souris vivantes recensées par l'IUCN en 2020, 14% (N=182) sont présentes en Océanie dont 27% ($N_{espèces\ chassées}$=50) qui sont chassées soit 30% du nombre total d'espèces de chauves-souris chassées dans le monde (N=167) (Table 2). De plus, sur les 8 espèces éteintes, 6 étaient présentes en Océanie (Table 2) (IUCN, 2020a).

Aussi, si on compare la répartition des espèces Océanienne dans les différentes catégories IUCN on remarque qu'en Océanie il y a proportionnellement plus d'espèces éteintes (EX) et menacées (CR, EN et VU) que dans le reste du monde (Table 2). Cependant il y a autant d'espèces quasi-menacées (NT) ou en préoccupation mineure (LC) et moins d'espèces avec des données insuffisantes (DD) que dans le reste du monde (Table 2).

Table 2: Comparaison des statuts de conservation des espèces de chauves-souris présentes en Océanie (CSO) avec celle du reste du monde (ACS) et la tendance générale (TCS) (IUCN, 2020a). *En gras lorsqu'il y a une différence entre les CSO et ACS, en orange lorsque les CSO ont un % plus élevé et en vert lorsqu'il est plus faible et en bleu lorsque le % est similaire.*

	EX	CR	EN	VU	NT	LC	DD	Total
Chauves-souris d'Océanie	3,2% (6)	4,3% (8)	8,5% (16)	10,1% (19)	6,9% (13)	58,0% (109)	9,0% (17)	14,4% (188)
Autres chauves-souris	0,2% (2)	1,3% (14)	5,6% (62)	7,9% (88)	6,7% (75)	58,1% (648)	20,3% (227)	85,6% (1116)
Toutes	0,6% (8)	1,7% (22)	6,0% (78)	8,2% (107)	6,7% (88)	58,1% (757)	18,7% (244)	100% (1304)

1.2 Le genre *Pteropus*

1.2.1 Généralités

1.2.1.1 Taxonomie

Le genre *Pteropus* (Brisson, 1762) regroupe un total de 88 sous-espèces appartenant à 65 espèces (Almeida et al., 2014; Wilson et al., 2005). Les *Pteropus* appartiennent à l'ordre des chiroptères, aussi appelés chauves-souris, et appartiennent donc à la classe des Mammifères. Historiquement les chauves-souris sont classées en deux sous-ordres, les mégachiroptères, qui comprennent uniquement la famille des Pteropodidae, regroupant principalement des chauves-souris de grande taille et à laquelle appartient le genre *Pteropus*, et les microchiroptères qui regroupent l'ensemble des autres familles, principalement constituées de petites chauves-souris (Wilson et al., 2005). Ils se distinguent aussi de par leur régime alimentaire qui est essentiellement frugivore et nectarivore, et de manière plus anecdotique herbivore, pour les mégachiroptères et principalement insectivore, piscivore, carnivore, frugivore ou hématophage pour les microchiroptères (Kunz and Fenton, 2003). Contrairement aux microchiroptères, à l'exception d'un genre de mégachiroptères (*Roussettus sp.*), les mégachiroptères ne sont pas capables d'écholocation (Norwak and Walker, 1995). Récemment, bien que pas encore accepté ou intégré par l'ensemble des spécialistes, cette classification des chiroptères a été remise en question sur la base d'analyses génétiques qui proposent maintenant un de ces espèces en deux nouveaux sous-ordres. Le premier serait Yinpterochiroptera ou Pteropodiformes qui regrouperait, les espèces anciennement regroupées dans le groupe des mégachiroptères et donc la famille des Pteropodidae ainsi que 5 familles d'espèces anciennement regroupées dans les microchiroptères que sont les Rhinopomatidae, Rhinolophidae, Hipposideridae, Craseonycteridae, and Megadermatidae. Le second serait Yangochiroptera ou Vespertilioniformes et regrouperait toutes les autres espèces de chauves-souris (Hutcheon and Kirsch, 2006; Springer et al., 2001; Teeling et al., 2002; Tsagkogeorga et al., 2013). Pour ce qui est de la représentativité des *Pteropus* dans le règne animal, ils représentent 32% de la famille des Pteropodidae (N = 188), soit 5% de l'ordre des Chiroptères (N = 1 280), soit 1% de la classe des Mammifères (N = 5 851), soit 0,0008% du règne animal (N = 75 409; en ne considérant que les espèces évaluées par la liste rouge (IUCN, 2020a)).

1.2.1.2 Distribution

Les espèces de *Pteropus* sont distribuées le long de la bande intertropicale de l'Océanie (îles Cook) à l'Afrique de l'Est avec une grande majorité des espèces qui ont une distribution restreinte à une île ou un écosystème insulaire (Figure 5) (Almeida et al., 2014; Bräutigam and Elmqvist, 1990; IUCN, 2020a; Pierson and Rainey, 1992a; Vincenot et al., 2017b). Bien que les conditions climatiques et environnementales semblent leur être favorables, elles ne sont pas présentes ni sur le continent Américain ni sur les îles qui l'entourent.

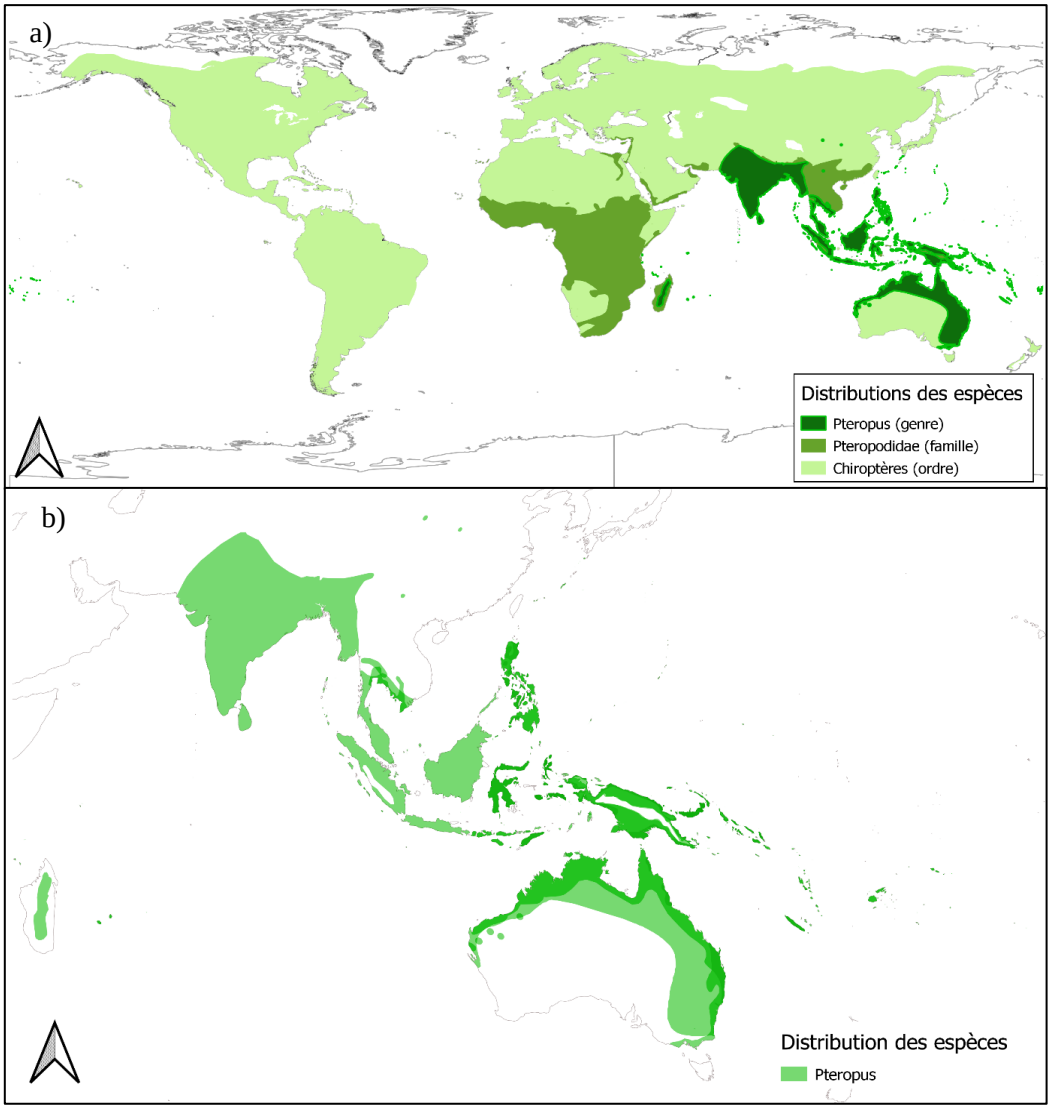


Figure 5: Cartes de distribution des espèces. a) Distribution du genre *Pteropus* (vert foncé entouré par du vert fluo), de la famille des Pteropodidae (vert kaki) et de l'ordre des Chiroptères (vert clair) ; b) Distribution des *Pteropus* centrée sur l'Océanie, les zones abritant le moins d'espèces en clair et le plus d'espèces en foncé (IUCN 2020).

1.2.1.3 Description

Les espèces de chauves-souris frugivores de la famille des Pteropodidae auquel appartient le genre *Pteropus* sont, comme toutes les autres espèces de chauves-souris, des mammifères volants dotés d'un vol actif. On distingue la majorité des espèces de Pteropodidae des autres chauves-souris, par leur absence de queue par contre elles ont une griffe sur le 2eme doigt en plus de celle sur le pouce, ce caractère primitif est spécifique à ce groupe, les microchiroptères n'ayant qu'une griffe sur le pouce (Norwak and Walker, 1995). On note tout de même que ces derniers critères ne sont pas valables pour l'ensemble des espèces de Pteropodidae, par exemple les espèces du genre *Notopteris* (présent en Nouvelle-Calédonie) possèdent une queue.

Les espèces du genre *Pteropus* se distinguent, dans leur majorité, des autres espèces de Pteropodidae par la morphologie de leur tête qui est différentiable. En effet, elles ont une face pouvant faire penser à un renard ce qui leur vaut aussi le nom de renards volants en Français ou encore « flying foxes » en anglais et elles sont aussi appelées roussettes dans certaines régions, potentiellement parce que de nombreuses de leurs espèces ont un pelage de couleur rousse ou avec des reflets roux. Selon les espèces, les *Pteropus* ont un poids adulte moyen compris entre 120g (*P. woodfordi* , Thomas, 1888, et *P. molossinus*, Temminck, 1853*)* à plus de 970g (*P. vampyrus* Linnaeus, 1758, *et P. neohibernicus*, Peters, 1876) (Moyers Arévalo et al., 2020). Les *Pteropus* ont une envergure moyenne d'environ 1 mètre pouvant aller de 60cm (*P. woodfordi* et *P. molossinus*) à plus de 1,7m en fonction des espèces (*P. vampyrus;* (Kunz and Jones, 2000; Norwak and Walker, 1995)).

Les *Pteropus* ont une fourrure dense dont la taille des poils et la couleur peuvent varier entre les espèces. Le spectre de couleur de ces espèces varie du noir/brun au roux et, bien que les individus aient des nuances variables entre eux, la couleur ainsi que la taille du pelage demeurent une des clés de d'identification de ces espèces. Plusieurs de ces espèces peuvent avoir des zones de pelage en forme de colliers ou de taches blondes derrière la tête, qui peuvent n'apparaître qu'à l'âge adulte pour certaines espèces. D'autres peuvent aussi avoir une coloration de la face particulière en forme de masque comme par exemple *P. conspicillatus* (Gould, 1850) communément appelé renard volant à lunettes d'Australie. Ils ont aussi de grands yeux et des oreilles longues et pointues.

Les *Pteropus* ont un odorat très développé qu'ils utilisent pour chercher de la nourriture mais aussi pour se localiser entre eux et pour la reproduction. Leurs capacités sensorielles, notamment leur odorat leur

permettrait même de détecter, lorsqu'ils sont sur une île d'un archipel, la présence de ressources alimentaires sur une autre île distante d'au moins 5km (McConkey and Drake, 2007). Associé à cela, bien qu'elles ne soient pas capables de faire de l'écholocation, elles disposent d'une vue particulièrement développée qui contribue grandement dans leur recherche de nourriture. Ils ont notamment une vision binoculaire, qui leur permet de percevoir une seule image tridimensionnelle de leur environnement, mais aussi particulièrement adapté à la faible luminosité en accord avec leur activité de recherche de nourriture et de déplacement principalement nocturne.

1.2.2 Biologie

1.2.2.1 Cycle de reproduction et comportements sexuels

Les *Pteropus* ont un cycle de reproduction qui s'étale sur une année entière (Figure 6). La majorité des espèces présentent une reproduction synchrone, dont la saisonnalité peut varier en fonction des localisations, même pour une même espèce. Cependant certaines espèces telles que *P. mariannus* (Desmarest, 1822) ou *P. phaeocephalus pelagicus* (Thomas, 1882), respectivement aux îles Mariannes et Caroline, semblent mettre bas tout au long de l'année ou du moins sur une période de temps très étendue (Buden et al., 2013; Pierson and Rainey, 1992a; Wiles, 1987). La durée de la gestation moyenne chez les *Pteropus* varie, selon les espèces, entre 140-190 jours ce qui correspond à 4,6-6,3 mois. Les jeunes vont ensuite être portés par leur mère pendant plusieurs semaines après la mise bas puis rester percher au gîte la nuit durant les déplacements des adultes pour la recherche alimentaire. Ils vont commencer à voler à partir de 3 mois mais ne vont être sevrés qu'à partir de 4 à 6 mois en fonction des espèces (Pierson and Rainey, 1992a).



Figure 6 : Phénologie de la reproduction des *Pteropus* au cours d'une année. Les cercles de couleur représentent les différents stades du cycle et les cercles noirs représente chacun un mois.

Les *Pteropus* sont polygynes (les mâles s'accouplent avec plusieurs femelles) voir polygames (plusieurs partenaires sexuels) et ont un fonctionnement souvent en harem avec des mâles qui vont avoir plusieurs femelles à leur cotés avec qui ils vont s'accoupler, ce qui est relativement commun chez les mammifères (Clutton-Brock, 1989; Grant and Banack, 1999; Kleiman, 1977; McCracken and Wilkinson, 2000). Une seule espèce semble être monogame (un seul partenaire sexuel), il s'agit de *P. samoensis* (Peale, 1848), cependant la question se pose aussi pour les autres espèces solitaires ou vivant en petit groupes (McCracken and Wilkinson, 2000). Ils ont des comportements sexuels peu communs tels que la fellation et cunnilingus observés entre sexes opposés, ainsi que la fellation homosexuelle chez au moins une espèce, *Pteropus pselaphon* (Lay, 1829). Ces comportements auraient une utilité sociale qui permettraient une augmentation de la durée des rapports sexuels et les fellations homosexuelles permettraient en plus la coopération de mâles compétiteurs (Maruthupandian and Marimuthu, 2013; Sugita, 2016; Tan et al., 2009).

1.2.2.2 Paramètres démographiques

1.2.2.2.1 Maturité sexuelle, taux de fécondité et taille de portée

Les *Pteropus* peuvent atteindre la maturité sexuelle, âge auquel ils acquièrent la capacité de se reproduire, à partir de l'âge d'un an et demi ou deux ans mais la majorité des femelles ne l'atteignent qu'à l'âge de 3 ans (Tableau 3 ; (Brook et al., 2019; Fox et al., 2008; Hayman et al., 2012; Kunz and Jones, 2000; McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a)). La majorité des espèces ont des taux de fécondité, proportion annuelle de femelles produisant un petit sur le nombre de femelles totales, compris entre 70% et 90% avec un minimum estimé de 43,3% (*P. rufus*, Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) et un maximum de 91% (*P. alecto*, Temminck, 1837)(Brook et al., 2019; Fox et al., 2008; Kunz and Jones, 2000; McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a; Vardon and Tidemann, 2000, 1998). Les femelles mettent bas un petit par an cependant, des cas de jumeaux ont pu être observés (McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a). Ces capacités de reproduction ne semblent pas affectées par le vieillissement des femelles (McIlwee and Martin, 2002). Les taux de mortalité juvénile peuvent être importants, comme c'est le cas par exemple chez *P. alecto* chez qui les taux de mortalité de la naissance à la taille adulte varient selon les sexes, les campements et les années, et se situent entre 43% et 80%. Les taux de mortalité moyens de la naissance à la taille adulte pour cette espèce sont de 70% pour les femelles (14,8 mois ; *N*= 846) et de 63% pour les mâles (16,3 mois ; *N*= 990) ce qui représente des taux de mortalité juvénile annuels de 57% pour les femmes et de 47% pour les mâles (Vardon and Tidemann, 2000). Les *Pteropus* bénéficient, comme de nombreuses chauves-souris, d'une espérance de vie accrue pour compenser leur faible capacité de reproduction. On estime que la durée de vie moyenne des espèces du genre *Pteropus* serait aux alentours de 12-15 ans avec des maximums observés dans la nature de 18 voire 23 ans et plus de 30 ans en captivité (Divljan et al., 2006; Fox et al., 2008; McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a; Tidemann and Nelson, 2011).

Tableau 3: Récapitulatif des données démographiques disponibles pour le genre *Pteropus.*

Paramètres	Valeurs	Références
Maturité sexuelle	2-3 ans	Brook et al., 2019; Fox et al., 2008; Hayman et al., 2012; Kunz and Jones, 2000; McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a
Taux de fécondité	70-90%	Brook et al., 2019; Fox et al., 2008; Kunz and Jones, 2000; McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a; Vardon and Tidemann, 2000, 1998
Nombre de jeune par portée	1	McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a
Taux de mortalité juvénile	43-80%	Vardon and Tidemann, 2000
Espérance de vie	12-15 ans	McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a
Sex ratio	50%	Brook et al., 2019; Epstein et al., 2009; McIlwee and Martin, 2002

1.2.2.2.2 Sex-ratio

La majorité des scientifiques ayant abordé la question des proportions entre les sexes (sex-ratio) semblent s'accorder à dire que, malgré le fait qu'il n'y ait que peu d'études dédiées sur le sujet, le sex-ratio apparait généralement équilibré dans les populations de *Pteropus* (Brook et al., 2019; Epstein et al., 2009; McIlwee and Martin, 2002). Cet équilibre semble aussi observé pour ce qui est du sex-ratio des nouveaux nés comme le montrent McIlwee et Martin (2002) sur la base d'observation de *P. poliocephalus* (Temminck, 1825) et *P. alecto* en captivité. Cependant des études ayant permis d'estimer le sex-ratio pour certaines espèces dans certains gîtes semblent mettre en évidence des biais en faveur des males (*Pteropus giganteus*, Brünnich, 1782 (Purohit and Vyas, 2006)) et d'autres plus en faveur des femelles (*Pteropus poliocephalus*, (Eby et al., 1999; Van Der Ree et al., 2006)).

Les deux principales méthodes d'estimation du sex-ratio comportent des biais, l'observation à distance à la longue vue ou les jumelles comportera un biais en faveur des males qui sont plus reconnaissables dus à leurs attributs sexuels externes plus visibles et la capture d'individus permettra un sexage très précis mais avec souvent un biais dans l'échantillon qui sera capturé en faveur de l'un ou de l'autre sexe en fonction du moment de la nuit où auront lieu les captures ou de la zone de capture. De plus, du fait de la grande mobilité des *Pteropus*, du comportement souvent ségrégatif d'un point de vue sexuel des mammifères et de la récurrence de phénomènes de gîtes de maternité chez les chauves-souris, il est fort probable que le sex-ratio soit site dépendant.

1.2.3 Ecologie

1.2.3.1 Colonies et sites de repos diurnes

Bien que la majorité des chauves-souris soient des espèces grégaires pouvant constituer des colonies de plusieurs milliers d'individus, certaines espèces sont solitaires. On observe la même chose chez les *Pteropus* avec certaines espèces telles que *P. scapulatus* (Peters, 1862) ou *P. poliocephalus* qui peuvent former des colonies de plusieurs dizaines de milliers d'individus et des espèces telles que *P. samoensis* ou *P. dasymallus* (Temminck, 1825) qui sont solitaires (Brooke et al., 2000; Nakamoto and Kinjo, 2012; Pierson and Rainey, 1992a). Certaines espèces peuvent aussi former des groupes de moindre importance pouvant aller d'une dizaine d'individus à quelques centaines tel que *P. giganteus* or *P. melanotus natalis* (Thomas, 1887) (Pierson and Rainey, 1992b). Les origines de ces différences de comportement de colonialité et de la taille des populations, qui peuvent être environnementales et/ou comportementales, demeurent mal connues. En effet, les relations entre la taille des populations et des facteurs tels que la disponibilité en ressources alimentaires ou la surface d'habitat disponible demeurent difficiles à mettre en évidence (Pierson and Rainey, 1992b). Il se peut qu'établir des relations entre des facteurs naturels et ces deux paramètres soient rendus difficiles due aux différents impacts d'origine anthropiques que subissent ces espèces tels que la modification de leurs habitats, la chasse ou d'autres perturbations anthropogènes (Pierson and Rainey, 1992b). Aussi, plusieurs espèces de *Pteropus* présentes sur une même localité peuvent avoir des comportements différents comme aux Samoa où *P. samoensis* est solitaire et *P. tonganus* (Quoy & Gaimard, 1830) est colonial (Brooke et al., 2000). De plus, une même espèce de *Pteropus* peut avoir des sous espèces avec des comportements différents tel que *P. tonganus* dont la sous espèce *P.t. tonganus* (Quoy & Gaimard, 1830) est solitaire à Niue et la sous espèce *P. t. geidei* (MacGillivray, 1860) est coloniale en Nouvelle-Calédonie (Oedin et al., 2019; Pierson and Rainey, 1992b).

Les espèces de *Pteropus* grégaires vont utiliser un réseau de sites de repos diurnes de deux types, des sites permanents que l'on appelle gîtes et des sites temporaires que l'on appelle campements (Banack and Grant, 2002; Roberts et al., 2012). Dans les gîtes, les *Pteropus* seront présents, avec des effectifs pouvant être variables, toute l'année tandis ce que dans les campements les *Pteropus* ne seront présents que de manière périodique et pas forcément tous les ans (Pierson and Rainey, 1992b). Les facteurs à l'origine des variations d'effectifs dans les gîtes et des campements et de la périodicité de l'utilisation des campements semblent être

les variations de la disponibilité des ressources alimentaires aux alentours (Loughland, 1998; Parry-Jones and Augee, 1992; G. C. Richards, 1990; Schmelitschek et al., 2009; Westcott et al., 2018). Cependant, la disponibilité des ressources alimentaires semble réguler leur abondance uniquement lorsque les ressources alimentaires sont faibles en tant que facteur limitant mais lorsque les ressources sont abondantes leurs effectifs peuvent être élevés ou faibles (McConkey and Drake, 2007). La disponibilité en perchoirs (arbres hôtes) d'un site de repos serait elle aussi un facteur limitant qui influencerait la taille des colonies (Kumar and Vadamalai, 2019). Les sites de repos des espèces solitaires sont le plus souvent dispersés dans des habitats forestiers (Pierson and Rainey, 1992b).

Les *Pteropus* sont des espèces arboricoles qui se reposent donc perchés sur des branches d'arbres, souvent sur des arbres émergents de la canopée. Cependant certaines espèces ont des comportements différents, notamment *P. vetulus* (Jouan, 1863) qui ne gîtent que dans des cavités d'arbres ou à l'entrée de grottes et *P. alecto* et *P. subniger* (Kerr, 1792) qui ont respectivement été observés à gîter dans une tour de calcaire naturelle et dans des cavités d'arbres (IUCN, 2020a; Pierson and Rainey, 1992b; Stager and Hall, 1983). Deux facteurs semblent influencer le choix des gîtes, en plus du fait que les perchoirs soit principalement des arbres émergent de la canopée, une localisation permettant une protection naturelle du relief face à des vents forts et un accès facile aux courants ascendants pour leurs vols (Pierson and Rainey, 1992b).

Les *Pteropus* vont utiliser plusieurs types d'habitats pour leurs besoins de sites de repos et de recherche alimentaire. Pour ce qui est des sites de repos ils sont principalement localisés en forêt mais on en retrouve aussi régulièrement dans les bambous et les mangroves et, notamment dans les pays où elles ne sont pas chassées, dans les espaces verts urbains (Bhatnagar, 2014; Gulraiz et al., 2015; Kumar and Vadamalai, 2019; Palmer and Woinarski, 1999; Parris and Hazell, 2005; Pierson and Rainey, 1992b).

1.2.3.2 Déplacements

Les *Pteropus* ont une capacité de déplacement très importante, leur valant la place de « mammifère terrestre le plus mobile au monde », et ils ont un comportement qui les amène à se déplacer régulièrement pour leur recherche de nourriture et leur reproduction (Oleksy et al., 2015; Welbergen et al., 2020). Leurs distances de déplacements semblent varier selon les espèces et l'environnement qu'elles occupent. On distingue deux types de déplacements effectués par ces espèces : elles vont se déplacer chaque nuit pour s'alimenter autour de leur

site de repos et elles vont se déplacer, souvent sur de plus grandes distances, pour suivre les ressources alimentaires ou dans le cadre de comportements de déplacements liés à la reproduction (Roberts et al., 2012).

Les *Pteropus* vont se nourrir en moyenne entre de 4 et 15km de leur zone de repos et parcourir une distance moyenne de 15 à 30km au cours de la nuit, ce qui peut varier entre les espèces et les sexes (Choden et al., 2019; Oleksy et al., 2015, 2019; Palmer and Woinarski, 1999). Ils vont être capable de migrer sur plusieurs dizaines voire centaines de kilomètres au cours de l'année, (Banack and Grant, 2002; Choden et al., 2019; Roberts et al., 2012). Par exemple, 14 mâles de l'espèce *P. poliocephalus*, qui est une espèce relativement grande et distribuée sur un grande partie de l'Australie, ont été suivis par télémétrie entre 2007 et 2008 ; les trois individus ayant les durées de suivi les plus longues (254-277 jours) ont parcouru des distances maximales en deux jours de 259, 166 et 49km pour des distances cumulées sur la période de de 489, 1652 et 1562 km (Roberts et al., 2012). Plus récemment, les déplacements des trois espèces Australiennes de *Pteropus* ont été étudiés via des suivis satellitaires de 201 individus sur une période de 5 ans par Welbergen et coll. en 2020. Les résultats révèlent des distances de déplacement annuels de 1427-1887 km *pour P. alecto,* 2268-2564 km pour *P. poliocephalus* et 3782-6073 km pour *P. scapulatus*. Cette étude a aussi révélé des déplacements avec des schémas spatiaux temporels propres à l'espèce. En effet, chaque espèce semblait se déplacer à son rythme et avec des directions et des corridors qui lui sont propres. Une autre étude se base sur quatorze *P. lylei* (Andersen, 1908), qui est une espèce plus petite, suivis entre 1 et 26 nuits (moyenne=12) par télémétrie au Cambodge en 2016, et révèle une distance maximale parcourue en une nuit variant de 7 à 105 km (moyenne=28 km) en fonction des individus (Choden et al., 2019). Certaines espèces de *Pteropus* ont aussi montré leur capacités à voler d'une île à l'autre dans les archipels en traversant l'océan sur plusieurs kilomètres, 5km comme c'est le cas pour *P. tonganus* ou même jusqu'à plus de 85km pour *P. marianus* (McConkey and Drake, 2007; Wiles and Glass, 1990).

1.2.3.3 Alimentation et rôle écosystémique

Les *Pteropus* s'alimentent principalement dans des zones naturelles notamment en forêt, particulièrement en forêt humide, et dans les savanes, mais aussi de plus en plus dans des zones anthropisées comme des espaces verts urbains ou des cultures fruitières (Banack and Grant, 2002; Choden et al., 2019; Palmer et al., 2000). Une même espèce ou un même groupe d'espèces sympatriques n'a pas forcément d'habitat spécifique pour ce qui

est de sa recherche alimentaire mais peut utiliser différents habitats, d'un jour à l'autre ou d'une période à une autre, en fonction de la localisation et de la disponibilité des ressources alimentaires.

Ils sont principalement frugivores et nectarivores, une même espèce pouvant consommer les deux types de ressources, ce qui en fait des disperseurs de graines et pollinisateurs pour de nombreuses plantes (Banack, 1998; Fleming and Racey, 2009; Florens et al., 2017; Fujita and Tuttle, 1991; Nakamoto et al., 2009; Pierson and Rainey, 1992a; G. Richards, 1990; Wiles and Fujita, 1992). Ces espèces vont également améliorer la germination des graines qu'elles ingèrent et fertiliser les sols (Chen et al., 2017; Davidson, 2017). Les *Pteropus* vont notamment être impliqués dans la dispersion des graines et la pollinisations d'espèces de plantes d'intérêt pour les Hommes, cultivées ou non (Aziz et al., 2017b; Bumrungsri et al., 2009; Scanlon et al., 2014). Les plantes consommées par les *Pteropus* comportent certaines caractéristiques atypiques qui les rendent attractives pour ces espèces notamment des signaux visuels avec des couleurs spécifiques telles que le rouge et le violet et des signaux olfactifs via des odeurs particulière (Marshall, 1983). Bien que cela soit encore peu étudié, ils se nourrissent aussi de feuilles ; certaines études suggèrent que cette consommation leur permettrait de combler des besoins en protéines ou en calcium (Courts, 1998; Kunz and Ingalls, 1994; Nelson et al., 2005). Les *Pteropus* vont aussi contribuer à la fertilisation des sols via leurs guanos (Davidson, 2017).

Les *Pteropus* s'alimentent sur les fruits, les fleurs et/ou les feuilles d'au moins 350 espèces végétales soit 189 genres répartis dans 83 familles différentes (figure 7 ;Geiselman and Younger, 2020). On note la consommation particulièrement prononcée de nombreuses espèces du genre *Ficus* (N=52), Syzygium (N=18) et Diospyros (N=10) et de plus de 20 espèces de la famille des Moraceae (N=64), Myrtaceae (N=31), Arecaceae (N=26) et Sapotaceae (N=21) (figure 7; Geiselman and Younger, 2020). Les fruits des espèces du genre *Ficus* semblent être particulièrement appétentes et représenter une importante proportion de l'alimentation des *Pteropus* (Aziz et al., 2017c). De plus, le fait que les graines de ficus soient généralement de petite taille ce qui facilite leur ingestion par les *Pteropus* et semble améliorer la germination des graines une fois excrétées (Chen et al., 2017).

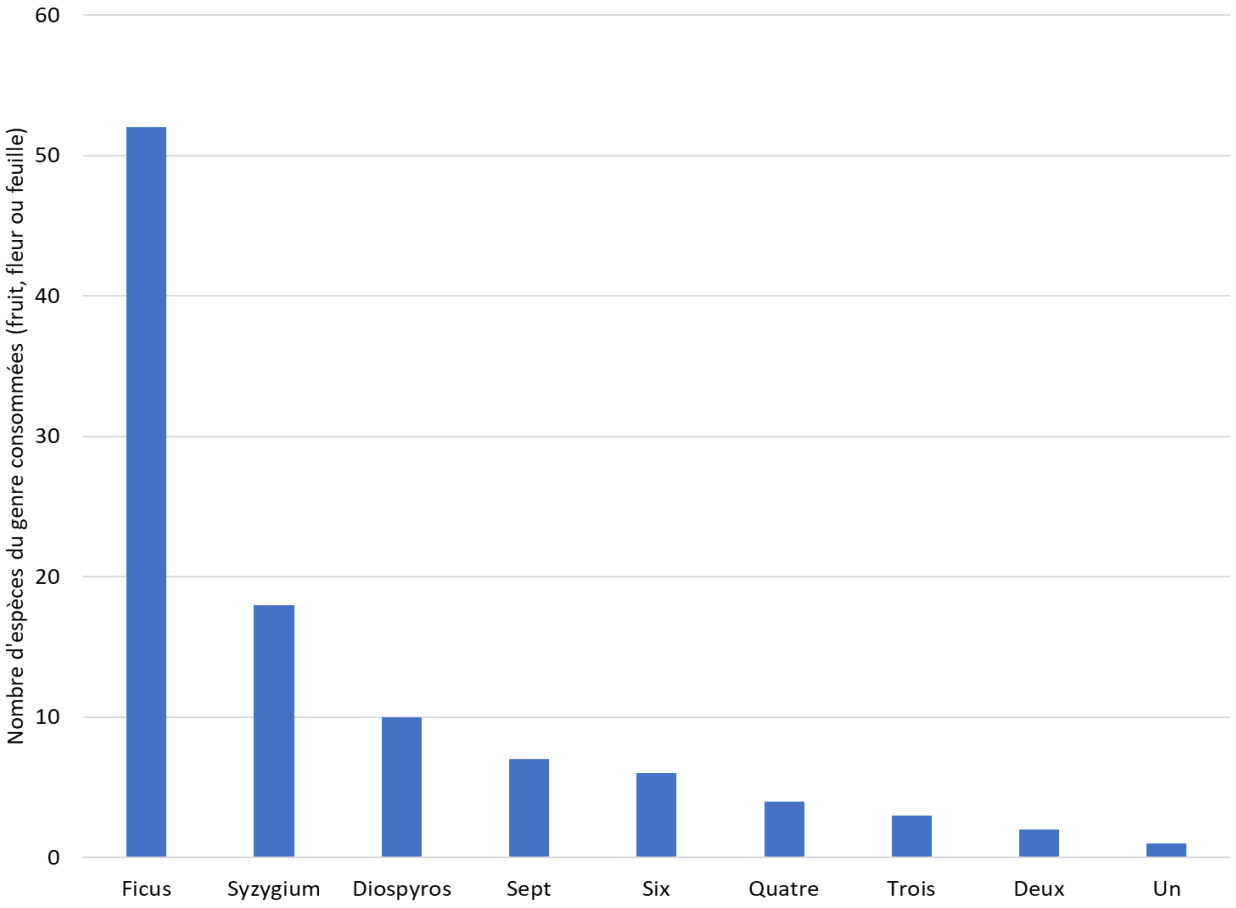


Figure 7 : Distribution des espèces végétales consommées par les *Pteropus* en fonction de leur genre taxonomique (*Bat Eco-Interactions Database*). Les abscisses « Sept », « Six », « Quatre », « Trois », « Deux » et « Un » représentent des groupes de genres dont le nombre d'espèces consommées par les *Pteropus* sont respectivement de 7, 6, 4, 3, 2 et 1 et dont la liste est fournie ci-après.

Note : Sept : Musa ; Planchonella ; Six : Artocarpus ; Elaeocarpus ; Quatre : Citrus ; Pandanus ; Prunus ; Terminalia ; Trois : Acmena ; Annona ; Celtis ; Dypsis ; Dysoxylum ; Elaeagnus ; Erythrina ; Eugenia ; Madhuca ; Mimusops ; Morus ; Phoenix ; Polyalthia ; Uapaca ; Deux : Albizia ; Archontophoenix ; Bakerella ; Cinnamomum ; Cynometra ; Dendrocnide ; Eurya ; Livistona ; Malpighia ; Manilkara ; Morinda ; Ochrosia ; Parinari ; Passiflora ; Podocarpus ; Psidium ; Sideroxylon ; Sonneratia ; Spondias ; Tamarix ; Vaccinium ; Veitchia ; Un : Acacia ; Achras ; Acronychia ; Actinidia ; Agapornis ; Agave ; Alnus ; Alphitonia ; Ampelopsis ; Anacardium ; Anthocleista ; Aphloia ; Ardisia ; Areca ; Arecastrum ; Arenga ; Asimina ; Avicennia ; Azadirachta ; Banksia ; Barringtonia ; Bassia ; Beilschmiedia ; Bischofia ; Bombax ; Borassus ; Burckella ; Callistemon ; Calophyllum ; Cananga ; Canarium ; Canephora ; Carica ; Cassine ; Castanopsis ; Castilla ; Ceiba ; Cerbera ; Chorisia ; Chrysalidocarpus ; Cinnamosma ; Cissus ; Clinostigma ; Coccinia ; Cocos ; Collospermum ; Cudrania ; Cupaniopsis ; Cyrtandra ; Decaspermum ; Diploglottis ; Doricera ; Dracaena ; Drypetes ; Ehretia ; Emblica ; Eriobotrya ; Eucalyptus ; Euphoria ; Fagraea ; Faradaya ; Garcinia ; Ginkgo ; Glochidion ; Grangeria ; Guettarda ; Hedycarya ; Hernandia ; Hyophorbe ; Idesia ; Inocarpus ; Kigelia ; Labourdonnaisia ; Lannea ; Latania ; Ligustrum ; Liquidambar ; Litchi ; Ludia ; Lycopersicon ; Macaranga ; Maclura ; Mallotus ; Mangifera ; Melanolepis ; Melia ; Melodinus ; Michelia ; Mucuna ; Muntingia ; Murraya ; Myrica ; Nauclea ; Neisosperma ; Notothixos ; Octomeles ; Ophiocolea ; Oreodoxa ; Paederia ; Parkia ; Pennantia ; Persea ; Pistacia ; Pittosporum ; Polyosma ; Pometia ; Protium ; Psychotria ; Pterocymbium ; Ptychosperma ; Pueraria ; Punica ; Raphiolepis ; Rauwenhoffia ; Rhodamnia ; Rhodomyrtus ; Rhus ; Rollinia ; Rothmannia ; Samanea ; Sarcolaena ; Satakentia ; Schefflera ; Schizomeria ; Sclerocarya ; Scolopia ; Semecarpus ; Solanum ; Stephania ; Strychnos ; Syagrus ; Symplocos ; Tamarindus ; Tambourissa ; Timonius ; Trema ; Tricalysia ; Trichosanthes ; Turpinia ; Vepris ; Washingtonia ; Wedelia

Naturellement, ces espèces devaient essentiellement se nourrir de fruits produits par les espèces indigènes, notamment dans les écosystèmes forestiers. Cependant avec la transformation des habitats naturels par les activités humaines, les espèces de *Pteropus* se nourrissent de plus en plus dans les zones anthropisées, que ce soit dans les jardins des zones urbaines sur des espèces indigènes ou exotiques ou dans les plantations fruitières des zones rurales (Banack and Grant, 2002; Choden et al., 2019; Oleksy et al., 2015; Palmer and Woinarski, 1999). Ce changement d'habitude dans leur alimentation et leur comportement de recherche alimentaire entraine plusieurs problématiques d'interactions hommes-chauves-souris ce qui tend à exacerber les impacts des différentes menaces anthropogènes sur ces espèces. Ce changement d'alimentation pourrait aussi remettre en question l'intégrité du rôle écologique de disperseur de graines et pollinisateur des *Pteropus* dans les habitats naturels. En effet, les *Pteropus*, particulièrement dans les écosystèmes insulaires, jouent un rôle crucial et souvent irremplaçable dans la dispersion des graines et la pollinisation de certaines plantes du fait de leur capacité à ingérer des fruits de grande taille et de leur activité nocturne (Pierson and Rainey, 1992a).

1.2.4 Statuts et conservation

Quatre des 65 espèces de *Pteropus* connues sont maintenant éteintes et parmi les 57 autres espèces qui ont été évalués par la liste rouge de l'IUCN, 61% sont menacées ou quasi-menacées (*N*=35), 25% sont en préoccupation mineure et 14% ont des données insuffisantes pour établir leur statut (Figure 8a) (IUCN, 2020a). Il est important de constater que 58% des *Pteropus* ont une population mondiale en déclin y compris 43% des espèces classées en préoccupation mineure (Figure 8a) (IUCN, 2020a). Aussi, une grande partie des espèces bénéficient d'un statut évalué il y a plus de 10 ans (Figure 8b) (IUCN, 2020a). La question se pose donc du statut actuel des espèces de *Pteropus* à travers le monde notamment du fait de l'origine anthropogénique de leurs principales menaces qui seraient potentiellement catalysées par la croissance de la population humaine mondiale.

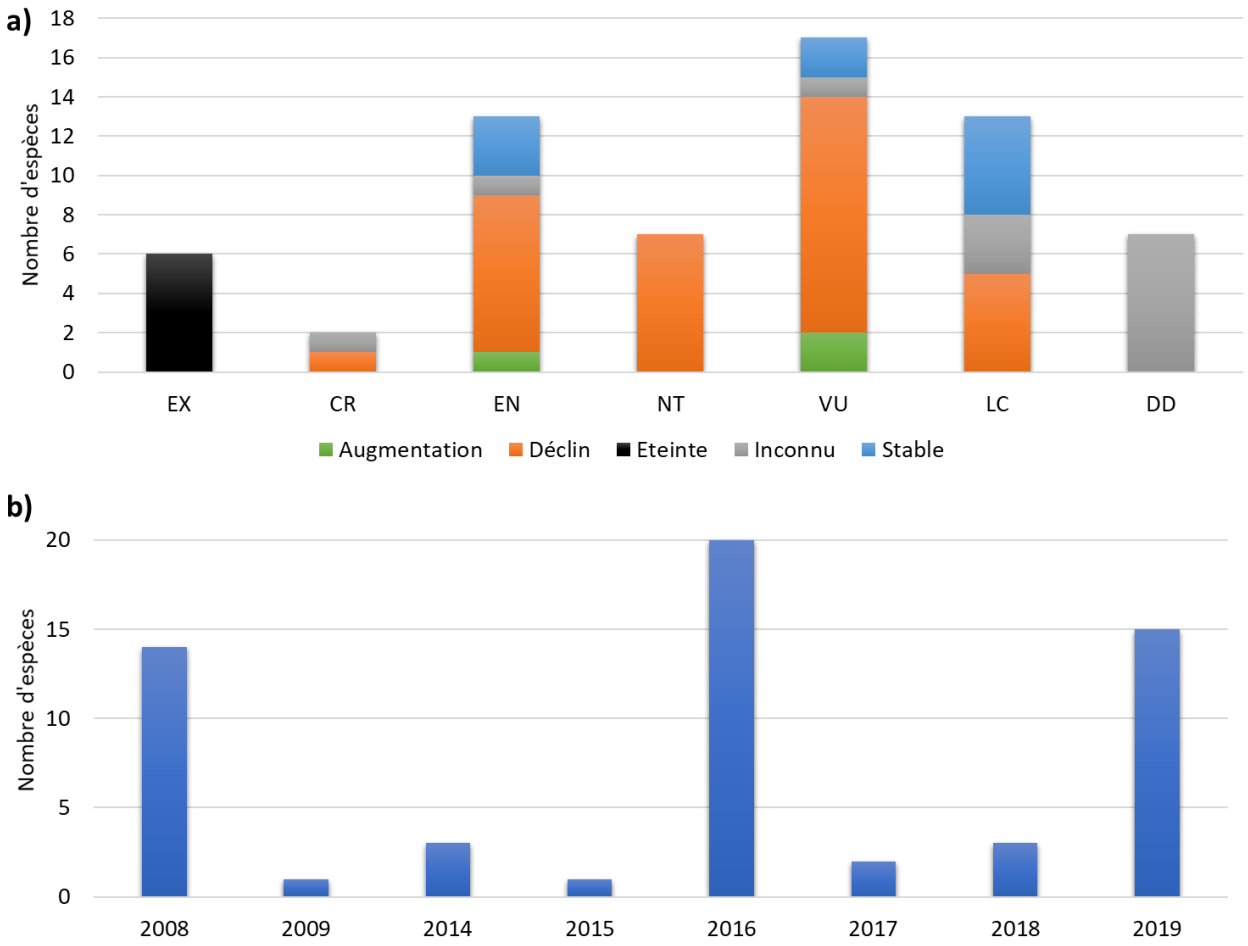


Figure 8: Distribution des espèces de *Pteropus* a) en fonction de leur statut de conservation en considérant le statut de leurs populations et b) en fonction de l'année de la dernière révision de leur statut de conservation (espèces éteintes exclues) (IUCN, 2020a)**.**

L'IUCN recense la disparition récente (>1500JC) de 4 espèces de *Pteropus* et on estime que la disparition de 3 de ces 4 espèces (*P. subniger*, *P. pilosus* (Andersen, 1908) et *P. tokudae*) aurait été causé ou fortement influencé par l'impact de la chasse (IUCN, 2020a). La quatrième espèce, *P. brunneus* (Dobson, 1878) dont la disparition pourrait avoir été causée par la destruction des habitats naturels (IUCN, 2020a). On trouve aussi des indices d'autres espèces ayant disparues durant cette période et de potentiels transports humains de *Pteropus* vivants entre des îles, notamment des restes archéologiques, à Samoa et en Polynésie française (Helgen et al., 2009; Weisler et al., 2006). Il semblerait aussi que les populations de *Pteropus* puissent être sujettes à des extinctions locales dans les îles et qu'elles soient capables de les coloniser à nouveau ou de coloniser de nouvelles îles de manière naturelle ou en étant réintroduites par l'Homme (Cheke, 2011; Cousins and Compton, 2005; O'Brien et al., 2009; Wiles and Glass, 1990).

1.2.5 Enjeux sociaux et culturels autour des *Pteropus*

Les *Pteropus* représentent des animaux importants pour de nombreuses communautés humaines, notamment dans le Pacifique et plus généralement en milieu insulaire. Ils vont donc, dans de nombreux pays, avoir une place en termes d'utilité, de par des services écosystémiques visibles (e.g. gibier) et invisibles (e.g. dispersion des graines et pollinisation) qu'ils rendent, et une place symbolique, de par l'ensemble des aspects culturels qui leurs sont associés (Bräutigam and Elmqvist, 1990; Pierson and Rainey, 1992a; Wiles and Glass, 2010). Dans le Pacifique de fortes relations existent entre les chauves-souris frugivores et les croyances traditionnelles notamment au Vanuatu, à Samoa et en Nouvelle-Calédonie (Bani, 1992; Oedin et al., 2019; Sinavaiana and Enright, 1992). Dans plusieurs régions, bien que ces espèces aient une place symbolique importante, souvent considérées comme totem ou ancêtre, elles sont chassées et consommées par les peuples indigènes cependant, bien qu'elles tendent à disparaitre, des règles strictes y sont associées (Bani, 1992; Bowen-Jones and Entwistle, 2002; Oedin et al., 2019). Dans certaines régions, les *Pteropus* vont constituer une partie importante de l'alimentation des populations locales, notamment une ressource en protéines animales recherchée (Mehdi, 2001). Les os, poils, griffes ou dents de *Pteropus* sont aussi utilisés en Mélanésie en tant qu'éléments constitutifs de monnaies traditionnelles ou d'objets sacrés, comme notamment en Nouvelle-Calédonie et aux îles Salomon (Lavery and Fasi, 2019; Oedin et al., 2019). Les *Pteropus* sont aussi susceptibles de représenter un atout touristique dans de nombreuses régions du monde (Roslan et al., 2017).

1.2.6 Sources de mortalité et menaces

1.2.6.1 Sources de mortalité

1.2.6.1.1 Chasse et vente

Les *Pteropus* sont des espèces intensivement chassées sur la quasi-totalité de leur aire de répartition (Brook et al., 2019; Epstein et al., 2009; Mickleburgh et al., 2009; Mildenstein et al., 2016; Vincenot et al., 2017b; Voigt and Kingston, 2016). Parmi les 61 espèces de *Pteropus* évaluées par la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN) à ce jour, au moins 86% sont chassées actuellement. Les *Pteropus* sont notamment consommées dans de nombreux territoires et pays d'Océanie (SPREP, 2020). De plus, la chasse a causé, ou contribué à, l'extinction de 3 des 4 espèces de *Pteropus* éteintes (*P. subniger, P. pilosus* et

P. tokudae ; (IUCN, 2020a)). Selon l'IUCN, les principales motivations de chasse des *Pteropus* sont la consommation humaine à 80%, la médecine traditionnelle à 6,7% et les autres motifs (confection d'objets, chasse sportive, nourriture pour animaux) à 13,3% (IUCN, 2020a; Mildenstein et al., 2016). Une des motivations sous-jacentes de la chasse aux *Pteropus* est la vente de ces espèces pour la consommation humaine qui est elle aussi très largement pratiquée ce qui a notamment conduit à l'inscription à la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES ; Annexes 1 et 2) de toutes les espèces de *Pteropus* (Bräutigam and Elmqvist, 1990). La vente de ces espèces semble même être un facteur motivant fortement leur chasse (Bräutigam and Elmqvist, 1990; Harrison et al., 2011; Latinne et al., 2020; Sheherazade and Tsang, 2018, 2015; Wiles, 1992; Wiles and Payne, 1986).

Les *Pteropus* ne bénéficient pas tous du même statut de protection, notamment concernant la chasse, dans certaines régions aucune réglementation est établie, dans plusieurs régions leur chasse est réglementée et dans d'autres leur chasse est strictement interdite. Par exemple, dans certaines régions d'Indonésie, aucune réglementation n'est en vigueur concernant la chasse aux *Pteropus*, en Nouvelle-Calédonie, la chasse aux *Pteropus* est encadrée par des articles des codes de l'environnement des Provinces ou à défaut d'un décret territorial, et en Australie la chasse de ces espèces est strictement interdite (IUCN, 2020a; Oedin et al., 2019; Struebig et al., 2007).

1.2.6.1.2 Persécution et abatages

Malgré l'effort des scientifiques et écologistes pour mettre en valeur les services écosystémiques rendus par ces espèces, les *Pteropus* sont sujets à de nombreuses persécutions, qui peuvent aller de la simple plainte jusqu'au dérangement et même, dans des cas plus extrêmes, l'abattage. Plusieurs raisons sont à l'origine de ces actions en défaveur des *Pteropus* mais les principaux motifs mis en avant pour justifier ces actions sont la protection des cultures, de la santé humaine et de la qualité de vie (Aziz et al., 2017a; Mickleburgh et al., 2002; Voigt and Kingston, 2016).

En effet, les *Pteropus* sont régulièrement mis en cause dans des cas d'impacts négatifs, ou jugés négatifs, de la faune sur les productions fruitières (Florens, 2016, 2015). Cependant ces mises en cause sont souvent basées sur peu ou pas de données scientifiques et les observations des agriculteurs peuvent mener à des interprétations contraires à la réalité (Tuttle, 2013). Les quantités de *Pteropus* abattues sont souvent très

importantes par rapport à la taille de leurs populations et l'efficacité de ces mesures reste à démontrer (Aziz et al., 2015; Florens et al., 2017; Florens and Baider, 2019; Olival, 2016). De plus, des études récentes tendent à démontrer que certains moyens non létaux, tels que la pose de filets sur les fruitiers, permettraient de réduire de manière significative l'impact des *Pteropus* sur les productions fruitières (Oleksy et al., 2018). Aussi, dans certains cas comme celui du durian (*Durio zibethinus*, Murray), l'interaction plante-*Pteropus*, bien que pouvant sembler négative sur les fleurs, avec certaines espèces fruitières cultivées peut se révéler essentiel à la pollinisation et *in fine* à la fructification de ces espèces (Aziz et al., 2017b; Barolia and Singh, 2020; Bumrungsri et al., 2009).

Les chauves-souris en général, mais les *Pteropus* en particulier, sont aussi persécutées de par le fait qu'elles soient porteuses de nombreux pathogènes, notamment des virus, dont certains pouvant être communiqués aux animaux domestiques et à l'Homme, directement ou par l'intermédiaire d'une autre espèce animale (López-Baucells et al., 2018; MacFarlane and Rocha, 2020; Voigt and Kingston, 2016; Zhao, 2020). Les *Pteropus* sont potentiellement porteurs de familles de virus notamment des *Lyssavirus* (rage) et *Henipavirus* (e.g. Nipah, Hendra) (Breed et al., 2006; Epstein et al., 2008; Gunawardena et al., 2016; Mackenzie et al., 2003; Olson et al., 2002; Warrilow et al., 2003). Le contexte actuel créant des interactions de plus en plus importantes, et récurrentes, entre chauves-souris et l'Homme, serait à l'origine de l'émergence de rares et nouvelles maladies transmises à l'Homme par les chauves-souris (Epstein et al., 2006; MacFarlane and Rocha, 2020; Wibbelt et al., 2010). Ici aussi, l'abattage se révèle ne pas être un moyen efficace et pérenne de gérer la situation en plus de l'impact négatifs qu'ils ont sur les populations de chauves-souris (Olival, 2016). Une des clés d'une bonne cohabitation entre les Hommes et les *Pteropus* tout en considérant les risques sanitaires serait l'éducation, la communication et la sensibilisation des populations locales (Degeling et al., 2018; Voigt and Kingston, 2016).

Dans d'autres cas, plus rares mais de plus en plus récurrents, notamment en Australie, les *Pteropus* sont persécutés car une partie de la population considère qu'ils nuisent à leur qualité de vie (Currey et al., 2018). En effet, les *Pteropus*, particulièrement dans les régions où ils ne sont pas chassés, peuvent s'installer en colonie, de manière permanent ou temporaire, dans des zones habitées voir même en zone urbaine lorsqu'il y a des zones végétalisées (Gulraiz et al., 2015; Markus N. and Hall L., 2004; Van Der Ree et al., 2006). Cette utilisation des habitats proches des zones de vies de l'Homme peut s'avérer conflictuelle à cause du bruit, de

l'odeur, du guano et des craintes de transmission de maladies qui y sont associés (Currey et al., 2018; Voigt and Kingston, 2016). Bien que les mesures de délogement à but léthal soient rarement mises en place, notamment due à l'intervention des scientifiques et environnementalistes sur l'importance et la vulnérabilité de ces espèces, des solutions moins radicales mais pouvant avoir un impact négatif sur ces espèces telles que la dispersion via fumigation ou émissions sonores et la coupe des arbres servant de reposoirs ou de ressource alimentaire sont encore utilisées mais ne se révèlent pas forcément efficaces (Currey et al., 2018; Phillips et al., 2007; Roberts et al., 2011). De nouvelles mesures prometteuses sont maintenant disponibles telles que la mise en place de zones tampons, et/ou d'équipements tels que des outils de nettoyage ou des matériaux de protection contre les déjections permettant de limiter les impacts sur la qualité de vie de la population, associées à des campagnes de sensibilisation auprès des communautés locales (Richards, 2002; Roberts, 2006; Voigt and Kingston, 2016). La gestion intégrée de ces problématiques récurrentes, en association les communautés locales semble être un des points fondamental pour résoudre les conflits (Currey et al., 2018; Mo et al., 2020a; Roberts, 2006).

Ces interactions entre les humains et les *Pteropus* sont d'autant plus renforcées par les activités humaines qui participent à la réduction de leurs habitats naturels les forçant à utiliser plus fréquemment les habitats anthropisés voir même les zones urbaines pour leurs besoins biologiques et écologiques, notamment sur le plan alimentaire. On note aussi que bien que la consommation de ces espèces est associée à un risque d'émergence de zoonoses, ce risque semble mal connu ou ignoré des chasseurs et des consommateurs (Openshaw et al., 2017).

1.2.6.1.3 Prédateurs et espèces invasives

Les *Pteropus* ont relativement peu de prédateurs naturels, notamment dans les îles (Pierson and Rainey, 1992b). Leurs principaux prédateurs naturels sont des rapaces diurnes, notamment le faucon pèlerin, *Falco peregrinus* (Tunstall, 1771), l'aigle d'Australie, *Aquila audax* (Latham, 1802) et le pygargue blagre, *Haliaeetus leucogaster* (Gmelin, 1788) (Pierson and Rainey, 1992a). Certaines populations de *Pteropus* sont aussi maintenant des proies de prédateurs introduits tels que le chat haret *Felis catus* ou un serpent introduit sur l'île de Guam *Boiga irregularis* (Bechstein, 1802) et de manière plus circonstancielle, notamment suite à des épisodes cycloniques, le chien *Canis lupus familiaris* (Linnaeus, 1758) (Palmas et al., 2017; Pierson et al., 1992, 1996; Pierson and Rainey, 1992a; Scheelings and Frith, 2015; Tidemann et al., 1994; Welch and

Leppanen, 2017). Cependant, à l'heure actuelle aucun résultat disponible ne permet d'estimer l'impact des prédateurs naturels ou introduits sur les populations de *Pteropus* auxquelles ils s'attaquent. D'autres espèces invasives telles que la fourmi folle jaune *Anoplolepis gracilipes* (Smith, 1857) ou la scolopendre géante *Scolopendra gigantea* (Linnaeus, 1758) représentent une menace pour les *Pteropus* (Dorrestein et al., 2019; Welch and Leppanen, 2017).

1.2.6.1.4 Facteurs de mortalité épisodique

Certains évènements climatiques extrêmes peuvent impacter les populations de *Pteropus* de manière directe en causant la mortalité de nombreux individus ou de manière indirecte en modifiant les conditions environnementales les rendant moins favorables au bon état de santé ou à la survie de ces espèces. Les trois principales perturbations climatiques qui ont un effet important sur les populations de *Pteropus* sont les cyclones, les vagues de chaleur et les sécheresses (O'Shea et al., 2016). Les cyclones avec leurs vents forts peuvent causer la mortalité directe de certains individus et impacter indirectement les populations en provoquant la perte de ressources alimentaire (Butt et al., 2015; Westcott et al., 2018). En effet, des fruits et les fleurs consommées par les *Pteropus* vont tomber à terre ce qui va entrainer une diminution brutale des ressources et va les amener à s'alimenter à terre et plus proche des zones anthropisées ce qui va les rendre particulièrement vulnérable à la chasse et aux prédateurs, notamment les mammifères domestiques tels que les chats et les chiens, durant la période post-cyclonique (Esselstyn et al., 2006; McConkey et al., 2004; O'Shea et al., 2016; Pierson et al., 1996; Scanlon et al., 2018). Les vagues de chaleur peuvent entrainer la mortalité de nombreux individus chez les *Pteropus* lorsque les températures dépassent leur seuil léthal de tolérance qui semble être entre 42°C-45°C (Dey et al., 2015; Ratnayake et al., 2019). Les vagues de chaleur peuvent être très impactante à l'échelle d'une population en causant une mortalité accrue et donc une réduction importante et rapide des effectifs (Bhandarkar and Paliwal, 2017; Welbergen et al., 2008). En fonction de la période du cycle biologique à laquelle ces évènements ont lieu, leur impact peut être amplifié par la perte de juvéniles si les femelles les abandonnent avant qu'ils soient sevrés et capable de voler et de s'alimenter seuls ou par la perte des embryons lorsque les femelles stressées expulsent leur embryon (Dukelow et al., 1990). La fréquence de ces évènement climatiques extrêmes tend à s'intensifier au cours du temps avec les changements climatiques actuels et/ ou à devenir potentiellement des évènements plus réguliers (Knutson et al., 2010; Ratnayake et al., 2019).

Les *Pteropus* peuvent aussi être impactés par certaines maladies ou certains parasites pouvant causer l'affaiblissement voire la mort de certains individus et impacter ces espèces à l'échelle de la population (Pierson and Rainey, 1992a). On retrouve notamment dans la littérature l'impact de la tique paralysante (*Ixodes holocyclus*, Neumann, 1899) causant une mortalité accrue chez *Pteropus conspicillatus* en 2003 et 2009 ou encore une maladie infectieuse non identifiée ayant causé une réduction importante de la population de *P . ualanus* (Peters, 1883) en 1926–1927 (Buettner et al., 2013; Hayes and Engbring, 2020). Selon des données historiques, d'autres maladies semblent avoir impacté les populations de *Pteropus* par le passé cependant elles n'ont pas été identifiées (Flannery, 1989).

1.2.6.2 Menaces

Parmi les différentes sources de mortalité des *Pteropus*, certains sont particulièrement importantes et/ou régulières et représentent donc une menace. Les principales menaces qui pèsent sur ces espèces sont la chasse, la destruction des habitats naturels et les espèces invasives pour celles d'origine anthropiques et les cyclones et les vagues de chaleur pour celles d'origine naturelle (Berthinussen et al., 2020; IUCN, 2020a; Wiles and Glass, 2010). Des mesures de conservation sont donc à mettre en place pour assurer la pérennité de ces espèces comme notamment l'encadrement de leur chasse, via des réglementations, sur la base de données scientifiques pour que ce soit soutenable (Berthinussen et al., 2020). A l'échelle locale, leur gestion, notamment lorsqu'elles sont chassées ou persécutées, doit prendre en compte les populations locales ainsi que leur coutumes et traditions dans la co-construction des règlementations (Berthinussen et al., 2020; Bowen-Jones and Entwistle, 2002; Jones et al., 2009; Lavery and Fasi, 2019; Oedin et al., 2019). Aussi, du à leurs capacités de déplacement important, l'échelle de gestion de ces espèces doit être définie, de préférence, en prenant en compte en priorité leurs déplacements plutôt que des limites administratives via l'utilisation de réseaux d'acteurs locaux mais aussi trans-nationaux (Berthinussen et al., 2020; Epstein et al., 2009; Kingston et al., 2015; Welbergen et al., 2020). L'un des points importants pour leur conservation est la mise en valeur de l'importance de ces espèces dans l'écosystème auprès de la population, ce qui permettrait une meilleure considération de ces espèces dans les prises de décision que ce soit au niveau individuel, national ou international (Aziz et al., 2017a; Mo et al., 2020a; Tuttle, 2013; Voigt and Kingston, 2016). En effet, la perception des *Pteropus* qu'ont les populations locales reflète rarement l'intérêt écosystémique qu'ils représentent mais plus leur place dans l'émergence de zoonoses et favorise des comportements négatifs et une évaluation inadaptée de l'intérêt ces espèces (Aziz et

al., 2017a; Frick et al., 2020; López-Baucells et al., 2018; Mickleburgh et al., 2002). Il est important de faire comprendre à la population que les services écosystémiques des *Pteropus*, que ce soit en termes de dispersion de graines et pollinisation ou de ressource gibier, sont dépendant du bon état de la population et que sans effectifs conséquent, ces services ne seront assurés que très légèrement et/ou sur un très court terme (Brook et al., 2019; Cox and Elmqvist, 2000; McConkey and Drake, 2015, 2006; Tuttle, 2013; Vincenot et al., 2017b; Voigt and Kingston, 2016).

1.3 Le cas de la Nouvelle-Calédonie

1.3.1 Généralités

1.3.1.1 Géographie et société

La Nouvelle-Calédonie est un archipel du Pacifique Sud, Océanie, qui totalise une surface de terres émergées de 18 575 km². Elle est entourée du plus grand lagon du monde (19 385j km²) qui englobe de nombreuses îles et îlots et dont 66%, soit 6 sites, sont inscrits au patrimoine mondial de l'UNESCO. La Zone Economique Exclusive (ZEE) du territoire comprend aussi plusieurs îles et récifs éloignés, notamment des zones de récifs dit « Pristines » qui sont des zones les moins impactées du monde par les activités humaines, dont une grande partie fait partie du Parc Naturel de la Mer de Corail. L'ile principale, la Grande Terre représente 91% des terres émergées (16 890km²) et est administrativement découpée en deux provinces, la Province Sud qui englobe aussi l'île des Pins et la province Nord qui englobe aussi l'archipel de Bélép (Figure 9). Enfin, la troisième province qui constitut la Nouvelle-Calédonie est la province des Iles Loyauté qui regroupe Maré, Lifou, Tiga et Ouvéa (Figure 9).

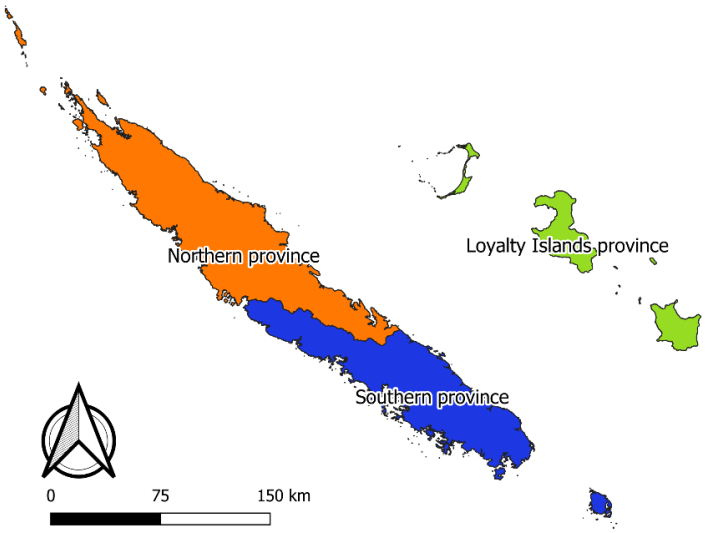


Figure 9: Carte de la Nouvelle-Calédonie illustrant de découpage entre les différentes provinces.

La Nouvelle-Calédonie est une collectivité Française d'Outre-Mer qui exerce elle-même l'ensemble de ses compétences hormis les régaliennes. Ainsi, se sont ses provinces qui portent et gèrent elles-mêmes leurs compétences environnementales terrestres et marines (hors ZEE) au travers de leurs codes de l'environnement. L'archipel est composé de 33 communes dans lesquelles sont présentes 341 tribus réparties dans 57 districts

et huit aires coutumières. La population de la Nouvelle-Calédonie a été estimée à 270 000 personnes en 2019, principalement localisées dans et autour de la capitale, Nouméa, en Province Sud (Isee NC, 2020). La Nouvelle-Calédonie est constituée d'une société pluriethnique, avec un ensemble de communautés arrivées au fil du temps s'ajoutant à la communauté Kanak (Mélanésiens), communauté présente sur l'île lors de l'arrivée des Européens. Ainsi, cette diversité ethnique s'exprime par une diversité culturelle et une diversité dans les usages et représentations de la nature sur l'archipel (Payri, 2018).

1.3.1.2 Conditions climatiques et environnementales

De par sa localisation en zone intertropicale la Nouvelle-Calédonie est soumise à un climat tropical avec une saison chaude et une saison fraiche. La pluviométrie de l'archipel n'est pas homogène, notamment du fait du relief, avec une pluviométrie moindre sur la côte Ouest qui est principalement constituée de plaines et une pluviométrie plus conséquente sur la chaine centrale, qui traverse la Grande Terre du Nord au Sud, et la côte Est et les îles Loyauté (Bonvallot et al., 2012). La position géographique de la Nouvelle-Calédonie en fait aussi un lieu où les cyclones tropicaux peuvent être fréquents, a titre d'exemple, bien que ces dernières années plusieurs cyclones de la zone n'ont pas affectés le Pays, entre 1992 et 2003, la Nouvelle-Calédonie aurait été touchée par 8 épisodes cycloniques importants (Bonvallot et al., 2012). Le pays subit aussi d'autres évènements climatique extrêmes comme des sècheresses engendrées par des températures importantes (phénomène *El niño*) et des alizées soutenues ou inondations causées par des épisodes pluvieux intenses (phénomène *la niña*) (Bonvallot et al., 2012). L'année 2019 a été particulièrement sèche (5ème année la plus sèche depuis 1961) et un épisode de fortes précipitations a eu lieu en 2020 (cumul de 385,7mm en six heures sur Goro) (Gouv. NC, 2020; Météo France NC, 2020).

La flore néo calédonienne, ainsi que les habitats qu'elle forme, se sont vus modifiés au cours du temps par plusieurs activités humaines historiques telles que l'agriculture, notamment l'élevage et l'exploitation d'essences végétales locales, et les prospections minières pour lesquelles les feux ont souvent été utilisés pour transformer l'habitat et réduire la végétation (Guillaumin, 1953). Une large proportion des sols de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie est constituée d'un substrat ultramafique, notamment très chargé en Nickel, ce qui serait l'un des facteurs à l'origine de la richesse et de l'endémisme de sa flore mais aussi de ces principales menaces et un frein à la résilience de la végétation (Bonvallot et al., 2012). En effet, la richesse en Nickel du substrat ultramafique néo calédonien a mené à l'exploitation du minerai dans ce pays et les activités minières

participent à la destruction des habitats naturels, notamment les habitats forestiers, sur l'ensemble de la Grande Terre (Ibanez et al., 2019; Pascal et al., 2007). Enfin, ce substrat défavorable voir toxique pour la majorité des espèces végétales les rend dépendantes de leurs symbioses avec des micro-organismes, champignons et bactéries, et rend leur développement et leur croissance plus longs que dans des habitats favorables.

1.3.2 Un hotspot de biodiversité en péril

La Nouvelle-Calédonie, *Hotspot* de biodiversité terrestre et marine de l'Océanie se caractérise par un taux d'endémisme exceptionnel des espèces qu'elle abrite, notamment sa flore vasculaire (mousse exclues) qui avoisinerait les 75% (N = 6395), mais aussi par les menaces qui reposent sur sa biodiversité et qui sont exacerbées du fait que ce soit des écosystèmes insulaires (voir introduction générale I.1.a; (Mittermeier et al., 2011; Morat et al., 2012; Munzinger et al., 2020; Myers et al., 2000; Roberts, 2002)). En plus d'abriter cette biodiversité unique, la Nouvelle-Calédonie abrite aussi des espèces exceptionnelles de par leur caractéristiques anatomiques, génétiques ou de par la place qu'elles ont dans l'évolution en tant que derniers représentants d'une famille ou d'un genre par exemple. Dans le règne animal on distingue notamment chez les oiseaux le Cagou (*Rhynochetos jubatus*, Verreaux & Des Murs, 1860) qui est le dernier représentant dans sa famille phylogénétique (Rhynochetidae) et qui occupe la 5ème position du classement EDGE chez les oiseaux (voir introduction générale I.1.a) ou encore la Roussette à queue (*Notopteris neocaledonica*, Trouessart, 1908), endémique du territoire, qui avec la Roussette à queue des Fidji (*N. macdonaldi*, Gray, 1859), indigène de Fidji et du Vanuatu, sont les dernières espèces de leur genre (IUCN, 2020a; ZSL, 2020). Dans le règne végétal, en plus de l'endémisme hors norme de la flore dans son ensemble, on note la présence de l'Angiosperme (plante à fleurs) vivante la plus primitive aux caractéristiques archaïques, aussi classée comme étant la dernière représentante du groupe frère du reste des angiospermes et seule représentante de l'ordre des Amborellales : *Amborella trichopoda* (Baill., 1869) (Poncet et al., 2019). Encore à l'heure actuelle, depuis les années 2000, ce ne sont pas moins de 12 espèces de plantes nouvelles qui sont décrites chaque année (Gâteblé et al., 2018).

La Nouvelle-Calédonie abrite, ou a également abrité, d'autres espèces endémiques d'oiseaux qui se sont potentiellement éteintes silencieusement, sans que les chercheurs ou gestionnaires ne l'aient remarqué, et classées dans le top 10 du classement EDGE telles que l'Égothèle calédonien (*Aegotheles savesi*, Layard et Layard, 1881 ; CR (IUCN); #3 (EDGE)) et l'Engoulevent de Nouvelle-Calédonie (*Eurostopodus exul*, Mayr,

1941 ; CR (IUCN); #10 (EDGE)) ou encore dans le top 50 de ce même classement telles que le Râle de Lafresnaye (*Gallirallus lafresnayanus*, Verreaux & Des Murs, 1860; CR (IUCN); #32 (EDGE)) et le Turnix bariolé (*Turnix novaecaledoniae*, Ogilvie-Grant, 1889; CR (IUCN); #49 (EDGE)) (IUCN, 2020a; ZSL, 2020). Il existe aussi d'autres espèces endémiques qui ne figurent pas dans le classement EDGE mais qui sont potentiellement éteintes, car non revues depuis plusieurs années, telles que le Loriquet calédonien (*Charmosyna diadema*, Verreaux & Des Murs, 1860 ; CR (IUCN)) ou le Nyctophile nébuleux (Nyctophilus nebulosus, Parnaby, 2002 ; CR (IUCN)). Parmi les 120 372 espèces évaluées par la liste rouge de l'IUCN à ce jour, 6 811 (5,7%) sont classées en danger critique d'extinction et 168 sont présentes en Nouvelle-Calédonie (IUCN, 2020a). La Nouvelle-Calédonie abrite donc 2,5% des espèces en danger critique mondialement connues ce qui représente 4,1% des espèces évaluées par la liste rouge sur le territoire (N=4071) (IUCN, 2020a). De plus, parmi les 882 espèces récemment disparues (1500 après JC) figurant dans la liste rouge IUCN, 9 étaient endémiques de la Nouvelle-Calédonie, soit 1%. Il y aurait donc, à l'échelle mondiale, une espèce disparue sur 100 qui aurait été abrité sur ce territoire (IUCN, 2020a). Selon la base de données sur les plantes et les animaux récemment disparus (The Recently Extinct Plants and Animals Database) il y aurait potentiellement 21 espèces animales endémiques qui auraient disparues de la Nouvelle-Calédonie et dont on a pu retracer l'existence via des observations directes ou via la découverte de restes archéologiques (REPAD, 2020). Parmi ces 21 espèces, il y aurait un insecte, un crocodile, une chauves-souris, 14 oiseaux, une plante, un serpent et deux tortues (REPAD, 2020).

1.3.2.1 Menaces anthropiques directes

Les principales menaces anthropiques directes en Nouvelle-Calédonie impactent l'environnement à l'échelle des habitats. Les deux principales menaces qui impactent la biodiversité à ce niveau sont les activités minières d'extraction et les incendies (Pascal et al., 2007). En Nouvelle-Calédonie, l'extraction du minerai se fait dans des mines à ciel ouvert et consiste à défricher puis excaver la couche superficielle de matériaux stérile pour récupérer le minerai valorisable. En 2006, on estimait à 22 000 hectares la surface de sols dégradés par l'activité minière soit 1.2% de la surface de la Grande Terre (OEIL NC, 2020). S'ajoute à cela l'impact des incendies ; on estime que depuis les années 2000 environ 27 000 hectares sont brulés par an (OEIL NC, 2020). A titre d'exemple, en 2019 les incendies ont brulé 29 000 hectares de végétation et ont impacté 21% des aires protégées et au moins 58 espèces évaluées « En danger critique d'extinction » et « En danger d'extinction » et

ont potentiellement causé l'extinction d'espèces micro-endémiques comme notamment le *Pichonia munzingeri* (Gâteblé et Swenson, 2019), arbuste micro-endémique de La Coulée (Mont Dore). Aussi, dans le cas de la forêt sèche, le défrichement pour l'agriculture et l'habitation, l'élevage bovin, les incendies et les cerfs introduits ont réduit sa surface à moins de 2% de son étendue initiale (Bouchet et al., 1995). A l'heure actuelle, cet habitat riche en espèces endémiques voir micro-endémiques serait la forêt tropicale sèche la plus menacée au monde, si l'on se base sur l'étendue de sa surface, le nombre de zones protégées qui la protègent et les espèces menacées qu'elle abrite (Gillespie and Jaffré, 2003). S'ajoute à cela l'impact de la transformation des habitats pour les activités agricoles (Surface Agricole Utilisée estimée à 182 000ha en 2012) notamment sur la côte Ouest et par l'urbanisation dans les communes avec les densités d'habitant les plus importantes notamment celles du Grand Nouméa qui se composent de 4 communes et regroupaient 67% des 271 407 personnes recensées sur l'ensemble du territoire (Dumas, 2013; Isee NC, 2020).

1.3.2.2 Prélèvements cynégétiques et halieutiques

Les activités de chasse, de pêche vivrière et autres techniques de récolte sont des moyens de subsistance ancestral pour de nombreuses communautés du Pacifique dont les populations humaines de la Nouvelle-Calédonie (Dahl, 1985; Garrigue et al., 2008; Jimenez et al., 2011). En effet, on peut retracer des indices de pratique de chasse ou de pêche via des études archéologiques qui ont permis de recenser des espèces chassées telles que les roussettes, les notous, les bénitiers ou les tortues encore des outils utilisés par les civilisations plus récentes tels que des arcs ou encore des nasses ou des leurres pour la pêche (Figure 10) (Cornier and Leblic, 2016; Dahl, 1985; Hand and Grant-Mackie, 2012). On retrouve aussi en Nouvelle-Calédonie la gestion de certaines ressources via les tabous qui symbolisaient une interdiction de récolter une ressource ou de pénétrer sur une zone (Cornier and Leblic, 2016; Dahl, 1985; Horowitz, 2001). Il est possible que ces prélèvements aient joué un rôle dans l'extinctions de certaines espèces comme notamment une espèce d'oiseau endémique géant *Sylviornis neocaledoniae* (Poplin, 1980) dont l'existence aurait été au-delà de l'arrivée des premiers Hommes ou encore une espèce de bulime, gastéropode terrestre, disparue de l'Ile des Pins *Placostylus senilis* (Gassies, 1869) (Anderson et al., 2010; Dubois, 1976).

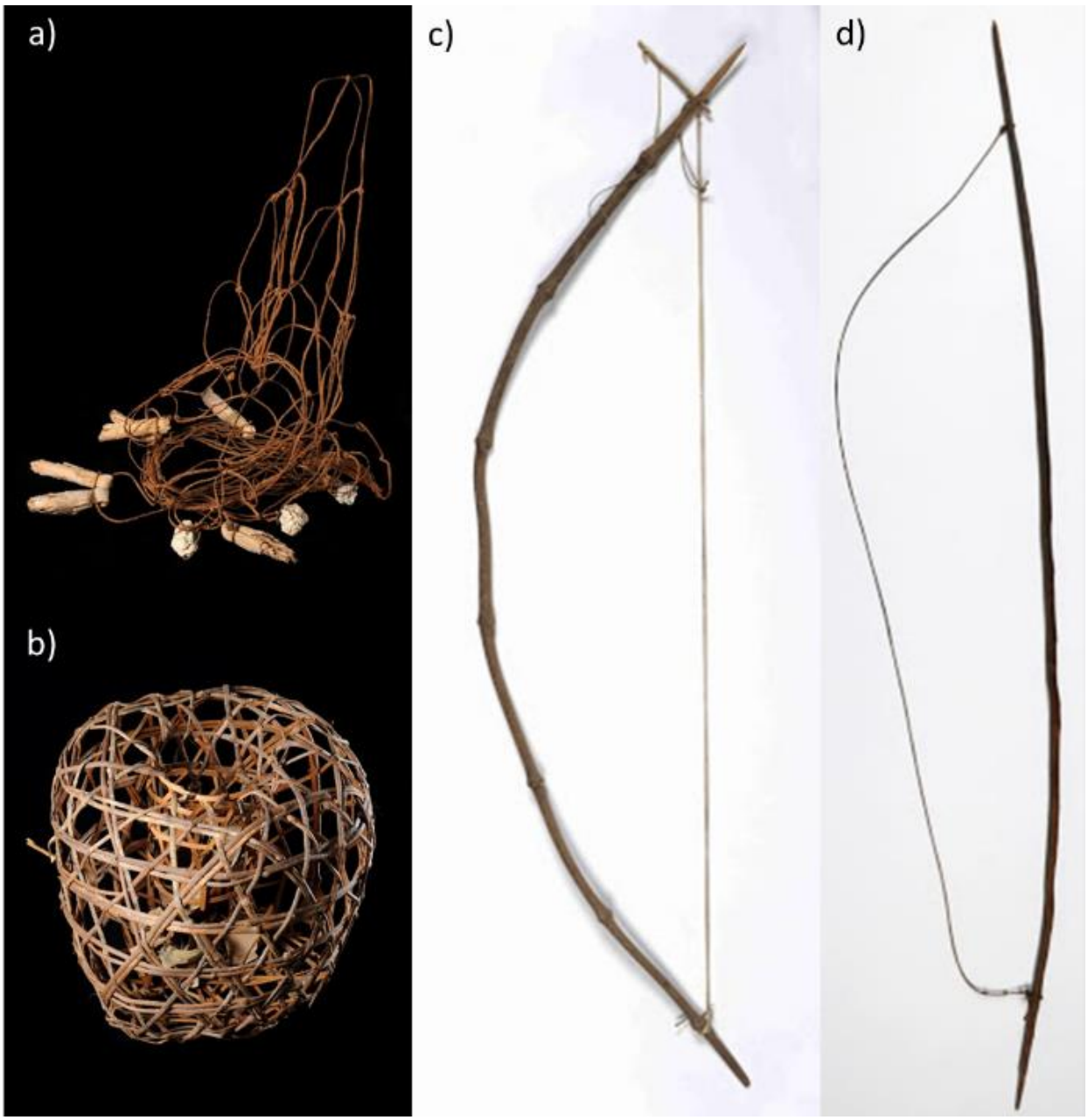


Figure 10: Objets de chasse et de pêche anciens du Musée de la Nouvelle-Calédonie ©. a) filet de pêche ; b) nasse de pêche ; c) piège à oiseaux ; d) arc de chasse.

Encore à l'heure actuelle, l'importance de certains prélèvements et la difficulté à les réguler tend à menacer certaines espèces consommées par les communautés néo calédoniennes. Cependant, certaines stratégies de gestion semblent porter leurs fruits et contribuent à la préservation de certaines espèces qui ont vu leurs populations fortement décliner comme par exemple la gestion des tortues marines, des bénitiers ou des dugongs (Cleguer et al., 2017; Purcell et al., 2020). La situation d'autres espèces demeure préoccupante malgré la réglementation et les actions de gestion mises en place, c'est notamment le cas des deux espèces de roussettes chassées, du notou ou des bulimes de l'Ile des Pins (Brescia et al., 2008; Ekstrom et al., 2002; Oedin et al., 2019).

1.3.2.3 Espèces invasives

1.3.2.3.1 Introductions multiples depuis l'arrivée de l'Homme

En Nouvelle-Calédonie, le climat, l'occurrence fréquente de cyclones tropicaux, les échanges économiques (ex : importation de produits alimentaires) et la proximité avec d'autres îles océaniennes offrent des conditions favorables à l'introduction et l'installation d'un grand nombre d'espèces envahissantes (Beauvais et al., 2006). Au cours de son histoire récente, l'archipel a subi deux vagues principales d'introduction, l'une durant la période comprise entre l'époque mélanésienne et 1774, arrivée des Européens. Et l'autre durant la période comprise entre l'arrivée des Européens et l'époque historique actuelle. L'ensemble de ces vagues d'introductions semblent avoir eu des conséquences sur la biodiversité du territoire et entrainé l'extinction d'espèces telles que la Bécassine de Nouvelle-Calédonie (*Coenocorypha neocaledonica,* Worthy Anderson & Sand 2013) 1000 ans après l'arrivée des 1er peuplements, suite à l'introduction du rat Polynésien *Rattus exulans* (Peale, 1848) (Beauvais et al., 2006; Gargominy et al., 1996; Worthy et al., 2013). La dernière aurait engendré quatre fois plus de disparitions d'espèces de vertébrés par siècle que la précédente (Beauvais et al., 2006). Pour faire face aux menaces actuelles que représentent les espèces invasives sur la biodiversité, une stratégie de gestion s'est mise en place sur l'ensemble de l'archipel au cours des 20 dernières années. Une stratégie de lutte a donc été mise en place par le Conservatoire d'Espaces Naturels (CEN) en Nouvelle-Calédonie et ses partenaires afin de définir les actions prioritaires à mettre en place mais aussi à établir la liste des espèces invasives, végétales et animales, qui ont été introduites et leur priorité de gestion selon les menaces qu'elles représentent (CEN NC, 2018).

La présence de 36 des 100 espèces jugées comme les espèces invasives les plus dangereuses pour la biodiversité a été confirmé en Nouvelle-Calédonie (CEN NC, 2018; Lowe et al., 2000). En effet, 6 mammifères, 2 oiseaux, 1 reptile, 4 poissons, 7 invertébrés et 16 végétaux figurant sur la liste des « 100 pires espèces invasives » établie par Lowe et coll. en 2000 ont été introduits sur le territoire (CEN NC, 2018). Suite à l'évaluation locale de l'impact des différentes espèces invasives, 7 espèces figurent en priorité 1, parmi elle on retrouve le Bulbul à ventre rouge (*Pycnonotus cafer*, Linnaeus, 1766), la fourmi électrique (*Wasmannia auropunctata*, Roger, 1863) et le miconia (*Miconia calvescens*, DC, 1828). Mais aussi 4 espèces de mammifères que sont le cerf (*Rusa timorensis russa*, Müller & Schlegel, 1845), le cochon ensauvagé (*Sus scrofa*, Linnaeus, 1758) et le lapin européen (*Oryctolagus cuniculus,* Linnaeus, 1758) qui impactent

directement l'environnement, notamment en consommant de nombreuses espèces végétales des habitats forestiers et en modifiant physiquement les sols (e.g. décapage de litière, terriers …), et enfin le chat haret (*Felis catus*, voir introduction générale I.1.d) qui s'est établie sur la quasi-totalité de l'archipel et qui s'attaque à de nombreuses espèces autochtones voir endémiques (CEN NC, 2018; De Garine-Wichatitsky et al., 2005; Duffy and Capece, 2012; Gargominy et al., 1996; Palmas et al., 2017; Wehr et al., 2018).

1.3.2.3.2 Le cas du chat haret (*Felis catus*)

En Nouvelle-Calédonie, le chat haret (voir introduction générale I.1.d) se positionne comme l'un des trois prédateurs apicaux de l'archipel aux côtés du chien et du cochon ensauvagés eux aussi introduits. Palmas et al. (2017) ont mis en évidence la prédation du chat haret sur au moins 44 espèces de vertébrés indigènes, principalement des squamates, renards volants et pétrels, dont 20 sont des espèces menacées figurant sur la liste rouge de l'UICN. Le chat semble avoir été introduit en Nouvelle-Calédonie pour la première fois en 1853 par des navigateurs Européens qui voulaient lutter contre les rongeurs eux-mêmes introduits auparavant (Gargominy et al., 1996). En 2006, l'espèce, sous sa forme haret, y est clairement identifiée comme une espèce susceptible d'engendrer de graves perturbations aux peuplements d'oiseaux, mais également à la très riche faune endémique de reptiles néo-calédoniens (Beauvais et al., 2006). En 2009, il est classé comme espèce nuisible en Province Sud (Article 333-12 du Code de l'environnement de la Province Sud) et comme espèce envahissante en Province Nord (Article annexe à l'article 261-1 du Code de l'environnement de la Province Nord). Il est donc soumis à une réglementation stricte sur toute la Grande Terre et peut potentiellement faire l'objet de campagne d'élimination ou de mesures de contrôle. Enfin, en 2017, une première étude de grande ampleur sur l'ensemble de l'archipel est finalisée par Palmas et coll. et confirme que le chat haret menace la faune endémique exceptionnelle du hotspot de biodiversité de la Nouvelle-Calédonie.

1.3.3 Les chauves-souris de Nouvelle-Calédonie

1.3.3.1 Généralités

Les chauves-souris représentent les seuls mammifères terrestres indigènes de Nouvelle-Calédonie. On dénombre actuellement 9 espèces présentes dont 6 endémiques du territoire (IUCN, 2020a). Quatre de ces espèces sont des mégachiroptères ou roussettes avec un régime alimentaire principalement frugivores et/ou nectarivores et 5 sont des microchiroptères qui sont insectivores (voir introduction générale I.3 ; Tableau 4).

On note aussi que sur les 9 espèces connues en Nouvelle-Calédonie, 6 sont menacées ou quasi-menacées (1 CR, 3 EN et 1 NT) (IUCN, 2020a). Pour ce qui est des espèces qui ne sont pas endémiques, elles sont toutes les trois en préoccupation mineure selon l'IUCN cependant nous n'avons aucune évidence scientifique permettant de déterminer le statut de conservation de leur population à l'échelle locale. Aussi, en considérant les faibles potentialités d'échanges avec d'autres territoires voisins, il est fort probable que ces espèces aient évolué et soient maintenant des sous espèces endémiques de la Nouvelle-Calédonie comme ce pourrait être le cas pour *P. tonganus geddiei*. Concernant *P. ornatus* il est aussi possible que deux sous-espèces existent avec *P. o. ornatus* (Gray, 1870) sous-espèce présente sur la Grande Terre et *P. o. auratus* (Andersen, 1909) sous-espèce présente sur les Iles Loyauté (Endemia NC, 2020; GBIF, 2020). Cette potentialité est aussi appuyée par certaines incohérences des traits morphologiques entre les individus de *P. ornatus* de la Grande Terre et des Iles Loyauté (*obs. pers.*). D'autres indices morphologiques questionnent aussi sur la possibilité d'hybridations entre *P. ornatus* et *P. tonganus* car certains individus possèdent des critères morphologiques des deux espèces, notamment aux Iles Loyauté (*com. pers.*). Cependant, ces hypothèses sont pour le moment difficilement confirmables et nécessiterait des analyses moléculaires pour être confirmées ou infirmées.

Tableau 4 : Espèces de chauves-souris présentes en Nouvelle-Calédonie (Endemia NC, 2020; INPN, 2020; IUCN, 2020a; Kirsch et al., 2002).

Espèce	Nom vernaculaire	Alimentation commune	Distribution commue	Réglementation Province Sud	Réglementation Province Nord	Endémique	IUCN
Pteropus vetulus (Jouan, 1863)	Roussette des cailloux Roussette des roches	Frugivore et nectarivore	Grande Terre	Protégée	Protégée	Oui	NT
Pteropus ornatus (Gray, 1870)	Roussette rousse Roussette ornée	Frugivore et nectarivore	Grande Terre, Ile des pins, Bélep et Iles Loyauté sauf Ouvéa	Chasse réglementée	Protégée et chasse réglementée	Oui	VU
Pteropus tonganus geddiei (MacGillivray, 1860)	Roussette noire Roussette du Pacifique	Frugivore et nectarivore	Grande Terre, Ile des pins, Bélep et Iles Loyauté	Chasse réglementée	Protégée et chasse réglementée	Non	LC
Notopteris neocaledonica (Trouessart, 1908)	Roussette à queue	Nectarivore	Province Nord	Protégée	Protégée	Oui	EN
Miniopterus australis (Tomes, 1858)	Miniopière australasien	Insectivore	Grande Terre, Iles Loyauté	Protégée	Protégée	Non	LC
Miniopterus macrocneme (Revilliod, 1914)	Miniopière de Mélanésie	Insectivore	Grande Terre, Maré, Lifou	Protégée	Protégée	Non	LC
Miniopterus robustior (Revilliod, 1913-1914)	Miniopère des Iles Loyautés Miniopère robuste	Insectivore	Maré, Lifou	Protégée	Protégée	Oui	EN
Chalinolobus neocaledonicus (Revilliod, 1914)	Chalinolobe néo-calédonien	Insectivore	Grande Terre, Lifou ?	Protégée	Protégée	Oui	EN
Nyctophilus nebulosus (Parnaby, 2002)	Nyctophile nébuleux Nyctophile néo-calédonien	Insectivore	Province Sud	Protégée	Protégée	Oui	CR

1.3.3.2 Les roussettes

1.3.3.2.1 Usages et représentations des roussettes pour les néo calédoniens

La roussette fait partie des animaux emblématique pour les néo Calédoniens : elle fait partie de nombreux contes et croyances locales, elle a été choisie comme mascotte pour les jeux du Pacifique de 2011, plusieurs lieux dits portent son nom comme le Col des Roussettes ou encore la Mine Roussettes et elle est souvent l'un

des éléments choisis pour représenter la Nouvelle-Calédonie sur des œuvres artistiques ou des documents de communication (Figure 11.a.b). Traditionnellement, elles occupent une place importante dans la culture Kanak comme totem de certains clans ou encore comme élément constitutifs d'objets sacrés tels que la monnaie traditionnelle ou encore certaines armes (Figure 11.c.d.).



Figure 11: Les roussettes, animaux emblématiques de Nouvelle-Calédonie. a) timbre représentant *Pteropus ornatus* ; b) Joemy la roussette bleu mascotte des jeux du Pacifique 2011 en Nouvelle-Calédonie ; c) monnaie Kanak comportant des poils de roussettes tressés ; d) hache ostensoir Kanak comportant des poils de roussettes tressés**.**

1.3.3.2.2 Menaces et conservation

Le premier texte de loi concernant les roussettes en Nouvelle-Calédonie fut un arrêté en 1921, adopté par le Gouverneur de l'époque, sur demande de la Chambre d'Agriculture, pour qu'il permette « la destruction des roussettes en tout temps ». Cet arrêté autorisa « la destruction des roussettes » toute l'année (Revue Agricole, n°5/8 1934). Il faut ensuite attendre 1957 pour que la vision officielle des roussettes change et que des réglementations sur leur chasse soient faites (Arrêté n° 68 du 11 janvier). Ensuite, suite à la provincialisation puis dans le cadre des codes de l'environnement, les provinces Nord (2008) et Sud (2009) ont mis au point des

réglementations pour encadrer la chasse des roussettes. On remarque que les réglementations ont évolué au cours du temps afin de mieux prendre en compte le cycle biologique des roussettes et les usages culturels associés aux roussettes. Ainsi la réglementation actuelle permettant la chasse aux roussettes durant le mois d'avril tente d'allier la période où ces populations sont les moins vulnérables, période d'accouplement durant laquelle la probabilité qu'un jeune soit encore dépendant est la plus faible, et la période durant laquelle les fêtes de l'igname sont supposées être les plus nombreuses. Cependant, certains éléments de la réglementation passée permettant plus de cohérence avec les pratiques culturelles ont disparu comme la possibilité de dérogation de chasse pour les fêtes coutumières telles que la fête des ignames ou les manifestations organisées lors du mariage, de l'intronisation ou du décès d'un Grand Chef permis entre 1980 et 2002 par la délibération n° 110 du 9 mai 1980.

Au-delà de cela, les roussettes constituent aussi un gibier très prisé pour l'ensemble des communautés présentes en Nouvelle-Calédonie. La consommation de roussettes en Nouvelle-Calédonie semble remonter à la période Mélanésienne au moins (Hand and Grant-Mackie, 2012). Actuellement, les roussettes sont culturellement consommées par plusieurs tribus Kanaks durant la fête de l'igname, elles accompagnent la nouvelle igname. Les prélèvements se sont probablement maintenus durant de longues périodes et il est fort probable qu'ils aient commencé à s'accentuer depuis l'installation des Européens sur l'Archipel procurant des nouveaux moyens de chasse et venant augmenter la taille de la population humaine. A l'heure actuelle, la croissance de la population humaine du territoire, l'appropriation de la chasse aux roussettes et leur consommation dans les mœurs de l'ensemble des communautés du Pays et la facilité d'accès aux armes à feu et aux moyens de stockages (prix et disponibilité) peuvent laisser supposer que le prélèvement s'est intensifié et pourrait dépasser la capacité de résilience des populations de roussettes.

En effet, l'évolution de la chasse Kanak traditionnelle, le développement de la chasse récréative par les autres communautés néo-calédoniennes, ainsi que le braconnage et le commerce clandestin, représenteraient un prélèvement annuel estimé à environ 160 000 roussettes des deux plus grandes espèces (*P. ornatus et P. tonganus* ; (Guyard et al., 2014) ; *com. pers.*). En effet, le prélèvement exercé par les tribus avait été estimé en 2014 à environ 86 000 roussettes sur l'ensemble de l'archipel et il est fort probable que les effectifs de roussettes consommées par les Mélanésiens ne vivant pas en tribu et les autres communautés soit de même ampleur et double donc cet effectif (Guyard et al., 2014). En outre, en 2017, une prédation par les chats harets

(chats domestiques ensauvagés, très présents en Nouvelle-Calédonie) a été décrite sur l'ensemble des habitats forestiers de l'archipel et le nombre d'individus prédatés pourrait être du même ordre de grandeur que celui de la chasse (Palmas et al., 2017). Si la taille totale de la population de ces deux espèces demeure pour l'heure inconnue, et difficilement estimable, les études disponibles suggèrent que les populations sont actuellement en déclin (Boissenin and Brescia, 2015, 2009; Brescia, 2007; Fossier et al., 2017). En effet, trois études ethnoécologiques à l'échelle de l'archipel soit dans les trois provinces (Nord, Sud et Iles Loyauté) révèlent que la très grande majorité de la population néo calédonienne constate un déclin du nombre de roussettes au cours des 50 dernières années (Boissenin and Brescia, 2009; Fossier et al., 2017; Ighiouer et al., 2020).

À ce jour, les règlementations sur la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie reposent sur une base scientifique faible et leur contribution au maintien de populations de roussettes chassées viables reste de ce fait incertain. En effet, la réglementation actuelle sur la chasse aux roussettes semble basée sur des réglementations habituellement appliquées à l'avifaune mais peuvent ne pas être précisément adaptées ni à la dynamique de population de ces espèces ni au contexte local. Par exemple, les roussettes sont des animaux nocturnes, la journée elles se reposent donc dans leurs gîtes et les quittent la nuit pour aller se nourrir cependant la chasse n'est autorisée que le jour et il est interdit de les chasser au gîte ou à proximité pour des raisons évidentes de conservation de l'espèce et éviter les dérangements et la chasse abusive. Cependant, il est également nécessaire de prendre en considération dans les réflexions à mener autour des aménagements possibles de la réglementation qu'en droit français la chasse de nuit est interdite. Aussi les quotas autorisés ne sont pas basés sur la taille et la dynamique des populations de roussettes ils peuvent donc, bien qu'ils aient été réduits de moitié depuis 2004, passant de 10 à 5 par jour par chasseur, être trop permissifs par rapport à ce qui serait soutenable. De plus, de nombreuses actions de braconnage sont observées chaque année (e.g. coups de feu à proximité des gîtes de roussettes en septembre, arrestations de braconniers et/ou receleurs chaque année). Il en résulte que la soutenabilité de la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie est à ce jour inconnue et reste à évaluer, notamment à l'aune des changements s'opérant actuellement (fragmentation des habitats, augmentation de la chasse récréative, changement climatique, prédation par les chats harets et intensification des feux de forêt) associés aux menaces naturelles telles que les cyclones, sécheresses ou les maladies.

1.4 Objectifs de la thèse

A l'échelle planétaire, on assiste actuellement à une érosion rapide de la biodiversité principalement causé par la destruction et la dégradation des habitats naturels, les espèces envahissantes et la surexploitation, les changements climatiques pouvant amplifier leurs effets. La croissance démographique et industrielle de l'humanité, en plus d'être le moteur des changements climatiques, alimentent et renforcent l'importance de ces menaces anthropogéniques qui pèsent sur la biodiversité. Afin de pouvoir mettre en place des stratégies de conservation efficace, il convient aux biologistes de la conservation de définir, à différentes échelles géographiques, les zones et les espèces les plus vulnérables et donc prioritaires. Une fois cette première étape franchie, il devient nécessaire de diagnostiquer la situation et de caractériser les menaces de manière précise de façon à pouvoir élaborer des solutions de conservation basées sur des données robustes. La Nouvelle-Calédonie, *hotspot* de biodiversité d'Océanie abritant une faune et une flore très diversifiée avec des taux d'endémismes hors du commun, se positionne comme un territoire avec une priorité mondiale de conservation. Contrairement à d'autres territoires voisins, la Nouvelle-Calédonie n'abrite que peu d'espèces de mammifères terrestres indigènes. En effet, les seuls mammifères terrestres indigènes qu'abrite la Nouvelle-Calédonie sont les chauves-souris qui sont au nombre de neuf espèces dont six sont endémiques. Parmi ces neuf espèces de chauves-souris, quatre sont des chauves-souris frugivores et nectarivores et deux constituent un gibier particulièrement prisé par l'ensemble des communautés néo calédoniennes et les chats harets : *Pteropus ornatus* (endémique) et *P. tonganus* (indigène). Plusieurs indicateurs montraient une diminution des populations de ces deux espèces sympatriques au mêmes exigences écologiques ce qui nous a conduit à mener la présente étude dans l'objectif d'évaluer la sensibilité de ces espèces et l'impact sur leur population de la chasse actuelle et de la prédation par les chats harets.

La première partie de ce travail (Chapitre 1) vise à dresser un bilan de l'état des populations de roussettes sur la province Nord de la Nouvelle-Calédonie. Afin de fournir les premières preuves sur la dynamique des populations et les taux de récolte des roussettes en Nouvelle-Calédonie, nous sur des entretiens avec des personnes ressources pour rassembler les connaissances locales sur l'emplacement des gîtes diurnes depuis le début des années 1970. Cette enquête a permis de réaliser un inventaire à grande échelle des gîtes sur la province du Nord de la Nouvelle-Calédonie afin d'évaluer la persistance à long terme des gîtes ainsi que leur composition spécifique. En outre, nous avons analysé les données d'un échantillon de gîtes dont les effectifs

ont été comptés chaque année afin de fournir des estimations sur la taille et la tendance de la population (2010-2016). En combinant ces données à une récente sur la consommation des ménages néo calédoniens, nous avons calculé les taux de prélèvements de *Pteropus ornatus* et *P. tonganus* combinés. Enfin, nous avons discuté des actions potentielles à entreprendre pour assurer la durabilité à long terme de la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie.

Ensuite, nous avons évalué la durabilité du système de chasse impliquant *P. ornatus* et *P. tonganus* en Nouvelle-Calédonie (Chapitre 2). Pour ce faire, nous avons procédé à une analyse approfondie du système de chasse en combinant 1) une enquête sur le nombre et les effectifs de gîtes de roussettes sur les provinces Nord et Sud afin d'estimer la taille de la population de roussettes, 2) un questionnaire anonyme sur les pratiques de chasse combiné à des statistiques sur les permis de chasse pour en déduire les quantités prélevées annuellement (Annexe 1), 3) un suivi spécifique des gîtes pour estimer la fécondité et 4) des données sur l'âge à la mort des roussettes tuées par la chasse pour estimer le taux de survie des adultes et la sensibilité à la chasse par classe d'âge. Le questionnaire a également permis d'évaluer l'acceptation par les chasseurs d'un ensemble de réglementations alternatives visant à améliorer la durabilité du système de chasse. Enfin, nous avons construit un modèle démographique stochastique, tenant compte de l'incertitude des paramètres, pour quantifier l'impact actuel de la chasse sur les roussettes sur la Grande Terre de la Nouvelle-Calédonie mais aussi pour comparer les mérites des nouvelles réglementations de chasse avec leur niveau d'acceptation par les chasseurs, comme premier pas vers une gestion adaptative.

Avec pour objectif de dresser un bilan objectif des connaissances actuellement disponibles sur l'impact et la prédation des chats sur les chauves-souris, nous avons entrepris un examen global des preuves disponibles de l'impact des chats sur les chauves-souris en rassemblant la littérature scientifique et les preuves contenues dans la base de données de la Liste rouge de l'UICN (Chapitre 3). Ce travail nous a permis de fournir une synthèse complète des données sur les chauves-souris pour lesquelles le chat représente un prédateur ou une menace. Mais aussi d'identifier si une famille de chauves-souris souffre d'une incidence plus élevée (ou plus faible) de la prédation par les chats que les autres et s'il existe des variations dans l'incidence de la prédation des chauves-souris par les chats dans différents habitats. Ce travail a également permis d'évaluer la fréquence d'apparition des chauves-souris dans le régime alimentaire des chats. Sur cette base, nous avons pu identifier

les lacunes dans les connaissances et recommander des priorités de recherche et de conservation qui pourraient améliorer notre compréhension et aider à réduire l'impact des chats sur les populations de chauves-souris.

Suite à cela nous avons cherché à estimer le nombre d'individus de trois espèces du genre *Pteropus ornatus, tonganus et vetulus* prélevés par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie (Annexe 2). Nous nous appuyons pour cela sur les fréquences d'occurrences de restes de roussettes dans le régime alimentaire de populations de chats harets obtenues via l'analyse de 6105 fèces collectées entre 2011 et 2020. Pour cette étude, nous avons donc construit différents scénarios basés sur des densités de chats harets moyennes théoriques en tenant compte d'éléments de littérature de la région. Nous avons ensuite croisé les données de fréquences d'occurrences de restes de roussettes dans les fèces de chats avec ces scenarios de densité pour estimer les effectifs théoriques de roussettes (densité dépendant) prélevées par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie.

Enfin, après un bilan des résultats obtenus au cours de ce travail nous discutons de solution de gestion future des populations de roussettes chassées en Nouvelle-Calédonie. L'axe de discussion choisi pour finaliser ce travail est une vision opérationnelle et intégrée de la gestion qui offre un panorama des différentes leviers disponibles et/ou à mettre en place pour favoriser l'instauration d'une gestion adaptative dans le contexte Océanien multiculturel dans lequel se trouve la Nouvelle-Calédonie. L'ensemble des communications et productions réalisées au cours de ce travail sont présentées en Annexe 3.

2 Chapitre 1 : Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia

2.1 Informations

Auteurs : Malik Oedin[1,2], Fabrice Brescia[1*], Mélanie Boissenin[1], Eric Vidal[2,3], Jean-Jérôme Cassan[4,] Jean-Claude Hurlin[1ǂ] & Alexandre Millon[5]

[1] *Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Equipe ARBOREAL (AgricultuRe BiOdiveRsité Et vALorisation) BP 73, 98890 Païta, Nouvelle-Calédonie.*

[2] *Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie*

[3] *UMR Entropie (IRD, Université de La Réunion, CNRS), Labex-Corail, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie*

[4] *Province Nord, Direction du Développement Economique et de l'Environnement, Service impact environnemental et conservation (DDEE), Service impact environnemental & conservation, 98860 Koné, Nouvelle-Calédonie*

[5] *Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Technopôle Arbois-Méditerranée, Aix-en-Provence, France*

ǂ deceased

* – Corresponding author email address: *brescia@iac.nc*

Statut : Publié dans le journal *PLOS One* (Annexe 4)

Citation : Oedin, M., Brescia, F., Boissenin, M., Vidal, E., Cassan, J. J., Hurlin, J. C., & Millon, A. (2019). Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia. *Plos one*, *14*(12), e0224466.

DOI : https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466

Contribution des auteurs : FB, MB & JJC ont contribué à la mise en place des suivis. JCH et MB ont grandement participé à l'acquisition des données. MO & AM ont réalisé les analyses. MO, AM, FB et EV ont rédigé le manuscrit et MB et JJC ont revu la version finale.

Résumé

L'évaluation des tendances démographiques et de leurs facteurs sous-jacents est essentielle pour proposer des actions de conservation efficaces. Cette évaluation peut être particulièrement difficile lorsqu'il s'agit d'animaux très mobiles, craintifs et nocturnes comme les roussettes. Nous avons étudié ici la dynamique des populations chassées de *Pteropus ornatus* et *P. tonganus* dans la province Nord de la Nouvelle-Calédonie. Tout d'abord, une enquête ethnoécologique impliquant 219 experts locaux a permis d'identifier 494 gîtes de roussettes. L'état actuel a été évalué pour 379 d'entre eux, dont 125 n'étaient plus occupés, ce qui représente une perte de 33 % sur environ 40 ans. Ensuite, des comptages spécifiques à l'espèce, effectués sur 35 gîtes et un échantillon d'animaux tués par les chasseurs, ont révélé que l'espèce endémique, *P. ornatus*, était dominante (68,5 %). Entre 2010 et 2016, 30 gîtes ont été comptés chaque année pendant la période précédant la mise-bas. La taille des gîtes était en moyenne de 1 425 ± 2 151 individus (N = 180 comptages) et présentait de fortes variations d'une année sur l'autre (CV spécifique aux gîtes = 37-162 %). Si nous avons enregistré une variation interannuelle significative, nous n'avons pas détecté de baisse significative sur la période de 7 ans, bien qu'un gîte ait peut-être disparu. La taille de la population des deux espèces combinées a été estimée à 338 000-859 000 individus répartis sur environ 400 gîtes en province du Nord. Les roussettes sont des espèces de gibier très appréciées et constituent l'alimentation traditionnelle de toutes les communautés de Nouvelle-Calédonie. Les prélèvements annuels issus d'une sur la consommation des ménages néo calédoniens nous ont permis d'estimer les taux de récolte à 5-14%. Un tel niveau de récolte pour des espèces à la démographie "lente", l'apparition du braconnage et du commerce illégal, suggèrent que l'utilisation actuelle des espèces pourrait ne pas être durable et que des études supplémentaires sont absolument nécessaires.

Keywords: roost disappearance; fly-out count; fruit bat; socio-ecological surveys; hunting bags; harvest sustainability

2.2 Introduction

In the current context of rapid loss of biodiversity (Ceballos et al., 2017), identifying wildlife populations at risk and implementing evidence-based conservation actions are priorities. Habitat loss and degradation, invasive species and overharvesting are the three main threats to biodiversity to date, with climate change possibly magnifying such effects (Clavero and Garciaberthou, 2005; Rosser and Mainka, 2002; Thomas et al., 2004). When species are suffering from multiple threats simultaneously, it becomes urgent to transcend surveillance monitoring and implement adaptive management strategies (Nichols and Williams, 2006).

Of the 65 taxa of flying-foxes (fruit bats of the genus *Pteropus*), those occurring on islands (53 species) are among those species facing multi-faceted threats (Brook et al., 2019; Vincenot et al., 2017b). The conservation of flying-foxes in tropical islands is of paramount importance as they are key species in the functioning of insular ecosystems (Cox et al., 1991; Vincenot et al., 2017b), providing essential ecological services such as plant pollination and seed dispersal (Aziz et al., 2017b; Hansen and Galetti, 2009). Most flying-fox species are hunted, legally or not, including species with vulnerable conservation status or worse (at least 49 species; (IUCN, 2020a; Vincenot et al., 2017b). Overexploitation and habitat loss have already led to the extinction of four species of flying-foxes and brought others to the verge of extinction, such as *Pteropus rodricensis*, *P. aruensis* or *P. pselaphon* (IUCN, 2020a). Their habit of forming large camps for roosting during the day, gathering hundreds to thousands of individuals, makes flying-foxes particularly sensitive to hunting, with negative effects of disturbance of a large number of animals adding to mortality (Brook et al., 2019; McIlwee and Martin, 2002; Mickleburgh et al., 2002; Pierson and Rainey, 1992a).

Over millennia, flying-foxes have co-existed with humans in South West Pacific islands and have, in many instances, become key elements to Melanesian cultures as totem animals, ceremonial food, and element of the manufacturing of sacred items (traditional currency or weapon) as well as medicine (Bani, 1992; Bowen-Jones and Entwistle, 2002; Lavery and Fasi, 2019; Sinavaiana and Enright, 1992). Yet, the spreading of firearms and the increase of recreational hunting by other communities currently challenge the concept of sustainable harvesting in many areas (IUCN, 2020a; Vincenot et al., 2017b). Ensuring the sustainability of such complex socio-ecological systems, involving species facing multi-faceted threats, is a major challenge ahead of conservation biologists (Crawford et al., 2018; Nichols and Williams, 2006; Nichols et al., 2007). However, very few perennial monitoring programs of flying-foxes dynamics are on-going (Australia,

Madagascar and New Caledonia; (Boissenin et al., 2016; Brook et al., 2019; Westcott et al., 2018), thereby preventing the assessment of population dynamics and the onset of effective conservation actions. This situation is partly due to the notorious difficulty of monitoring highly mobile, gregarious and nocturnal organisms such as flying-foxes (Westcott et al., 2012). Count data are then associated with high spatial and temporal variance, thus reducing the ability to detect significant population trends.

Bats are the only terrestrial native mammals of the New Caledonian archipelago (South Pacific, Melanesia), and this biodiversity hotspot is hosting four flying-fox species, three of them being endemic (Myers et al., 2000). The two largest species, the endemic ornate flying-fox *Pteropus ornatus* (Gray, 1870) and the native Pacific flying-fox *Pteropus tonganus* (MacGillivray, 1960), are hunted for food by all communities inhabiting the island. Furthermore, flying-foxes play a central role in the culture of the Melanesian community (Kanak) (Boissenin and Brescia, 2009; Fossier et al., 2017) especially during the yam celebration, the main social event of the Kanak culture (Leblic, 2002, 1989). Flying-foxes have a relatively 'slow' demography (maximum one young per female per year) and their resilience to the current harvesting pressure in New Caledonia is unknown.

Here, in an attempt to provide first evidences about population dynamics and harvesting rates of flying-foxes in New Caledonia, we took advantage of expert interviews to gather local knowledge about location of diurnal roosts since the early 1970's. This survey has led to a large-scale roost inventory in the largest region of New Caledonia, the Northern Province, to assess long-term persistence of flying-fox roosts as well as their specific composition. In addition, we analysed data from a sample of roosts that has been monitored annually in order to provide estimates for population size and trend (2010–2016). Combining such data to a recent household survey on food consumption, we derived harvesting rates for *Pteropus ornatus* and *P. tonganus* combined. Finally, we discussed potential actions to be undertaken to ensure the long-term sustainability of flying-fox hunting in New Caledonia.

2.3 Methods

2.3.1 Model species

The ornate flying-fox *Pteropus ornatus* is one of the three species endemic to New Caledonia and considered as Vulnerable (IUCN, 2018). The Pacific flying-fox *P. tonganus* is widespread over South Pacific islands and considered as Least Concern (IUCN, 2020a). Both species are large-bodied fruit bats with a wing-span of 100–110 cm and weight averaging 669 ± 69 g (N = 58) and 629 ± 73 g (N = 8) for adult *P. ornatus* and *P. tonganus*, respectively (Boissenin et al., 2016; Brescia, 2007). These two species occur over the whole New Caledonia and share ecological requirements to a large extent. Diurnal roosts typically gather the two species on the same trees.

P. ornatus and *P. tonganus* show similar reproductive schedules with mating occurring from March to May. The gestation period lasting about six months, most births are observed from mid-September to mid-November. Lactation spans until March/April, such that breeding females are involved in reproduction all year long (S1 Fig). Females can breed from the age of three years and raise one offspring per year (occurrence of twins being exceptionally recorded; (Boissenin and Brescia, 2009; Brescia, 2007; Pierson and Rainey, 1992a)).

2.3.2 Study area, expert interviews, roost inventory, count methods & annual bags

The surveys took place in the Northern Province of New Caledonia mainland (21.1˚ S, 164.9˚ E; 9583 km^2 i.e. 52% of the territory). It is composed of 203 Melanesian tribes (Kanak) in 17 municipalities and totalling 18.8% (50,487 people including 35.578 Kanaks) of the whole New Caledonian population (Isee NC, 2014). A roost inventory was based on field records and interviews of local experts including hunters, naturalists, nature guides, wildlife rangers and land owners, from Kanak and other communities. The survey was completed between 2006 and 2009 and covered 87% of the Northern Province area. The experts were identified according to their local reputation regarding flying-fox knowledge. The interviews were conducted to collect expert knowledge about roost locations and their history (current status, disappearance or recent appearance). A total of 370 persons were interviewed among which 219 provided relevant information.

Following this survey, a sample of 35 roosts was selected in 2008, spread over the whole Northern Province and encompassing the whole range of roost size (35–4,000 bats) to estimate the relative proportion

of the two species. Direct observations were made at large distance (>100m), with a 20×60 telescope to avoid disturbance. This study was approved by the environmental service of the Northern Province of New Caledonia. We got permission from all land owners in case roosts were located on private land. All detected individuals were identified as *P. ornatus* or *P. tonganus* based upon coat colour and the shape of the golden breast patch. The specific proportion obtained at each roost was then averaged across the 35 roosts and weighted by roost size (estimated with the same method as described below). To ascertain this specific proportion, we used an additional source of data based on a sample of animals killed by hunters. The mean proportion between these two independent datasets was used to derive the specific proportion and population size.

Between 2010 and 2016, thirty-day roosts, for which the location allowed us to carry out proper counts, were chosen to conduct fly-out counts. This selection gathered roosts of all sizes (roost mean counts ranging from 21 ± 27 to 5328 ± 2893; see Fig 1 and Fig 2) as an attempt to obtain a representative view of the roosts occurring in the Northern Province. However, so as to ensure repeated surveys could be carried out over the long-term given the involvement of local people, roots were also selected for their relative accessibility. As a consequence, the roots counted were closer to tribes than expected by chance (log-log model; $\beta = -0.24 \pm 0.06$, $P < 0.001$). We found no correlation between roost abundance (average across years) and distance to tribe ($r = 0.004$, $P = 0.99$), although we acknowledge this correlation is calculated on a truncated distribution of distance (S2 Fig).

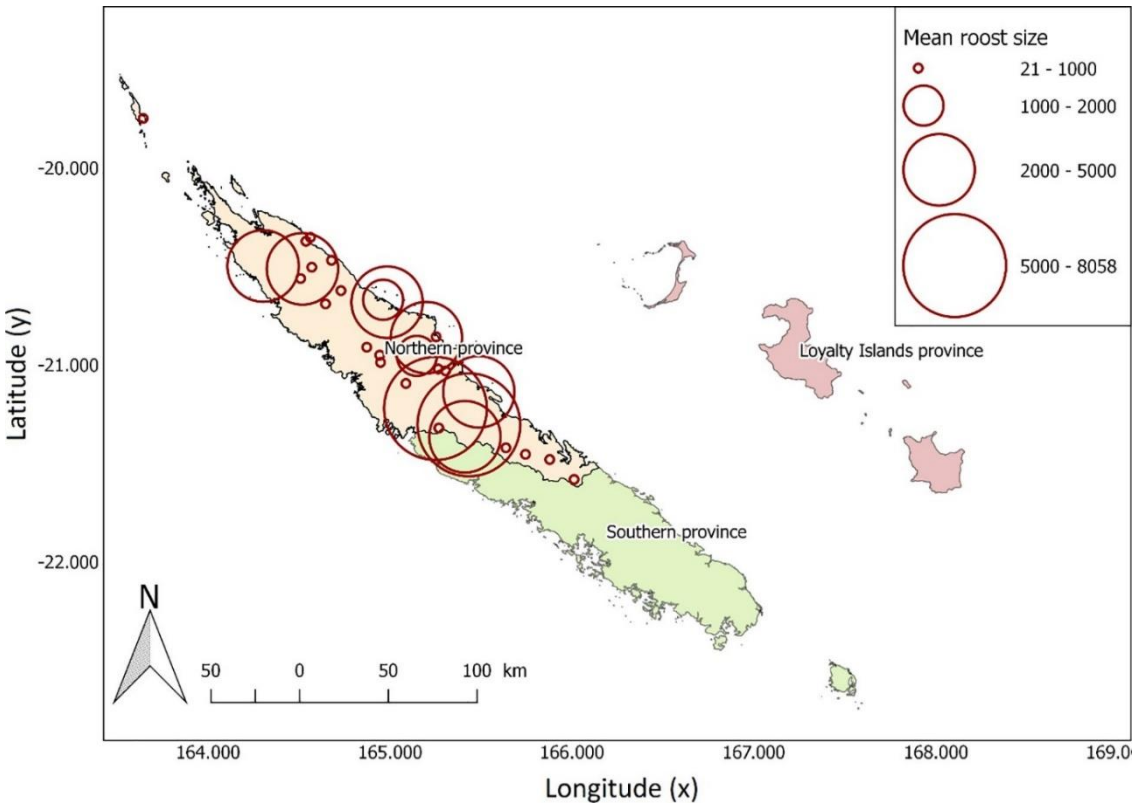


Figure 1. Locations of the 30 surveyed roosts of ornate and Pacific flying-foxes in the Northern Province of New Caledonia. The size of the circles is proportional to the average number of flying-foxes counted at roosts over the 2010–2016 survey period *(Geographic coordinate systems: RGNC 1991 / Lambert New Caledonia)*.

Counts took place annually in September, at the start of the parturition period, characterized by important gathering for both species (Boissenin, 2010a, 2010b; Brescia, 2007). Of the 30 roosts surveyed, 16 have been counted the seven years of the study (average number of counts per roost: 5 ± 2, 180 counts in total). Flying-foxes were counted at dusk (from 1 hour before sunset until no bat was detected for a period of 15 minutes, usually corresponding to 45 minutes after sunset) when leaving the roost for foraging (see also (Brook et al., 2019; Eby et al., 1999; Kunz et al., 2009; Utzurrum et al., 2003)). The two species cannot be distinguished during fly-out and counts refer thus to total abundance. Fly-out counts realised from a vantage point were preferred over counts realised below the roost (Boissenin, 2010a; Utzurrum et al., 2003), despite this technique has sometimes been judged as less accurate (Forsyth et al., 2006; Westcott et al., 2015). However, we believe this method was the most appropriate for counting flying-foxes in New Caledonia as: i) roosts are located in dense tropical forests where the canopy often hides a large proportion of animals, ii) flying-foxes are highly sensitive to disturbance when roosting, possibly because of intensive hunting, and do not tolerate observers walking close to roosting trees (typically <300m) and iii) maximal roost size recorded in New Caledonia (19,000 individuals) did not exceed observers' counting capability (Boissenin, 2010b,

2010a). Only one roost was counted during daytime from a vantage point because of the exceptional visibility of the animals within the trees. Counts were systematically made by a pair of observers located on the same vantage point, each of them being responsible for counting half of the skyline. A pilot study has been conducted in April 2010 on 21 roosts so as to train 27 observers and identify adequate vantage points in order to maximise count accuracy. To reduce possible bias due to strong daily variations (e.g. because of adverse weather), counts were repeated over three consecutive days and the maximum number was selected for the analyses. For counts performed for one or two days only (N = 16), we applied a correction based on the average percentage of flying-foxes missed estimated from counts over three days (one count, $N^* = N + 28\%$; two counts, $N^* = N_{max} + 18\%$). Data are available as online supplementary material (S1 Fig and S1 File).

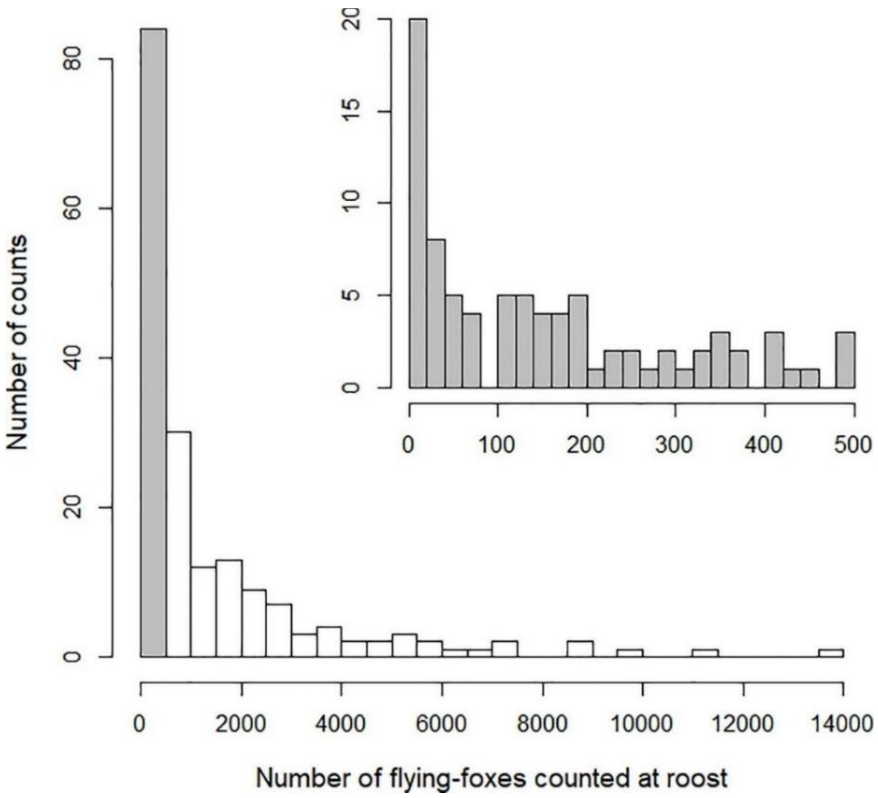


Figure 2. Distribution of the 180 counts made on the sample of 30 flying-foxes roosts of ornate and Pacific flying-foxes in the Northern Province of New Caledonia between 2010 and 2016. *Counts of 0 were made in 9 occasions on four different roosts. The inserted histogram further details the distribution of the first interval (0–499 individuals; grey bar).*

The number of flying-foxes harvested over a year was estimated from a sociological survey conducted by Quid Novi for the New Caledonian Government, on household consumption, including natural resources, based on a sample of 200 households per month from all New Caledonian communities in each Province in 2016 and 2017 (Direction de l'Environnement Province Sud, *pers. comm.*).

2.3.3 Data analyses

We tested for the occurrence of a linear trend in total flying-fox abundance over time using Generalized Linear Mixed Models (GLMM) using a negative binomial distribution of error. The negative binomial distribution was preferred over a Poisson distribution because of the large over-dispersion observed in counts. Successive annual counts at the same roost cannot be considered as fully independent statistical units. To account for this, we added roost identity as random factor and a first-order autoregressive correlation structure (AR1) to model residuals (Zuur et al., 2009). Spatial proximity among roosts can also affect the hypothesis of data independence so we assessed spatial autocorrelation in model residuals. No pattern was detected, as confirmed by the use of *testSpatialAutocorrelation* function, *blemco* package. The adequate random structure was selected according to a likelihood ratio test between umbrella models with and with- out random structure (Zuur et al., 2009). As a final step, we plotted the distribution of standardised residuals according to each covariate retained in the best model to verify homoscedasticity. We further investigated the potential inter-annual non-linear variation in flying-fox abundance using Generalized Additive Mixed Models (GAMM), with year as a smooth term and other model specifications as above.

We estimated the total population size of *P. ornatus* and *P. tonganus* in the Northern Province by randomly selecting 30 counts out of the 180 roost counts available using a bootstrap procedure with replacement (1,000,000 iterations). The median population size obtained was then multiplied by the number of roosts recorded in the Northern Province, assuming 1) the roosts left unchecked had a probability of persistence equal to the sample of roosts that have been checked and 2) the fraction of the study area not sampled (13%) host similar roost densities. This procedure assumes all roosts have been detected by local stakeholders in the sampled area and may therefore provide a conservative figure.

Analyses were carried out using R 3.4.0 (R Core Team, 2019). Models were run using the function *glmer.nb* from the package *lme4* for GLMMs, the function *gamm* from the package *mgcv* for GAMMs and the function *lme* from the package *nlme* for LMMs. Residual dispersion was assessed using the package *DHARMa*.

2.4 Results

2.4.1 Roost persistence based according to expert local knowledge

The information gathered from 219 experts allowed us to identify 494 flying-fox roosts across the Northern Province of New Caledonia. A total of 379 roosts were checked in the field (115 left unchecked due to budget limitation), among which 254 were still active and 125 were no longer found occupied despite intensive research. This represents a loss of 33%. The time scale of this loss was defined following experts' answers, between 30 and 40 years (prior to 2009). No expert notified the appearance of a roost over his/her lifetime.

2.4.2 Roost specific composition, total population size and harvesting rate

Over the 35 roosts surveyed for estimating specific composition, species determination was possible for 19,997 individuals (mean number of individuals per roost: $N = 767 \pm 960$). The proportion of the endemic *P. ornatus* averaged 60% ± 25 (range: 2–100%) and was not significantly correlated with roost size ($r = -0.17$, $P = 0.33$). The proportion of *P. ornatus* derived from animals killed by hunters was higher (77%, $N = 155$). The specific proportion between these two datasets averaged 68.5%.

Flying-foxes roost size averaged 1,425 ± 2,151 individuals (median = 559, range = 0−12,504; $N = 180$ counts on 30 roosts; Figs 1 & 2). Considering solely the 16 roosts surveyed over the 7 years of the study, counts averaged 1,625 ± 2,552 individuals (median = 554, $N = 112$ counts).

Assuming our roost sample was representative for the population occurring in the North- ern Province, the median population size of two species combined was estimated at 563,000 flying-foxes (90% Confidence Interval: [338,000−859,000]) distributed across an estimated 399 roosts. Considering the estimated specific composition, population size was estimated at 232,000−588,000 and 106,000−271,000 for *P. ornatus* and *P. tonganus*, respectively. With an annual number of flying-foxes killed by hunters over the Northern Province estimated at 45,724, the median harvesting rate reached 9.4% [5.3−13.5] for both species combined.

2.4.3 Temporal variation in flying-fox abundance

Among the 30 roosts monitored with annual fly-out counts, three roosts showed temporary disappearance (one year) over the seven years of the study, and another roost hosting 481 ± 374 individuals between 2010 and 2012, fell down to 5 individuals in 2013 and none over the last 3 years.

Roost counts showed a strong among-year variation with an average coefficient of variation of 85% (range among roosts: 37–162%, N = 30 roots; Fig 2, S3 Fig). Overall abundance of flying-foxes showed no significant temporal trend between 2010 and 2016 (GLMM, β = −-0.075 ± 0.088 on log scale, P = 0.4). The GAMM analysis revealed a significant non-linear variation of the number of flying-foxes over time with a slight increase from 2010 to 2011, followed by a decline until 2014 and another slight increase until 2016 (estimated degree of freedom = 3.52, F = 2.83, P = 0.02; Fig 3).

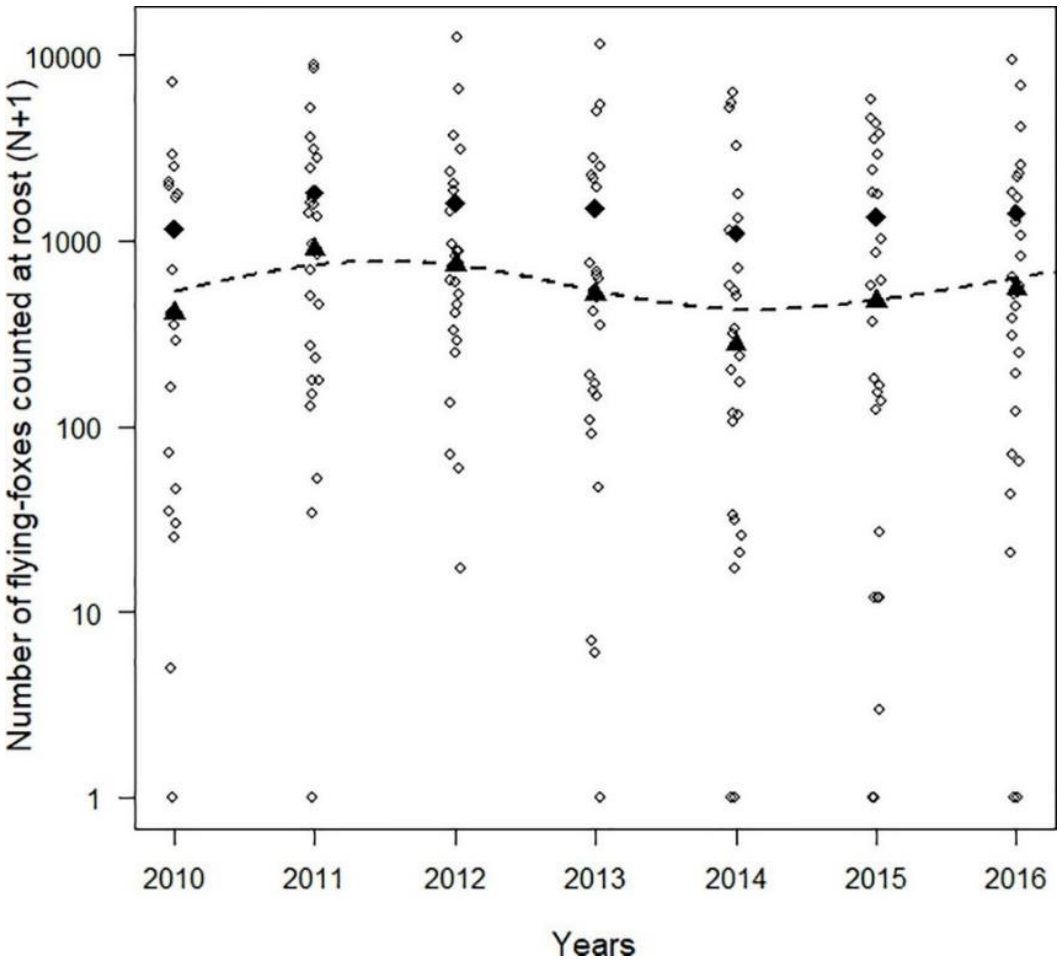


Figure 3. Combined population trends of ornate and Pacific flying-foxes in the Northern Province of New Caledonia from a sample of 30 roosts counted between 2010 and 2016. *Annual average and median values are depicted by diamond shapes and triangles respectively. The dotted line refers to the mean predicted value from the GAMM analysis. Note the log_{10}-transformed y-axis.*

2.5 Discussion

A third of the 379 diurnal roosts of flying-foxes for which we collected a precise location from local knowledge in the Northern Province of New Caledonia seems to have disappeared over 30–40 years (1970's-2000's). Diurnal roosts typically hosted the two species, *Pteropus tonganus* and *P. ornatus*, with a higher proportion of the latter (60%), endemic to New Caledonia, and gathered an average of 1,425 ± 2,151 individuals. We estimated the total population size of these two species for the Northern Province at 338,000−859,000 flying-foxes distributed over ca. 400 roosts. The annual hunting bag by the different communities composing the Northern Province suggested an annual harvesting rate of 5.3−13.5%. A count survey realized between 2010 and 2016 on a sample of 30 roosts showed overall stability with slight inter-annual varia- tions, although one roost went possibly extinct.

2.5.1 Estimates of temporal trends from expert and count surveys

While the count survey revealed an apparent stability of flying-fox numbers between 2010 and 2016, evidence gathered from local experts seems to indicate an important loss of roosts over three to four decades. This apparent contradiction partly arose from the mismatch between survey periods (2010–2016 *vs*. 1969–2009) and lengths (7 *vs*. 30–40 years). Nevertheless, these results could be reconciled if we consider that one of the 30 roosts included in the count survey possibly disappeared over the seven-year period. The disappearance of a third of the roosts over 40 years is equivalent to an annual loss of 0.75%. Reported to a sample of 30 roosts over 7 years, we can expect a loss of 1.6 roosts.

Expert interviews allowed us to collect information on roosts locations, subsequently checked in the field, to estimate flying-fox population dynamics on large spatial and temporal scales, with a relatively limited amount of resources. Such an approach, however, is not free of biases. First, imprecise localisations gathered from experts or failure to detect roosts in the field may have led to the wrong record of a roost loss. If a small roost may indeed remain unnoticed during the day, observations from vantage points at dusk when flying-foxes are leaving their roost ensured a high detection probability. Second, roosts may have moved from one place to another over the long period of time considered here. Flying-foxes are well known for their high fidelity to roosting sites, even when subject to some level of disturbance (Hahn et al., 2014; Pierson and Rainey, 1992a; Racey et al., 2009). However, we believe such data provide useful evidence for assessing the status of

flying-foxes and, overall, it is unlikely the aforementioned biases can explain the observed loss. This provides an example of how much citizen science can be useful and informative when facing a knowledge gap with no historical record available (Brook and McLachlan, 2008; Huntington, 2000; Predavec et al., 2018; Ziembicki et al., 2013).

Counts of animals typically suffer from high variance, especially when considering highly gregarious and mobile species such as flying-foxes (Forsyth et al., 2006; Westcott et al., 2015). The large variance observed here (CV of global average: 151%) certainly reduced the power to detect a significant trend over seven years. It is noteworthy, however, that a significant among-year variation was detected with the generalized additive modelling, suggesting our survey method might be adequate to monitor long-term trends of New Caledonian flying-foxes. In order to limit the impact of between-roost movements on estimates, we systematically conducted counts during the same, relatively restricted, period (September). Count accuracy can also be affected by meteorological conditions or directions used by flying-foxes when leaving the roost to join foraging areas. As an answer to this, we performed counts on three consecutive days in most instances. Movements among a set of connected roosts can also add noise to the data. These two factors, how- ever, if they reduce the statistical power to detect a temporal trend, are unlikely to systematically bias our results. If our results suggest an apparent stability over the short-term, we have however to be cautious as important inter-annual variations may hide an actual decline.

2.5.2 Estimates of population size and harvesting rate

Based upon our expert and roost count surveys, we estimated the flying-fox population size in Northern Province between 338,000 and 859,000 individuals distributed over ca. 400 roosts (*P. ornatus* and *tonganus* combined). Considering median estimates, population size reached 338,000 individuals for the endemic *P. ornatus* and 225,000 for *P. tonganus*.

We estimated harvesting rates by the different communities of the Northern Province of New Caledonia between 5.3 and 13.5%. Hunting of *P. ornatus* and *P. tonganus* is regulated by two globally similar provincial laws on mainland. The hunting period is restricted to 8–10 days in April (weekends only) with a daily quota of five animals per hunter. Hunting is strictly for- bidden at <300m from roosting sites and after dusk. Such regulations, however, only slightly overlap with the schedule of traditional hunting by the Kanak community

around Yam celebration (S1 Fig). The Yam celebration, the main social event of the Kanak community (105,000 persons in New Caledonia; (Isee NC, 2014)), includes in most tribes a traditional meal, typically including flying-foxes, and occurs each year between February and July (S1 Fig; (Bourret, 1973; Fossier et al., 2017; Leblic, 2002)). This mismatch between regulation and main use is likely to encourage poaching activities, by all communities, especially given the relatively weak law enforcement.

In New Caledonia, flying-foxes are mostly hunted in flight with fire arms shortly after they leave diurnal roosts for foraging at dusk and at night. Crippling losses inherent to this hunting technique may significantly increase mortality rates due to hunting as 1) a proportion of bats are only wounded and die shortly after and 2) hunters recover only a fraction of the animals they killed, as finding a flying-fox in the dense tropical vegetation with low luminosity is difficult. In addition, gunshots used for hunting flying-foxes were regularly recorded during our count survey in September (1 ± 6 per count, range: 0−100; N = 441 roost counts), suggesting poaching actually occurs throughout the year. Poaching is indeed supported by an illegal trade with one flying-fox worth 1000–7000 XPF on black market (10–70 USD; IAC, *unpub. data*). Altogether, further data are needed to more precisely estimate harvesting rates and to investigate whether current hunting bags are sustainable (Milner-Gulland and Akçakaya, 2001). The relatively 'slow' demography of *Pteropus* species (delayed maturity of females at 3-yr-old, maximum of one offspring per year, maximum age in captivity up to 30 yr-old (Fox et al., 2008), mean age in the wild of 7–15 years (Tidemann and Nelson, 2011; Vardon and Tidemann, 2000; Vincenot et al., 2017b) suggests their populations can only sustain a low to moderate harvesting rate (Brook et al., 2019; McIlwee and Martin, 2002; Mickleburgh et al., 2002; Niel and Lebreton, 2005; Pierson and Rainey, 1992a). Current regulations are ill-adapted to the use of flying-foxes by most stakeholders, a context probably promoting poaching. An adaptive management strategy including open discussions between stakeholders about the period of hunting, the onset of a maximal quota, based on our results, and the systematic tagging of killed animals might improve the situation by reducing poaching, providing local specificities are appropriately accounted for.

Bushmeat trade has been widely recognized as having a strong impact on animal populations (Ling and Milner-Gulland, 2006). Regarding flying-foxes, hunting has been probably the main factor leading to the extinction of *P. tokudae* on Guam (IUCN, 2020a; Pierson and Rainey, 1992a; Sheherazade and Tsang, 2018; Vincenot et al., 2017b; Wiles and Payne, 1986). Poaching can occur directly at roosts, leading to a large number

of animals killed in addition to disturbance, the latter being identified as one of the main factor causing roost desertion (MacKinnon et al., 2003; Niel and Lebreton, 2005; Pierson and Rainey, 1992a). In Niue Island (South Pacific), flying-foxes abandoned their roost, following intense disturbance by hunting, and returned only after 5–10 years (Wodzicki and Felten, 1975). MacKinnon et al. (2003) reported that 27 of 154 *P. rufus* roosts surveyed in Madagascar were abandoned over 10 years, mainly as a result of hunting and destruction of roost trees (Rahaingodrahety et al., 2009). Flying-foxes typically show high roost fidelity. Nevertheless, high level of perturbation may force them to desert and cause major disruption to populations (Hahn et al., 2014; Mildenstein et al., 2005; Parsons et al., 2010; Pierson and Rainey, 1992a; Racey et al., 2009). The loss of flying-fox roosts we documented here may, at least partially, be the consequence of direct but also indirect (disturbance) effects of hunting.

2.5.3 *Pteropus* species in New Caledonia face multiple threats

Current knowledge highlights a negative impact of various environmental factors on flying- fox populations worldwide: habitat destruction, hunting, extreme climatic events (cyclone, heat wave) and invasive species (Jenkins et al., 2007; MacKinnon et al., 2003; Mildenstein et al., 2016; Pierson and Rainey, 1992a; Westcott et al., 2018). In New Caledonia, human activities, such as farming, mining (nickel extraction) and urbanisation (Ibanez et al., 2019; Jaffré and L'huillier, 2010) have reduced the extent, and increased the fragmentation, of wet primary forests by 70% (Myers et al., 2000). Wet forests constitute the main habitat of *Pteropus* species for both roosting and foraging (McConkey and Drake, 2007; Pierson and Rainey, 1992a; Wiles and Johnson, 2004). New Caledonia is also currently subject to an increase of fires leading to further forest loss (Curt et al., 2015; Dumas et al., 2013; Gomez et al., 2015; OEIL NC, 2019). Moreover, the archipelago is exposed to cyclones which may affect flying-foxes directly (injury, mortality) but also indirectly by damaging forests and temporarily depleting fruit and flower resources. Cyclones entail cascading effects by forcing them to feed near human settlements, sometimes directly on the ground exposing them to poaching and predation (McConkey et al., 2004; Pierson et al., 1996; Westcott et al., 2018).

Culling programs have also been undertaken following perceived bat-human conflicts regarding fruit production and risk of disease transmissions to humans, notably in Australia and Mauritius (Florens et al., 2017; Florens and Baider, 2019; Olival, 2016). New Caledonian flying foxes are also potentially exposed to

this risk as highlighted by the killing of 39 flying-foxes in 2015 in the Southern province to estimate the prevalence of Nipah virus in the wild following detections in captive individuals (Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales de Nouvelle-Calédonie, *pers. comm.*).

Finally, a previously unsuspected threat has been recently identified with evidence of predation or competition for food resources by invasive species such as cats, dogs, rats or ants (Dorrestein et al., 2019; Vincenot et al., 2017a; Welch and Leppanen, 2017). In New Caledonia, flying-foxes are commonly found in cat scats all-year round, and in most of forest habitats, but both the way predation is achieved and its impact on populations remains to be assessed (Palmas et al., 2017).

2.6 Conclusions and recommendations

Here we provided first estimates of population size and dynamics of two flying-fox species over the largest province of the New Caledonian mainland. There, flying-foxes play a central role in forest ecosystem functioning and are major game species for the different communities composing New Caledonia. Evidences for intensive hunting and poaching practices suggest annual bags are substantial and further data on flying-fox demography (anthropogenic mortality, fecundity but also movements) are critically needed to assess the long-term sustainability of the species use and, if necessary, to set new hunting regulations.

2.7 Acknowledgments

We thank the IAC staff members for their support in the field and the population of the North- ern Province for sharing their knowledge on flying-foxes. The Wildlife Ranger Brigade of the Northern Province, local NGOs (Association pour la Conservation des Chauves-Souris, Société Calédonienne d'Ornithologie and Dayu Biik) and people from Northern Province helped us in the field for observations and roost censuses. We also want to thank people from the customary areas of Hoot Ma Whaap, Paicî-Cèmuhi, Ajië Aro, Xârâcùù for allowing us to work on customary lands. We also thank the New Caledonian Government through two of its services, the DAVAR (Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales) and the Agence Rurale and Quid Novi for the provision of the data on household consumption. This study was funded by the Northern Province and IAC. MO received a PhD fellowship from the Southern Province of New Caledonia with additional support from IAC. Finally, we want to thank an anonymous reviewer for constructive comments.

2.8 Supporting information



Figure S1. Annual biological cycle of *Pteropus ornatus* and *P. tonganus* in New Caledonia and temporal extent of the legal hunting period and of the Yam celebration.

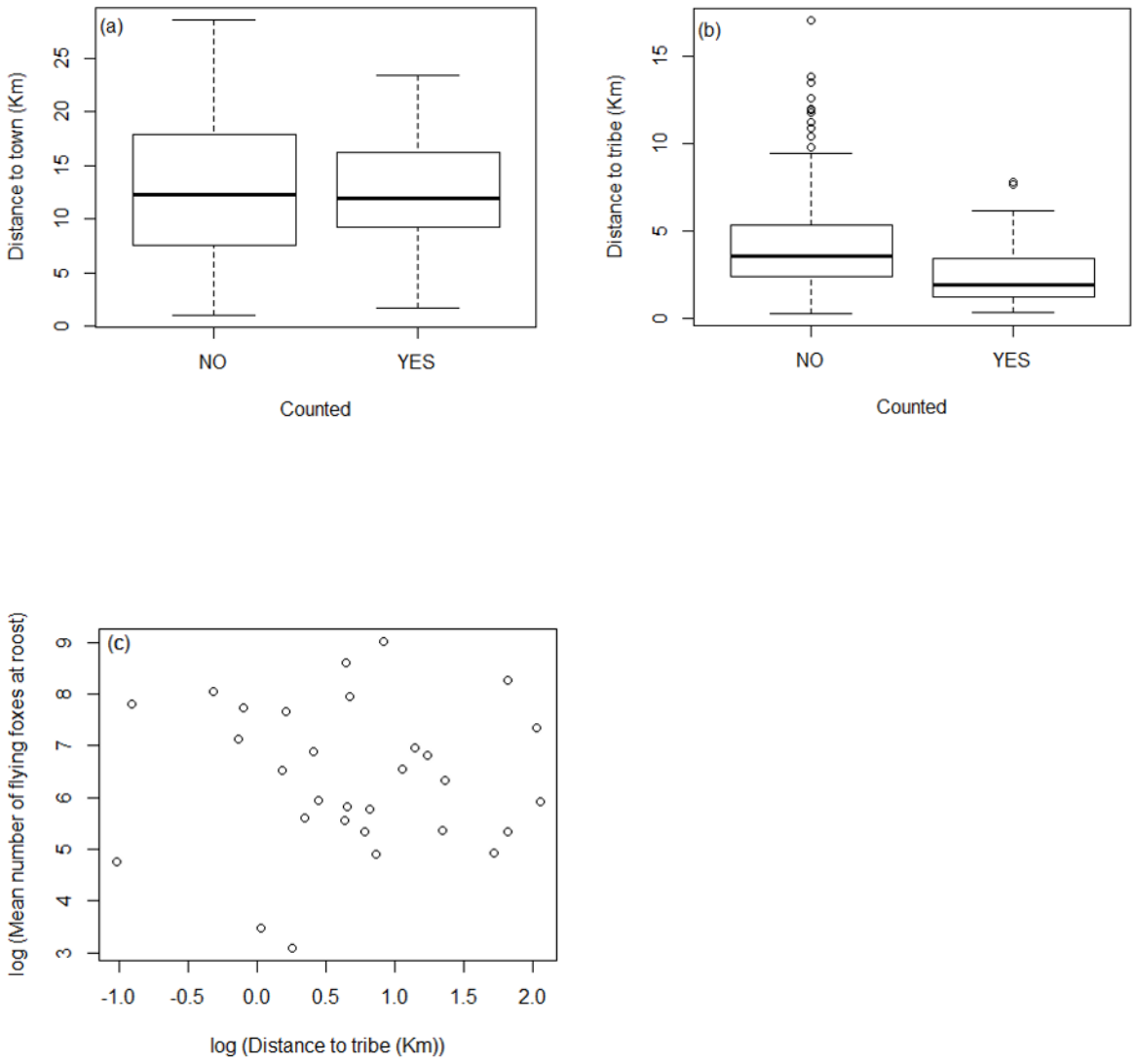


Figure S2. Distance to (a) the nearest town and (b) the nearest tribe according to whether the fly- ing-fox roosts were part of the set of roosts selected for fly-out counts (counted: yes/no). (c) Correlation between the average size of roost and distance to the nearest tribe (both variables are log-10 transformed; r = 0.004, P = 0.99).

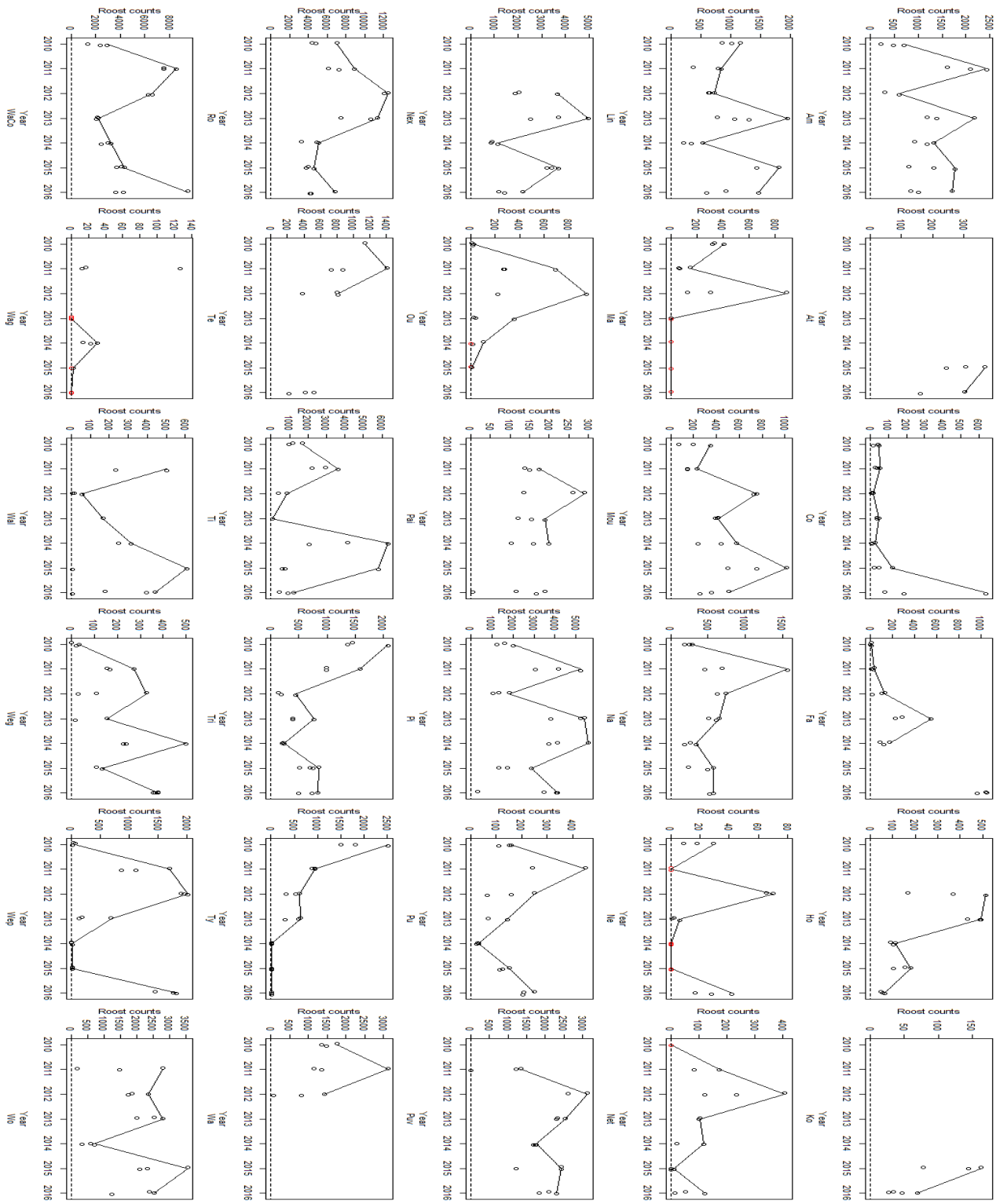


Figure S3. Time-series of flying-fox counts (*Pteropus ornatus* and *P. tonganus* combined) for each of the 30 roosts surveyed in the Northern Province of New Caledonia between 2010 and 2016. *Counts were made in September during the pre-parturition period over one to three consecutive days (maximum counts used for analyses with correction if less than three counts were performed, see Methods). Red dots indicated counts of 0.*

File S1. Time-series of flying-fox counts (*Pteropus ornatus* and *P. tonganus* combined) for each of the 30 roosts surveyed in the Northern Province of New Caledonia between 2010 and 2016. *Counts were made in September during the pre-parturition period over one to three consecutive days (count repetition). XLSX available on: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466.s004*

3 Chapitre 2: Make flying-fox hunting sustainable again: comparing expected demographic efficiency and hunters' acceptance of more restrictive regulations

3.1 Informations

Auteurs : Malik Oedin[1,2,4], Fabrice Brescia[1*], Eric Vidal[2,3] & Alexandre Millon[4]

[1] *Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Equipe ARBOREAL (AgriculturRe BiOdiveRsité Et vALorisation) BP 73, 98890 Païta, Nouvelle-Calédonie.*

[2] *Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie*

[3] *UMR Entropie (IRD, Université de La Réunion, CNRS), Labex-Corail, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie*

[4] *Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Technopôle Arbois-Méditerranée, Aix-en-Provence, France*

[*] – Corresponding author email address: brescia@iac.nc

Statut : Accepté le 27 mai 2021 dans le journal *Ambio* (révision mineures)

Contribution des auteurs : MO, AM & FB ont conçu l'étude. MO & FB, ont coordonné la collecte de données auprès des chasseurs. MO & AM ont réalisé la modélisation. MO, AM & FB ont rédigé le manuscrit et EV a revu la version finale.

Résumé

La chasse est une menace majeure pour la faune sauvage. Cependant, la gestion des systèmes de chasse pour assurer leur durabilité nécessite une connaissance démographique approfondie de l'impact de la chasse. Nous avons développé un cadre intégrant des données écologiques, sociologiques et de modélisation afin de réaliser une évaluation de la durabilité de la chasse au renard volant en Nouvelle-Calédonie et d'évaluer les mérites relatifs d'autres modes de gestion. En utilisant des modèles stochastiques de population par âge, nous avons constaté que le taux de chasse annuel actuel [5,5-8,5%] est susceptible d'entraîner un déclin sévère (-79%) des populations de Pteropus au cours des 30 prochaines années. Cependant, la majorité des chasseurs interrogés (60 %) étaient prêts à adoucir leurs pratiques, ce qui offre une opportunité de gestion adaptative. L'interdiction temporaire récurrente de la chasse (au moins 1 an sur 2) en combinaison avec des zones protégées (≥25%) apparaît comme l'option de gestion la plus efficace et la mieux acceptée. Notre approche intégrative apparaît comme une méthode prometteuse pour assurer la pérennité des systèmes de chasse traditionnels dans un monde en mutation rapide.

Key-words: Adaptive management; Flying-fox; Harvest sustainability; Hunters' survey; Population Viability Analysis; *Pteropus.*

3.2 Introduction

The harvesting of wildlife, hunting particularly, is one of the main drivers underpinning the current loss of biodiversity worldwide (Ceballos et al., 2017; Ripple et al., 2019). Hunting can interfere with genetic, demographic and evolutionary processes and make wild populations to collapse when excessive (Coltman et al., 2003; Milner-Gulland et al., 2003; Sandercock et al., 2011). Widespread transformation of hunting motivations from subsistence to recreational and commercial use, increasing human populations, improved hunting techniques and facilities for large-scale trading are putting exploited populations under increasing pressure (Benítez-López et al., 2017; Fa et al., 2005; Milner-Gulland and Bennett, 2003; Ripple et al., 2016).

Management allowing the sustainability of hunted species is therefore crucially needed and relies on the knowledge of population dynamics to assess the relative merits of alternative management strategies (Nichols and Williams, 2006; Sutherland, 2001). However, conservationists typically face important challenges in obtaining population and harvest data that will ultimately feed population models making difficult the assessment of hunting sustainability (Johnson et al., 2018; Milner-Gulland et al., 2008; Weinbaum et al., 2013). In addition, data on the compliance and acceptability of current or future regulations by hunters are often lacking. However, assessing the level of regulation acceptance by stakeholders is a crucial step of the adaptive management approach ensuring the onset of efficient new regulations capable of improving population dynamics of hunted species (Nichols and Williams, 2006; Rowcliffe et al., 2004; Schroeder et al., 2014).

Mammals are praised game species worldwide with at least 1228 of the 5899 species (21%) hunted for consumption or other use (Bowyer et al., 2019; IUCN, 2020a). According to the IUCN Red List (2020), hunting represents a threat for 47% of the 1654 threatened mammalian species (CR, EN, VU & NT), some groups being more threatened and/or hunted than others. The ecologically and taxonomically diverse order of Chiroptera (bats) represents a group of ca. 1400 species among which more than a quarter are threatened (Frick et al., 2020; IUCN, 2020a). *Pteropus* species, so-called flying-foxes, are facing a global decline of their populations with 41 species of the 59 extant species listed as threatened and already four species recently extinct, making them as one of the most endangered mammalian genus (IUCN, 2020a). Fifty-three *Pteropus* are endemic or restricted to islands increasing their vulnerability (Vincenot et al., 2017b). Finally, 51 flying-fox species are hunted for subsistence, recreational and cultural purposes with some species playing a central role in traditional Melanesian lifestyles (Bräutigam and Elmqvist, 1990; IUCN, 2020a; Lavery and Fasi, 2019).

To date, studies have pinpointed the low resilience of large-bodied bats to hunting (Brook et al., 2019; Brooke and Tschapka, 2002; Epstein et al., 2009; Graham, 1992). However, the sustainability of bat hunting remains to be properly assessed and adequate management strategies to be proposed (Berthinussen et al., 2020).

Here we investigated the sustainability of a hunting system involving two flying-foxes and hunters in New Caledonia, South Pacific. We conducted a thorough assessment of the hunting system by gathering multiples sources of data including: 1) a roost survey and fly-out counts to estimate flying-fox population size, 2) an anonymous questionnaire on hunting practices combined to hunting permit statistics to derive hunting bags, 3) a roost monitoring to estimate fecundity and 4) age-at-death data from flying-foxes killed by hunting to estimate adult survival rate and age-specific susceptibility to hunting. Crucially, the questionnaire also evaluated hunters' acceptance for alternative regulations aiming at moving towards sustainability. Finally, we built a stochastic demographic model, accounting for parameter uncertainty, to quantify the current impact of hunting on flying-foxes and compare the merits of new hunting regulations with their level of acceptance by hunters, as a first step towards adaptive management.

3.3 Material and methods

3.3.1 Study area and species

The study took place in the mainland of New Caledonia (Northern and Southern provinces excluding Loyalty Islands; hereafter New Caledonia; Figure 1). New Caledonia (21.3° S, 165.5 E) was colonized by Melanesians (Kanaks) ca. 3 200 years ago, which were joined by Polynesians and other communities following the arrival of Europeans (French) in the 19th century. Hunting, fishing and family farming still represent important sources of food for New Caledonians (Bouard et al., 2019) and is of cultural importance, especially for Kanaks. Bats are the only native land mammals in the archipelago and flying-foxes and native pigeons that were once hunted only by Kanaks are now hunted for food and recreational purposes by all communities.

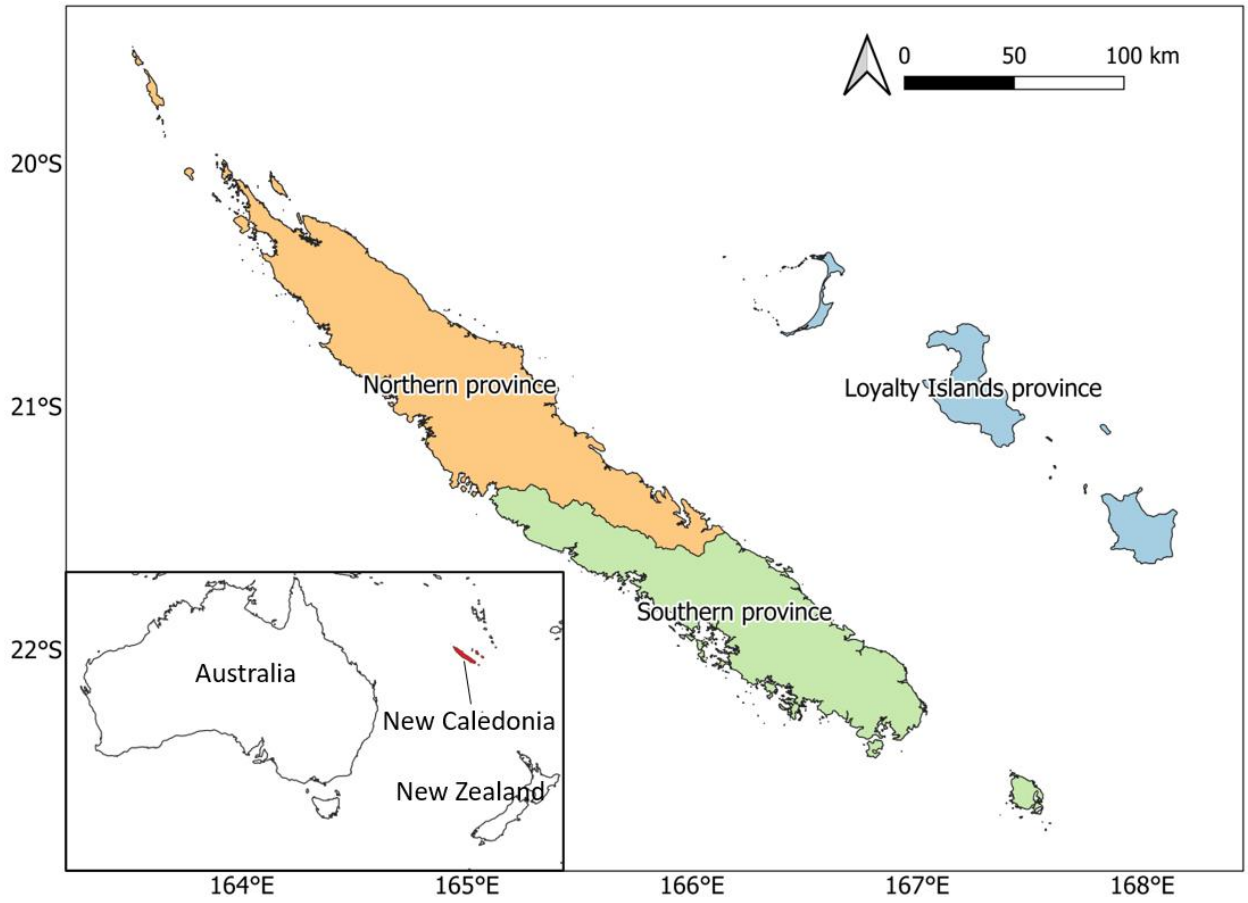


Figure 1: Map of New Caledonia composed of three provinces: Northern, Southern and the Loyalty Islands Province, located in South Pacific (inserted map). Each province has its own hunting regulations regarding flying-fox hunting.

The endemic ornate flying-fox *Pteropus ornatus* Gray, 1870 and the native Pacific flying-fox *P. tonganus geddiei* Quoy & Gaimard, 1830, respectively classified as Vulnerable and Least Concern (IUCN, 2020a), share diurnal roosts and most ecological requirements. These two large-bodied bats are difficult to tease apart during fly-out count at dusk and are not selected by hunters. We considered here the two species lumped together. We applied the same method as Oedin et al. (2019) to estimate total population size (both species combined) for New Caledonia.

The current hunting regulation allows hunters to take a maximum of 5 flying-foxes (either *P. ornatus* or *tonganus*) per day per hunter only during the weekends of April (8-10 hunting days per year). Hunting at night or directly under a roost, and trade, are prohibited. Flying-foxes are mainly hunted with shotguns at dusk when leaving their diurnal roost (pass-shooting) but also illegally at night with spotlights when foraging (Oedin et al., 2019).

3.3.2 Questionnaire on hunting practices & alternative hunting regulations

We proposed a questionnaire to hunters to investigate 1) the proportion of hunters who hunt flying-foxes, 2) annual hunting bags over New Caledonia and 3) their acceptability regarding alternative regulations (Appendix S1). We collected 624 anonymous questionnaires between January and May 2020 from permit delivery desks and online. We gathered the numbers of permit delivered in 2019 and evaluated the proportion of hunters without permit from the online questionnaire to estimate the total number of hunters. Global hunting bags were estimated according to a Monte-Carlo procedure to account for the uncertainty in individual hunting bags and the number flying-fox hunters (Appendix S2).

The questionnaire also included a set of new supplementary hunting regulations proposed to hunters: 1) a reduction of the number of hunting days, 2) a reduction of the maximum number of flying-foxes allowed per day per hunter, 3) a temporally-recurrent hunting ban at four different frequencies (from 1 year out of 4 to 2/3), 4) a long-term moratorium (a 5-yr ban followed by 5 years of hunting) and 5) the onset of protected areas where hunting would be prohibited. Hunters were allowed to select up to three different regulations but also had the possibility to state that current regulations were appropriate or that none of the regulations proposed were satisfactory (Appendix S1).

3.3.3 Estimates of flying-fox demographic rates

Data on fecundity were assessed through diurnal roosts observations to estimate breeding success, defined as the proportion of female successfully weaning a pup (Appendix S3). Fecundity counts, achieved in seven roosts, gathered 311 identifications of female reproductive status (with or without young) from 2006 to 2020. *Pteropus* females typically start breeding when 2 years old and there is evidence for maximal breeding success from 3 years old onwards (McIlwee and Martin, 2002; Pierson and Rainey, 1992a).

We estimated age of flying-foxes hunted between 2007 and 2020 from a sample of 158 individuals (Figure 2). Age was derived from teeth analysis (Appendix S4). We verified that the age-at-death structure did not differ between the two species (χ^2_{10} = 6.33, P = 0.79) and pooled the data for estimating survival rates.

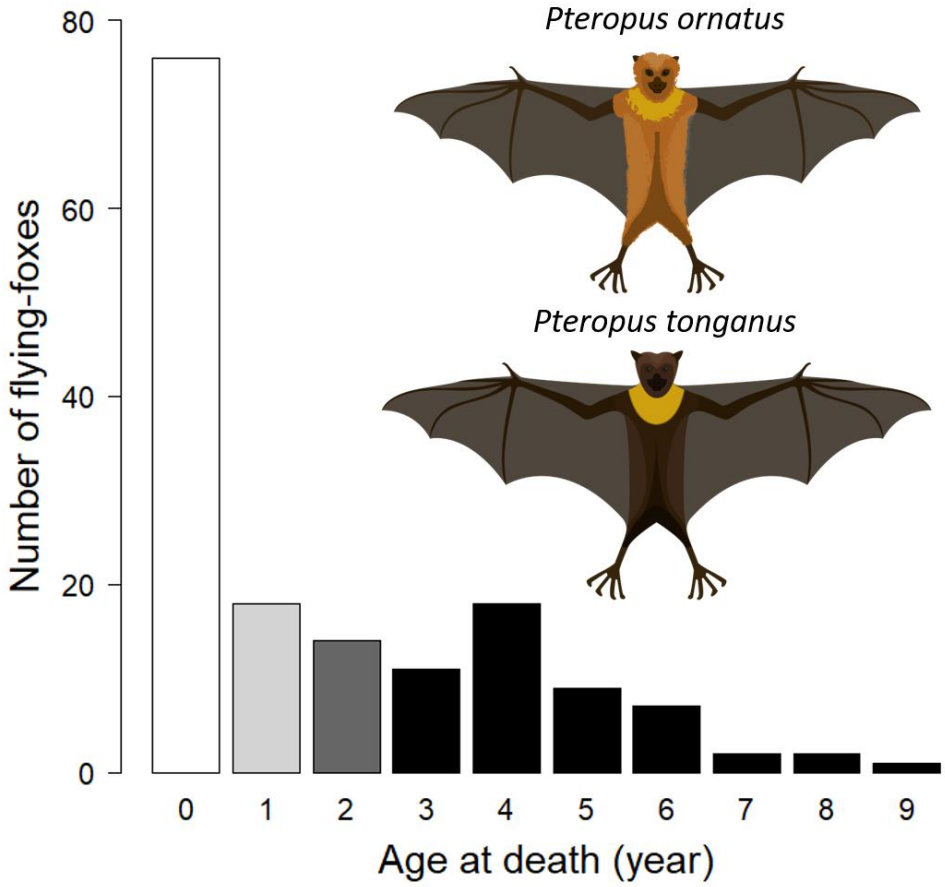


Figure 2: The distribution of age-at-death data for 158 flying-foxes (*Pteropus ornatus* and *tonganus*) killed by hunters in New Caledonia between 2007 and 2020. The age-class '0' was not included in the survival analysis (white bar). The shade of grey indicates the different age-classes used in the demographic model (age-class '1': light grey, age-class '2': dark grey, age-class '3+': black). Drawings of the two large-bodied flying-foxes in New Caledonia ©*Oeil/Eudanla/IAC*.

A global harvesting rate (H_g) was calculated as the ratio between the number of *Pteropus* killed each year and the total population size estimated after birth pulse (Appendix S5). Furthermore, given that young individuals are typically more sensitive to hunting than older ones, particularly for species hunted during pass-shooting (Clausen et al., 2017a; Guillemain et al., 2010), assuming a constant hunting rate through age classes might bias the impact of hunting on population dynamics. To prevent this bias, we re-distributed total hunting bags among age-classes to derive age-specific hunting rates according to the age distribution observed in age-at-death data (N = 158; Figure 2).

We estimated survival rates from a life table analysis on age-at-death data (Udevitz and Gogan, 2012). We assumed a stable age structure and used a population growth rate λ = 0.99 to account for the likely decline of the flying-fox population (Oedin et al., 2019). Exponential models with variable mortality hazards were

fitted to age-at-death data (Appendix S5). It is important to consider that adult survival (S_{2+}) derived from age-at-death data includes hunting-related mortality. Therefore, we estimated adult survival rate without hunting to implement population models before investigating the impact of different hunting rates.

3.3.4 Stochastic population model using age-structured matrix

We modelled the fate of the flying-fox population with projections from a stochastic matrix model (female-based pre-breeding census) accounting for uncertainty in demographic parameters (Figure 3; details in Appendix S5). This model did not implement density-dependence in demographic rates. Overlooking this potential increase in survival and fecundity in response to hunting losses may overestimate the impact of hunting. However, long-lived species such as flying-foxes are expected to show little compensation for hunting mortality (Péron, 2013). Moreover, this potential bias is compensated for, although to an unknown extent, by crippling losses, i.e. animals wounded but not recovered by hunters and therefore not recorded in bags. Crippling losses may represent a significant proportion of hunting bags, particularly for pass-shooting at dusk (Clausen et al., 2017b).

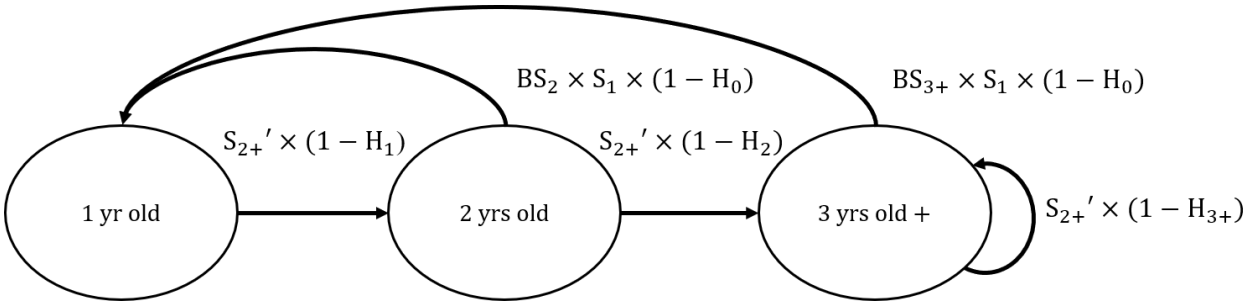


Figure 3: Pre-breeding life cycle of flying-fox in New Caledonia. Population dynamics was modelled according to age-specific breeding success (*BS*), survival (*S*) and hunting rates (*H*). *See Appendix S5 for details.*

We projected the size of the flying-fox population according to varying hunting rates by simulating population trajectories and calculating the proportional change of the flying-fox population over 30 years. We explored values of the global hunting rate H_g, from which are derived age-specific hunting rates, between 0 and 10%. As juvenile survival (S_1) was unknown, we considered values ranging from 0.5 to 0.9. We further explored the relative merits of the alternative hunting regulations in improving population dynamics compared to the current situation with the median value of H_g. Age-specific hunting rates (H_1, H_2, H_{3+}) were kept constant across runs for each specific combination H_g*S_1, assuming that the number of flying-fox available influenced

the number of hunters and the size of hunting bags (Peterson and Perez, 2000). A stochastic population growth rate λ_s was calculated as the average across 30 years and across 5000 runs.

We further estimated the consequences of 8 alternative hunting regulations as proposed to hunters in terms of hunting rate reduction (Appendix S6) and population trajectories over 30 years. We also tested for the combination of several regulations. It cannot be assumed, however, that new regulations will be strictly followed and responses to questionnaires indeed indicated that a proportion (though not estimable) of the bags was achieved illegally by exceeding the daily limit of kills and/or the hunting period. To account for the inherent uncertainty, we considered different ways in which hunters could respond to additional restrictions of their activities. Specifically, we assumed that people hunting during a number of days below or above the legal limit would not respect new regulations in the same way. We calculated the expected reduction in total hunting bags for each regulation by considering that hunters with a number of hunting days within the limit would strictly follow new regulations whereas hunters with a number of hunting days above the limits would either 1) not alter their (illegal) practices at all or 2) reduce it in proportion to the effort required. For temporally-recurrent ban and long-term moratorium, we assumed hunters will not increase their hunting effort when hunting is permitted. Regarding protected areas, we considered movements of individuals out of the protected area (Appendix S6).

All the analyses were performed on R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

3.4 Results

3.4.1 Population size, demographic rates, hunting bags & harvesting rates

We estimated the total population size for both *P. ornatus* and *P. tonganus* in New Caledonia, at 735 500 individuals before birth pulse (95% CI: [421 000−1 060 500]). The proportion of females with a young averaged 0.79 ± 0.10 (mean weighted by sample size, N = 311). Age-at-death data revealed that hunting bags were made of 48% of young flying-foxes (<1 yr-old), 11% of age 1, 9% of age 2 and 32% of age 3+; Figure 1). Regarding survival, the constant-risk model was best supported by the data and produced an average adult (from 1-yr-old onwards, including hunting-related mortality) survival rate S_{2+} = 0.78 ± 0.10 (Table 1).

Table 1: Summary of age-specific demographic rates, hunting bags and hunting rates of flying-foxes in New Caledonia.

	Age 0	**Age 1**	**Age 2**	**Age 3+**
Breeding success	0	0	BS_{3+}−0.60	0.79 ± 0.10
Survival rate	0.72	S_{2+} = 0.78 ± 0.10 ; $S_{2+\ no\_hunt}$ = 0.81		
Proportion in hunting bags	48%	11%	9%	32%
Hunting rate (for H_g = 7%)	35%	4%	5%	3%

Total number of hunters in the mainland of New Caledonia in 2019 was estimated at 10291 [7897-12 685] of which 61.4% declared hunting flying-foxes (Appendix S4). Total hunting bags were estimated at 68 400 flying-foxes killed annually [53 800-83 200]. Therefore, the global hunting rate H_g imposed to flying-fox populations reached 7% [5.5−8.5]. Note that the current hunting regulation (5 flying-foxes per day per hunter over 8 days in April 2019) allowed theoretically for >300 000 flying-foxes to be hunted annually.

3.4.2 Sensitivity of flying-foxes to hunting

The initial population size of flying-foxes was set at 368 000 females (i.e. the median population size). Adult survival rate (S_{2+}) obtained from age-at-death data was corrected for hunting mortality imposed to flying-foxes of age 1 and older to obtain hunting-free survival rates (for H_g = 7.0%: S_{2+no_hunt} = 0.81).

Using locally-estimated breeding success and adult survival rate, the population model projected a growth rate $\lambda_s \approx 1$ for $S_1 > 0.64$ without hunting (Figure 4). Further modelling results strongly suggests that the flying-fox population in New Caledonia is unlikely to endure the current level of hunting. Indeed, when considering S_{2+} impacted by the median H_g (7%), unrealistic values of S_1 are necessary to obtain $\lambda_s \approx 1$. Modelling based upon credible values of S_1 (< 0.8) indicated that the flying-fox population could sustain a global harvesting rate not larger than 2%, i.e. four times less than observed (Figure 4).

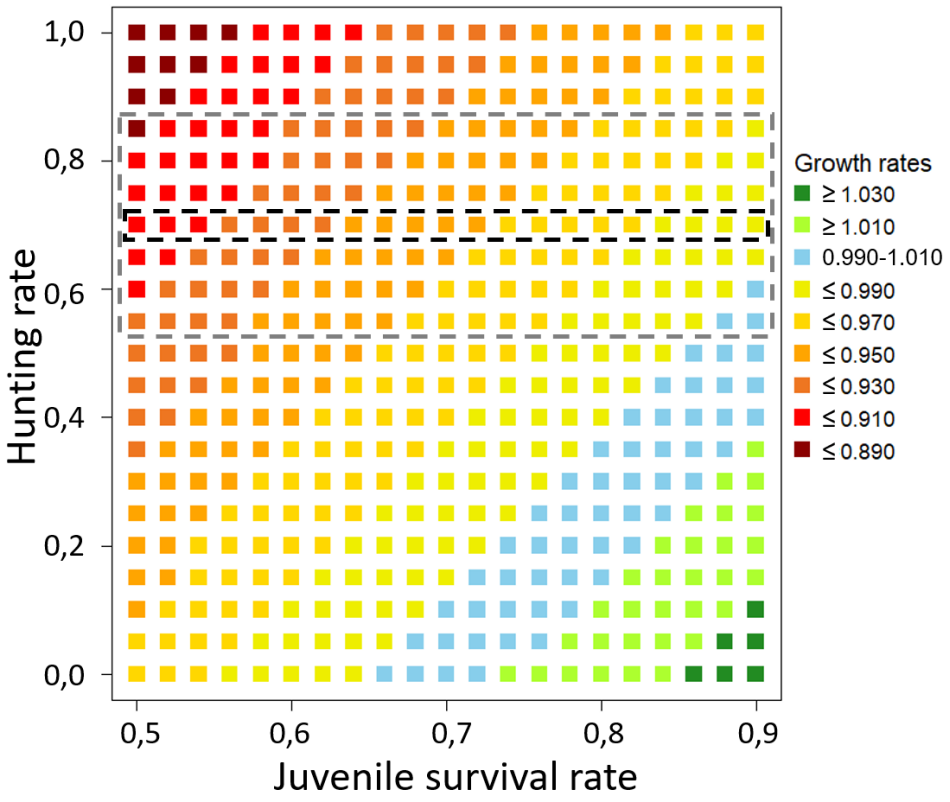


Figure 4: Variation in stochastic population growth rates λ_s according to varying juvenile survival (S_1) and global harvesting rate (H_g) for flying-foxes in New Caledonia. Hunting bags derived from H_g were affected to the different age classes according to their relative sensitivity to hunting (see Methods). The other demographic rates were set at their average values with random noise (Table 1), as estimated using data collected in New Caledonia. The black and grey frames represent predictions corresponding to the median hunting rate (H_g = 7%) and lower/upper bounds of the 95% confidence interval, respectively.

3.4.3 Hunters' acceptance and demographic efficiency of new hunting regulations

Due to the low resilience of flying-fox population to hunting (Figure 4), none of the management alternatives *per se* did allow the population to display stable/increasing dynamics (Figure 5a; Figure S7). Considering a scenario with 'hunting as usual' (H_g = 7%), our model predicted a decrease by 79% over 30 years. Substantial reductions (−40%) of either the number of days where hunting is allowed or the maximal daily bag per hunter, provided only little improvement (reduction of 70-77% & 67-72%, respectively, according to the extent of illegal killing, see Methods), as did recurrent temporary hunting ban with frequency of one year out of three (66-69%) or four (68-71%). Recurrent temporary hunting ban with two years out of three appeared as the most successful strategy to slow down the decline of the flying-fox population (44-55%). Concerning the setup of protected areas, the protection of 10% of New Caledonia led to no improvement whereas increasing the proportion to 25−40% yielded similar benefits to temporary hunting ban with frequencies of 1/3 and 2/3,

respectively (Figure 5a). It is important to note that accounting for the specific response of hunters to new regulations according to their practices (legal *vs.* partially illegal) produce a substantial source variation in the results. The level of illegal hunting may be large enough to entail a substantial population decline if maintained under a full hunting ban (Figure 6). Considering the combination of several hunting regulations, the best option including temporary ban of 2/3 years with 40% of protected areas reduced the population decline over 30 years to 26-35%, i.e. still far from sustainability. Time-series are shown in Appendix S7.

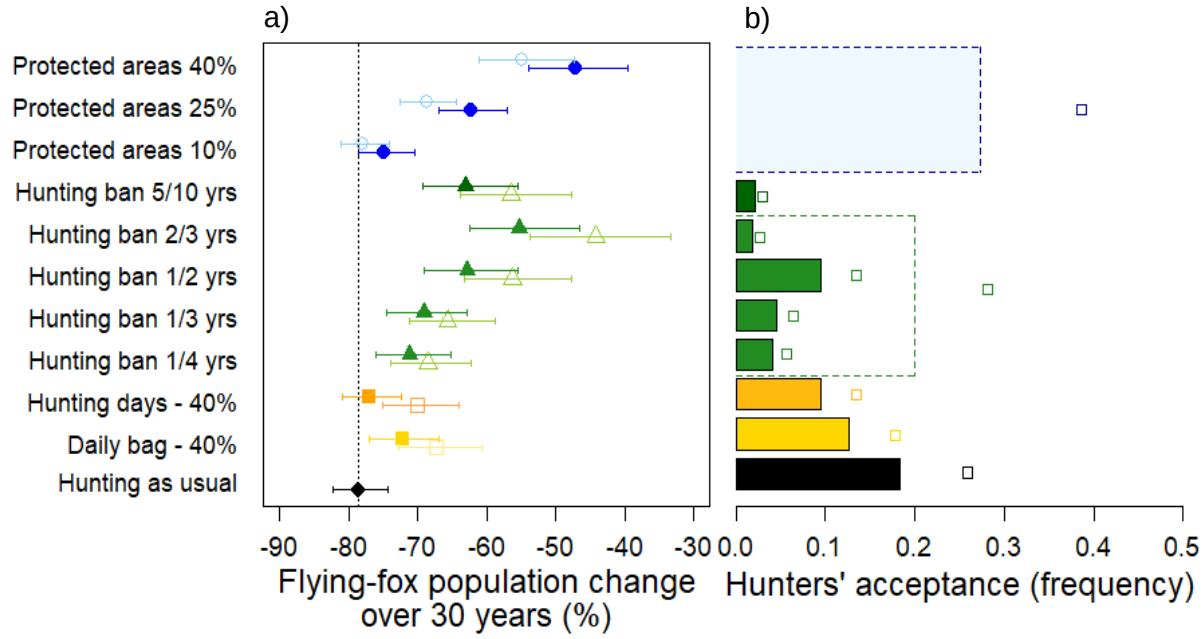


Figure 5: a) Predicted variation in flying-fox population size over 30 years in New Caledonia (median with 95% confidence interval) according to current and proposed hunting regulations. Predictions were obtained from a stochastic model considering a median hunting rate H_g = 7%, and juvenile and adult survival of 0.72 and 0.81, respectively. The extent of illegal hunting is accounted for by considering hunters who declared having exceeded the number of hunting days allowed, would actually reduce their hunting activities in response to new regulations (dark colours) or not (light colours; see Methods). For protected areas, two hypotheses were tested with a report of the hunting bags outside protected areas (open circles) or not (filled circles). b) Hunters' levels of acceptance for alternative hunting regulations calculated on 421 answers (bars) from 298 flying-fox hunters (squares). Note that hunters were not asked for the proportion of protected areas. The rectangle with green dotted lines indicates the cumulated answers for the short-term temporary hunting ban of any frequency. A remaining 14% of hunters (10% of votes) disagreed with all proposed regulations (not shown).

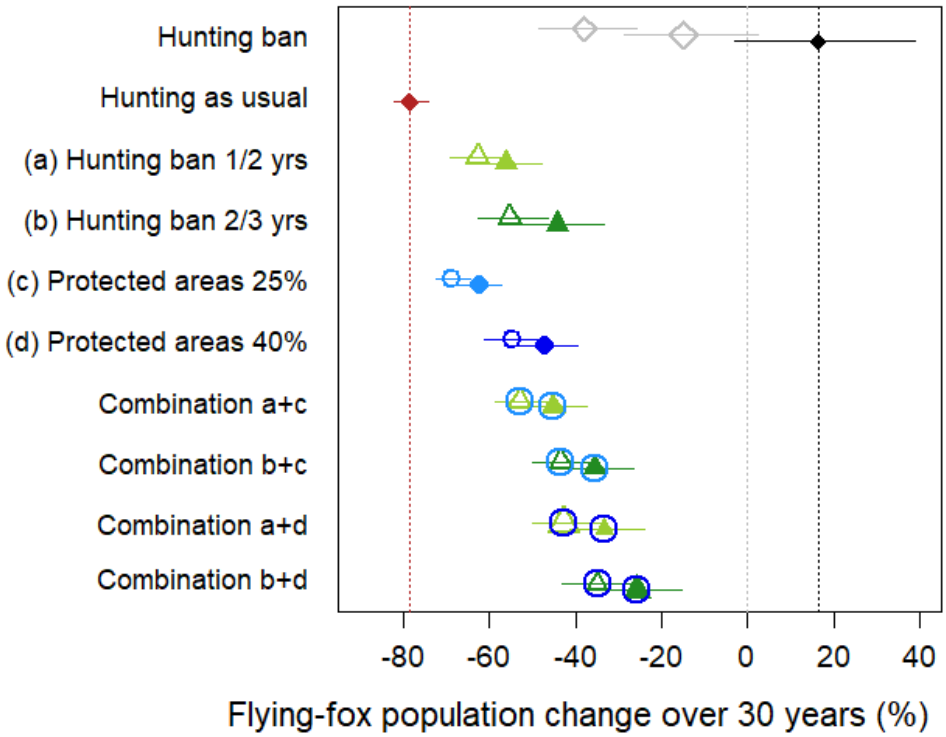


Figure 6. Predicted variation in flying-fox population size over 30 years in New Caledonia (median with 95% confidence interval) according to current and proposed hunting regulations in combination. Same specifications as for Figure 4. The 'Hunting ban' option integrates the persistence of illegal hunting (grey symbols) or not (black symbol).

Among the 624 hunters who answered our questionnaire, 383 declared hunting flying-foxes (61%). A total of 298 flying-fox hunters provided usable answers regarding the onset of new regulations (i.e. 78%). A majority of them (60%) were ready to soften their practices and selected one (31%), two (20%) or three (9%) regulations (Figure 5b). Twenty-six per cent answered that the current regulation was appropriate and the remaining 14% indicated that they agreed with none of them. The preferred regulation was the implementation of protected areas, where flying-fox hunting would be banned, chosen by 39% of hunters and representing 27% of votes, followed by short-term temporary ban with 28% of hunters (20% of votes with 40 of 84 votes for the option 1/2 year). Long-term moratorium received the weakest support (3% of hunters, 2% of votes; Figure 5b).

3.5 Discussion

The issue of hunting sustainability in an era of rapidly deteriorating environment is becoming more acute (Milner-Gulland and Bennett, 2003; Weinbaum et al., 2013). Here we provide a first sustainability assessment of a hunting system involving bats (Berthinussen et al., 2020) and show that the hunting pressure currently

imposed to flying-foxes in New Caledonia appears as largely unsustainable. With a harvesting rate of 7%, and even accounting for the higher sensitivity to hunting of juveniles compared to adults, stochastic demographic projections indicate a severe decline of the population (−79% over 30 years) and that the maximal sustainable hunting rate is probably <2%. The majority of hunters, nevertheless, seem to be inclined to soften their practices by accepting more restrictive regulations, such as the onset of protected areas or recurrent temporary hunting ban.

3.5.1 Does 'hunting as usual' remain sustainable in a rapidly changing world?

The current hunting rate imposed to flying-foxes in New Caledonia was estimated to be four times higher than the population could sustain. Populations may respond to intense harvesting by altering life history traits, typically increasing reproduction in early age (Purvis, 2001). We explored such a response by repeating the analysis presented in Figure 3 with maximal reproductive rates from age 2 ($BS_2 = BS_{3+}$). Accounting for this, sustainable hunting rate increased from 2 to 4%, still far below the current level (Appendix S8). Results from model projections are in fact in line with empirical data indicating a loss of 33% of the numbers of roosts over the last 40 years (Oedin et al., 2019).

Bats are the only native land mammals of New Caledonia and flying-foxes were probably hunted by the first Melanesian people landing on the island 3200 years ago (Hand and Grant-Mackie, 2012). Several changes have occurred recently that might explain why this long-standing hunting system is no longer sustainable. Flying-foxes play indeed a central role in the Kanak culture being used as food for important ceremonies and sacred items, in addition to daily subsistence food. Flying-foxes are nowadays less hunted for subsistence but remain a highly praised game and a key element of Kanak culture but also for more recently settled communities. The recent addition of recreational hunting to the ancient but persistent traditional harvesting, mainly subsistence-related, has certainly been accompanied by a notable increase in hunting pressure. For instance, hunting of *P. vampyrus* doubled over a decade in Peninsular Malaysia (Epstein et al., 2009). Besides the replacement of traditional hunting tools by shotguns, the growing use of freezers has permitted storage and large-scale trade despite prohibition. Meanwhile, the human population in New Caledonia has grown exponentially from 68 000 inhabitants in 1956 to 271 000 in 2019, a growth concerning all communities (Isee NC, 2020). Concomitantly, humid forests, the main habitat used by flying-foxes, have shrunk by 72% contributing to the classification of New Caledonia as a Biodiversity Hotspot (Myers et al., 2000).

Invasive species, such as feral cats and yellow crazy ants (Dorrestein et al., 2019; Oedin et al., 2021; Palmas et al., 2017), and the expected increasing frequency of extreme climatic events with climate change (tropical storm, heat wave, bush fire; Welbergen et al. 2008; Westcott et al. 2018; Mo et al. 2020) may further affect bat populations dynamics in tropical regions. Altogether, these multiple threats contribute to render hunting highly deleterious to flying-foxes (SPREP, 2020; Vincenot et al., 2017b). Most flying-foxes, however, are currently hunted or culled in the Indo-Pacific region (51 of the 59 *Pteropus*; IUCN 2020) and the issue of hunting sustainability is therefore critical for these species.

Vertebrate species with slow life history strategies, such as flying-foxes, are particularly vulnerable to additional anthropogenic mortality sources (Niel and Lebreton, 2005; Péron, 2013). Recent studies highlight the unsustainability of hunting concerning *P. rufus* and *Eidolon dupreanum* in Madagascar (Brook et al., 2019), *P. vampyrus* in Peninsular Malaysia (Epstein et al., 2009), *P. tonganus* in Niue island, South Pacific (Brooke and Tschapka, 2002) or *P. poliocephalus* in Australia (McIlwee and Martin, 2002). On Guam, after centuries of coexistence with the indigenous Chamorro people, *P. tokudae*, endemic to the island, went extinct following the shift from subsistence to trade-based hunting promoted by Europeans (Wiles, 1992). *P. mariannus* was nearly extirpated there for similar reasons (Monson et al., 2003). Overhunting has also contributed to the extinction of three of the four recently extinct *Pteropus* species and, with culling, remain a major threat for the extant species (IUCN, 2020a).

The socio-cultural context of New Caledonia renders a ban of flying-fox hunting, as it has been done in Samoa (Brooke, 2001), unlikely and perhaps inefficient. Instead, we believe it might be wiser to build upon the high proportion of hunters ready to change their practices (60%) to implement an adaptive management of bat hunting. A first step would consist in finding an agreement on hunting regulations to obtain sustainable hunting bags. The sustainability of flying-fox hunting in New Caledonia would require a drastic reduction of annual hunting bags from 68 000 to 19 000 individuals to obtain a sustainable hunting rate (<2%). Our results indicate that only a combination of several regulations would sufficiently reduce hunting pressure to approach sustainability. From mixing results on modelled effectiveness and hunters' acceptance, it appears that the onset of protected areas together with temporally-recurrent hunting ban (1/2 year) could be a promising strategy. However, the effectiveness of protected areas depends on the proportion of the population under protection (Bowyer et al., 2019) and is hampered by the high mobility of flying-foxes (Welbergen et al., 2020) but also

by the likely increased hunting pressure outside protected areas (Greenstreet et al., 2009). On the other hand, the extent of illegal practices a great deal of uncertainty about the effectiveness of the regulations and a strategy for increasing law enforcement is critically needed.

A key component of adaptive management is the collection of data to inform models and assess to what extent the objectives are fulfilled. The involvement of hunters is crucial for providing biological samples and data regarding their practices allowing one to monitor survival and hunting bags/rates in an efficient way. A successful strategy in the context of the Indo-Pacific region must further include customary regulations. Indeed, traditional management such as *Taboo* (prohibited access to bat roosts), seems to have been efficient in protecting flying-foxes by the past (Bräutigam and Elmqvist, 1990). A hybrid management with an overlap between administrative and customary regulations might improve the acceptance of regulations and reduce the occurrence of illegal hunting (Aswani, 2011; Rohe et al., 2017).

3.5.2 Combining demographic and sociological data into an adaptive management framework

Here we proposed a framework integrating ecological, modelling and sociological data to reduce uncertainty around the implementation of new hunting regulations. In order to optimise the process of hunting data collection, we designed an anonymous questionnaire aiming at estimating 1) individual hunting bags, 2) the level of compliance to current hunting regulations and 3) the level of acceptance of alternative regulations (Watkins et al., 2018). Data collected on hunting bags obtained with this approach are possibly less accurate than those done with follow-up survey (Aubry and Guillemain, 2019). Interestingly, hunting bags derived from the questionnaire were highly consistent with previous ones, based on a household consumption survey (Oedin et al., 2019). Furthermore, they provide data from which can be derived the level of non-compliance to hunting regulations, something out of reach with logbook data. The collection of such information was fully anonymous to maximise the recovery of honest answers. We collected answers from ca. 6% of the New Caledonian hunters within only four months. The confidence interval of global hunting rate [5.5−8.5%] estimated here fell in the lower range of the one estimated by Oedin et al. (2019; 5-14%), the latter considering the population size before the birth pulse, i.e. ignoring juveniles. We believe the comparison between expected demographic response and hunters' acceptance of new regulations is a suitable method to improve hunting management issues as a decision support tool for managers. Gathering data on hunting practices is indeed

crucial to optimise management by identifying the most deleterious practices but also new regulations that hunters are ready to accept.

3.6 Conclusion

Hunting appears as a major threat to flying-fox populations worldwide. Raising awareness about the ecological services provided by flying-foxes and their sensitivity to hunting is now critical to ensure their long-term conservation. Our work provides evidence for the low resilience of bat populations to hunting and offers an assessment of both the potential effectiveness of alternative hunting regulations and their level of acceptance by hunters. We believe such a multi-disciplinary approach, mixing ecological and social sciences, could be applied to other hunting systems, particularly in the Indo-Pacific region. In this region, growing human populations, and the associated shift from subsistence to recreational hunting, impose an increasing pressure on natural resources, particularly so on fragile island ecosystems. Adopting an adaptive management framework combining a detailed monitoring of hunted species and the involvement of all stakeholders, including hunters, for setting conservation objectives and management actions, might help to make hunting sustainable again.

3.7 Acknowledgments

This study has benefited from the dedication of S. Ighiouer, R. Guiglion, C. Colin, M. Boissenin and J.-C. Hurlin from IAC. We thank the agents of environmental services from Northern and Southern provinces and the partners for the diffusion of the questionnaires, particularly the Conservatoire d'Espaces Naturels (CEN), students from the University of New Caledonia (UNC), the Agence Rurale (Government of New Caledonia) and hunters' associations. MO received a PhD fellowship from the Southern Province of New Caledonia, with additional support from IAC and the Northern Province. The IUCN, DAVAR and Agence Rurale provided various kinds of useful data. Part of this project was funded by the Fondation François Sommer. Finally, we thank N. Lieury & S. Devillard for their contribution to draft versions.

3.8 Supporting information

Appendix S1: Questionnaire provided to New Caledonian hunters in Jan-Apr 2020 (the original version was in French) as paper or online version. Responses were fully anonymous. * refers to question specific to the online version.

1. *Do you have your hunting licence for the year 2020? **
2. *Are you going to hunt flying foxes this year (2020)? **
    - *Yes*
    - *No*
    - *No, because of COVID-19 lockdown, but I would have liked to do it*
3. *What game did you hunt last year (2019)? (multiple answers possible)*
    - *Deer*
    - *Feral pig*
    - *Flying-foxes*
    - *New Caledonian imperial pigeon*
4. *How many flying-foxes did you hunt last year (2019)?*
    o Exact number:

    o Or, if you are not sure, between ... and ...

5. *How many times did you hunt flying-foxes last year (2019)?*
    o Exact number:

    o Or, if you are not sure, between ... and ...

6. *At what period of the year do you usually hunt flying-foxes? (multiple answers possible)*
    - *January*
    - *February*
    - *March*
    - *April*
    - *May*
    - *June*
    - *July*
    - *August*
    - *September*
    - *October*

- *November*
- *December*
- *All year long*

7. *What new regulation(s) are you willing to accept? (1 to 3 possible choices)*

o Choice 1: Decrease in the number of hunting days

o Choice 2: Decrease in the allowable number of flying-foxes hunted per day and per hunter

o Choice 3: Recurrent temporary hunting ban

If yes, how often? (several answers possible)

o 1 year out of 4

o 1 year out of 3

o 1 year out of 2

o 2 years out of 3

o Choice 4: Implementation of a temporary moratorium on hunting for 10 years: 5 years of hunting followed by a 5-year hunting ban.

o Choice 5: Onset of protected areas (where flying-fox hunting would be prohibited)

o Choice 6: I think the current regulation is sufficient.

o I do not agree with any of these proposals.

Appendix S2: Data and procedures to estimate total hunting bags of flying-foxes in New Caledonia.

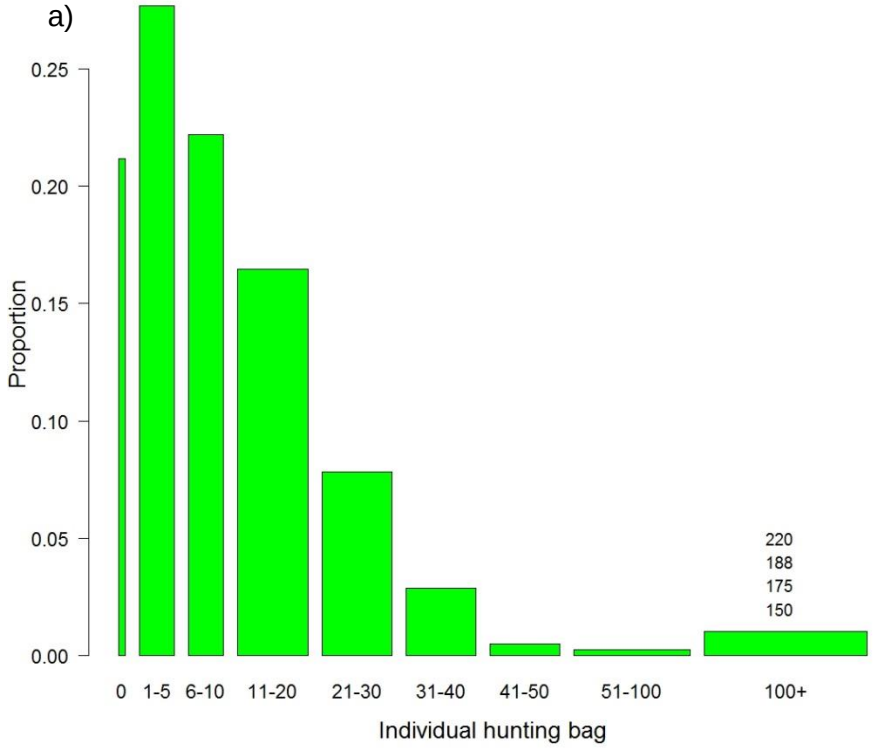
A total of 4960 and 2937 permits have been delivered in 2019 in the Northern and Southern Province, respectively. We knew from repeated personal communications that many hunters do not apply for a permit each year. The reasons for this being, among other things, the low regulation enforcement, the price of the compulsory insurance associated with the permit in the Southern Province and the fact that hunters really need a valid permit only for purchasing firearms and ammunitions.

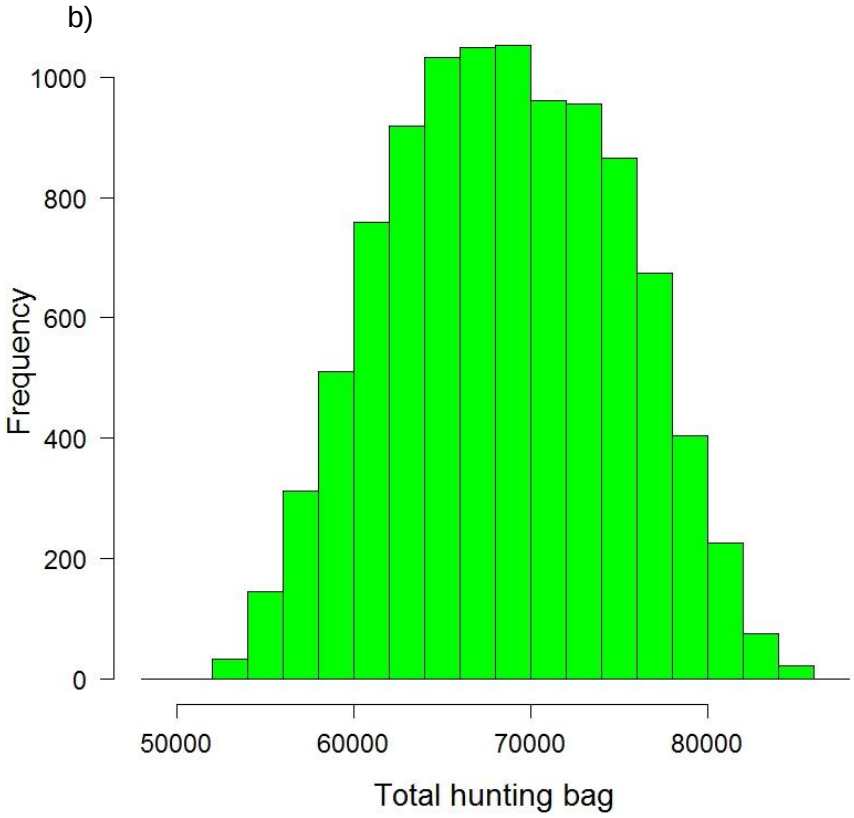
From the online version of the questionnaire, we calculated the proportion of hunters stating they hunt flying-foxes but did not apply for a permit in 2020 (not accounting for those who cited the COVID-19 sanitary crisis as a reason for not hunting in 2020). This province-specific proportion was used to evaluate an upper limit for the total number of hunters by province (Northern Province: 4960-7206, Southern Province: 2937-5479). The proportion of hunters actually hunting flying-foxes reached 70% in the Northern Province and 49% in the Southern Province. Individual hunting bags were derived from hunters' statements from the 2019 season, calculating the median between minimum and maximum numbers declared when they did not provide an exact number (Figure S1a). The computation of the total number of flying-foxes hunted in the mainland of New Caledonia, accounting for the various sources of uncertainty, was implemented as follows:

1- the number of hunters was drawn from a uniform distribution bounded by the lower and upper numbers (see above);
2- this number was multiplied by the proportion of hunters actually hunting flying-foxes (61%; derived from the questionnaire);
3- then the distribution of individual hunting bags (including 0) was sampled with replacement according to the number of flying fox hunters to obtain the total number of flying foxes hunted annually.

This procedure was repeated 10 000 times for the two provinces independently and the results were summed up to obtain a figure for the mainland of New Caledonia (Figure S1b).

Figure S1: a) Distribution of individual hunting bags of flying-fox in the mainland of New Caledonia (*N* = 383). Hunting bags above 100 flying-foxes were indicated above the corresponding bar. b) Results of the computation of annual hunting bags of flying-foxes in the mainland of New Caledonia, accounting for the uncertainty in the number of hunters and their individual hunting bags. Estimates were taken from the 2019 hunting season.




b)
1000
800
600
400
200
0
Frequency
50000
60000
70000
80000
Total hunting bag

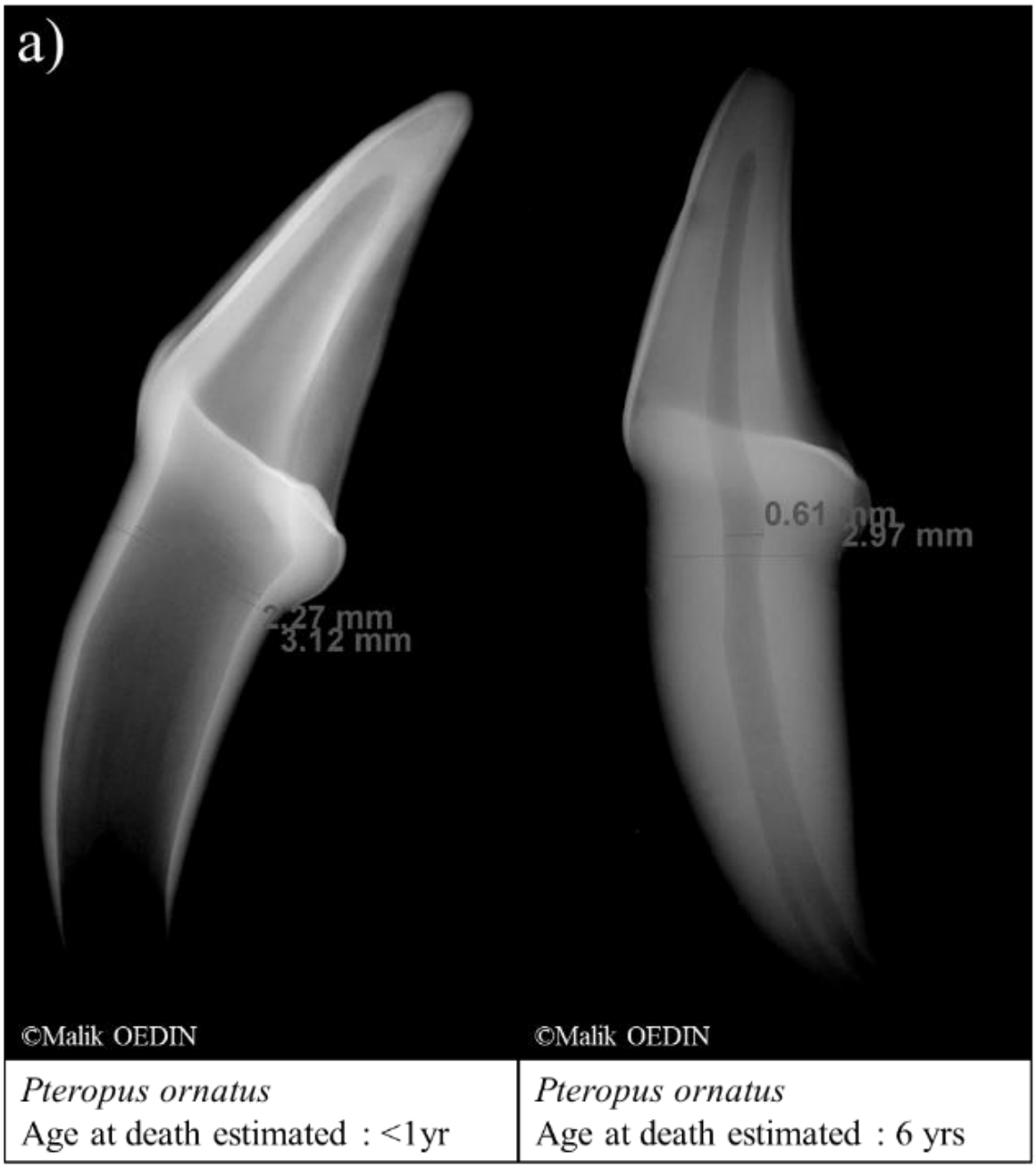
Appendix S3: Methodology of fecundity counts on *Pteropus* in New Caledonia

From a vantage but hidden point close (ca. 200 m) to a diurnal roost of flying-foxes, the observer carefully observed a sample of fully visible individuals from which she/he recorded the sex and whether identified females carried a young. Flying-foxes in New Caledonia, as a likely consequence of intensive hunting, are particularly sensitive to disturbance in their roost. Therefore, direct observations during the day are feasible for only a limited number of roosts where observers can remain hidden while sufficiently close to determine the sex of the individuals with a telescope. Observations were made in November-December after the birth pulse (most births occur in September-October; Oedin et al., 2019) but before the young were old enough to hang on the tree besides their mother.

Appendix S4: Details of the age estimation from canine measurement for Caledonian Flying-foxes (*Pteropus ornatus* and *P. tonganus*).

Teeth were extracted from 116 ornate and 42 Pacific flying-foxes killed by hunters, a proportion close to the one estimated from roost surveys by Oedin *et al*. 2019: 73% vs. 68%). For the first sampling, age was assessed based on the number of cementum annuli counted after histological preparation of one tooth root by Matson's laboratory to estimate the age at death of flying-foxes (N = 76; Matson 1993). We developed a X-ray-based method, using a UltraFocus digital X-ray cabinet by Faxitron, for estimating age from tooth root measurement (without histological preparation) that we calibrated with age estimated through the Matson's procedure on 68 individuals, using the second tooth (Figure S4). The ratio total root thickness/cement thickness linearly correlated with age estimated from cementum annuli in a consistent way for both species (equation for *P. ornatus*: −0.080 + 0.648, R^2 = 0.836, N = 44; *P. tonganus*, −0.088 + 0.695, R^2 = 0.891, N = 24). This technique was then used for the age estimation of most recent teeth sampled (N = 82).

Figure S4: a) X-ray pictures of teeth from two flying-foxes of different ages.



Appendix S5: Estimation of demographic parameters and population modelling

1. Calculation of hunting rates

The global hunting rate (H_g) was calculated as the ratio between the number of *Pteropus* killed each year (hunting bags: n_{hunted}) and total population size *N*. Total population size (both species combined) in New Caledonia was estimated before birth pulse from the combination between the mean of counts made at diurnal roosts and the estimate of number of roosts following the methods developed for the Northern Province by Oedin *et al.* (2019). As the hunting period occurs after birth pulse, we added to this number the expected number of young produced, such that global hunting rate H_g was:

$$H_g = \frac{n_{hunted}}{p_2.N.(1+BS_2/2)+p_{3+}.N.(1+BS_{3+}/2)} \quad \text{Equation 1}$$

Where p_2 & p_{3+} are the proportions of reproductively mature individuals of age 2 and 3+ according to the stable age distribution taken from a deterministic version of the matrix model described below and *BS*, for breeding success, is the mean number of young produced at weaning per female (see also Figure 2).

2. Survival analyses

Exponential models with variable mortality hazards were fitted to age-at-death data (Figure 1). The constant-risk model was as follow:

$$l_{x,2} = \exp(-a_2 x) \quad \text{Equation 2}$$

where $l_{x,2}$ indicates survivorship at age 2 (≥1 to 2 years old) and a_2 constant mortality rate from age 2 onwards (*N* = 82 flying-foxes of age ≥1, i.e. excluding yearling). We compared the relative merits of models fitted with one or two age-classes using Akaike Information Criterion corrected for small sample size (*AICc*; Table S1). We considered that the likely higher sensitivity to hunting of juveniles (<1 yr old) cannot produce a robust estimate for juvenile survival (age 0 to 1 yr-old).

Adult survival (S_{2+}) derived from age-at-death data includes hunting-related mortality. We then calculated the adult survival rate without hunting as follows:

$$S_{2+\ no\_hunt} = \frac{S_{2+}}{(1-H_{1,2,3+})} \quad \text{Equation 3}$$

Table S1: Summary of the survival analysis with a stable population (λ = 1) and a declining population (λ = 0.99).

Lambda	Age classe(s)	mean survival rate(s)	SD survival rate(s)	ΔAICc
0.99	1-9	0.78	0.1	0.00
	1-2	0.58	0.14	44.4
	3-9	0.79	0.14	
	1-3	0.99	0.18	21.5
	4-9	0.55	0.14	
	1-4	0.84	0.13	22.2
	5-9	0.59	0.21	
1	1-9	0.79	0.1	0.00
	1-2	0.58	0.14	44.4
	3-9	0.8	0.15	
	1-3	1.00	0.18	21.5
	4-9	0.55	0.14	
	1-4	0.85	0.13	22.2
	5-9	0.6	0.21	

3. Stochastic population model

We modelled the fate of the flying-fox population using a stochastic pre-breeding Leslie matrix based on females (i.e. the median population size, with an age structure set according to the asymptotic distribution of a deterministic projection matrix and assuming an even sex-ratio) and assuming an even sex ratio at birth. Model counts were 'made' in September, i.e. at the beginning of the mating period, which matches the timing of real counts achieved in the field (pre-breeding census; Oedin et al., 2019). The life cycle diagram is presented in Figure 2. The resulting matrix is:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & BS_2 \cdot 0.5 \cdot S_1 \cdot (1 - H_1) & BS_{3+} \cdot 0.5 \cdot S_1 \cdot (1 - H_1) \\ S_{2+} \cdot (1 - H_2) & 0 & 0 \\ 0 & S_{2+} \cdot (1 - H_{3+}) & S_{2+} \cdot (1 - H_{3+}) \end{bmatrix}$$ Equation 4

According to this model, flying-foxes survive with the probability S_j according to their age j (j = 1 or 2+). Then, adult survival (S_{2+}) was derived from a beta distribution where the shape parameters were altered so as to provide a mean survival equal to $S_{2+} \pm 0.01$ (Table 1 & Figure 2). S_{2+} were corrected according to Equation 2 ($S_{2+\ no\_hunt}$). As first-year survival S_1 (from weaning or age 0 to 1 yr old) was unknown, we explored flying-fox population dynamics for a range of values of S_1 from 0.5 to 0.9. We calculated $\Delta S = S_{2+} - S_1$ for which a population model without hunting projects a roughly stable trajectory considering the breeding success estimated on the field ($\lambda \in]0.99;1.01[$) to estimate the difference between S_1 and S_{2+} ($S_1 = S_{2+} - \Delta S$). This difference was kept constant, thus assuming a strict covariation between juvenile and adult survival rates. Similarly, Breeding success *BS*, or the proportion of females successfully weaning a young, was assumed to be positively correlated between females of age 2 and 3+ ($BS_2 = BS_{3+} - 0.6$) to obtain in average 20% and 80% of successful breeding females at age 2 and 3+, respectively (Fox et al., 2008; McIlwee and Martin, 2002). A deterministic post-breeding version of this projection matrix with 3 age classes (including offspring) has also been built in order to estimate the stable age distribution of the flying-fox population during the hunting season and estimate more precisely age-specific hunting rates. We also implemented stochasticity for age-specific survival rates and breeding success from a Beta distribution with shape parameters (α = 810 and β = 190 and α = 158 and β = 42, respectively). 5 000 runs were made for each simulation and a stochastic population growth rate λ_s was computed as the average across 30 years across 5 000 runs.

Appendix S6: Translating alternative hunting regulations into expected reduction in hunting bags.

As it cannot be expected that hunting regulations are strictly followed by all people, here we attempted to estimate the consequences of each new hunting regulation, proposed to hunters via the questionnaire, in terms of reduction in the numbers of flying-foxes hunted annually. The current hunting regulation set the maximum number of flying-fox per day per hunter at five during the week ends of April (i.e. 8-10 days per year; 8 days in April 2019). The reduction is, however, expressed on the actual number of flying-foxes hunted (and not the theoretical one based on the regulation), as estimated for the 2019 hunting season (Figure S1).

The idea was to investigate simple options likely to encompass the response of the whole community of hunters (including those having illegal practices). Specifically, two options were simulated according to the behaviour of hunters having declared that they hunted in 2019 more than the number of days allowed (hereafter *overshooters*): these hunters do not alter at all their behaviour according to new regulations (option 1) or they alter it by reducing their global activity by an amount similar to the level proposed by the new regulation (option 2). Among the 368 declared flying-fox hunters, 49 (13.3%) were responsible for 50% of the total number of flying-fox killed. Forty out of 276 hunters (14.5%) having hunted ≥1 flying-fox in 2019 declared having hunted more than the authorised 8 days. Mean individual daily hunting bags were kept similar to the ones declared for the 2019 season.

1) Reduction of the number of hunting days 8-10 to 5 days of hunting (−42% over the next 5 years). Maximum number of flying-fox per day per hunter maintained at five.
2) Reduction of the maximum number of flying-foxes allowed per day per hunter from 5 to 3 flying-foxes allowed per day per hunter (−40%). Number of hunting days maintained at 8-10 days.
3) Temporally-recurrent hunting ban (or short-cycle moratorium).

This regulation was proposed with four different frequencies (1 year out of 4; 1/3; 1/2; 2/3). In years with hunting, the current regulations are applied. We considered *overshooters* maintains their activities according to the two levels described above.

4) Long-term moratorium.

Five years without hunting followed by five years of hunting. In years with hunting, the current regulations are applied. We considered *overshooters* maintains their activities according to the two levels described above.

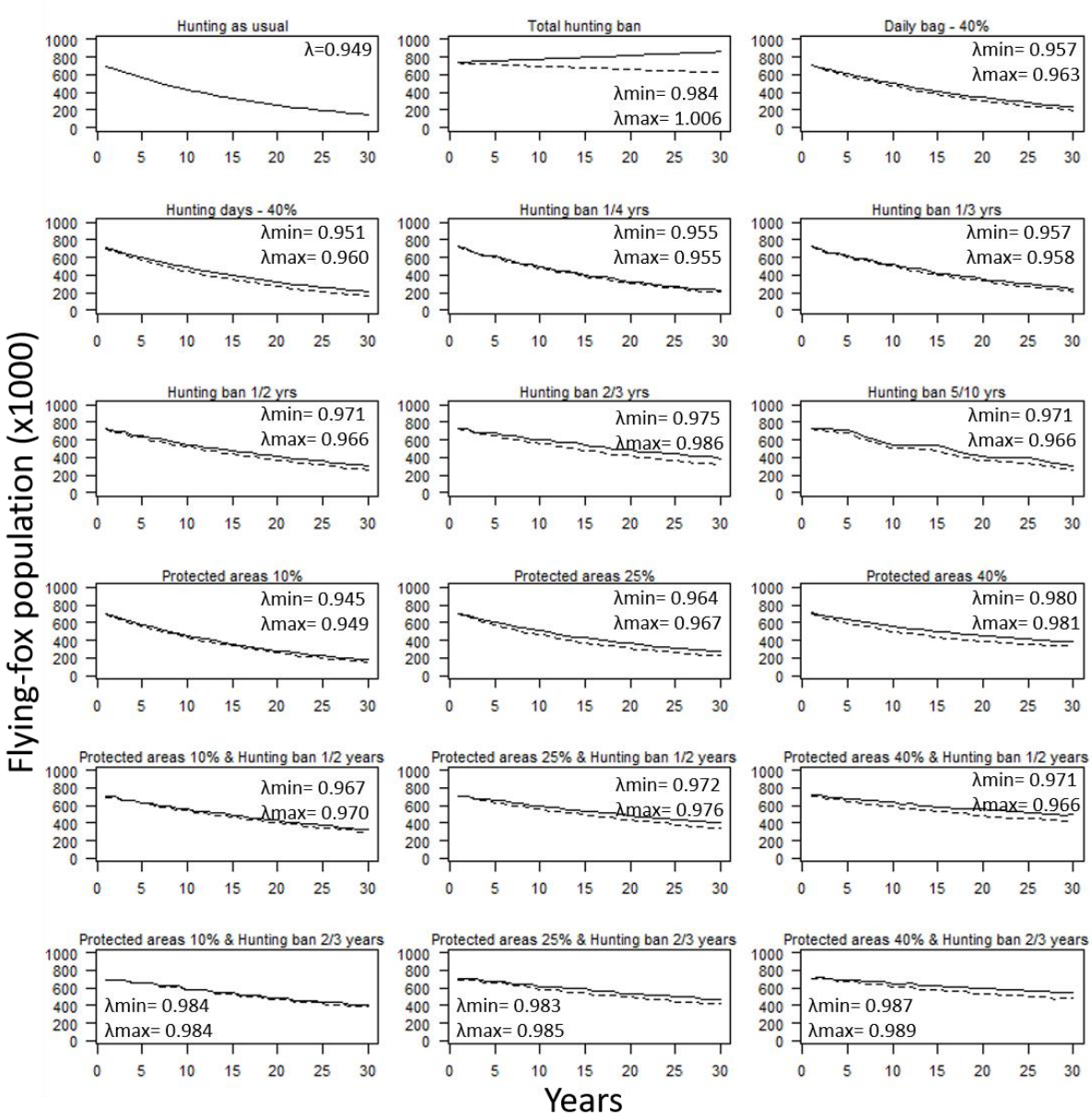
5) Onset of protected areas (or hunting reserves).

The idea is to define areas where flying-fox hunting would definitely be prohibited. We tested three levels of area protected (10%, 25%, 40%). Protected areas can be set according to a variety of spatial design depending on e.g. land ownership, and this will deeply affect their efficiency. The minimal spatial unit for protecting flying-foxes in the mainland of New Caledonia is the roost and the first ridges around it, where most of the pass-shooting takes place. To account for the high mobility of flying-foxes (Welbergen et al., 2020; Westcott et al., 2012), we considered that a proportion of the flying-foxes inside the protected areas can temporarily move outside and thus being available for hunting. This proportion was inversely related to the proportion of land protected (10% for 10% of protected areas, 4% for 25% of protected areas and 2.5% for 40% of protected areas). Also, and to account for a more realistic hunting pressure outside the protected areas, we corrected hunting rates according to the ratio between the number of flying-foxes hunted in 2019 and the size of the part of the flying-fox population outside protected areas in year 1 as follow:

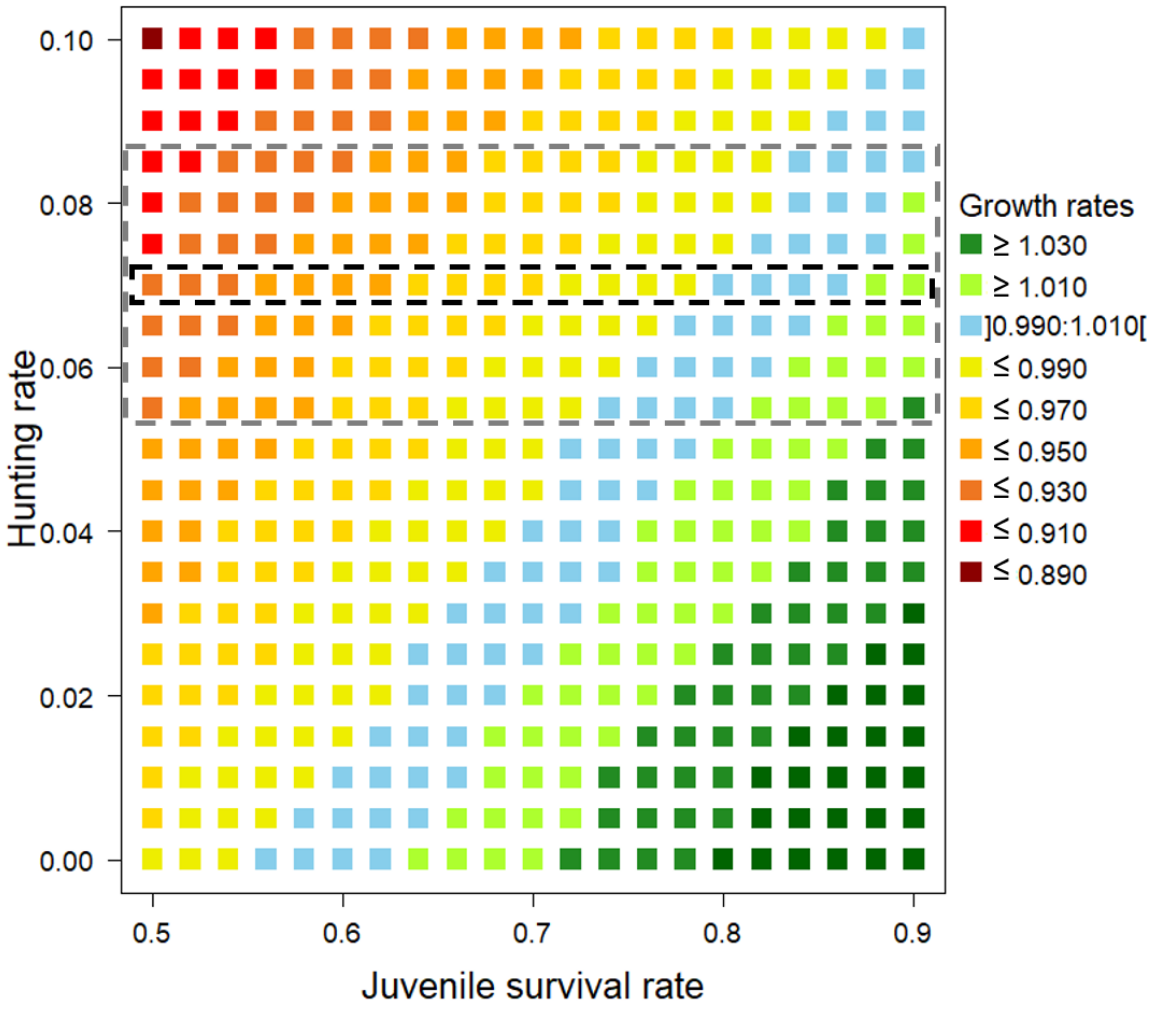
$$H_{outside\ reserve} = H_g\ * (1+(p_{reserve} - p_{move})) \qquad \text{Equation 5}$$

Where $p_{reserve}$ corresponding to the proportion of flying-foxes occurring in the protected areas (i.e. not available to hunters) and p_{move} corresponding to the part of the flying-foxes in reserves temporarily moving outside the protected areas.

Appendix S7: Projection of the evolution of the population from today to 30 years predicted by our population model. The solid lines present the predictions of the flying-fox population in number (×1000) with lowest levels of illegal hunting (*λ*max) and the dashed lines with highest levels of illegal hunting or report of hunting effort outside protected areas (*λ*min).



Appendix S8: Variation in stochastic population growth rates λ_s according to varying juvenile survival (S_1) and global harvesting rate (H_g) for flying-foxes in New Caledonia. Hunting bags derived from H_g were affected to the different age classes according to their relative sensitivity to hunting (see Methods). The other demographic rates were set at their average values with random noise (Table 1), as estimated using data collected in New Caledonia. In comparison with Figure 3, BS_2 has been increased and set equal to BS_{3+}. The black and grey frames represent predictions corresponding to the median hunting rate (H_g = 7%) and lower/upper bounds of the 95% confidence interval, respectively.



4 Chapitre 3: Cats Felis catus as a threat to bats worldwide: a review of the evidence

4.1 Informations

Auteurs : Malik Oedin[1,2,3*], Fabrice Brescia[1*], Alexandre Millon[2], Brett P. Murphy[4], Pauline Palmas[2,5], John C.Z. Woinarski[4] & Eric Vidal[6]

[1] *Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Equipe ARBOREAL (AgriculturRe BiOdiveRsité Et vALorisation), Païta, New Caledonia*

[2] *Aix Marseille Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), CNRS, IRD, Avignon Université, Aix-en-Provence, France*

[3] *Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD de Nouméa, BPA5, 98848 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie*

[4] *NESP Threatened Species Recovery Hub, Research Institute for the Environment and Livelihoods, Charles Darwin University, Casuarina, NT 0909, Australia*

[5] *UMR EIO (UPF-Ifremer-IRD-ILM) BP 52998713, Papeete, French Polynesia*

[6] *UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, Université de la Nouvelle-Calédonie, Ifremer) Centre IRD - BP A5, 98848 Cedex, New Caledonia*

* Author for correspondence: malik.oedin.iac@gmail.com / brescia@iac.nc

Statut : Publié dans le journal *Mammal Review* (Annexe 5)

Citation : Oedin, M., Brescia, F., Millon, A., Murphy, B.P., Palmas, P., Woinarski, J.C.Z., Vidal, E., 2021. Cats *Felis catus* as a threat to bats worldwide: a review of the evidence. Mammal Review e12240.

DOI : http://dx.doi.org/10.1111/mam.12240

Contribution des auteurs : MO & EV ont conçu l'étude. MO a recueilli les données et MO & AM ont effectué les analyses. MO, AM, FB & EV ont rédigé le manuscrit et BPM, JCZW & PP ont revu et amélioré la première version.

Résumé

1. Les chats *Felis catus*, sous toutes leurs formes (domestiques, errants ou harets), ont été identifiés comme une menace mondiale majeure pour la biodiversité, en particulier pour les oiseaux et les petits mammifères. Cependant, l'ampleur de ce phénomène et l'impact de la prédation exercée sur les chauves-souris par les chats n'ont guère été pris en compte jusqu'à présent. En particulier la question de savoir si des caractéristiques spécifiques rendent certaines espèces de chauves-souris particulièrement vulnérables à la prédation par les chats reste en suspens.
2. Nous avons examiné l'impact des chats sur les chauves-souris, en croisant les informations issues de la littérature scientifique sur le sujet et celles disponibles dans la base de données de la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Notre objectif était de produire une synthèse mondiale visant à estimer dans quelle mesure les chats s'attaquent aux chauves-souris et constituent une menace. Nous avons également rassemblé les données disponibles sur le régime alimentaire des chats, qui fournissent des informations sur les taux de prédation des chauves-souris par les chats.
3. Peu d'études (n=44) ont permis d'identifier des espèces de chauves-souris prédatées et/ou menacées par les chats, un nombre disproportionné d'entre elles concernent les écosystèmes insulaires. Ces études ont permis d'identifier 86 espèces de chauves-souris (environ 7 % des espèces mondiales) représentant des proies ou étant directement menacées par les chats ; environ un quart de ces espèces sont classées comme "quasi menacées" ou "menacées" (catégories de l'UICN : En danger critique d'extinction, En danger ou Vulnérable). Dans les évaluations de la Liste rouge de l'UICN, les chats sont plus fréquemment mentionnés comme une menace pour les espèces de chauves-souris menacées ou quasi menacées que pour les espèces non menacées (catégorie de l'UICN "Préoccupation mineure").
4. Dans les études analysant le régime alimentaire des chats (excréments, estomacs et tubes digestifs) la fréquence d'occurrence des chauves-souris dans les échantillons était en moyenne de 0,7 ± 2,1 % (moyenne ± écart-type ; *n*=102). Dans de nombreux travaux, la taille des échantillons était trop petite pour permettre de détecter la prédation sur des chauves-souris.
5. Toutes les formes de chats s'attaquent aux chauves-souris, et cette prédation a été signalée dans tous les principaux habitats terrestres. En conclusion, la prédation des chauves-souris par les chats apparait être une menace sous-estimée au niveau mondial.

Mots clés : chats *Felis catus*, Chauves-souris Chiroptera, conservation de la biodiversité, espèces envahissantes, menace, perte de biodiversité, prédation.

Graphical abstract



Legend: Cats *Felis catus*, in all their forms (domestic, free-roaming/stray and feral), have been identified as a major global threat to biodiversity. However, the threat that cats cause to bats has not yet been assessed. We reviewed the impact of cats on bats, based on a collation of scientific literature and the IUCN Red List database, to produce a synthesis of the extent to which cats kill bats and threaten their populations. We found that 86 bat species (about 7% of the global extant tally) are killed or threatened by cats, and about one quarter of these species are listed as Near Threatened, Vulnerable, Endangered, or Critically Endangered on the IUCN Red List. Pet, stray and feral cats all kill bats, and such predation has been reported in all major terrestrial habitats, natural and anthropized. We conclude that predation by cats is an under-appreciated threat to the world's bat species.

Perspectives pour la Nouvelle-Calédonie : Vous trouverez dans l'annexe 2 les premières estimations des prélèvements exercés par les chats harets *Felis catus* sur les roussettes du genre *Pteropus* en Nouvelle-Calédonie. Ce travail constituera l'une des bases d'un article en cours d'écriture sur l'impact des chats harets sur les populations de roussettes en Nouvelle-Calédonie.

4.2 Introduction

With *ca*. 1400 known extant species, bats (Chiroptera) are the second-richest taxonomic order of mammals on Earth (Burgin et al., 2018; Voigt and Kingston, 2016). Among them, at least 1280 species have had their conservation status assessed by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). Of these species, 21% are currently considered Near Threatened or threatened (Critically Endangered, Endangered, or Vulnerable) worldwide, and another 19% are Data Deficient (Frick et al., 2020; IUCN, 2020a). At least five bat species have also been driven to extinction since the year 1500 (Frick et al., 2020; IUCN, 2020a). The main threats facing bats are, in decreasing order of importance: 1) the destruction and transformation of their natural habitats for agriculture, wood harvesting or residential and commercial development; 2) other forms of human intrusion and disturbance (including tourism); 3) mining and quarrying; 4) hunting for meat and traditional medicine; and 5) fires and severe weather events such as heat waves or tropical storms (IUCN, 2020a; O'Shea et al., 2016; Voigt and Kingston, 2016). Further threats have been identified recently, such as emergent diseases (e.g. White Nose Syndrome), massive culling for crop protection, and human persecution in response to the risk of bat-borne diseases spreading to humans (Aziz et al., 2017a; Blehert et al., 2009; Florens and Baider, 2019; O'Shea et al., 2016; Zhao, 2020). Several recent studies have also documented the direct or indirect impacts of invasive species on many bat species (Dorrestein et al., 2019; Hernández-Brito et al., 2018; Menchetti et al., 2014; Welch and Leppanen, 2017). Among these more recently recognised threats, Welch and Leppanen (2017) highlighted an unexpected, understudied and prob- ably underestimated threat to bats, namely the impact of invasive predators. Of all the invasive predators, the cat *Felis catus* is the species most frequently cited as potentially affecting bats (Welch and Leppanen, 2017).

The cat is a medium-sized carnivore domesticated ap- proximately 9500 years before present in the Middle East, and derived from individuals of the African wild cat *Felis silvestris lybica* (Driscoll et al., 2007; Vigne, 2004). It has been transported by humans to all permanently inhabited continents and many islands throughout the world, wreaking havoc on native fauna in a variety of environments, from urban to remote natural habitats (Turner and Bateson, 2013). Cats can be categorised into three different forms: 1) domestic, that is owned by people, with most or all of their needs supplied by their owners; 2) free- roaming (or stray), that is unowned cats found in and around cities, towns and rural properties and mainly fed by humans (voluntarily or not); and 3) feral, that is un- owned cats that live and reproduce in the wild, often remaining

remote from humans (Department of the Environment Australia, 2015; Loss et al., 2013). Feral cats are descended from domestic cats but are no longer domestic: they re- turned to the wild state and typically feed on wild prey without interaction with humans. The cat, in all its forms, is recognised as one of the most damaging to biodiversity of all invasive or commensal species (Doherty et al., 2016; Loss et al., 2013; Lowe et al., 2000), especially on islands (Bonnaud et al., 2011; Doherty et al., 2017; Murphy et al., 2019; Nogales et al., 2013; Woinarski et al., 2018, 2017). As an example, the cat has contributed to 26% of recent (since the year 1500) vertebrate extinctions, that is 63 species (40 birds, 21 mammals and two reptiles), mostly on islands. Another 430 vertebrate species are currently considered as threatened by cats (Doherty et al., 2016).

Bats typically have low reproductive rates, delayed maturity and long gestation periods, naturally compensated for by long lifespans (Barclay and Harder, 2003; Racey and Entwistle, 2000; Gerald S. Wilkinson and South, 2002). Slow life histories make them particularly vulnerable to additional sources of mortality, including anthropogenic threats (Fleischer et al., 2017; McIlwee and Martin, 2002; Voigt and Kingston, 2016). Moreover, the gregarious behaviour of many bat species at diurnal resting sites leads to large proportions of populations congregating in very small areas, making them particularly vulnerable to repeated predation events and rare disturbance events (Kunz and Fenton, 2003; Welch and Leppanen, 2017).

Several studies have shown at least occasionally high rates of predation by cats of bats, including threatened species; such predation could be a major threat. For example, Scrimgeour et al. (2012) reported that a single cat was re- sponsible for killing > 100 individuals of the Vulnerable New Zealand endemic short-tailed bat *Mystacina tuberculata* at a tree roost site over a seven-day period. From an analysis of nearly 100 cat dietary samples (scats and stomachs) on Christmas Island, Indian Ocean, Tidemann et al. (1994) reported that the endemic subspecies of the Vulnerable Blyth's flying-fox *Pteropus melanotus* was present in 10% of samples. In New Caledonia, Palmas et al. (2017) analysed 5356 cat scats from 14 sites and found that the three species of *Pteropus* occurring on the island (*Pteropus ornatus*, *Pteropus tonganus* and *Pteropus vetulus*) were present in nine sites and in up to 13% of cat scats at a humid forest site. These examples suggest that the cat may represent a major predator of a range of bat species.

We undertook a global review of the available evidence of the impact of cats on bats through collation of the scientific literature and from evidence in the IUCN Red List database (IUCN 2020). The aims of our paper are fivefold:

1. To provide a comprehensive synthesis of records of bats being preyed upon or threatened by cats. In such an assessment, we note that there may be records of cats preying upon bats, but such predation does not necessarily demonstrate a population-level impact. Conversely, some conservation assessments for individual bat species cite cats as a threat to bat populations, although there may be no published record of predation by cats.
2. To identify whether any family of bats suffers a higher (or lower) incidence of predation by cats than others.
3. To identify whether there is variation in the incidence of predation of bats by cats occurring in different habitats.
4. To evaluate the frequency of occurrence of bats in the diet of cats.
5. To identify knowledge gaps, and to recommend research and conservation priorities that could improve our understanding of, and help reduce, the impact of cats on bat populations.

4.3 Methods

4.3.1 Bat species killed or threatened by cats

We searched publications that identified bat species that are: 1) preyed upon by cats (i.e. for which there is direct evidence of predation); and/or 2) threatened by cats (including instances where cats are reported to be a threat without direct evidence of predation). For that purpose, we searched the Google Scholar database (http://schol ar.google.com) in February 2020. We identified additional papers in the references listed in selected publications. Review papers were also checked as they sometimes pro- vided data in a more appropriate form than original studies. The literature search was based on all combinations of the following three categories of words (a + b + c) in English, French and Spanish: a) 'bat' or 'Chiroptera'; b) 'cat' or '*Felis catus*'; and c) 'predation' or 'threat' or 'diet'. For each species of bat identified, a complementary search was made by searching all combinations of the two categories of words (d + e): d) the species' scientific name 'Genus species'; and e) 'cat' or '*Felis catus*'. For each publication, we extracted the following information :

1. Whether the study was conducted in a continental, insular or mainland-Australian context. We treated the mainland of Australia as a distinct category because Australia is the smallest continent and largest island, and because numerous studies of cat diet have been conducted there (Woinarski et al., 2019). Classifying it as a continent or island would have tipped the balance of data towards one category or the other.
2. The type of cat considered in the study with four different categories: domestic or free-roaming (stray), feral, both and any or unknown when the source did not mention any specific type of cat.

We complemented this literature search with a search of the IUCN Red List database (updated in February 2020) to identify bat species for which cats are mentioned as a threat, by searching for 'cat' or '*Felis catus*' in the threats referenced for each bat species for which an IUCN assessment had been published (n = 1280).

Then, we gathered the following information for all bat species recorded in one of the above steps:

1. Family, IUCN category, habitat, roosting types (extracted from the IUCN Red List database).
2. Mean adult body mass (extracted from the literature by searching the combination of the scientific name of the species 'Genus species' and 'weight' in Google Scholar and Google Books, http://books.google.com). Most of the data on mean adult body mass of bats captured by cats were extracted from the electronic supplementary material of Moyers Arévalo et al. (Moyers Arévalo et al., 2020) (n = 63). For the remaining species (n = 23), when more than one reference was available for body mass, we calculated the mean of these values. The fact that the sample size was not systematically mentioned prevented us from calculating weighted means.
3. The type of corroborating evidence allowing us to identify the predation level of cats on the species, according to four categories: 'listed as a threat' for sources where the cat was mentioned as a threat but no documentation of predation was found; 'anecdotal predation', where we found only one record of predation; 'multiple predation', where we found at least two documented records of predation; and 'not available' where no information about the number of records of predation on the bat species was available (e.g. bat species occurring in the list of prey of cats with no available data on the number of individuals consumed).

4. The type of reference found for each case, according to three categories: published papers only, the mention of cats as a threat in the IUCN assessment only, and the combination of the two previous categories.

4.3.2 Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats

Independently of the previous literature search, we identified peer-reviewed papers by searching in Google Scholar for publications containing different combinations of three categories of words (e + f) in English, French and Spanish: e) 'cat', 'feral cat' or '*Felis catus*'; and f) 'diet'. The objective was to assess the capacity of bat detection in cat dietary studies and incidence of predation of bats by cats. The frequency of occurrence (FO%) is the percentage of individual diet samples (scats, stomachs or guts) that contain remains of a particular prey species (Bonnaud et al., 2007). In this part of our review, we only considered studies based on cat scats, stomachs or guts with macroscopic or microscopic sample analyses. We excluded studies based on prey remains (e.g. bats brought home by pet cats or non-ingested remains of bats killed by cats), as this approach suffers from study-specific biases precluding comparisons of FO% among cat dietary studies. Publications with several sets of samples pooled were broken down by sample type (scats or stomachs/guts) and/or study site and/or seasons when possible. For studies that did not report the FO% of bat remains in cat diet, we checked the presence of bat species in the area studied, in accord- ance with the information available in IUCN databases and by searching on Google Scholar the combination of the name of the location with 'bat' or 'Chiroptera'.

4.3.3 Data analyses

We carried out permutation tests to assess whether there was variation, across families and IUCN categories, in the proportion of bat species known to be preyed on by cats. Considering the proportion of cat prey species among all bat species, random models were built for each family or IUCN category by sampling binomial distributions (1000 repetitions). We considered only families with at least five species (14 out of 20 families). The observed number of species reported as captured by cats in a given family or IUCN category was then compared to the random distribution to estimate whether cat prey species are over- or under-represented, at a probability of 0.05. We performed a similar procedure for the 20 types of habitat most frequently used by bats as assessed by the IUCN. We tested whether IUCN assessments differed in terms of the identification of cats as a threat, by comparing bat species in the IUCN categories

Critically Endangered, Endangered, and Vulnerable (threatened) and Near Threatened with species in the category Least Concern (non-threatened). For diet studies, we assessed if the number of samples differed between cat dietary studies reporting or not re- porting bats, with a binomial Generalised Linear Model. We performed a Kruskal–Wallis chi-squared test to compare bat FO% between islands, mainland Australia and continents. Finally, we used simulations (10000 repetitions) to estimate the probability of finding bat remains in cat dietary studies according to the sample size analysed and for different frequencies of occurrence of bat remains. All statistical analyses, graphics and simulations were performed in R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

4.4 Results

4.4.1 Bat species preyed upon or threatened by cats

We identified 44 scientific publications which reported at least one and up to 24 bat species being preyed upon or threatened by cats (see Appendix S1 for a complete list of references). Among these publications, only four (9%) were specifically dedicated to the study of preda- tion of bats by cats. A total of 28 publications (64%) reported finding dead and/or injured bats (14), bat remains in scats, stomachs and/or gut of cats (13), or both (1). Ten publications (23%) reported opportunistic observations of predation of bats by cats, and six publications (14%) mentioned cats as a threat to bats without providing direct evidence of predation.

Among the 44 publications, 18 were from islands (41%), 12 from mainland Australia (27%), 12 from continents (27%) and two were worldwide studies (5%; Fig. 1; Appendix S2). Forty-one publications specified the type of cat involved in bat predation: 17 concerned domestic or free-roaming (stray) cats, 20 concerned feral cats and four concerned any/unknown cats.

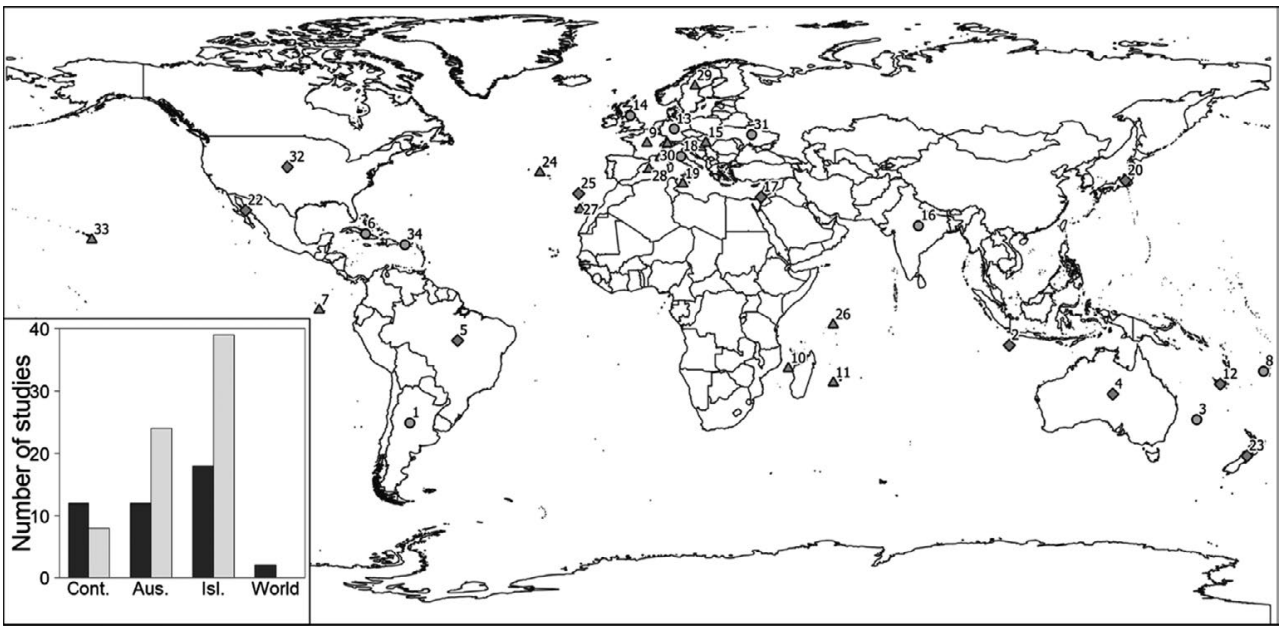


Figure 1. Geographical distribution of studies where bat species were recorded as being preyed upon or threatened by cats (dot), found in cat diet studies (triangle) or both (diamond). Numbers next to dots refer to the site identification codes given in Appendix S2. Only one dot (and number) is shown per country or island. Inset: Comparison of the number of studies according to geographic setting and study type. The dark grey bars represent studies in which bat species were found to be preyed upon or threatened by cats; the light grey bars represent cat dietary studies (in which bat remains were, or were not found). *Studies were grouped according to whether they came from continents (Cont.), the Australian mainland (Aus.), or islands (Isl.), or had a worldwide focus (World).*

Cats were recorded as a threat in IUCN Red List assessments for 18 bat species (n = 1280, 1.4%, Appendix S3). For eight of these 18 species, our literature search failed to identify published records of predation by cats.

We identified 86 species of bats as preyed upon or threatened by cats. This represents 6.1% of all known bat species, from 12 of the 20 bat families (Fig. 2, Appendices S4, S5) and includes bats with various feeding habits (nectarivorous, frugivorous and insectivorous). The average adult weight of bat species preyed upon or threatened by cats was 53.7 g ± 137.8 (mean ± standard deviation), ranging from some of the smallest known bats (2.8 g, *Chilonatalus micropus*) to some of the largest bats (716 g, *Pteropus poliocephalus*). Among the 14 bat families comprising at least five species, the proportional incidence of bat species taken by cats was significantly higher (permutation test, $P < 0.05$, Fig. 2, Appendix S5) for Vespertilionidae (number cat prey species/number of species in the family = 42/438 [9.6%]), Natalidae (4/11 [36%]), Mormoopidae (2/11 [18%]) and Megadermatidae (1/6 [16.7%]) and significantly lower for Hipposideridae (2/94 [2.1%]), Nycteridae (0/16 [0%]), Rhinopomatidae (0/6 [0%]) and Thyropteridae (0/5 [0%]).

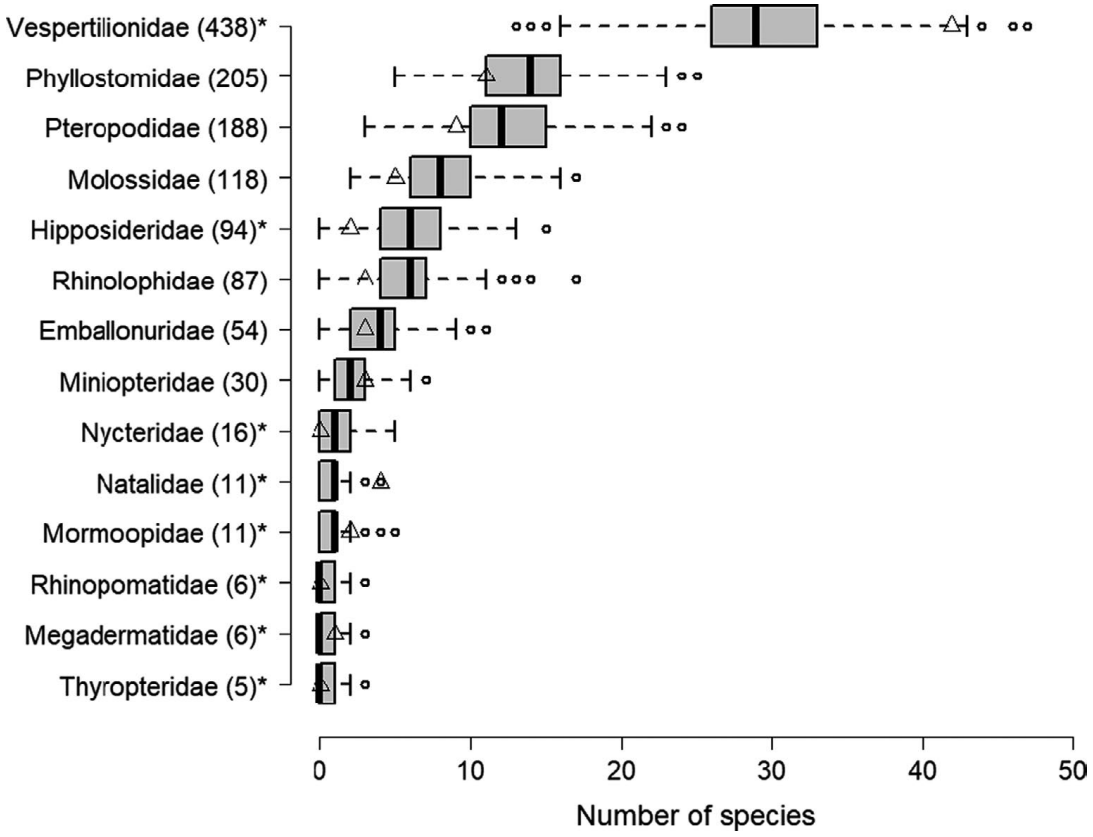


Figure 2. Susceptibility of the different bat families to predation by cats (restricted to families with at least five species, species number in parentheses). The boxplots represent the distribution of the number of species expected to be preyed upon according to the overall percentage of cat prey species (6.7%; permutation test with 1000 repetitions). The triangles represent the actual number of species recorded as preyed upon or threatened by cats. The asterisks identify the families with a significant departure from random expectations (higher in Vespertilionidae, Natalidae, Mormoopidae and Megadermatidae; lower in Hipposideridae, Nycteridae, Rhinopomatidae and Thyropteridae). *The boxes indicate the upper and lower quartiles, the whiskers indicate the ranges of the bottom 25% and top 25% of the data values and the unfilled circles indicate outliers.*

Of the 86 species preyed upon or threatened by cats, the IUCN category of one species was Extinct (EX; *Pipistrellus murrayi*) and 22 were threatened or Near Threatened (NT; 26%; four Critically Endangered [CE], four Endangered [EN], 12 Vulnerable [VU] and two NT). Sixty-three species were non-threatened (73%; 61 Least Concern [LC], one Data Deficient [DD] and one Not Evaluated [NE; Table 1]). Without considering the three EX, DD and NE species, these percentages are similar to the conservation status frequency distribution for all bat species. Threatened or Near Threatened species (Critically Endangered, Endangered, Vulnerable, or Near Threatened) represent 27% of bat species preyed upon or threatened by cats, and 26% of bats overall (permutation test: $P = 0.09$). Non-threatened (Least Concern) bats represent 73% of bat species preyed upon or threatened by cats, and 74% of bats overall (permutation test: $P = 0.29$).

Table 1. International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List conservation status of all 1281 bat species that have been placed in a category, and of the 86 species that are identified as being preyed upon or threatened by cats.

	Number of bat species		
IUCN categories	All	Preyed upon or threatened by cats	Percentage of bat species preyed upon or threatened by cats
Extinct (EX)	5	1	20%
Critically Endangered (CR)	23	4	17%
Endangered (EN)	60	4	6.7%
Vulnerable (VU)	109	12	11%
Near Threatened (NT)	80	2	2.5%
Least Concern (LC)	759	61	8.0%
Data Deficient (DD)	244	1	0.4%
Not Evaluated (NE)	1	1	100%
Total	1281	86	6.7%

Of the 86 bat species recorded as being preyed upon or threatened by cats, 78 were identified through mentions in scientific publications. Among these, only ten species also have predation by cats mentioned as a threat according to the IUCN. For eight species, evidence of predation by cats came only from their IUCN assessments without any reference to primary evidence of predation by cats. Without considering the three EX, DD and NE species, threatened and Near Threatened (CR, EN, VU and NT) species had a higher percentage (55%, $n = 22$) of species with cats mentioned as a threat by the IUCN than non-threatened species (LC; 8%, $n = 61$), a highly significant difference (binomial GLM, $\beta = 2.60 \pm 0.63$, $P < 0.001$).

For 40 of the 86 bat species identified as preyed upon or threatened by cats, the evidence came from multiple reports of predation (‘multiple predation’), for ten species, predation was reported only once (‘anecdotal predation’), and, for 12 species, cats were mentioned as a threat to the species in a published paper or in the IUCN Red List assessment but we were unable to find any primary evi- dence of predation in the published literature (‘listed as a threat’). There was no quantitative information available in publications for another 24 bat species (‘not available’).

For the 86 bat species identified as preyed upon or threatened by cats, the type(s) of cat involved was reported for 60. Domestic or free-roaming (stray) cats were involved in most instances (n = 34 bat species), followed by feral cats (n = 22) and both types (n = 4).

The 20 habitat types most frequently used by the 86 bat species preyed upon or threatened by cats differed from the 20 habitats most frequently used by all bats (Fig. 3). Bat species recorded as preyed upon or threatened by cats were more likely than expected (permutation tests, $P < 0.05$) to occur in the following habitats, in decreasing order of importance: 'Forest – Temperate', 'Artificial/ Terrestrial – Urban Areas', 'Caves and Subterranean Habitats (non-aquatic) – Other Subterranean Habitats', 'Artificial/Terrestrial – Pastureland', 'Shrubland – Subtropical/Tropical Dry', 'Shrubland – Mediterranean-type Shrubby Vegetation', 'Artificial/Terrestrial – Arable Land', 'Shrubland – Temperate', 'Grassland – Temperate' and 'Grassland – Subtropical/Tropical Dry'. By contrast, bats were less likely to be recorded as preyed upon or threat- ened by cats than expected (permutation tests, $P < 0.05$) if they used, in order of importance: 'Forest – Subtropical/ Tropical Moist Lowland', 'Forest – Subtropical/Tropical Moist Montane' and 'Savanna – Dry'.

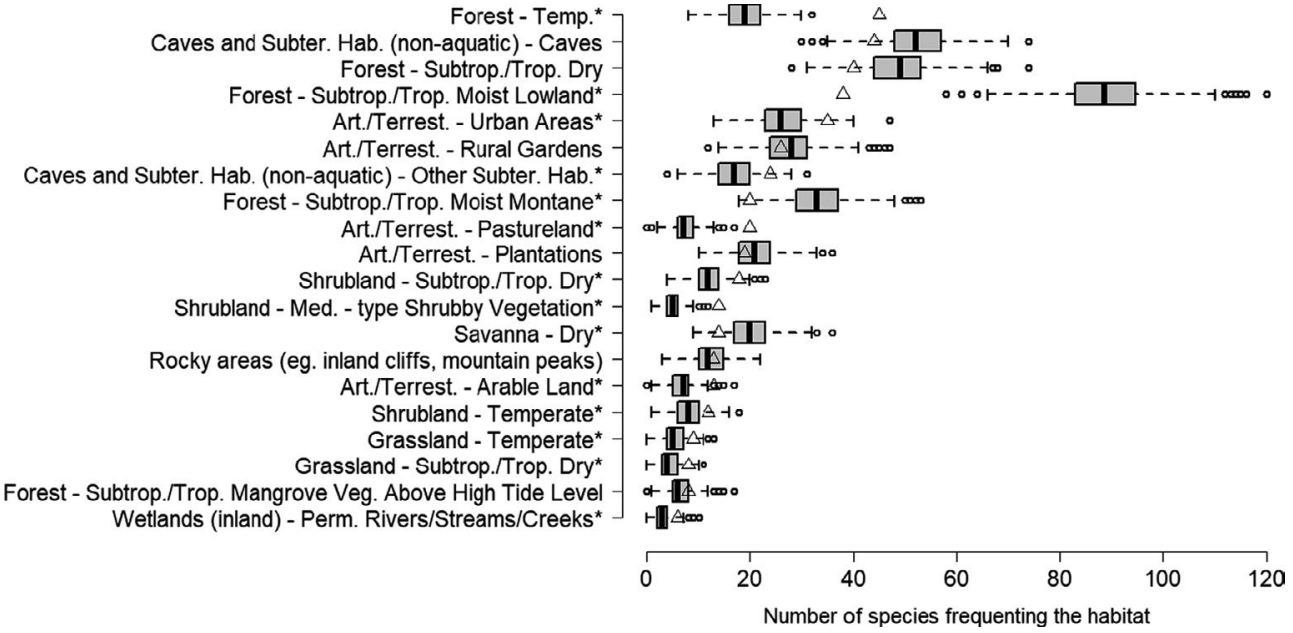


Fig. 3. Comparison of the distribution of bat species among the 20 habitat types recorded as mainly frequented by bats (International Union for Conservation of Nature database). The boxplots represent the distribution of the number of species frequenting the habitat expected according to the overall proportion of predicted species (11%; permutation test with 1000 repetitions). The triangles represent the actual number of species frequenting the habitat recorded as preyed upon or threatened by cats. The asterisks identify the habitats with a significant departure from random expectations, either way. *Note that the 20 habitat types mainly frequented by bats represent 87% of habitats for bat species preyed upon or threatened by cats and 85% for all bat species. The boxes indicate the upper and lower quartiles, the whiskers indicate the ranges of the bottom 25% and top 25% of the data values and the unfilled circles indicate outliers.*

4.4.2 Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats

We found 77 studies focusing on cat diet, providing 103 different sets of samples (studies broken down by sample type, site or season) in which bat species could have been detected (i.e. bats are present in the sampling area; Appendix S6). Bat remains were found in 20, including 19 where FO% information was available, of the 103 sets of samples (19%), across 10 studies. This included 17 sets of samples in which bats were identified to the genus or species level. Across studies, the FO% of bat remains in cat diet (scat or stomach/gut) averaged 0.7 % ± 2.1 (mean ± standard deviation), but was highly variable, ranging from 0 to 13% (Fig. 4a, n = 102). We found no statistically significant differences in average FO% of bats in cat diets between islands (mean ± standard deviation FO% 1.0% ± 2.7; n = 55), mainland Australia (mean ± standard deviation FO% of 0.5% ± 1.3; n = 37) and continents (no bats found in any studies, n = 11; Kruskal–Wallis chi-squared = 1.03, df = 2, P = 0.60). The number of cat dietary samples per set averaged 196 ± 246 (mean ± standard deviation; median = 124, n = 102). We found that the number of samples per set of cat diet studies that did not record bats as a dietary item was smaller than the sample size for studies that did detect bats (GLM, β = 0.002 ± 0.001, P = 0.052; Fig. 4b). Considering the average FO% for sets of samples where bat remains have been found of 3.9%, our simulation analysis revealed that 84% of sets had a sufficient number of samples to have 80% probability of detecting bat remains (Fig. 4b, n = 102). However, only 3% of the sets provided a number of samples sufficient to have 50% probability to detect the lowest non-zero FO% recorded of 0.1%, and the average number of samples per set of 196 ensures only an 18% detection probability of a true 0.1% FO% (Fig. 4b).

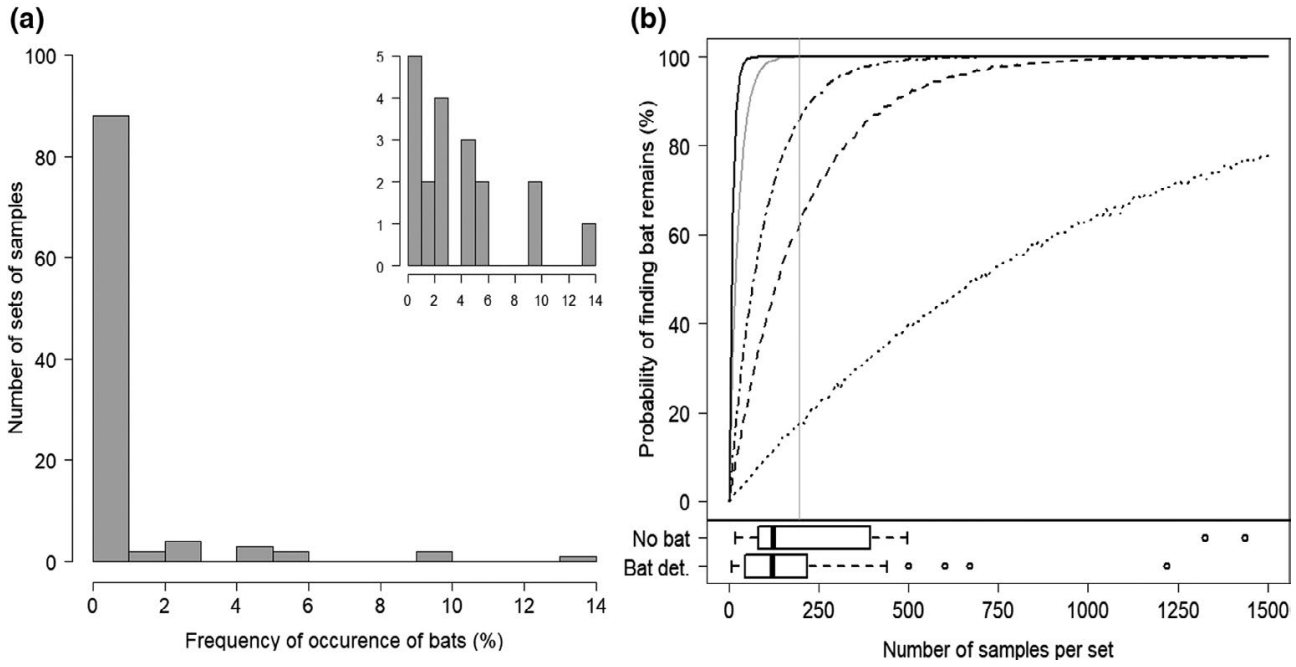


Figure 4. (a) Distribution of the frequency of occurrence (FO%) of bats in the diet of cats, from the 76 cat diet studies in which bat FO% was calculated, representing 102 sets of samples. The main histogram represents the distribution of FO% for all sets of samples, while the inserted histogram represents the distribution of FO% for sets where bats were found (n = 19). (b) Estimation of the probability of finding bat remains in cat diet according to the number of samples per set, and the true FO% and comparison of the number of samples per set according to whether bats were detected. The solid line corresponds to a FO% of 10%, dot-dashed line to a FO% of 1%, short-dashed line to a FO% of 0.5%, dotted line to a FO% of 0.1% and the curved grey line to the average FO% of 3.9%. The vertical grey line represents the average number of samples per set. Boxplots represent the number of samples per set of diet studies where bats have been detected (Bat det.) or not (No bat).

4.5 Discussion

Published data relating to predation of bats by cats are scarce, with a disproportionate number of studies from islands. This limited information base is likely to give a very fragmentary view of the global impact of predation by cats on bat populations. Notwithstanding this, we were able to identify 86 bat species (about 7% of the global tally) that are preyed upon or threatened by cats, about one quarter of which are threatened with extinction. We also found that, in IUCN Red List assessments, cats were more frequently mentioned as threats for threatened or Near Threatened bat species than for non-threatened species. We conclude that predation by cats is an under- appreciated threat to the world's bat species.

Our research highlights a lack of dedicated studies on the impacts of predation of bats by cats. Information from such studies is needed to improve assessment and under- standing of the magnitude of the threat that cats pose to the survival of some bat species. A constraint on our review was that many cat dietary studies did not identify bats preyed upon by cats to the species level, at least in part because the morphological features

distinguishing bat species may no longer be apparent in fragments in cat stomachs or faeces. For example, Woolley et al. (2019) reported that 64% of Australian cat dietary studies that reported bats in cat samples did not identify the species of bat consumed. Hence, our results are likely to under- estimate the variety of bat species killed by cats substantially. Since cats generally prefer to catch and consume live prey rather than to eat carrion (Woinarski et al., 2019), we assume that most of the bats consumed by cats were killed by them.

4.5.1 Bat species preyed upon or threatened by cats

Predation of bats by cats appears to be a widespread phenomenon. Indeed, 86 bat species were identified as preyed upon or threatened by cats, and these species varied widely in terms of body mass, diet and preferred habitat. Our collation revealed that some of the world's largest bats (e.g. *Pteropus* species) are consumed by cats, consistent with records of predation by cats of mammals (in other taxonomic groups) that have a weight equal to or even greater than that of cats (maximum mass of mammalian prey, >5 kg *cf*. typical mass of cat, 3.3–4.2 kg; (Fancourt, 2015; Kutt, 2012; Woinarski et al., 2019; Woolley et al., 2019)). The bat species known to be preyed upon or threatened by cats belonged to 12 of the 20 bat families, but we found that they were better represented in certain families, notably in the most numerous bat family, Vespertilionidae: almost 10% of species in that family are preyed upon or threatened by cats (Fig. 2). Hence, it seems likely that some families are more susceptible to predation than others. As an example, Rodríguez-Durán et al. (2010) highlighted that, in a cave housing several species of bats, the relative proportion of bat species preyed upon by cats was not correlated with the abundance of each species. Welch and Leppanen (2017) suggested that, in this case, flight behaviour might influence susceptibility to predation by cats. There are also certain behaviours, particularly those relating to foraging, which could make certain species more susceptible to predation by cats, such as feeding on or near the ground; examples include *Pteropus melanotus natalis, Mystacina tuberculata*, *Antrozous pallidus* and Phyllostomidae (Bonaccorso and Gush, 1987; Daniel, 1979; Ross, 1961; Tidemann, 1987; Tidemann et al., 1994). A further possibility is that the unequal proportional representation of bat species preyed upon by cats across bat families may be a consequence of varying abundances of the bat species across families. For example, if Vespertilionidae are on average more abundant than bats in some other families, cats may be taking a higher pro- portion of Vespertilionidae simply because of a higher encounter rate.

About a quarter of the 86 bat species preyed upon or threatened by cats have threatened or Near Threatened conservation status (Red List categories: CR, EN, VU and NT; IUCN 2020) and so require special attention and a rapid assessment of the threat that cats can represent for them. One bat species known to be eaten by cats (*Pipistrellus murrayi*) became extinct in 2009; although predation by cats may have contributed, it was the cumulative impacts of habitat destruction and a range of invasive species which led this species to extinction (IUCN, 2020a; Tidemann et al., 1994; Woinarski, 2018).

Bat predation by cats is poorly documented and remains largely neglected by conservationists interested in bats. For only 18 of the 86 species that we report as preyed or threatened by cats, the cat is listed as a threat in the IUCN Red List database. This may indicate that, for some bat species, predation by cats occurs but is rare or in- consequential with respect to their conservation status, or that there has been inadequate recognition to date of the threat posed by cats in these assessments.

We found more documents concerning predation of or threats to bats by domestic or free-roaming than feral cats; however, this result but may reflect some biases, for example bats taken by pet cats may be more readily identifiable than remains inside feral cat stomachs or scats. All types of cat, whether domestic, free-roaming or feral, appear to be potential predators of bats.

Our results suggest that bats occurring in some habitats, notably 'Forest – Temperate', 'Artificial/Terrestrial – Urban Areas' and 'Caves and Subterranean Habitats (non-aquatic) – Other Subterranean Habitats', are more likely than others to be killed by cats. Cats may be more abundant in these habitats or may prefer to hunt there (Legge et al., 2020). Alternatively, these habitats may represent opportunities for regular encounters be- tween cats and bats or for facilitated predation of bats by cats. How, when and where cats prey upon bats is still not well understood. The sparse information in the literature suggests that the predation of bats may occur in caves or buildings when they fall to the ground, from the air during emergence and return to roosts, or when bats feed near the ground (Ancillotto et al., 2013; Rodríguez-Durán et al., 2010; Tidemann, 1987; Tidemann et al., 1994; Tuttle, 2013).

4.5.2 Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats

We found high variability in the FO% of bats in cat dietary studies. This variation may be due to the influence of site and habitat and potentially season, the abundance of bats in the areas studied, and the abundance of alternative prey. In New Caledonia (south-west Pacific), Palmas et al. (2017) reported FO% of bats in cat diet varying from 0 to 13%, depending on sampling site and habitat. These results are in accordance with the facts that the population-level impacts of predation can be variable (Welch and Leppanen, 2017), and that bats are not usually the primary prey of invasive predators (Pitt and Witmer, 2007).

The comparison of FO% of bats in cat diets showed no statistically significant difference between islands, mainland Australia and continents (no bats were reported in the 11 cat dietary studies conducted on continents). However, reports of bat predation by cats from continents do exist (*unpublished data*), and more work should be dedicated in this context to assess the level of impact. Additionally, most studies that identify bat species as being preyed upon or threatened by cats were from islands, and this was disproportionate to the small area of islands relative to continents. This may be due to: 1)the greater species richness of bats on islands, with more than half of bat species (60%) present on islands, and a quarter (25%) restricted to islands; 2) islands tending to have higher densities of cats than mainland areas (Conenna et al., 2017; Frick et al., 2020; Jones et al., 2009; Legge et al., 2017); and 3) a disproportionately large share of the world's threatened bat species occur- ring on islands, so that island bats may have been subject to a correspondingly disproportionate share of research, including on the factors that cause mortality.

There is only a relatively small number of cat dietary studies in which bats were reported as prey, and an even smaller number in which bat species were identified. The comparison of scat and stomach/gut samples suggests that there is a greater probability of detecting bat remains and identifying the species consumed when using stomach/gut samples than when examining scats, as previously reported by Murphy et al. (2019). We found that most cat dietary studies had insufficient sample sizes to detect bats reliably. The likelihood that sampling is inadequate to provide robust estimates of bat FO% in cat diet has probably caused some authors to exclude bats from reported items in their studies. Indeed, in our collation, most of the data on bat predation by cats were extracted from supplementary materials in studies, and bat predation was not mentioned in the main text. However, considering the density of cats and their ubiquity, and the local population sizes of some

bats, even low FO%s can represent a considerable number of bats killed. We note that FO% of bats in cat dietary samples may under-estimate the incidence of cats killing bats, if cats kill bats but do not eat them. Conversely, predation rates may be over-estimated if cats are scavenging on bat carcasses, although consumption of carrion is relatively uncommon in cats (Woinarski et al., 2019).

4.5.3 The impact of predation by cats on bats

The genuine impact of predation by cats on bat populations remains to be assessed, but there are a number of reasons why we might expect predation by cats to have a significant impact on bats and to threaten their populations:

1. Bats have relatively few natural predators and show naïve behaviour towards some introduced predators (Baxter et al., 2006; Delpietro et al., 1994; Driessens and Siemers, 2010; Durrell, 1976; Lima and O'Keefe, 2013; Tidemann, 1987).
2. Cats now occur across most of the Earth's surface, in all ecosystems frequented by bats (ISSG, 2020; IUCN, 2020a). Cats are highly effective predators with strong abilities to jump and climb trees or walls, and can be arboreal predators (Case, 2003; McComb et al., 2019). Furthermore, they exhibit some traits that make them well suited for efficiently hunting bats, such as the ability to hear high-frequency sounds (ultrasounds) and to see well at night (Heffner and Heffner, 1985; Jones, 1999; Jones and Holderied, 2007); all bats are in the size range of prey taken by cats (Woinarski et al., 2019).
3. Bat populations are particularly sensitive to the loss of individuals because of their demographic attributes, such as relatively long lifespan and small litter size (Fleischer et al., 2017; Kunz and Fenton, 2003; McIlwee and Martin, 2002). In addition, there is evidence of predation by cats disproportionately affecting female bats, which could amplify demographic impacts (Ancillotto et al., 2013).
4. Quantitative studies of predation of bats by cats remain rare; however, the number of individual bats preyed upon by cats can be significant. For example, Woods et al. (2003) estimated that in five months, domestic cats in Great Britain killed at least 170000 bats (0.3% of an estimated 57 million mammalian prey). Scrimgeour et al. (2012) reported that an individual cat killed at least 102 bats in seven days. Murphy et al. (2019) developed estimates of the number of individuals in key mammal groups killed each year by feral cats in Australia. Although they did not estimate the numbers of bats killed, their

dataset and methodology can be used to estimate that approximately 440000 bats are killed each year in Australia (0.7% of 459 million native mammalian prey; *unpublished data*).

5. The noise, odour and movement associated with bat roosts tend to attract cats. The presence of cats near a roost can severely affect a bat colony directly, through predation of individuals, notably young, which remain immobile for a long time, or indirectly, by influencing bat behaviour and possibly forcing bats to leave their roost (Ancillotto et al., 2019; Kalcounis and Brigham, 2010; Lima and O'Keefe, 2013; Rydell et al., 1996; Welch and Leppanen, 2017). Roosts are a critical, and often limited, resource for bats, in which bats are regularly gathered and most vulnerable to predation (Lewis, 1995; Tuttle and Stevenson, 1982; Welch and Leppanen, 2017).

4.6 Conclusion

Cats are now found almost throughout the world, in all ecosystems frequented by bats. They are able to prey upon bats of all sizes, from a range of bat families and in varied habitats. It is therefore likely that our review paints a fragmentary and only partial picture of the true impacts of cats on the world's bat species. The threat posed by cats to bats adds to the long list of threats already affecting this group of mammals, which fulfil key ecological functions in many ecosystems and provide essential eco- system services, such as insect regulation, pollination and seed dispersal. This is particularly (but not exclusively) the case on islands, where bats are often the only native terrestrial mammals and therefore represent an irreplaceable biological group with many endemic species. The impact of cats on bats on continents may also be high, but it remains just as poorly understood as the impact on islands.

4.7 Recommendations

Our review indicates that predation by cats may be a more serious threat to the conservation of the world's bats than previously recognised. We found that many bat species have been reported as killed by cats, but predation by cats is recognised as a threat in IUCN conservation accounts for only a few of these species. We recommend that authors of those accounts give consideration to including predation by cats as a threat and enhanced management of cats as a priority conservation response. In some cases, uncertainty about the population-level impacts of predation by cats should be resolved through targeted quantitative studies of the extent and consequences of predation.

According to Williams et al. (2020), priority research must be aimed at assessing the extent of the threat and providing management solutions, not just situational aware- ness. Even before starting new research, conservation actions can be carried out to protect roosts. For example, bats in caves where cats are likely to attack can be protected by installing doors that prevent access to cats, but allow bats to enter safely (Tuttle, 2013).

We propose four main lines of future research directions:

1. Finding and assessing conservation actions and tools to protect bats from predation by cats. A special effort should be made to raise awareness and educate people, notably pet owners, about the impact of cats on bats and other taxa, as this information is poorly known and sometimes denied, particularly in relation to domestic and stray cats (Linklater et al., 2019; Loss et al., 2018; McDonald et al., 2015; McLeod et al., 2017). In the particular case of domestic cat management, it has been shown that a collaborative approach to finding a com- promise and a solution that takes into account the owners' opinions and practices is more productive than a confrontation between managers and owners (Crowley et al., 2020).
2. Identifying ecological and biological traits that may render particular bat species more susceptible to predation by cats than others.
3. Further assessing the extent of the threat posed by cats to bats by:
    a. Assessing the frequency and intensity of predation. This includes more studies of cat diet with sufficiently large numbers of samples analysed per season and per site. We recommend sets with at least 250 samples, in order to be able to find bats with a probability of 90% for a FO% of 1% and 70% for a FO% of 0.5% (Fig. 4b). Cat dietary studies based on the collection and analysis of scats are reliable and relatively low-cost methods of assessing the place of bats in the diet of cats, particularly feral cats, but may have lower likelihood of detecting bats than studies that sample cat stomachs.
    b. Identifying bat species in cat dietary sampling where possible. This may be possible with fine-scale observation, but recent developments in molecular analysis of samples may help identify the species consumed. Furthermore, referencing and sharing observational data on predation of bats by cats and studies on capture even without consumption could be useful to identify the

species of bat consumed and to understand the extent of this phenomenon more fully. The use of forensic DNA analysis techniques on injured or dead bats can complement observational data and provide additional information on the origin of injuries, to identify predation by cats (Khayat et al., 2020).

c. Identifying types of cat and estimating their density would be useful for estimating total numbers of bats preyed upon by cats. Such studies should also consider the extent to which consumption of bats by cats may be a result of predation, or may instead arise from scavenging by cats on already dead bats.

d. Identifying the extent to which predation on bats may be largely driven by individual cats that specialise on bats, the factors that influence such individual preferences, where such predation is focused (e.g. at bat roost sites), and how any such bat-specialist cats may best be controlled. Individual cats also differ in hunting behaviour and preference. Some individual cats may be responsible for very high rates of predation on particular species, including threatened mammals (Moseby et al., 2015), and including both common and threatened bat species (Khayat et al., 2020; Scrimgeour et al., 2012).

e. A better understanding of the population dynamics of various bat species is needed, in order to assess the consequences of cat-induced mortality on population viability.

4. Prioritise bat conservation by identifying and managing factors that magnify the impact of cats on bats, including consideration of:

   a. Where the bat species at greatest risk of extinction are found.

   b. Where cats occur in the highest densities.

   c. When bat FO% in cat diet is particularly high, and where other sources of prey for cats are less abundant.

In addition to these research suggestions, we recommend enhanced management of cats, in particular on islands, in areas important for threatened bat species, and at bat roost sites that may hold high proportions of the total population of some bat species. Such enhanced cat management may include curfews or containment of pet cats, intensive strategic trapping for unowned cats, prohibition of cat

introductions to islands that do not currently have cats, and eradication of feral cats on islands with endemic bats.

4.8 Acknowledgements

MO received a PhD fellowship from the Southern Province of New Caledonia, with additional support from IAC and Northern Province of New Caledonia. Thanks to IUCN for the data made available, to 'Anna' of the Red List Unit for her help, and also to David Bruy and Alexandre Bourles for their help in brainstorming on statistics. Thanks to the Fondation François Sommer (FFS) for supporting a broader project on New Caledonian flying foxes and into which this review fits. The contributions of BM and JW were supported by the Australian Government's National Environmental Science Program (Threatened Species Recovery Hub).

4.9 Appendices

Additional supporting information may be found in the online version of this article at the publisher's website (https://onlinelibrary.wiley.com/action/downloadSupplement?doi=10.1111%2Fmam.12240&file=mam12240-sup-0001-AppendixS1-S6.xlsx).

Appendix S1. List of publications identifying bat species preyed upon or threatened by cats.

Appendix S2. Site identification codes related to the map of the geographical distribution of studies (Fig. 1).

Appendix S3. List of bat species with IUCN assessments in which cats are recorded as a threat (IUCN database downloaded in February 2020).

Appendix S4. List of the bat species preyed upon or threatened by cats.

Appendix S5. Distribution of species of bats preyed upon or threatened by cats and all bat species according to their taxonomic families (IUCN database downloaded in February 2020).

Appendix S6. List of published diet studies where bats are present in the sampling area.

5 Chapitre 4 : Synthèse des résultats, discussion générale et perspectives

5.1 Synthèse des résultats

Chapitre 1 : Nos résultats mettent en évidence la perte de 33% des gîtes de roussettes chassées en seulement 40 ans en province Nord et révèlent que l'espèce endémique, *Pteropus ornatus*, est dominante et représente presque 70% de la population. Les comptages des effectifs réalisés entre 2010 et 2016 ont mis en évidence la forte variabilité des effectifs présents dans les gîtes entre différentes années mais aussi une forte variabilité d'effectifs entre les différents gîtes. Ces fortes variabilités intra et inter gîtes ne nous ont pas permis d'évaluer la tendance de la population avec les données actuelles sur cette période de suivi. Il en ressort qu'il conviendrait donc de pérenniser ces suivis sur un pas de temps plus long (10 à 15 ans) et si possible de les étendre afin d'augmenter nos capacités de détection de la tendance des populations de roussettes.

Chapitre 2 : La Nouvelle-Calédonie abrite l'une des plus grandes populations de roussettes au monde avec une taille de population estimée à au moins 500 000 individus pour *P. ornatus* endémique et à au moins 230 000 individus pour *P. tonganus geddiei* en ne considérant que les provinces Nord et Sud. Ces chiffres peuvent être comparés aux estimations les plus récentes de la taille des populations de *P. poliocephalus* puis de *P. scapulatus* en Australie (environ 700 000 et 150 000 individus, respectivement (Westcott et al., 2015)). Bien que ces populations soient de taille conséquente, elles sont à l'heure actuelle menacées, notamment par les prélèvements liés à la chasse qui se révèlent insoutenables. En effet, on estime que les prélèvements effectués sur la grande terre annuellement serait de l'ordre de 68 000 individus et les données issues de l'étude sur la consommation des ménages néo calédoniens entre 2016 et 2017 suggéreraient que près de 185 000 individus seraient consommés chaque année sur l'ensemble du territoire (*Données issues de l'enquête consommation des ménages en Nouvelle-Calédonie, Quid Novi / DAVAR – Agence rurale / Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie*). Bien que la province des Iles Loyauté soit actuellement la province sur laquelle nous avons le moins de visibilité, il est fort probable que ce soit la province où la situation est la plus préoccupante. En effet, les données issues de l'étude sur la consommation des ménages néo calédoniens suggèrent que sur les 185 000 roussettes consommées chaque année 100 000 seraient consommées en province des Iles Loyauté, 45 000 en province Nord et 40 000 en province Sud. En comparant ces résultats avec les prélèvements estimés sur la base des questionnaires on remarque qu'en province Nord les effectifs prélevés coïncident avec les effectifs consommés cependant ce n'est pas le cas en province Sud. En effet, il semblerait qu'une partie non

négligeable des roussettes consommées en province Sud provienne des deux autres provinces et certaines données issues des saisies réalisées par les douanes et les gardes nature suggèreraient que la majeure partie de ces animaux proviennent des Iles Loyauté (*données non publiées*). La récente modification du code de l'environnement de la province Sud (2019) visant à interdire le transport des roussettes en dehors des périodes de chasse autorisées devrait limiter ces échanges interprovinciaux.

En accord avec les études menées par l'IAC en province Sud (Brescia, 2007; Ighiouer et al., 2020), Nord (Boissenin and Brescia, 2009) et des Iles Loyauté (Fossier et al., 2020, 2017) de la Nouvelle-Calédonie, nos résultats viennent confirmer que la chasse aux roussettes est très répandue et ancrée dans les mœurs des calédoniens. En effet, les résultats des réponses aux questionnaires révèlent qu'au moins 6 chasseurs sur 10 chassent la roussette. Bien que les chasseurs jugent acceptable l'évolution de la réglementation actuelle vers une réglementation plus restrictive, il semble à l'heure actuelle difficile de bannir totalement la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie. Cela pose donc problème car comme on l'a démontré la mesure la plus sûre pour optimiser la pérennité des populations de roussettes serait un arrêt total de la chasse de ces espèces. A minima, la réglementation pourrait être revue pour éviter la chasse de plus de 20 000 roussettes par an, contre plusieurs centaines de milliers actuellement, afin de limiter l'impact de la chasse sur ces espèces en attendant la mise en place d'une gestion adaptative. Dans le cas de la gestion adaptative nous démontrons que, bien qu'ils ne permettent pas de revenir à une tendance stable ou en augmentation des populations de roussettes, les moratoires interdisant la chasse un an sur deux ou plus ainsi que la protection d'au moins 25% de la population permettrait de réduire considérablement la taille du prélèvement. Ainsi, ces mesures pourraient améliorer grandement la situation et leur combinaison via des moratoires spatio-temporels prédisent des résultats en grande partie additifs et prometteurs.

Chapitre 3 : Les chats *Felis catus*, sous toutes leurs formes (domestiques, en liberté et harets), ont été identifiés comme une menace mondiale majeure pour la biodiversité, en particulier les oiseaux et les petits mammifères. Cependant, l'étendue et l'impact de la prédation des chauves-souris par les chats n'ont guère été pris en compte jusqu'à présent, ni la question de savoir si des caractéristiques spécifiques rendent certaines espèces de chauves-souris particulièrement vulnérables à la prédation par les chats. Via notre analyse de la littérature disponible et de la base de données UICN nous mettons en évidence la prédation et ou la menace d'au moins 86 espèces de chauves-souris (environ 7 % du total mondial existant) dont un quart de ces espèces

sont classées dans la catégorie "Quasi menacées" ou "menacées" (catégories IUCN CR, EN, VU et NT). Nous mettons aussi en évidence que toutes les formes de chats tuent des chauves-souris dans tous les principaux habitats terrestres. Ces résultats suggèrent que la prédation par les chats est une menace sous-estimée pour l'ensemble des espèces de chauves-souris dans le monde.

Nos résultats mettent en évidence les limites de la gestion actuelle des menaces qui s'appliquent sur les populations de roussettes et la nécessité de faire évoluer la gestion et parallèlement la réglementation afin d'assurer la pérennité des populations de roussettes. Aussi, les résultats obtenus comportent encore des incertitudes et des marges d'erreur importantes qu'il n'était pas possible de réduire avec le temps et les données disponibles. Il y a donc un besoin réel de données si on veut arriver à une gestion minutieuse de ces espèces même si ce travail représente une importante avancée sur la dynamique des populations de roussettes et l'impact de leurs menaces directes il se doit d'être perfectionné pour être intégré au mieux dans les stratégies de gestion. Par contre, l'ensemble de ces résultats concordent et mettent en évidence un déclin des populations de roussettes chassées en Nouvelle-Calédonie et que la chasse et la prédation par les chats harets font partie des principaux facteurs à l'origine de ce déclin. Ces résultats sont des bases de discussion robustes qui pourront être des atouts majeurs dans le cadre de projets de concertation avec l'ensemble des acteurs.

5.2 Discussion, recommandations et perspectives

5.2.1 Vers une gestion adaptative pour une chasse durable

Notre travail se positionne comme une avancée dans les modèles de gestion des espèces exploitées en Nouvelle-Calédonie, voir en Océanie, et un travail précurseur en terme d'évaluation de la gestion de la chasse de chauves-souris (Berthinussen et al., 2020). En effet, via nos investigations sur la dynamique des populations de roussettes chassées et sur l'acceptabilité des réglementations par les chasseurs, nous explorons quasiment l'intégralité de la phase pré-implémentation de la gestion adaptative. Nous avons analysé les différentes phases entre la définition du problème et l'évaluation des compromis (Figure 1). Nous disposons donc maintenant 1) d'un cadre pour faire évoluer la gestion actuelle vers une gestion adaptative co-construite avec l'ensemble des acteurs et 2) de modèles de dynamique de population permettant de prédire l'efficacité de mesures de réglementation. Les méthodologies utilisées dans ce travail ainsi que les résultats qui en ressortent pourraient être largement utilisés en Océanie pour aiguiller la gestion des espèces chassées. En effet, la chasse représente

une menace pour de nombreuses espèces animales d'Océanie, notamment d'autres espèces longévives y compris d'autres espèces de roussettes (Lavery and Fasi, 2019; Mehdi, 2001; Monson et al., 2003; SPREP, 2020; Stirnemann et al., 2018; Vincenot et al., 2017b).

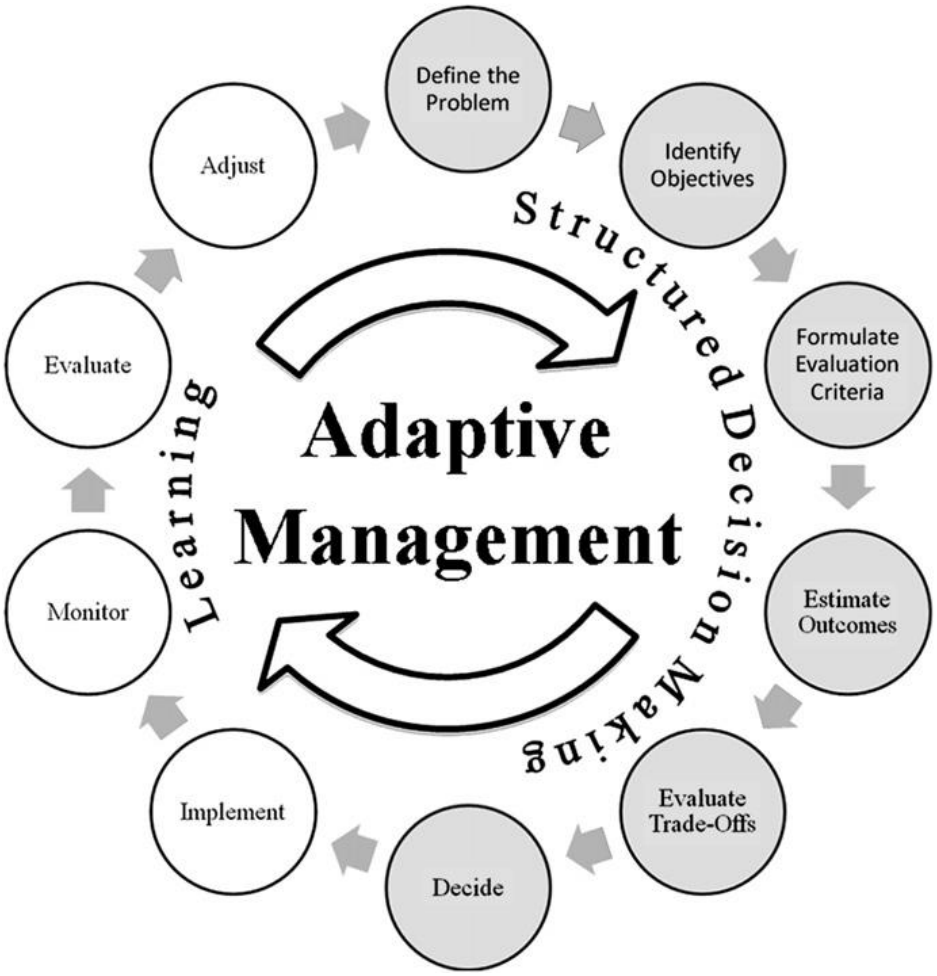


Figure 1. La gestion adaptative, souvent caractérisée comme un "apprentissage par la pratique", est un processus itératif formel de gestion des ressources qui reconnaît l'incertitude et atteint les objectifs de gestion en augmentant la connaissance du système grâce à un processus de retour d'information structuré. Comme illustré, le processus de gestion adaptative comporte à la fois un élément de décision et une occasion d'apprendre. *La prise de décision structurée (cercles gris), un terme souvent confondu avec la gestion adaptative, est une approche organisée et transparente du processus de décision pour identifier et évaluer les alternatives et justifier des décisions complexes ; cependant, la prise de décision structurée ne nécessite pas l'itération et l'apprentissage d'ordre supérieur (cercles blancs) inhérents à la gestion adaptative* (Allen et al., 2011).

La gestion actuelle de la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie, n'est plus appropriée au statut des populations de roussettes chassées et arrive à ses limites en termes de préservation des espèces et donc des pratiques de chasses associées. En effet, nos résultats mettent en évidence la situation critique des populations de roussettes chassées et le besoin de stopper la chasse aux roussettes ou au moins de réduire drastiquement

les prélèvements pour assurer la pérennité de ces espèces. La compilation de l'ensemble des données acquises jusqu'à présent permet maintenant de construire une gestion nouvelle en accord avec l'état des populations de roussettes. L'objectif à court terme serait donc de réduire les prélèvements dans le but de donner aux acteurs de la conservation plus de temps pour éduquer et sensibiliser la population à la préservation des roussettes pour assurer la pérennité de ces espèces. La gestion adaptative des roussettes, c'est-à-dire une gestion concertée, adaptée et adaptable en fonction des situations, se positionne comme la solution la plus propice pour améliorer la situation. En effet, elle se base sur la concertation et permet l'adaptation rapide des mesures de gestion en réponse à des changements de tendance des populations, ce qui semble être une solution particulièrement adaptée au contexte socio-environnemental néo calédonien. Cependant pour fonctionner cela requiert un suivi rigoureux des populations et des conditions environnementales qui les influencent mais aussi tout un processus d'échange et de discussion entre les acteurs pour arriver à un objectif de concertation. Les deux piliers à construire pour la gestion adaptative sont donc la mise en place 1) d'un suivi des populations permettant d'évaluer les modalités de gestion et 2) d'un processus de concertation pour la co-construction de la gestion future.

5.2.1.1 Suivi des populations

La mise en place d'une gestion adaptative requiert de pouvoir suivre la population de façon à avoir la capacité à détecter des changements de tendance de population et d'évaluer l'effet de la gestion sur des pas de temps relativement courts. Bien que cela se révèle crucial, notamment pour les espèces menacées, de nombreux suivis des populations sont souvent de mauvaise qualité, ou du moins ils ne répondent que rarement aux objectifs fixés surtout lorsqu'ils sont ambitieux (Lindenmayer et al., 2020). Dans le cas de la gestion adaptative, l'objectif est très ambitieux il faudra donc faire évoluer les suivis actuels afin qu'ils répondent aux attentes de manière robuste. Les méthodologies déjà en place ont fait leur preuves et procurent des données intéressantes et utiles pour la gestion, cependant elle ne nous permettent pas à l'heure actuelle de détecter la tendance générale de la population de roussettes car ces suivis ne sont pas adaptés à des analyses sur des pas de temps courts (Oedin et al., 2019). Aussi, ces suivis permettent d'intégrer la population dans la gestion et ainsi optimiser les objectifs de gestion communautaires. Les suivis actuels des populations de roussettes doivent donc être poursuivis, améliorés et étendus à l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie. Le suivi des effectifs est maintenant étendu à la Grande Terre, en collaboration entre les gardes nature et guides des provinces Nord et

Sud et de l'IAC (Boissenin et al., 2016; Ighiouer et al., 2020). Cependant des partenariats et collaborations devront être établis afin de formaliser et garantir la bancarisation et l'analyse des données acquises pour pérenniser leur utilité, ce point ne doit pas être sous-estimé notamment en termes de moyens humains et financiers (Lindenmayer et al., 2020). De nouvelles techniques de suivis des effectifs pourront aussi être testées comme notamment le comptage par imagerie thermique aérienne qui est actuellement testé en Australie. La collecte des données permettant d'estimer les taux démographiques doit aussi se poursuivre et s'intensifier afin de pouvoir réaliser des modèles plus robustes et basés sur des données récentes à l'avenir. En effet, les données sur la fécondité des espèces suivies doivent continuer d'être collectées, notamment à l'aide des méthodologies qui ont déjà fait leurs preuves comme explicité précédemment et qui pourront, avec des suivis réguliers, être adaptés pour donner des indices de survie juvénile basés sur des données réelles.

Une continuité dans la collecte des données concernant la chasse doit aussi être mise en place. Une solution potentielle pour pérenniser ces suivis serait la mise en place d'un observatoire des prélèvements de chasse qui permettrait de recueillir des informations sur les roussettes chassées, les espèces, sex-ratio, morphométrie, quantités, ainsi que des dents, de roussettes chassées chaque année pour suivre la taille du prélèvement global et la structure d'âge de la population chassée. Les enquêtes via un questionnaire pour enregistrer les prélèvements effectués en 2020 pourront être optimisées et améliorées notamment en ajoutant une enquête aléatoire auprès des chasseurs en parallèle (Aubry et al., 2020; Aubry and Guillemain, 2019; Lukacs et al., 2011). La mise en place de carnets de chasse où les chasseurs pourraient référencer leurs informations de chasse (exemple : date, heure, nombre de roussettes chassées) et qu'ils remettraient en fin de saison de chasse ou en fin d'année, même si cela permettrait de récupérer principalement que les données de chasseurs respectant la réglementation, serait l'un des outils à tester dans ce cadre ; cependant il est fort probable qu'il soit moins adapté à la récolte des données concernant des prélèvements effectués en dehors de ce que permet la réglementation. L'ensemble de ces données seront l'une des deux pierres angulaires d'une gestion adaptative robuste basée sur la compilation des savoirs scientifiques, historiques et traditionnels permettant d'évaluer l'état de la population sur des pas de temps relativement courts.

5.2.1.2 Mise en place d'un processus de concertation

Les premiers résultats de l'étude en cours sur le déplacement des roussettes sur la Grande Terre de la Nouvelle-Calédonie montrent que les roussettes se déplacent entre les deux provinces et entre les deux côtés de la chaine

montagneuse (Boissenin et al., 2016; Boissenin and Brescia, 2014) (*données non publiées)*. Afin de mettre en place une stratégie de gestion cohérente avec l'écologie spatiale de ces espèces il sera donc important de travailler *a minima* en concertation sur les deux provinces de la Grande Terre. Avant de pouvoir réunir les différents acteurs impliqués ou concernés par la gestion des roussettes, il faudra 1) les identifier et 2) recueillir au préalable leurs avis et objectifs concernant la gestion de ces espèces (Figure 2). Les données issues des questionnaires anonymes à l'attention des chasseurs (Annexe 1) dont une première partie des résultats a permis de quantifier les prélèvements (Chapitre 2) pourra servir de base pour des analyses exploratoires. Cependant un travail dédié à recenser les pratiques et motivations de chasse ainsi que les représentations des roussettes pour les néo calédoniens est nécessaire. La prise en compte des intérêts et des enjeux que représentent les roussettes pour l'ensemble des acteurs permettra de minimiser les conflits entre les parties prenantes et sera l'une des clé de la co-construction d'une future gestion durable de ces espèces (Redpath et al., 2013).

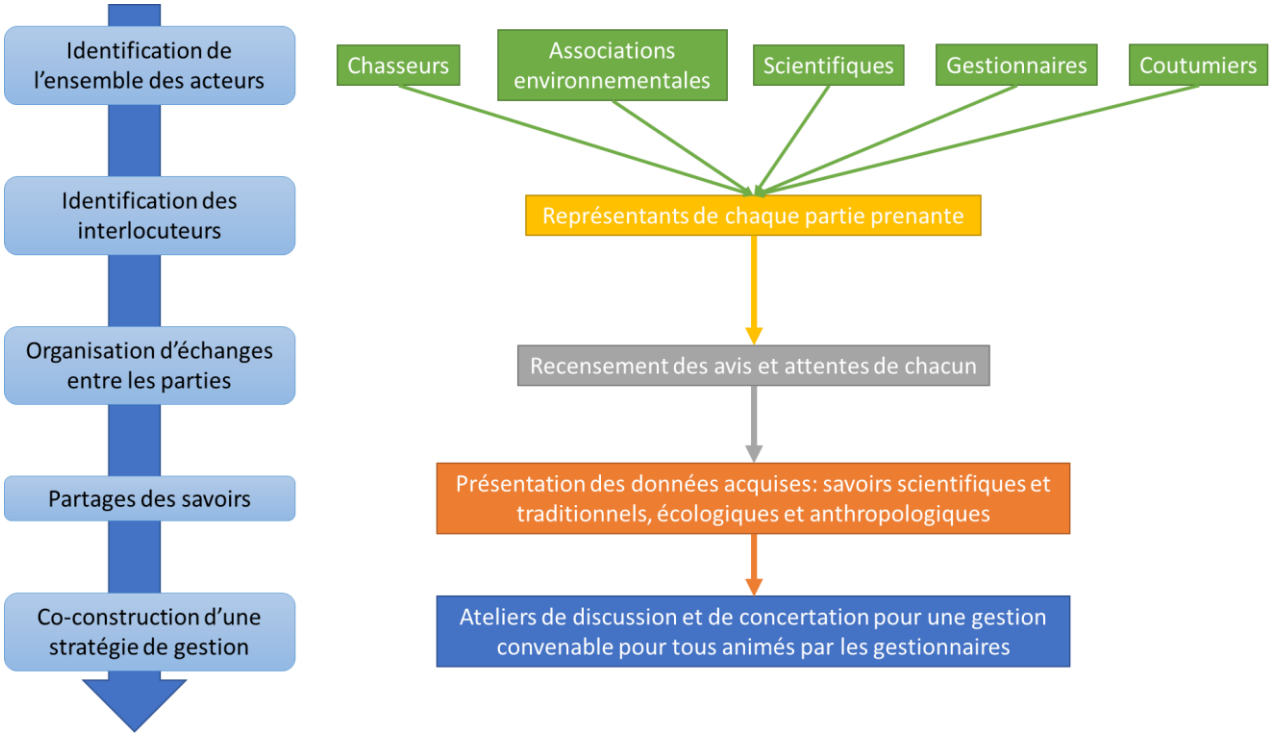


Figure 2. Schéma simplifié d'un processus de concertation sur la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie.

A Maré, on remarque par exemple que le mode de chasse traditionnel ayant évolué vers un mode de chasse plus récréatif et contemporain, avec des fusils et sans suivre systématiquement les règles et recommandations traditionnelles, remet en question les pratiques de chasses culturelles du fait de leur évolution ou remplacement et du changement comportemental des roussettes en réponse aux nouvelles pratiques (Fossier

et al., 2020). En effet, hormis pour ce qui est de la province des Iles Loyauté (Fossier et al., 2020, 2017), les données disponibles ne nous permettent pas de comprendre clairement les motivations, les destinations et la valeur des prélèvements de roussettes pour les chasseurs. Estimer les parts respectives du prélèvement dédiées à la subsistance, à la consommation familiale, aux cérémonies coutumières, aux dons et à la vente seraient nécessaire au travail de concertation (Borgerson et al., 2016). Aussi, une meilleure connaissance des pratiques de chasse notamment les techniques utilisées et les quantités chassées par effort de chasse permettra aussi d'affiner la caractérisation de cette chasse, les périodes préférées par les chasseurs ayant déjà été récoltées via les études antérieures (Boissenin and Brescia, 2009; Fossier et al., 2017; Ighiouer et al., 2020) et le questionnaire à l'attention des chasseurs mis en place (Annexe 1). Les prélèvements actuels ne sont pas durables (Chapitre 1 et 2), il sera donc essentiel de mettre en place un cadre pour évaluer la partie du prélèvement qui est nécessaire/obligatoire (e.g. pour la subsistance et la coutume) et la part qui est excédentaire ou superflue (e.g. pour le commerce illégal), en plus d'estimer régulièrement la taille du prélèvement annuel. En effet, dans certaines îles du Pacifique, la chasse traditionnelle de subsistance et coutumière tend à céder la place à une chasse plus récréative et à une chasse de profit pour satisfaire les plaisirs de chasseurs ayant les moyens de consommer autre chose ou à une chasse à but commercial motivée par la demande des consommateurs riches (Stirnemann et al., 2018). Aussi, au-delà de la consommation du gibier, certaines chasses peuvent procurer un certain plaisir aux chasseurs en plus du plaisir procuré par les prises (Chang et al., 2017). Il est donc important d'évaluer la nécessité sociale des prélèvements en plus de leur soutenabilité pour identifier les potentiels leviers de gestion pour réduire les prélèvements sans mettre en danger la santé ou la culture des populations locales (Delisle et al., 2018). Cette connaissance de l'utilisation de la ressource et de la valeur qui lui est donnée par les consommateurs permettra peut-être d'identifier certaines situations où d'autres denrées alimentaires pourraient la remplacer.

Une attention particulière devra être apportée par les scientifiques de la conservation dans ce travail afin de garder toute objectivité vis-à-vis de la préservation des espèces et veiller à ce que les intérêts humains liés à la consommation de ces espèces ne mettent pas en danger sa conservation. En effet, bien qu'il soit important de conserver l'intégrité des pratiques culturelles, même des prélèvements culturels qui peuvent paraitre négligeables dans certains contextes, peuvent mettre en péril la pérennité de certaines espèces comme c'est le cas de la chasse du perroquet de Pesquet (*Psittrichas fulgidus* Lesson, 1830) et du Paradisier bleu (*Paradisaea*

rudolphi Finsch, 1885) pour la confection de coiffes traditionnelles en Papouasie Nouvelle-Guinée (IUCN, 2020a; Nugi and Whitmore, 2020; Van Den Bergh et al., 2013). Ainsi, il n'est pas impossible qu'à l'heure actuelle même la chasse aux roussettes destinée aux cérémonies coutumières uniquement ne soit pas soutenable, notamment du fait de la croissance de la population et de la perte des règles coutumières en matière de chasse et de consommation des roussettes. Si tel est le cas, il conviendra d'évaluer les possibilités de compromis ou de définir les priorités entre conservation culturelle ou écologique. A contrario, certaines réglementations basées sur le principe de précaution peuvent parfois empêcher les prélèvements culturels alors qu'ils ne mettent pas en danger les populations (Delisle et al., 2018). Ces éléments sont cruciaux à l'élaboration d'une gestion intégrée et concertée de la chasse et de la conservation de ces espèces.

Afin de garantir les objectifs de conservation, l'ensemble des parties prenantes, en particulier les chasseurs, doivent être intégrés aux discussions pour travailler sur un objectif commun de gestion adaptative (Allen and Gunderson, 2011; Armitage et al., 2009; Young et al., 2014). Une partie importante du travail à venir sera donc d'identifier l'ensemble des acteurs et les meilleurs interlocuteurs pour les représenter afin d'établir un schéma de concertation qui soit représentatif et constructif. Une communication transparente envers les chasseurs et les autres parties prenantes sur l'impact de la chasse et la tendance actuelle des populations de roussettes doit être mise en place pour établir une relation de confiance entre les scientifiques, les gestionnaires et les différentes parties prenantes. Cette transparence sur les résultats scientifiques des études menées contribuera probablement à une prise de conscience de la part des chasseurs et pourra faire augmenter le nombre d'entre eux qui limitent ou stoppent d'eux même leur prélèvement (Angulo and Villafuerte, 2004). En effet, cela permettra notamment à chaque chasseur d'évaluer sa contribution personnelle dans le prélèvement global et de montrer que même des prélèvements qui peuvent paraitre négligeables à l'échelle individuelle peuvent amener à un prélèvement global conséquent à l'échelle de la population. Cela permettra d'éviter potentiellement le dilemme de la "tragédie des biens communs" qui se produit quand chaque chasseur vient à abuser de la ressource commune (ici les roussettes) pour des bénéfices à court terme tout en décimant la ressource pour une utilisation à long terme (Pires and Moreto, 2018). Du fait de leur comportement grégaire, les amenant à se regrouper par centaines voire milliers d'individus en journée, et de leur grande mobilité les roussettes font partie des espèces dont l'abondance est difficilement appréciable par la population humaine ce qui empêche une large proportion des chasseurs à auto-évaluer les tendances des populations et l'impact de la

chasse. Nous montrons aussi nos difficultés en tant que scientifiques et/ou gestionnaires à le faire sur la base des données de comptage actuels. Ainsi l'apport des scientifiques dans la démonstration des impacts de la chasse, notamment via les outils et productions issus de résultats de modélisation, sera indispensable pour échanger avec l'ensemble des acteurs.

Identifier et comprendre les facteurs influençant le respect des réglementations permettra d'identifier des leviers pour optimiser les stratégies de conservation (Keane et al., 2008). Le maintien et le renforcement de l'implication de la population, notamment des chasseurs, dans la collecte des données démographiques ou cynégétiques fait partie des actions qui permettront de fédérer l'ensemble des acteurs dans le processus de concertation tout en collectant des données essentielles à la conservation (Cretois et al., 2020; Noss et al., 2003).

5.2.1.3 Les différents leviers et modalités de gestion possibles

Etant donné la complexité du contexte socio-culturel et écologique autour de la problématique roussettes et l'urgence de la situation à la vue de la non soutenabilité de la chasse, il est fort probable qu'une seule modalité de gestion ne suffise pas et qu'il faille innover et en combiner plusieurs tout en renforçant l'implication de la population dans les différents processus. Ainsi, nous présentons ainsi un éventail de modalités et de levier de gestion possibles et combinables, dont certains suggérés par la population, en prenant en compte au mieux le contexte dans son ensemble.

5.2.1.3.1 La gestion hybride et communautaire

Une meilleure compréhension de la gestion traditionnelle des roussettes en Nouvelle-Calédonie sera très intéressante pour comprendre comment la chasse a persisté pendant tant d'années sans entraîner l'extinction des renards volants et pour trouver des solutions adaptées à la réglementation. Cela pourrait permettre à terme de combiner les leviers de gestion locaux, notamment coutumiers et administratifs, afin de 1) prendre en compte l'ensemble de la population locale, notamment dans les contextes multiethniques où les savoirs et pratiques culturels sont encore très présents, et 2) légitimer et optimiser l'efficacité des actions de gestion (Payri and Vidal, 2019; Rohe et al., 2017). À titre d'exemple, l'utilisation de l'interdiction traditionnelle "Tabou", qui peut s'appliquer à la chasse et/ou à l'accès à certaines zones, semble avoir été l'un des outils de gestion pertinents pour protéger les roussettes de la chasse excessive par le passé (Bräutigam and Elmqvist, 1990;

Rahaingodrahety et al., 2009; S. Monson and Alan Cox, 2007). La gestion du *Spilocuscus kraemeri* (Schwartz, 1910), un marsupial chassé en Papouasie-Nouvelle-Guinée, est mise en œuvre par le biais de moratoires spatio-temporels avec des zones taboues où la chasse est temporairement interdite et semble fonctionner efficacement (Whitmore et al., 2016). Ainsi, les tabous pourraient être un levier de gestion prometteur pour favoriser la mise en place de zones protégées ou de moratoires temporels.

Un objectif de gestion hybride (Aswani, 2011) avec une superposition des réglementations administratives et coutumières, comme des moratoires spatiaux ou temporels qui seraient probablement bénéfiques, améliorerait l'acceptation des réglementations et diminuerait les risques de chasse illégale (Rohe et al., 2017). C'est par exemple un travail en cours de réalisation aux Iles Loyauté dans le cadre de la construction d'un code de l'environnement où les pratiques culturelles et les attentes des gestionnaires ont été collectées afin de réaliser une transposition juridique dans un cadre holistique prenant en compte l'ensemble du contexte socio-écologique afin de mettre en place un système de gestion hybride (David and David, 2018). Concernant les roussettes, une importante étude ethnoécologique a été réalisée dans l'objectif de mettre en place une gestion hybride sur cette ressource (Fossier et al., 2017). La gestion communautaire et hybride, associant les aspects traditionnels et juridiques en intégrant les populations locales à différents niveaux via la formation et l'insertion professionnelle notamment, serait la gestion probablement la plus à même de fonctionner en Océanie (Payri and Vidal, 2019).

D'un point de vue plus opérationnel, nous montrons que la chasse en dehors de la réglementation pourrait représenter une part importante du prélèvement ce qui peut être attribué aux faibles capacités de contrôle actuel des provinces compte tenu de la surface à surveiller associé à la particularité des accès aux différents fonciers non publics en Nouvelle-Calédonie. Se pose aussi le souci de choisir de sanctionner ou non les chasses destinées aux cérémonies coutumières qui ont toujours été tolérées jusqu'à présent. Etant donné que les roussettes sont des animaux emblématiques avec une symbolique forte pour l'ensemble des néo calédoniens, la gestion communautaire de ces espèces pourrait être un bon moyen d'améliorer la gestion actuelle et de tendre vers une gestion inclusive (Ancrenaz et al., 2007). En effet, certains rôles de veille citoyenne par exemple pourraient permettre à la population de participer à la gestion cependant les cadres réglementaires et opérationnels devront être réfléchis et élaborés pour pouvoir y parvenir. La gestion communautaire semble particulièrement adaptée au fonctionnement des sociétés océaniennes notamment les

sociétés mélanésiennes (Aswani, 2011) mais cela va de pair avec une volonté politique et doit être mis en place par les gestionnaires, compétents en matière d'environnement. De plus, la gestion communautaire a déjà montré son intérêt dans le cadre de la conservation des roussettes comme par exemple en Tanzanie pour la roussette de Pemba *Pteropus voeltzkowi* (Entwistle, 2001; Robinson et al., 2010). Afin d'arriver à cette objectif, un apport en termes de renforcement des capacités locales, notamment via la formation, serait un bon moyen de fédérer les acteurs et d'intégrer la population dans des fonctions nécessitant des compétences plus précises en matière de gestion de l'environnement. Cette approche pourrait permettre de limiter le sentiment d' « écocolonialisme », imposition des paradigmes de conservation et des structures de pouvoir Européens aux populations locales, qui semble contreproductive dans le Pacifique (Cox and Elmqvist, 1993).

5.2.1.3.2 Les moratoires et les zones protégées

Deux types de réglementations potentielles sont préférés par les chasseurs de roussettes dans leurs réponses au questionnaire : les zones protégées et les moratoires temporaires. Ainsi nous avons pu évaluer l'acceptabilité par les chasseurs de différentes alternatives de gestion cependant deux autres principaux facteurs sont à prendre en compte pour la mise en place des mesures de gestion qui sont 1) la difficulté de mise en place de ces mesures et 2) le niveau de chevauchement entre acceptabilité et conformité de la réglementation. Le premier facteur dépendra donc des capacités et/ou des moyens mis à disposition des gestionnaires pour la mise en place des alternatives de gestion et le second dépendra de la volonté des chareprésenteraitsseurs à moins prélever pour pouvoir chasser plus longtemps ou pour la conservation de ces espèces. Dans tous les cas, quel que soit la modalité de gestion choisie, une attention particulière devra être apportée par les acteurs de la conservation pour veiller à l'acceptation et au bon respect des réglementations. Dans le cas contraire, quel que soit le choix de gestion qui sera fait, les résultats ne seront pas à la hauteur des objectifs.

La mise en place de zones protégées parait être une solution acceptable et bénéfique pour les populations de roussettes cependant leur efficacité dépend de plusieurs paramètres comme notamment leur taille et leur structure. En effet, dans le cas d'espèces mobiles telles que les roussettes néo calédoniennes, se déplaçant sur plusieurs kilomètres chaque soir pour leur recherche alimentaire et utilisant un réseau de gites pouvant être distant de plusieurs dizaines de kilomètres au cours de l'année (Boissenin and Brescia, 2015, 2014) (*données non publiées*), la configuration de ces entités doit être adaptée à l'écologie spatiale des espèces (Epstein et al., 2009; Hayman and Peel, 2016). Nous disposons à l'heure actuelle d'une cartographie des gîtes de roussettes

sur l'ensemble du territoire qui permettrait de définir les zones et gîtes à mettre en protection dans le cas de telles mesures (Boissenin and Brescia, 2009; Fossier et al., 2017; Ighiouer et al., 2020; Le Goff and Brescia, 2011). Ces données nous ont aussi permis de mettre en évidence le fait qu'à l'heure actuelle aucun gîte de roussette ne se situe dans une zone protégée provinciale, du moins en ce qui concerne les provinces Nord et Sud. Les études ethnoécologiques tendent à suggérer qu'un certain périmètre autour de l'ensemble des gîtes était tabou et donc interdit d'accès ce qui représentait une mesure de gestion limitant la perturbation et donc chasse des animaux dans leurs lieux de repos. Les réglementations actuelles des provinces Nord et Sud vont dans le même sens et interdisent la chasse à moins de 500 ou 300 mètres des gîtes respectivement. Certains gîtes étant encore actuellement au cœur de zones tabou respectées abriteraient les plus grands effectifs connus à ce jour. Il serait donc intéressant de tenter de revigorer la pratique et le respect des zones tabou pour la conservation des populations de roussettes. Si l'objectif choisi est uniquement la conservation des espèces sans forcément conserver l'intégrité de leur population, la mise en place de zones protégées représenterait surement la meilleure option car elle permettrait de mettre à l'abri une partie de la population de manière plus pérenne que les autres modalités de gestion.

La mise en place des moratoires pourrait être mise en péril si le fait de stopper les prélèvements pour les cérémonies coutumières ne soit pas possible même pour une seule année. En effet, les mesures déjà mises en place visant à permettre de déroger à l'interdiction de pêche des tortues marines pour des raisons coutumières semble ne pas être acceptées par l'ensemble de la population néo calédonienne et tendent à générer certains conflits. Ainsi, il serait préférable, si cela s'avère possible de ne pas réutiliser le même schéma dans le cadre de la gestion des roussettes à moins que cette mesure soit plus acceptée par la population si elle était mieux accompagnée en termes de sensibilisation. Enfin, l'efficacité des moratoires qui seraient mis en place serait directement liée au bon respect des périodes de prohibition de chasse par la population, facteur fortement dépendant de la capacité de surveillance et de sanction des provinces, et à un prélèvement raisonné de la ressource par les chasseurs durant les périodes autorisées afin d'éviter les compensations après ou en vue de l'arrêt de la chasse.

La combinaison de ces deux modalités de gestion via des moratoires spatio-temporels pourrait être une solution très prometteuse en termes d'effet bénéfique sur la population de roussettes et d'acceptabilité par la population.

5.2.1.3.3 La limitation des modes de chasse

La limitation de la chasse par l'interdiction à la vente des munitions dédiées à la chasse aux roussettes (les mêmes que celles utilisées pour la chasse aux pigeons arboricoles natifs, les notous (*Ducula goliath*) ; *données non publiées*) serait aussi une possibilité. La limitation de la vente des munitions ayant déjà été expérimentée par le passé mais contournée par le fait que certains consommateurs non chasseurs de roussettes échangeaient leur stock autorisé de plombs contre des roussettes chassées. Cependant il faudrait vérifier l'impact social que pourrait avoir cette mesure si elle venait à impacter l'accès à d'autres gibiers. La mise en œuvre d'une loi interdisant la chasse aux roussettes par des moyens non traditionnels, notamment les armes à feu, serait également une possibilité mais elle nécessiterait un contrôle intensif de la part des gestionnaires. Cependant, il faudrait au préalable vérifier que l'impact des pratiques de chasse traditionnelles ne soient pas plus important, selon la situation de chasse, que celui de la chasse au fusil comme cela peut être le cas aux Iles Loyauté (Fossier et al., 2020, 2017). De plus, nous n'avons à l'heure actuelle aucune idée de l'acceptabilité par les chasseurs et les autorités coutumières de telles mesures. Aussi d'autres propositions comme l'augmentation drastique du coût des munitions qui est parfois discutée (*obs. pers.*) représente une solution qui pourrait être intéressante en termes de gestion de la chasse des roussettes au fusil mais ne représente pas une solution éthique si elle favorise la chasse par une élite de la population.

5.2.1.3.4 La promotion d'une chasse plus orientée vers les espèces gibier introduites

Un autre levier de gestion serait de réorienter la chasse actuelle, au moins la proportion des prélèvements de roussettes « excédentaires ou superflus » (voir plus haut) sur d'autres gibiers plus communs et moins bénéfiques pour l'écosystème. En effet, l'archipel est envahi par deux espèces de gibier introduites, les cerfs introduits (*Rusa timorensis russa*) et les porcs ensauvagés (*Sus scrofa*), qui représentent une meilleure quantité de viande par individu chassé et qui sont abondants (CEN NC, 2018). D'autres espèces gibier introduites avec une masse corporelle supérieure aux roussettes mais moins abondantes telles que les paons (*Pavo cristatus* Linnaeus, 1758) et les dindons (*Meleagris gallopavo* Linnaeus, 1758) sont aussi disponibles dans la nature notamment dans les plaines. Il serait donc bénéfique de sensibiliser et d'éduquer les chasseurs pour qu'ils tournent leur attention et leurs efforts de chasse vers ces espèces sous-chassées (dont l'effort de chasse actuelle ne réussit pas à compenser la dynamique de leur population), menaçantes pour la végétation native et par effet cascade le reste de l'environnement mais aussi pour les cultures et qui représentent une priorité absolue de

contrôle sur l'archipel (CEN NC, 2018; De Garine-Wichatitsky et al., 2005; Gargominy et al., 1996; Wehr et al., 2018). Cela permettrait aussi de renforcer le rôle des chasseurs en tant qu'acteur de la préservation de l'écosystème en aidant à la régulation d'espèces gibier introduites et en limitant son impact sur les espèces gibier natives qui participent au bon fonctionnement des écosystèmes. Cependant, ces gibiers exposent une certaine proportion des chasseurs à la difficulté de disposer de terrains de chasse alors que les déplacements quotidiens des roussettes permettent une chasse sur des points de passage avec moins de complications foncières. Aussi, il faudrait évaluer l'acceptabilité de cette solution d'un point de vu coutumier afin de délimiter les possibilités de compensation de prélèvements de roussettes à valeur culturelle.

5.2.1.3.5 L'élevage de roussettes

Autre proposition régulièrement faite par la population (*obs. pers.*) : l'élevage de roussettes pour la consommation ou pour réalimenter les populations naturelles. Cela reste une possibilité de satisfaire les consommateurs cependant 1) nous ne sommes pas sûrs que cela satisfasse les chasseurs et les consommateurs et 2) les moyens à mettre en œuvre en termes d'infrastructure, de main d'œuvre et d'alimentation peuvent être conséquent par rapport aux bénéfices que génèrerait cette filière. D'un point de vue éthique, il serait aussi mal venu de vendre cette viande à un prix trop élevé par rapport au niveau de vie et d'en faire un produit de luxe alors qu'au départ c'est un produit consommé par l'ensemble des communautés quel que soit leur revenu. De plus, comme démontré précédemment, la dynamique de population des roussettes ne permettrait pas de produire un haut rendement et nécessiterait donc un important pool d'individus reproducteurs. Dans le cas où on voudrait satisfaire les consommateurs ainsi que les chasseurs et qu'on envisagerait de produire de jeunes individus pour les relâcher dans le milieu naturel afin de maintenir les populations de roussettes et de compenser l'impact de la chasse deux principaux problèmes : 1) les individus issus d'élevage seraient très vulnérables à la chasse et n'auraient pas forcément les capacités et les compétences requises pour s'alimenter correctement et 2) le résultat serait similaire à celui d'une réserve et il serait donc nécessaire d'avoir de grandes quantités d'individus en captivité pour s'assurer d'un résultat intéressant. Certains auteurs se sont penchés sur le cadre général nécessaire pour que ce système fonctionne et ont identifié 5 critères requis pour que ce soit le cas : (i) les animaux élevés constitueront un substitut et les consommateurs ne manifesteront aucune préférence pour les animaux chassés à l'état sauvage ; (ii) une partie substantielle de la demande est satisfaite et la demande n'augmente pas en raison du marché légalisé ; (iii) les animaux d'élevage seront plus rentables, afin de lutter

contre les prix du marché noir ; (iv) l'élevage d'espèces sauvages ne dépend pas des populations sauvages pour le repeuplement ; (v) le blanchiment de produits illégaux dans le commerce est absent (Tensen, 2016). Ces conditions seraient difficilement remplies en Nouvelle-Calédonie, notamment d'arriver à combler la demande d'environ 60 000 roussettes par an uniquement pour la Grande Terre. Aussi, l'élevage peut favoriser l'émergence de zoonoses (Dobson et al., 2020) du fait du regroupement d'un grand nombre d'animaux sauvages dans un endroit restreint et par l'intensification des contacts Homme-faune sauvage.

5.2.1.4 Des connaissances à consolider

Les roussettes sont des animaux capables de déplacements très importants pouvant parcourir plusieurs dizaines de kilomètres en une seule nuit (Choden et al., 2019; Oleksy et al., 2015, 2019; Roberts et al., 2012; Welbergen et al., 2020). C'est notamment le cas en Nouvelle-Calédonie où, bien qu'elles se nourrissent régulièrement dans des zones de gagnage à une distance moyenne de 3 à 4 km, elles sont aussi capables de se déplacer sur plusieurs dizaines de kilomètres pour changer de gîte (Boissenin et al., 2016) (*obs. pers.*). Cette capacité et ce comportement de déplacement important amène à des problématiques de gestion car ces espèces peuvent être transfrontalières comme c'est le cas par exemple pour *Pteropus vampyrus* (Epstein et al., 2009) mais aussi pour des espèces Australiennes qui traversent plusieurs états (Welbergen et al., 2020). Bien que la Nouvelle-Calédonie soit un archipel de « petite » taille, du fait de l'attribution des compétences environnementales aux provinces, on est aussi dans un cas similaire car les roussettes circulent au moins entre les deux provinces de la Grande Terre (Boissenin et al., 2016) (*données non publiées*). L'outil moléculaire pourrait aussi être utilisé afin d'analyser la génétique de population des roussettes et ainsi de pouvoir évaluer les échanges génétiques, et donc les transferts d'individus, qu'il peut y avoir entre les différentes îles de l'archipel. Les études génétiques permettraient aussi de préciser le nombre d'espèces présentes en Nouvelle-Calédonie et d'identifier les potentielles sous-espèces ou hybrides par la même occasion. Etant dans le cas d'espèces chassées, un réseau participatif pourrait être mis en place afin de collecter des échantillons destinés à la génétique sur les individus chassés, de même que pour les dents estimer leur âge. Cette tâche aussi pourrait entrer dans le cadre des missions d'un observatoire des prélèvements si on le mettait en place et serait un élément de plus pour construire la gestion communautaire des roussettes.

Afin d'avoir une vision claire des menaces qui pèsent sur les populations de roussettes, il sera important de les identifier clairement et d'évaluer leur impact respectif. Diminuer les incertitudes concernant les menaces

qui pèsent sur ces espèces permettra de mieux évaluer leur statut mais aussi de pouvoir avoir des discours plus clairs avec l'ensemble des parties prenantes notamment les chasseurs et ainsi de valider ou réfuter les aprioris sur ces différentes menaces. Bien que difficilement évaluables, la destruction, la fragmentation et la transformation des habitats causées par l'urbanisation et les systèmes agricoles, les activités minières et les incendies représentent nécessairement des facteurs impactant les populations de ces espèces et devront être pris en compte dans la gestion. Sur la Grande Terre, la population estime que la chasse est la première menaces des populations de roussettes, en effet, elle est citée par 58% (N = 96) des interviewés en province Sud et 49% (N = 155) en province Nord (Boissenin and Brescia, 2009; Ighiouer et al., 2020). Des particularités liées à la chasse ou à l'usage des roussettes sont aussi identifiées par les personnes ressources comme menace pour les populations de roussettes avec le tir au nid pour 30% des interviewés en province Nord et 51% en province Sud ainsi que le commerce pour 29% des interviewés en province Nord et 41% en province Sud (Boissenin and Brescia, 2009; Ighiouer et al., 2020). Aussi, l'identification puis la prévision de la réaction des populations de roussettes par la compréhension de l'influence des facteurs environnementaux, notamment les événements climatiques extrêmes, sur les taux démographiques permettra d'adapter la pression de chasse en fonction de leur capacité de résilience. Cela peut, par exemple, soutenir les interdictions de chasse pendant et après les événements cycloniques qui peuvent causer de graves impacts sur les populations de renards volants (Pierson et al., 1996; Westcott et al., 2018).

5.2.1.5 La menace chats harets, une nécessité urgente de contrôle

A la suite des travaux menés par Palmas et al. (2017) qui ont révélé la prédation par les chats harets, *Felis catus*, des trois espèces de roussettes du genre *Pteropus* de Nouvelle-Calédonie nous avons procédé à un échantillonnage supplémentaire dans le but de préciser les fréquences d'occurrences des roussettes dans le régime alimentaire des chats harets à l'échelle de l'archipel. Sur la base de ces données de régime alimentaire et d'hypothèse de densité de chats harets nous évaluons aussi les quantités de roussettes potentiellement prélevées par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie. On estime que le prélèvement exercé par les chats harets sur les trois espèces de roussettes représente plusieurs dizaines d'individus chaque année, probablement de l'ordre de 60 000 - 120 000 roussettes par an. Nous estimons que 95% des roussettes prélevées par les chats harets appartiendraient aux espèces de roussettes chassées *P. ornatus* et *tonganus* (Annexe 2). La prédation des roussettes par les chats harets pourrait donc être une menace de même ordre que

celle de la chasse voir plus importante. Les modélisations réalisées sur les taux de prélèvement cynégétiques sont aussi valables pour les taux de prélèvement par les chats harets. Ainsi, les populations de roussettes chassées en Nouvelle-Calédonie font face à deux menaces individuellement insoutenables qui sont ici cumulées. Bien que l'on ait démontré que la chasse seule n'était pas soutenable pour les populations de roussettes chassées, identifier et lutter contre leurs autres menaces représente un enjeu important pour améliorer la situation.

Ainsi, la prédation par les chats harets semble être la seconde menace la plus importante pour les roussettes chassées et étant une menace directe et quantifiable, il nous est possible d'évaluer comment la gérer. Du fait que la Nouvelle-Calédonie soit un territoire relativement grand, notamment la Grande Terre, et que de nombreuses zones habitées hébergent des populations de chats domestiques et errants, l'éradication stricte des chats n'est pas possible et le contrôle de la population de chats harets à l'échelle du territoire serait très difficilement réalisable. Cependant, une implication des chasseurs dans la conservation des roussettes en les motivant à éliminer les chats harets lorsque cela s'avère possible pourrait représenter un moyen de lutte non négligeable à grande échelle et sur le long terme. Les données disponibles actuellement suggèrent que les chasseurs sont à même d'éliminer des chats harets cependant l'identification de levier de motivation et de sensibilisation à l'intérêt de lutter sera nécessaire pour optimiser les chances de participation des chasseurs au contrôle (Palmas et al., 2020b). La participation des chasseurs à l'effort de contrôle des chats harets est l'une des clés de la réussite de ce processus car cela permettrait aux gestionnaires de se concentrer sur les zones prioritaires pendant que les chasseurs exercent une pression constante à l'échelle de l'archipel.

Aussi on sait que, même dans des zones avec une géographie favorable au contrôle tels que les presqu'iles, la recolonisation par les chats harets des zones contrôlées est relativement rapide ce qui nécessite donc des interventions de contrôle régulières et/ou des mises en défens (Palmas et al., 2020a). Ainsi, le contrôle des chats harets devra se faire 1) de manière priorisée en identifiant les zones les plus vulnérables car cela ne pourra pas se faire sur toute l'étendue de la Nouvelle-Calédonie en même temps et 2) de manière régulière afin de compenser la recolonisation de la zone de contrôle par les individus aux alentours. Le chat haret fait d'ores et déjà partie des espèces invasives dont la gestion est considérée comme prioritaire en Nouvelle-Calédonie (CEN NC, 2018) et il est classé comme nuisible dans le code de l'environnement de la province Sud et comme Espèce Exotique Envahissantes dans le code de l'environnement de la province Nord.

Afin d'adopter une stratégie territoriale et de prendre en compte l'intégralité de la menace que représentent les chats harets pour la faune néo calédonienne il conviendra de définir les zones prioritaires d'intervention en identifiant les zones où les impacts des chats harets sont les plus importants et en poursuivant le travail de mise en place d'un plan d'action (Palmas et al., 2020b). En effet, les chats harets s'alimenteraient sur au moins 44 espèces de vertébrés natifs de Nouvelle-Calédonie dont 20 espèces menacées (Palmas et al., 2017). Il conviendra donc de croiser les données que l'on a sur les fréquences d'occurrences de chaque espèce ainsi que leur statut puis de compiler leurs distributions et de les croiser avec les densités de chats harets dans chaque habitat. Les zones de contrôle prioritaires pourront être les zones où les chats prédatent le plus d'espèces protégées, que ce soit en nombre d'espèces ou en nombre d'individus, et/ou les zones où les espèces prédatées par les chats harets sont les plus sensibles comme par exemple les zones de prédation des espèces à très petite distribution et populations comme certains squamates.

Si l'objectif défini est de protéger prioritairement les populations de roussettes de la prédation par les chats harets la première chose à élucider sera le contexte de prédation, définir où et comment les chats harets s'attaquent aux roussettes afin de lutter efficacement, de manière adaptée, au bon moment et au bon endroit. Les données disponibles à l'heure actuelle, notamment la collecte de fèces contenant des restes de roussettes dans des zones très éloignées de gîtes ou de campements de roussettes connus laisse suggérer une prédation dans les zones d'alimentation des roussettes. Ce qui n'exclut pas la possibilité d'une prédation au gîte également.

Afin de mettre en place des opérations de contrôle efficaces il conviendra de combler les manques de connaissances que l'on a concernant les chats harets en Nouvelle-Calédonie. Pour qu'une opération de contrôle soit mise en place il faut définir la taille de la zone à contrôler et l'effort de contrôle à mettre en place, comme par exemple le nombre de pièges à déployer et la durée de déploiement. Il faudra donc associer aux opérations de contrôle une méthodologie d'estimation de la population de chats harets pré-opération afin de dimensionner l'opération et une méthodologie d'évaluation post-opération afin 1) de connaitre l'efficacité de contrôle et 2) de connaitre la vitesse de recolonisation afin de définir la périodicité qu'il faudra appliquer pour la mise en place des contrôles (Leo et al., 2018; Palmas et al., 2020a; Thompson et al., 2019). Les premiers résultats disponibles, dans le contexte particulier de la presqu'île de Pindai, commune de Pouembout, suggèrent que la recolonisation peut-être très rapide (Palmas et al., 2020a) et qu'il y a donc une nécessité d'opérations de

contrôle très resserrées dans le temps pour certains sites. La société civile peut aussi jouer un rôle majeur en respectant une gestion responsable de leurs animaux en évitant leur ensauvagement et en les stérilisant autant que possible (Cecchetti et al., 2020). La restriction des sorties des chats domestiques hors de leur habitation est également à encourager car ces individus représentent aussi une grande menace pour la biodiversité (Trouwborst et al., 2020). L'utilisation de colliers anti prédation comme les colliers « Birdsbesafe » (https://www.birdsbesafe.com/) réduit l'efficacité de la prédation des chats sur les oiseaux mais ne semble pas très utile pour protéger les mammifères (Cecchetti et al., 2021). D'autre part, l'amélioration du bien-être des chats de compagnie par la fourniture d'aliments à haute teneur en viande et en protéines et par le jeu d'objets réduit la prédation par les chats, ce qui, plutôt que d'entraver la chasse, réduit la tendance à chasser (Cecchetti et al., 2021; Legge et al., 2020). Un facteur à considérer dans la lutte contre les chats harets en Nouvelle-Calédonie sera l'acceptation des mesures de la gestion par la société civile mais aussi par les associations de défense des animaux qui ont parfois tendance à freiner la conservation de la biodiversité native en faveur de la conservation « compassionnelle » (Hayward et al., 2019). De manière générale, le succès de la gestion des chats harets nécessitera l'adhésion voir la participation de la population néo calédonienne à la stratégie de lutte qui sera établie (Deak et al., 2019).

5.2.2 Vers une promotion de l'intérêt social et écosystémique des roussettes plus proche de la réalité : les pistes et les données manquantes

La situation actuelle des populations de roussettes chassées requiert un changement dans la gestion de ces espèces ce qui implique un changement de réglementation mais aussi et surtout amener les chasseurs vers un changement de comportement pour engager l'ensemble des acteurs vers un objectif commun de durabilité de ces espèces. Pour ce faire, un travail doit être engagé afin de recenser les différents enjeux et intérêts liés à ces espèces puis de les valoriser afin de sensibiliser la population pour une participation générale et une gestion communautaire en faveur de la conservation des roussettes. Les roussettes vont réaliser de multiples services écosystémiques en faveur de la population néo calédonienne. Trois principaux enjeux autour des roussettes sont à évaluer et valoriser : socio-culturels, écologiques et économiques. Une meilleure connaissance des multiples rôles de ces espèces en faveur des populations humaines permettra d'améliorer son intérêt chez l'ensemble des néo calédoniens.

5.2.2.1 Intérêts socio-culturels

Evaluer puis valoriser la place socio-culturelle des roussettes sera l'un des leviers qui permettra à la population de prendre conscience de l'intérêt multiple de ces espèces. En effet, mieux connaitre la représentation qu'ont les calédoniens des roussettes, notamment d'un point de vue traditionnel et culturel permettrait de revaloriser l'importance qu'on leur donne par rapport à la situation actuelle. On sait qu'elles vont contribuer à l'alimentation et aux pratiques culturelles associées par le biais de la chasse, comme notamment leur consommation lors de la fête de l'igname ou encore la confection d'objets sacrés comme la monnaie traditionnelle ou encore certaines armes comme les haches où leurs os ou leurs poils vont servir d'éléments constitutifs. Des premières études ethnoécologiques ont permis de caractériser certains liens entre les Kanaks et les roussettes, notamment aux Iles Loyauté (Fossier et al., 2020, 2017). Cependant du fait de la diversité des liens qu'il peut y avoir entre les différentes cultures ou des différentes localités, il serait important de le faire à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie en prenant en compte l'ensemble des communautés pour plus de représentativité. Communiquer sur ces liens, lorsque cela s'avère possible et que la révélation de ces informations ne soit ni contraire à l'éthique ni à la coutume, permettra de valoriser cet intérêt lié aux roussettes et à leur préservation.

Des acteurs souvent oubliés des débats sur les roussettes sont les agriculteurs, particulièrement ceux qui ont des productions fruitières, pour qui les roussettes pourraient causer certains dégâts sur leurs cultures. Ce phénomène, bien que pour le moment encore superficiellement connu, peut engendrer des comportements agonistiques des agriculteurs voir même des programmes d'abattage par les autorités compétentes (Florens, 2016, 2015; Florens and Baider, 2019; McIlwee and Martin, 2002; Vincenot et al., 2017b) comme c'est le cas pour *Pteropus niger* sur l'île Maurice encore actuellement (De Speville, 2020). Une attention particulière devra donc être apportée à caractériser l'impact des roussettes sur les productions fruitières et dans le cas où elles seraient conséquentes, identifier des solutions adaptées pour les éviter. Ce phénomène étant assez répandu et aillant eu un point important dans la mise en place de mesures d'abatage contre l'avis des acteurs de la conservation, de multiples solutions sont déjà disponibles pour lutter contre ces impacts (Aziz et al., 2015). Il conviendra ensuite aux acteurs de la conservation de communiquer clairement sur l'impact des roussettes sur les productions fruitières, les moyens de les éviter mais aussi et surtout sensibiliser à l'importance écologique de ces espèces en comparaison.

Une attention particulière devra être apportée à la communication autour des risques sanitaires liés aux contacts et à la consommation des roussette car cela peut avoir de très faibles effets positifs avec une limite de prélèvement (Murugan et al., 2020) comme des effets très négatifs avec des abattages menés par les populations locales (MacFarlane and Rocha, 2020).

5.2.2.2 Intérêts et services écologiques

La perception du rôle écologique des roussettes par les populations locales reflète rarement l'intérêt écosystémique réel qu'elles représentent, mais plutôt leur place dans l'émergence des zoonoses et en tant que ravageurs de cultures encourage des comportements négatifs et une représentation inadéquate de l'intérêt de ces espèces (Aziz et al., 2017a; Frick et al., 2020; López-Baucells et al., 2018; Mickleburgh et al., 2002; Scanlon et al., 2014). Elles vont notamment participer au fonctionnement des écosystèmes forestiers. En effet, de par leur alimentation frugivore et nectarivore les roussettes vont participer à la dissémination et à la germination des graines et à la pollinisation mais elles vont aussi contribuer à la fertilisation des sols (Banack, 1998; Chen et al., 2017; Davidson, 2017; Fleming et al., 2009; Florens et al., 2017; Fujita and Tuttle, 1991; Nakamoto et al., 2009; Pierson and Rainey, 1992b; Scanlon et al., 2014; Wiles and Fujita, 1992). Les études réalisées par l'IAC auprès de personnes ressources afin d'inventorier les gîtes de roussettes en Nouvelle-Calédonie ont aussi permis de recenser des savoirs traditionnels comme notamment les connaissances sur l'alimentation de ces espèces sur les trois provinces (Boissenin et al., 2016; Fossier et al., 2020, 2017; Ighiouer et al., 2020). La compilation et l'analyse de ces données permettront d'améliorer nos connaissances sur l'alimentation des roussettes en Nouvelle-Calédonie et de mieux comprendre leur rôle écosystémique. Afin de confirmer les résultats, deux principales méthodologies efficaces pourraient être mises en place pour vérifier la consommation des espèces de plantes par les roussettes : 1) les tests de consommation avec des animaux en cage ou des poses de pièges photographiques sur les plantes en fleur ou en fruit identifiées. Pour compléter les données issues des savoir traditionnels, il serait bénéfique et rapide de mettre à jour les travaux réalisés par l'IAC (Brescia, 2007) sur l'identification des familles, genres ou espèces des plantes consommées par les roussettes dans d'autres régions du monde et de vérifier leur présence en Nouvelle-Calédonie puis de mettre en place l'une des deux méthodologies citées précédemment. D'autres techniques peuvent aussi être utilisées pour identifier le régime alimentaire des roussettes comme notamment en récupérant du guano de roussettes et en utilisant les outils moléculaires tels que le séquençage nouvelle génération pour l'analyser (Aziz et al.,

2017c) ou encore une analyse microscopique pour identifier les grains de pollen (Scanlon and Petit, 2013). Identifier les espèces de plantes d'intérêt pour les néo calédoniens pour lesquelles les roussettes jouent un rôle dans la reproduction ou la distribution des graines (Scanlon et al., 2014) pourrait aussi être un levier particulièrement utile pour la sensibilisation à la préservation de ces espèces. Dans notre cas, on pourrait par exemple utiliser l'exemple du banian (*Ficus prolixa*, Forst 1786), arbre d'importance dans la culture Kanak (Coiffier, 2013) dont les fruits sont consommés, et les graines dispersées et la germination potentiellement améliorée, par les roussettes (Boissenin and Brescia, 2015; Chen et al., 2017; Ighiouer et al., 2020). La conservation d'autres espèces de plantes d'intérêt telles que celles qui sont menacées dispersées ou pollinisées par les roussettes peuvent servir de levier pour sensibiliser à la conservation de ces dernières comme par exemple le *Saribus jeanneneyi* dont la dispersion naturelle des graines ne peut être assurée que par les roussettes (Gâteblé et al., 2012).

5.2.2.3 Vers une sensibilisation réussie

Il est important de faire comprendre à la population que les services écosystémiques procurés par les roussettes, que ce soit en termes de dispersion et de pollinisation des graines ou en tant que ressource gibier, dépendent du bon état de la population et que sans un nombre important d'individus, ces services ne seront fournis que de manière marginale et/ou à très court terme (Brook et al., 2019; Cox and Elmqvist, 2000; McConkey and Drake, 2015, 2006; Tuttle, 2013; Vincenot et al., 2017b). Un des messages à faire passer sera par exemple le fait que la gestion de la chasse vise également à répondre aux besoins de la communauté en permettant la coexistence pérenne de la culture et de la biodiversité (McCorquodale, 1997). Identifier les différents leviers de favorisation de l'acceptabilité de la gestion permettra de focaliser les actions de sensibilisation sur les points les plus prometteurs pour une gestion durable. L'objectif de la sensibilisation menée sera 1) de partager en toute transparence les savoirs disponibles afin qu'ils soient accessibles et compréhensibles de tous et 2) de faire en sorte que la connaissance de ces savoirs conduise à la mise en place d'actions et de comportements en faveur de la conservation des espèces.

Afin d'utiliser les données qui auront été recueillies sur les différents enjeux que représentent les roussettes pour les néo calédoniens, il sera important de construire une stratégie de communication. Les moyens et outils mis en œuvre et leur compatibilité avec le contexte local et le public visé détermineront l'effet des actions de concertation. En effet, il faudra trouver des méthodes de communication adaptées à chaque

public d'un point de vue générationnel, culturel et social pour réussir à atteindre le maximum de personne de manière optimale. Une méthode de sensibilisation encore très peu développée à l'heure actuelle mais potentiellement adapté et bénéfique pour plusieurs secteurs sont les activités écotouristiques sur les roussettes (Santosa et al., 2020). Cela permettrait de faire découvrir ou redécouvrir les roussettes aux néo calédoniens d'un autre point de vue que celui de gibier ou animal en cage et de mettre en place un cadre particulièrement adapté à la transmission d'information et la sensibilisation. De plus, ces activités, de même que les activités de comptages qui pourraient être combinées, pourraient financer des emplois, voir même des actions de recherche ou de conservation, mais aussi et surtout, intégrer les acteurs locaux dans la dynamique de conservation de ces espèces et la gestion communautaire. L'utilisation d'autres outils plus innovants comme les réseaux sociaux ou autres services numériques pourrait aussi avoir un effet positif pour optimiser la sensibilisation (Wu et al., 2018). Afin de garantir une conservation durable de ces espèces il est aussi important de sensibiliser les jeunes générations aux problématiques environnementales en construisant des programmes d'éducation en biologie de la conservation (Brewer, 2006).

Du fait de l'importance sociale et écologique des roussettes, elles peuvent servir d'excellentes espèces modèles et de « mascottes » pour promouvoir la conservation des espèces natives, notamment celles qui sont chassées. Du fait de leur écologie spatiale et de leur dépendance aux habitats naturels, elles pourraient aussi servir d'excellente espèces parapluie comme *Pteropus samoensis* à Fidji par exemple (Scanlon and Petit, 2015). Aussi, au-delà de la conservation des roussettes, il est important d'utiliser les travaux de recherche et de gestion en cours pour travailler sur l'ensemble des espèces indigènes chassées autour de ces discussions afin d'engager au plus vite les processus de conservation de ces espèces.

6 Conclusion

La situation des espèces de roussettes chassées en Nouvelle-Calédonie n'est pas désespérée, cependant il y a urgence à travailler en concertation avec l'ensemble des parties prenantes sur une gestion soutenable et concertée de la ressource. Dans le cas contraire, les populations de roussettes telles qu'on les connait actuellement sont amenées à disparaitre dans les années à venir. Avant d'arriver à mettre en place une gestion de ces espèces adaptée au contexte écologique et socio-culturel de la Nouvelle-Calédonie il faudra combler certains manques de connaissance sur l'écologie mais aussi sur l'ethnoécologie de ces espèces et les tous les acteurs ont la possibilité de contribuer à ce travail. La gestion adaptative semble être l'outil le plus adapté à la gestion de la chasse aux roussettes en Nouvelle-Calédonie cependant cela nécessite certains pré requis avant de pouvoir être mise en place. Enfin, bien qu'à l'issue de nos analyses la chasse se positionne comme la principale menace des roussettes en Nouvelle-Calédonie à l'heure actuelle, les chats harets représentent également une pression additionnelle à prendre au sérieux et leur gestion de manière à réduire son prélèvement est tout aussi urgente que la diminution des prélèvements cynégétiques. Enfin, ce travail a aussi contribué à plusieurs productions scientifiques et techniques mais aussi à plusieurs communications, orales, manuscrites ou numériques à l'attention de la communauté scientifique mais aussi des gestionnaires et du grand public (Annexe 3).

7 Références bibliographiques

Adams, V.M., Spindler, R.E., Kingsford, R.T., 2016. Thinking globally, acting locally - Conservation lessons from Oceania. Pacific Conservation Biology 22, 85–89.

Aizen, M., Morales, C., Morales, J., 2008. Invasive Mutualists Erode Native Pollination Webs. PLoS Biology 6, e31.

Allen, C.R., Fontaine, J.J., Pope, K.L., Garmestani, A.S., 2011. Adaptive management for a turbulent future. Journal of Environmental Management 92, 1339–1345.

Allen, C.R., Gunderson, L.H., 2011. Pathology and failure in the design and implementation of adaptive management. Journal of Environmental Management 92, 1379–1384.

Almeida, F.C., Giannini, N.P., Simmons, N.B., Helgen, K.M., 2014. Each flying fox on its own branch: A phylogenetic tree for Pteropus and related genera (Chiroptera: Pteropodidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 77, 83–95.

Ancillotto, L., Serangeli, M.T., Russo, D., 2013. Curiosity killed the bat: Domestic cats as bat predators. Mammalian Biology 78, 369–373.

Ancillotto, L., Venturi, G., Russo, D., 2019. Presence of humans and domestic cats affects bat behaviour in an urban nursery of greater horseshoe bats (Rhinolophus ferrumequinum). Behavioural Processes 164, 4–9.

Ancrenaz, M., Dabek, L., O'Neil, S., 2007. The costs of exclusion: Recognizing a role for local communities in biodiversity conservation. PLoS Biology 5, 2443–2448.

Anderson, A., Sand, C., Petchey, F., Worthy, T.H., 2010. Faunal Extinction and Human Habitation in New Caledonia: Initial Results and Implications of New Research at the Pindai Caves. Journal of Pacific Archaeology 1, 89–109.

Anderson, S.H., Kelly, D., Ladley, J.J., Molloy, S., Terry, J., 2011. Cascading Effects of Bird Functional Extinction Reduce Pollination and Plant Density. Science 331, 1068–1071.

Angulo, E., Villafuerte, R., 2004. Modelling hunting strategies for the conservation of wild rabbit populations. Biological Conservation 115, 291–301.

Ardoin, N.M., Bowers, A.W., Gaillard, E., 2020. Environmental education outcomes for conservation: A systematic review. Biological Conservation 241.

Armitage, D.R., Plummer, R., Berkes, F., Arthur, R.I., Charles, A.T., Davidson-Hunt, I.J., Diduck, A.P., Doubleday, N.C., Johnson, D.S., Marschke, M., McConney, P., Pinkerton, E.W., Wollenberg, E.K., 2009. Adaptive co-management for social–ecological complexity. Frontiers in Ecology and the Environment 7, 95–102.

Aswani, S., 2011. Socioecological Approaches for Combining Ecosystem-Based and Customary Management in Oceania. Journal of Marine Biology 2011, 1–13.

Atkinson, C.T., Samuel, M.D., 2010. Avian malaria Plasmodium relictum in native Hawaiian forest birds: epizootiology and demographic impacts on àapapane Himatione sanguinea. Journal of Avian Biology 41, 357–366.

Aubry, P., Guillemain, M., 2019. Attenuating the nonresponse bias in hunting bag surveys: The multiphase sampling strategy. PLOS ONE 14, e0213670.

Aubry, P., Guillemain, M., Sorrenti, M., 2020. Increasing the trust in hunting bag statistics: why random selection of hunters is so important. Ecological Indicators 117.

Auerbach, N.A., Tulloch, A.I.T., Possingham, H.P., 2014. Informed actions: Where to cost effectively manage multiple threats to species to maximize return on investment. Ecological Applications 24, 1357–1373.

Aziz, S.A., Clements, G.R., Giam, X., Forget, P.-M., Campos-Arceiz, A., 2017a. Coexistence and Conflict between the Island Flying fox (Pteropus hypomelanus) and Humans on Tioman Island, Peninsular Malaysia. Human Ecology 45, 377–389.

Aziz, S.A., Clements, G.R., McConkey, K.R., Sritongchuay, T., Pathil, S., Abu Yazid, M.N.H., Campos-Arceiz, A., Forget, P.-M., Bumrungsri, S., 2017b. Pollination by the locally endangered island flying fox (Pteropus hypomelanus) enhances fruit production of the economically important durian (Durio zibethinus). Ecology and Evolution 7, 8670–8684.

Aziz, S.A., Clements, G.R., Peng, L.Y., Campos-Arceiz, A., McConkey, K.R., Forget, P.M., Gan, H.M., 2017c. Elucidating the diet of the Island flying fox (Pteropus hypomelanus) in Peninsular Malaysia through Illumina next-generation sequencing. PeerJ 2017, 3176.

Aziz, S.A., Olival, K.J., Bumrungsri, S., Richards, G.C., Racey, P.A., 2015. The conflict between pteropodid bats and fruit growers: Species, legislation and mitigation. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World 377–426.

Banack, S.A., 1998. Diet Selection and Resource Use by Flying Foxes (Genus Pteropus). Ecology 79, 1949.

Banack, S.A., Grant, G.S., 2002. Spatial and Temporal Movement Patterns of the Flying Fox, Pteropus tonganus, in American Samoa. The Journal of Wildlife Management 66, 1154.

Bani, E., 1992. Fruit bats of Vanuatu, in: Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conference Conference (DE Wilson and GL Graham, Editors.) US Fish and Wildlife Service Biological Report (Vol. 90). pp. 123–127.

Barclay, R.M.R., Harder, L.D., 2003. Life histories of bats: life in the slow lane. Bat ecology 209–253.

Barolia, S.K., Singh, P., 2020. Bat (Pteropus giganteus) plays an important role in many ways for society and farmers : A review. Gl J Foo Sci Nutri 2, 1–7.

Baxter, D.J.M., Psyllakis, J.M., Gillingham, M.P., O'Brien, E.L., 2006. Behavioural Response of Bats to Perceived Predation Risk While Foraging. Ethology 112, 977–983.

Beauvais, M.L., Coléno, A., Jourdan, H., 2006. Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien: un risque environnemental et économique majeur. Editions IRD 845.

Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. Biology Letters 12.

Bellard, C., Leclerc, C., Courchamp, F., 2014. Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. Global Ecology and Biogeography 23, 203–212.

Benítez-López, A., Alkemade, R., Schipper, A.M., Ingram, D.J., Verweij, P.A., Eikelboom, J.A.J., Huijbregts, M.A.J., 2017. The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. Science 356, 180–183.

Bennett, E.M., Cramer, W., Begossi, A., Cundill, G., Díaz, S., Egoh, B.N., Geijzendorffer, I.R., Krug, C.B., Lavorel, S., Lazos, E., Lebel, L., Martín-López, B., Meyfroidt, P., Mooney, H.A., Nel, J.L., Pascual, U., Payet, K., Harguindeguy, N.P., Peterson, G.D., Prieur-Richard, A.H., Reyers, B., Roebeling, P., Seppelt, R., Solan, M., Tschakert, P., Tscharntke, T., Turner, B.L., Verburg, P.H., Viglizzo, E.F., White, P.C.L., Woodward, G., 2015. Linking biodiversity, ecosystem services, and human well-being: three challenges for designing research for sustainability. Current Opinion in Environmental Sustainability 14, 76–85.

Bennett, N.J., 2016. Using perceptions as evidence to improve conservation and environmental management. Conservation Biology 30, 582–592.

Berglund, H., Järemo, J., Bengtsson, G., 2009. Endemism Predicts Intrinsic Vulnerability to Nonindigenous Species on Islands. The American Naturalist 174, 94–101.

Berkes, F., Colding, J., Folke, C., 2000. Rediscovery of Traditional Ecological Knowledge As Adaptive Management. Ecological Applications 10, 1251–1262.

Berthinussen, A., Richardson, O.C., Altringham, J.D., 2020. 2. BAT CONSERVATION, in: Sutherland, W.J., Dicks, L.V., Petrovan, S.O., Smith, R.K. (Eds.), What Works in Conservation 2020. Open Book Publishers, Cambridge, UK, pp. 65–136.

Bertness, M.D., Coverdale, T.C., 2013. An invasive species facilitates the recovery of salt marsh ecosystems on Cape Cod. Ecology 94, 1937–1943.

Bhandarkar, S. V., Paliwal, G.T., 2017. A record of giant roost of Pteropus gigantius (Brunnich, 1782) in baghnadi district Rajnandgaon Chhattisgarh. International Journal of Advance and Innovative Research 4, 33–36.

Bhatnagar, P.S., 2014. A colony of Fruit bat (Pteropus giganteus) in Thane city , Maharashtra. Asian J. Exp. Sci 517, 33–35.

Bickford, D., Posa, M.R.C., Qie, L., Campos-Arceiz, A., Kudavidanage, E.P., 2012. Science communication for biodiversity conservation. Biological Conservation 151, 74–76.

Blackburn, T.M., 2004. Avian Extinction and Mammalian Introductions on Oceanic Islands. Science 305, 1955–1958.

Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mrugała, A., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Ricciardi, A., Richardson, D.M., Sendek, A., Vilà, M., Wilson, J.R.U., Winter, M., Genovesi, P., Bacher, S., 2014. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. PLoS Biology 12.

Blehert, D.S., Hicks, A.C., Behr, M., Meteyer, C.U., Berlowski-Zier, B.M., Buckles, E.L., Coleman, J.T.H., Darling, S.R., Gargas, A., Niver, R., Okoniewski, J.C., Rudd, R.J., Stone, W.B., 2009. Bat White-Nose Syndrome: An Emerging Fungal Pathogen? Science 323, 227–227.

Boissenin, M., 2010a. Suivi de gîtes pilotes de Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 34p.

Boissenin, M., 2010b. Proposition de projet pour la mise en place d'un programme de suivi à long terme des tendances évolutives des Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 79p.

Boissenin, M., Brescia, F., 2015. Convention relative à l ' étude des mégachiroptères (roussettes) en province Nord Note de synthèse sur la programmation et les moyens affectés aux activités. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 16p.

Boissenin, M., Brescia, F., 2014. Movements of the New Caledonian over-hunted flying foxes: implications for management, in: 16th Australasian Bat Society Conference, 22-25th April, Townsville, Australia.

Boissenin, M., Brescia, F., 2009. Etude bioécologique des Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 199p.

Boissenin, M., Oedin, M., Brescia, F., 2016. Variations d'effectifs, déplacements et régime alimentaire des roussettes en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 118p.

Boltovskoy, D., Sylvester, F., Paolucci, E.M., 2018. Invasive species denialism: Sorting out facts, beliefs, and definitions. Ecology and Evolution 8, 11190–11198.

Bonaccorso, F.J., Gush, T.J., 1987. Feeding Behaviour and Foraging Strategies of Captive Phyllostomid Fruit Bats: An Experimental Study. The Journal of Animal Ecology 56, 907.

Bonnaud, E., Bourgeois, K., Vidal, E., Kayser, Y., Tranchant, Y., Legrand, J., 2007. Feeding ecology of a feral cat population on a small Mediterranean island. Journal of Mammalogy 88, 1074–1081.

Bonnaud, E., Medina, F.M., Vidal, E., Nogales, M., Tershy, B., Zavaleta, E., Donlan, C.J., Keitt, B., Le Corre, M., Horwath, S. V., 2011. The diet of feral cats on islands: A review and a call for more studies.

Biological Invasions 13, 581–603.

Bonvallot, J., Gay, J.-C., Habert, É., 2012. Atlas de la Nouvelle-Calédonie. 272p.

Borgerson, C., McKean, M.A., Sutherland, M.R., Godfrey, L.R., 2016. Who hunts lemurs and why they hunt them. Biological Conservation 197, 124–130.

Bouard, S., Apithy, L., Guyard, S., 2019. Family farming in contemporary Kanak society, in: Diversity of Family Farming Around the World: Existence, Transformations and Possible Futures of Family Farms. pp. 285–296.

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

Bourret, D., 1973. Etude ethnobotanique des Dioscoréacées alimentaires: Ignames de Nouvelle Calédonie. Thèse de doctorat. 135p.

Bowen-Jones, E., Entwistle, A., 2002. Identifying appropriate flagship species: the importance of culture and local contexts. Oryx 36, 189–195.

Bowyer, R.T., Boyce, M.S., Goheen, J.R., Rachlow, J.L., 2019. Conservation of the world's mammals: status, protected areas, community efforts, and hunting. Journal of Mammalogy 100, 923–941.

Bräutigam, A., Elmqvist, T., 1990. Conserving Pacific Island flying foxes. Oryx 24, 81–89.

Breed, A.C., Field, H.E., Epstein, J.H., Daszak, P., 2006. Emerging henipaviruses and flying foxes - Conservation and management perspectives. Biological Conservation 131, 211–220.

Brescia, F., 2007. Amélioration des connaissances et recommandations pour la sauvegarde des populations de Mégachiroptères (Roussettes) en Province Sud de la Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 149p.

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

Brewer, C., 2006. Translating data into meaning: Education in conservation biology. Conservation Biology 20, 689–691.

Brito, D., Ambal, R.G., Brooks, T., Silva, N. De, Foster, M., Hao, W., Hilton-Taylor, C., Paglia, A., Rodríguez, J.P., Rodríguez, J.V., 2010. How similar are national red lists and the IUCN Red List? Biological Conservation 143, 1154–1158.

Brook, C.E., Ranaivoson, H.C., Andriafidison, D., Ralisata, M., Razafimanahaka, J., Héraud, J.-M., Dobson, A.P., Metcalf, C.J., 2019. Population trends for two Malagasy fruit bats. Biological Conservation 234, 165–171.

Brook, R.K., McLachlan, S.M., 2008. Trends and prospects for local knowledge in ecological and conservation research and monitoring. Biodiversity and Conservation 17, 3501–3512.

Brooke, A.P., 2001. Population status and behaviours of the Samoan flying fox (Pteropus samoensis) on Tutuila Island, American Samoa. Journal of Zoology 254, 309–319.

Brooke, A.P., Solek, C., Tualaulelei, A., 2000. Roosting Behavior of Colonial and Solitary Flying Foxes in American Samoa (Chiroptera: Pteropodidae)1. Biotropica 32, 338.

Brooke, A.P., Tschapka, M., 2002. Threats from overhunting to the flying fox, Pteropus tonganus, (Chiroptera: Pteropodidae) on Niue Island, South Pacific Ocean. Biological Conservation 103, 343–348.

Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L., 2006. Global Biodiversity Conservation Priorities. Science 313,

58–61.

Brum, F.T., Graham, C.H., Costa, G.C., Hedges, S.B., Penone, C., Radeloff, V.C., Rondinini, C., Loyola, R., Davidson, A.D., 2017. Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 114, 7641–7646.

Buden, D.W., Helgen, K.M., Wiles, G.J., 2013. Taxonomy, distribution, and natural history of flying foxes (chiroptera, pteropodidae) in the mortlock islands and chuuk state, caroline islands. ZooKeys 345, 97–135.

Buettner, P.G., Westcott, D.A., Maclean, J., Brown, L., McKeown, A., Johnson, A., Wilson, K., Blair, D., Luly, J., Skerratt, L., Muller, R., Speare, R., 2013. Tick Paralysis in Spectacled Flying-Foxes (Pteropus conspicillatus) in North Queensland, Australia: Impact of a Ground-Dwelling Ectoparasite Finding an Arboreal Host. PLoS ONE 8.

Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F., Rey-Benayas, J.M., 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: Conflicts and opportunities. Trends in Ecology and Evolution 26, 541–549.

Bumrungsri, S., Sripaoraya, E., Chongsiri, T., Sridith, K., Racey, P.A., 2009. The pollination ecology of durian (Durio zibethinus, Bombacaceae) in southern Thailand. Journal of Tropical Ecology 25, 85–92.

Burgin, C.J., Colella, J.P., Kahn, P.L., Upham, N.S., 2018. How many species of mammals are there? Journal of Mammalogy 99, 1–14.

Burton, A.C., 2012. Critical evaluation of a long-term, locally-based wildlife monitoring program in West Africa. Biodiversity and Conservation 21, 3079–3094.

Butt, N., Seabrook, L., Maron, M., Law, B.S., Dawson, T.P., Syktus, J., Mcalpine, C.A., 2015. Cascading effects of climate extremes on vertebrate fauna through changes to low-latitude tree flowering and fruiting phenology. Global Change Biology 21, 3267–3277.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67.

Case, L., 2003. The Cat: its Behavior, Nutrition and Health. Iowa State Press, Iowa, USA. 392p.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 114, E6089–E6096.

Cecchetti, M., Crowley, S.L., Goodwin, C.E.D., McDonald, R.A., 2021. Provision of High Meat Content Food and Object Play Reduce Predation of Wild Animals by Domestic Cats Felis catus. Current Biology.

Cecchetti, M., Crowley, S.L., McDonald, R.A., 2020. Drivers and facilitators of hunting behaviour in domestic cats and options for management. Mammal Review mam.12230.

CEN NC, C.N., 2018. Stratégie de lutte contre mes espèces exotiques envahissantes dans les espaces naturels de Nouvelle-Calédonie. 12p.

Chang, C.H., Barnes, M.L., Frye, M., Zhang, M., Quan, R.-C., Reisman, L.M.G., Levin, S.A., Wilcove, D.S., 2017. The pleasure of pursuit: recreational hunters in rural Southwest China exhibit low exit rates in response to declining catch. Ecology and Society 22, art43.

Charles, H., Dukes, J.S., 2007. Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. Biological Invasions 217–237.

Cheke, A.S., 2011. Was the Flying-Fox Pteropus comorensis on Mafia Island (Tanzania) Introduced by Humans? . Journal of East African Natural History 100, 59–68.

Chen, S.F., Shen, T.J., Lee, H.C., Wu, H.W., Zeng, W.T., Lu, D.J., Lin, H.C., 2017. Preference of an insular flying fox for seed figs enhances seed dispersal of a dioecious species. Biotropica 49, 511–520.

Choden, K., Ravon, S., Epstein, J.H., Hoem, T., Furey, N., Gely, M., Jolivot, A., Hul, V., Neung, C., Tran, A., Cappelle, J., 2019. Pteropus lylei primarily forages in residential areas in Kandal, Cambodia. Ecology and Evolution 9, 4181–4191.

Cinner, J.E., Zamborain-Mason, J., Gurney, G.G., Graham, N.A.J., MacNeil, M.A., Hoey, A.S., Mora, C., Villéger, S., Maire, E., McClanahan, T.R., Maina, J.M., Kittinger, J.N., Hicks, C.C., D'Agata, S., Huchery, C., Barnes, M.L., Feary, D.A., Williams, I.D., Kulbicki, M., Vigliola, L., Wantiez, L., Edgar, G.J., Stuart-Smith, R.D., Sandin, S.A., Green, A.L., Beger, M., Friedlander, A.M., Wilson, S.K., Brokovich, E., Brooks, A.J., Cruz-Motta, J.J., Booth, D.J., Chabanet, P., Tupper, M., Ferse, S.C.A., Sumaila, U.R., Hardt, M.J., Mouillot, D., 2020. Meeting fisheries, ecosystem function, and biodiversity goals in a human-dominated world. Science 368, 307–311.

Clark, N.E., Lovell, R., Wheeler, B.W., Higgins, S.L., Depledge, M.H., Norris, K., 2014. Biodiversity, cultural pathways, and human health: A framework. Trends in Ecology and Evolution 29, 198–204.

Clausen, K.K., Christensen, T.K., Gundersen, O.M., Madsen, J., 2017a. Impact of hunting along the migration corridor of pink-footed geese Anser brachyrhynchus - implications for sustainable harvest management. Journal of Applied Ecology 54, 1563–1570.

Clausen, K.K., Holm, T.E., Haugaard, L., Madsen, J., 2017b. Crippling ratio: A novel approach to assess hunting-induced wounding of wild animals. Ecological Indicators 80, 242–246.

Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., Sol, D., 2009. Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. Biological Conservation 142, 2043–2049.

Clavero, M., Garciaberthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology & Evolution 20, 110–110.

Cleguer, C., Garrigue, C., Fuentes, M.M.P.B., Everingham, Y., Hagihara, R., Hamann, M., Payri, C., Marsh, H., 2017. Drivers of change in the relative abundance of dugongs in New Caledonia. Wildlife Research 44, 365–376.

Clutton-Brock, T.H., 1989. Review Lecture: Mammalian mating systems. Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences 236, 339–372.

Cocks, M.L., Dold, A.P., 2006. Cultural Significance of Biodiversity: the Role of Medicinal Plants in Urban African Cultural Practices in the Eastern Cape, South Africa. Journal of Ethnobiology 26, 60–81.

Coiffier, C., 2013. Fougères et autres éléments végétaux associés aux casse-têtes kanak ou l'art de communiquer sans parole. Journal de la Societe des Oceanistes 136–137, 133–148.

Coltman, D.W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J.T., Hogg, J.T., Strobeck, C., Festa-Bianchet, M., 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. Nature 426, 655–658.

Conenna, I., Rocha, R., Russo, D., Cabeza, M., 2017. Insular bats and research effort: a review of global patterns and priorities. Mammal Review 47, 169–182.

Cornier, S., Leblic, I., 2016. Kanak coastal communities and fisheries meeting new governance challenges and marine issues in New Caledonia, in: The Challenges of Governance and Sustainability. pp. 116–174.

Courchamp, F., Fournier, A., Bellard, C., Bertelsmeier, C., Bonnaud, E., Jeschke, J.M., Russell, J.C., 2017. Invasion Biology: Specific Problems and Possible Solutions. Trends in Ecology and Evolution 32, 13–22.

Courts, S.E., 1998. Dietary strategies of Olf World Fruit Bats (Megachiroptera, Pteropodidae): how do they obtain sufficient protein? Mammal Review 28, 185–194.

Cousins, J.A., Compton, S.G., 2005. The Tongan flying fox Pteropus tonganus: Status, public attitudes and

conservation in the Cook Islands. Oryx 39, 196–203.

Cox, C.B., Moore, P.D., Ladle, R.J., 2016. Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach, 9th ed, Economic Botany. Wiley-Blackwell.

Cox, P.A., Elmqvist, T., 2000. Pollinator extinction in the Pacific Islands. Conservation Biology 14, 1237–1239.

Cox, P.A., Elmqvist, T., 1993. Ecocolonialism and indigenous knowledge systems: village controlled rainforest preserves in Samoa. Pacific Conservation Biology 1, 6–13.

Cox, P.A., Elmqvist, T., Pierson, E.D., Rainey, W.E., 1991. Flying Foxes as Strong Interactors in South Pacific Island Ecosystems: A Conservation Hypothesis. Conservation Biology 5, 448–454.

Crawford, B.A., Moore, C.T., Norton, T.M., Maerz, J.C., 2018. Integrated analysis for population estimation, management impact evaluation, and decision-making for a declining species. Biological Conservation 222, 33–43.

Cretois, B., Linnell, J.D.C., Grainger, M., Nilsen, E.B., Rød, J.K., 2020. Hunters as citizen scientists: Contributions to biodiversity monitoring in Europe. Global Ecology and Conservation 23.

Croll, D.A., Maron, J.L., Estes, J.A., Danner, E.M., Byrd, G. V., 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. Science 307, 1959–1961.

Crowley, S.L., Cecchetti, M., McDonald, R.A., 2020. Diverse perspectives of cat owners indicate barriers to and opportunities for managing cat predation of wildlife. Frontiers in Ecology and the Environment 18, 544–549.

Cuddington, K., Hastings, A., 2004. Invasive engineers. Ecological Modelling 178, 335–347.

Currey, K., Kendal, D., van der Ree, R., Lentini, P.E., 2018. Land manager perspectives on conflict mitigation strategies for urban flying-fox camps. Diversity 10.

Curt, T., Borgniet, L., Ibanez, T., Moron, V., Hély, C., 2015. Understanding fire patterns and fire drivers for setting a sustainable management policy of the New-Caledonian biodiversity hotspot. Forest Ecology and Management 337, 48–60.

Dahl, L., 1985. Traditional Environmental Knowledge and Resource Management in New Caledonia. Traditional Ecological Knowledge: A Collection of Essays 1–16.

Daniel, M.J., 1979. The New Zealand short-tailed bat, Mystacina tuberculata ; a review of present knowledge. New Zealand Journal of Zoology 6, 357–370.

David, V., David, C., 2018. Codification and Creation of Community and Customary Laws in the South Pacific and Beyond Beyond Legal Pluralism, the hybridization of the norm The case of the Loyalty Islands Province (New Caledonia) Environmental Code, in: Codification and Creation of Community and Customary Laws in the South Pacific and Beyond. 26-27 July. Canberra, Australia, p. 8.

Davidson, L., 2017. Pteropus voeltzkowi and the understory: A study of the behavioral impacts of the Pemba Flying Fox on the vegetation and soil quality of Pemba Island. Independent Study Project (ISP) Collection 2616, 39 pp.

Davis, M.A., 2003. Biotic Globalization: Does Competition from Introduced Species Threaten Biodiversity? BioScience 53, 481.

Davis, M.A., Chew, M.K., Hobbs, R.J., Lugo, A.E., Ewel, J.J., Vermeij, G.J., Brown, J.H., Rosenzweig, M.L., Gardener, M.R., Carroll, S.P., Thompson, K., Pickett, S.T.A., Stromberg, J.C., Tredici, P. Del, Suding, K.N., Ehrenfeld, J.G., Philip Grime, J., Mascaro, J., Briggs, J.C., 2011. Don't judge species on their origins. Nature 474, 153–154.

De Garine-Wichatitsky, M., Soubeyran, Y., Maillard, D., Duncan, P., 2005. The diets of introduced rusa deer

(cervus timorensis russa) in a native sclerophyll forest and a native rainforest of new caledonia. New Zealand Journal of Zoology 32, 117–126.

De Speville, J., 2020. Why Mauritius is culling an endangered fruit bat that exists nowhere else. The conversation. URL https://theconversation.com/why-mauritius-is-culling-an-endangered-fruit-bat-that-exists-nowhere-else-150567

Deak, B.P., Ostendorf, B., Taggart, D.A., Peacock, D.E., Bardsley, D.K., 2019. The Significance of Social Perceptions in Implementing Successful Feral Cat Management Strategies: A Global Review. Animals 9, 617.

Defries, R., Nagendra, H., 2017. Ecosystem management as a wicked problem. Science 356, 265–270.

Degeling, C., Gilbert, G.L., Annand, E., Taylor, M., Walsh, M.G., Ward, M.P., Wilson, A., Johnson, J., 2018. Managing the risk of Hendra virus spillover in Australia using ecological approaches: A report on three community juries. PLoS ONE 13.

Delisle, A., Kiatkoski Kim, M., Stoeckl, N., Watkin Lui, F., Marsh, H., 2018. The socio-cultural benefits and costs of the traditional hunting of dugongs Dugong dugon and green turtles Chelonia mydas in Torres Strait, Australia. Oryx 52, 250–261.

Delpietro, H., Konolsaisen, F., Marchevsky, N., Russo, G., 1994. Domestic cat predation on vampire bats (Desmodus rotundus) while foraging on goats, pigs, cows and human beings. Applied Animal Behaviour Science 39, 141–150.

Department of the Environment Australia, 2015. Threat Abatement Plan for Predation by Feral Cats. Canberra, Australia. 1–50p.

Dey, S., Roy, U.S., Chattopadhyay, S., 2015. Effect of Heat Wave on the Indian Flying Fox Pteropus Giganteus (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) Population From Purulia District of West Bengal, India. Journal of Threatened Taxa 7, 7029.

Di Minin, E., Brooks, T.M., Toivonen, T., Butchart, S.H.M., Heikinheimo, V., Watson, J.E.M., Burgess, N.D., Challender, D.W.S., Goettsch, B., Jenkins, R., Moilanen, A., 2019. Identifying global centers of unsustainable commercial harvesting of species. Science Advances 5, eaau2879.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. PLoS Biology 4, 1300–1305.

Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchison, M.A., Ewers, R.M., Gemmell, N.J., 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? Trends in Ecology and Evolution 20, 470–474.

Divljan, A., Parry-Jones, K., Wardle, G., 2006. Age determination in the grey-headed flying fox. Journal of Wildlife Management 70, 607–611.

Dobson, A.P., Pimm, S.L., Hannah, L., Kaufman, L., Ahumada, J.A., Ando, A.W., Bernstein, A., Busch, J., Daszak, P., Engelmann, J., Kinnaird, M.F., Li, B. V, Loch-temzelides, T., Lovejoy, T., Nowak, K., Roehrdanz, P.R., Vale, M.M., Dobson, B.A.P., Pimm, S.L., Kaufman, L., Ahumada, J.A., Ando, A.W., Bernstein, A., Busch, J., Daszak, P., Engelmann, J., Margaret, F., Lovejoy, T., Nowak, K., 2020. Ecology and economics for pandemic prevention 369, 379–382.

Doherty, T.S., Dickman, C.R., Johnson, C.N., Legge, S.M., Ritchie, E.G., Woinarski, J.C.Z., 2017. Impacts and management of feral cats Felis catus in Australia. Mammal Review.

Doherty, T.S., Glen, A.S., Nimmo, D.G., Ritchie, E.G., Dickman, C.R., 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 113, 11261–11265.

Dorrestein, A., Todd, C.M., Westcott, D.A., Martin, J.M., Welbergen, J.A., 2019. Impacts of an invasive ant species on roosting behavior of an island endemic flying-fox. Biotropica 51, 75–83.

Driessens, T., Siemers, B.M., 2010. Cave-dwelling bats do not avoid TMT and 2-PT - components of predator odour that induce fear in other small mammals. Journal of Experimental Biology 213, 2453–2460.

Driscoll, C.A., Menotti-Raymond, M., Roca, A.L., Hupe, K., Johnson, W.E., Geffen, E., Harley, E.H., Delibes, M., Pontier, D., Kitchener, A.C., Yamaguchi, N., O'Brien, S.J., Macdonald, D.W., 2007. The near eastern origin of cat domestication. Science 317, 519–523.

Dubois, M.-J., 1976. Trouvailles à l'île des Pins, Nouvelle-Calédonie. Journal de la Société des océanistes 32, 233–239.

Duffy, D.C., Capece, P., 2012. Biology and impacts of pacific Island invasive species. 7. the domestic cat (Felis catus). Pacific Science 66, 173–212.

Dukelow, W., Pow, C., Kennedy, J., Martin, L., 1990. Stress effects on late pregnancy in the fluying-fox, Pteropus scapulatus. Zoological science 7, 871–877.

Dumas, P., 2013. Anthropization of New Caledonia's Southwestern Coastland: a Satellite Remote-Sensing Analysis of Coastland Environment Changes, in: Larrue, S. (Ed.), Biodiversity and Societies in the Pacific Islands. pp. 113–129.

Dumas, P., Toussaint, M., Herrenschmidt, J., Conte, A., Mangeas, M., 2013. Le risque de feux de brousse sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie : l'Homme responsable mais pas coupable. Revue Géographique de l'Est. https://journals.openedition.org/rge/4598 53.

Duncan, R.P., Boyer, A.G., Blackburn, T.M., 2013. Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110, 6436–6441.

Durrell, G.M., 1976. The Mauritian expedition. The Jersey Wildlife Preservation Trust Annual Report 13, 7–11.

Early, R., Bradley, B.A., Dukes, J.S., Lawler, J.J., Olden, J.D., Blumenthal, D.M., Gonzalez, P., Grosholz, E.D., Ibañez, I., Miller, L.P., Sorte, C.J.B., Tatem, A.J., 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. Nature Communications 7.

Eby, P., Richards, G., Collins, L., Parry-Jones, K., 1999. The distribution, abundance and vulnerability to population reduction of a nomadic nectarivore, the Grey-headed Flying-fox Pteropus poliocephalus in New South Wales, during a period of resource concentration. Australian Zoologist 31, 240–253.

Ekstrom, J.M.M., Jones, J.P.G., Willis, J., Tobias, J., Dutson, G., Barré, N., 2002. New information on the distribution, status and conservation of terrestrial bird species in Grande Terre, New Caledonia. Emu 102, 197–207.

Endemia NC, 2020. Endemia.nc. Faune et Flore de Nouvelle-Calédonie. URL https://endemia.nc/

Entwistle, A., 2001. Community-based protection successful for the Pemba flying fox. Oryx 35, 355–356.

Epstein, J.H., Field, H.E., Luby, S., Pulliam, J.R.C., Daszak, P., 2006. Nipah virus: Impact, origins, and causes of emergence. Current Infectious Disease Reports 8, 59–65.

Epstein, J.H., Olival, K.J., Pulliam, J.R.C., Smith, C., Westrum, J., Hughes, T., Dobson, A.P., Zubaid, A., Rahman, S.A., Basir, M.M., Field, H.E., Daszak, P., 2009. Pteropus vampyrus , a hunted migratory species with a multinational home-range and a need for regional management. Journal of Applied Ecology 46, 991–1002.

Epstein, J.H., Prakash, V., Smith, C.S., Daszak, P., McLaughlin, A.B., Meehan, G., Field, H.E., Cunningham, A.A., 2008. Henipavirus infection in fruit bats (Pteropus giganteus), India. Emerging Infectious Diseases 14, 1309–1311.

Esselstyn, J.A., Amar, A., Janeke, D., 2006. Impact of Posttyphoon Hunting on Mariana Fruit Bats (Pteropus mariannus). Pacific Science 60, 531–539.

Fa, J.E., Ryan, S.F., Bell, D.J., 2005. Hunting vulnerability, ecological characteristics and harvest rates of bushmeat species in afrotropical forests. Biological Conservation 121, 167–176.

Fancourt, B.A., 2015. Making a killing: photographic evidence of predation of a Tasmanian pademelon (Thylogale billardierii) by a feral cat (Felis catus). Australian Mammalogy 37, 120.

Fenton, M.B., Mubareka, S., Tsang, S.M., Simmons, N.B., Becker, D.J., 2020. COVID-19 and threats to bats. FACETS 5, 349–352.

Flannery, T., 1989. Flying foxes in Melanesia: populations at risk, in: Bats. pp. 5–7.

Fleischer, T., Gampe, J., Scheuerlein, A., Kerth, G., 2017. Rare catastrophic events drive population dynamics in a bat species with negligible senescence. Scientific Reports 7, 1–9.

Fleming, T.H., Geiselman, C., Kress, W.J., 2009. The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective. Annals of Botany 104, 1017–1043.

Fleming, T.H., Racey, P.A., 2009. Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation, Island Bats. University of Chicago Press. 559p.

Florens, F.B.V., 2016. Mauritius culls threatened fruit bats. Nature 530, 33–33.

Florens, F.B.V., Baider, C., 2019. Mass-culling of a threatened island flying fox species failed to increase fruit growers' profits and revealed gaps to be addressed for effective conservation. Journal for Nature Conservation 47, 58–64.

Florens, F.B.V., Baider, C., Marday, V., Martin, G.M.N., Zmanay, Z., Oleksy, R., Krivek, G., Vincenot, C.E., Strasberg, D., Kingston, T., 2017. Disproportionately large ecological role of a recently mass-culled flying fox in native forests of an oceanic island. Journal for Nature Conservation 40, 85–93.

Florens, F.B. V., 2015. Flying foxes face cull despite evidence. Science 350, 1325–1325.

Forsyth, D.M., Scroggie, M.P., McDonald-Madden, E., 2006. Accuracy and precision of grey-headed flying-fox (Pteropus poliocephalus) flyout counts. Wildlife Research 33, 57–65.

Fossier, C., Sabinot, C., Bako, G., Pujapujane, A., Wadra, F., Wadrawane, E., Brescia, F., 2020. Les toa de Maré. IAC-IRD-PIL, Païta. 44p.

Fossier, C., Sabinot, C., Bouard, S., Boissenin, M., Bako, G., Pujapujane, A., Brescia, F., 2017. Amélioration des connaissances sur les roussettes des Îles Loyauté. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 159p.

Fox, S., Luly, J., Mitchell, C., MacLean, J., Westcott, D.A., 2008. Demographic indications of decline in the spectacled flying fox (Pteropus conspicillatus) on the Atherton Tablelands of northern Queensland. Wildlife Research 35, 417–424.

Frick, W.F., Kingston, T., Flanders, J., 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. Annals of the New York Academy of Sciences 1469, 5–25.

Fujita, M.S., Tuttle, M.D., 1991. Flying Foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened Animals of Key Ecological and Economic Importance. Conservation Biology 5, 455–463.

Fukami, T., Wardle, D.A., Bellingham, P.J., Mulder, C.P.H., Towns, D.R., Yeates, G.W., Bonner, K.I., Durrett, M.S., Grant-Hoffman, M.N., Williamson, W.M., 2006. Above- and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. Ecology Letters 9, 1299–1307.

Gadgil, M., Berkes, F., Folke, C., 1993. Indigenous knowledge for biodiversity conservation. Ambio 22, 151–156.

Gall, S.C., Rodwell, L.D., 2016. Evaluating the social acceptability of Marine Protected Areas. Marine Policy 65, 30–38.

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

Garrigue, C., Patenaude, N., Marsh, H., 2008. Distribution and abundance of the dugong in New Caledonia, southwest Pacific. Marine Mammal Science 24, 81–90.

Gâteblé, G., Barrabé, L., McPherson, G., Munzinger, J., Snow, N., Swenson, U., 2018. One new endemic plant species on average per month in New Caledonia, including eight more new species from Île Art (Belep Islands), a major micro-hotspot in need of protection. Australian Systematic Botany 31, 448–480.

Gâteblé, G., Brescia, F., Arcas, X., 2012. Conservation du palmier endémique de la Nouvelle Calédonie Saribus jeanneneyi. 23p.

GBIF, 2020. GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. URL https://www.gbif.org/

Geiselman, C.K., Younger, S., 2020. Bat Eco-Interactions Database. URL www.batbase.org

Ghanem, S.J., Voigt, C.C., 2012. Increasing Awareness of Ecosystem Services Provided by Bats, in: Advances in the Study of Behavior. pp. 279–302.

Gillespie, T.W., Jaffré, T., 2003. Tropical dry forests in New Caledonia. Biodiversity and Conservation 12, 1687–1697.

Glazier, E.W., 2019. Tradition-Based Natural Resource Management. Tradition-Based Natural Resource Management.

Global Island Network, 2020. Global island database. URL http://www.globalislands.net/

Golden, C.D., 2009. Bushmeat hunting and use in the Makira Forest, north-eastern Madagascar: A conservation and livelihoods issue. Oryx 43, 386–392.

Golden, C.D., Bonds, M.H., Brashares, J.S., Rodolph Rasolofoniaina, B.J., Kremen, C., 2014. Economic valuation of subsistence harvest of wildlife in Madagascar. Conservation Biology 28, 234–243.

Golden, C.D., Fernald, L.C.H., Brashares, J.S., Rasolofoniaina, B.J.R., Kremen, C., 2011. Benefits of wildlife consumption to child nutrition in a biodiversity hotspot. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108, 19653–19656.

Gomez, C., Mangeas, M., Curt, T., Ibanez, T., Munzinger, J., Dumas, P., Jérémy, A., Despinoy, M., Hély, C., 2015. Wildfire risk for main vegetation units in a biodiversity hotspot: Modeling approach in New Caledonia, South Pacific. Ecology and Evolution 5, 377–390.

Gouv. NC, 2020. Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie. URL https://gouv.nc/

Graham, G.L., 1992. Conservation and Subsistence Harvesting of Pacific Island Flying Foxes, in: Wilson, D., Graham, G. (Eds.), Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conference Conference. US Fish and Wildlife Service Biological Report (Vol. 90). pp. 46–49.

Grant, G.S., Banack, S.A., 1999. Harem Structure and Reproductive Behaviour of Pteropus Tonganus in American Samoa. Australian Mammalogy 21, 111–120.

Greenstreet, S.P.R., Fraser, H.M., Piet, G.J., 2009. Using MPAs to address regional-scale ecological objectives in the North Sea: modelling the effects of fishing effort displacement. ICES Journal of Marine Science 66, 90–100.

Groffman, P.M., Baron, J.S., Blett, T., Gold, A.J., Goodman, I., Gunderson, L.H., Levinson, B.M., Palmer, M.A., Paerl, H.W., Peterson, G.D., Poff, N.L.R., Rejeski, D.W., Reynolds, J.F., Turner, M.G., Weathers, K.C., Wiens, J., 2006. Ecological thresholds: The key to successful environmental management or an important concept with no practical application? Ecosystems 9, 1–13.

Guillaumin, A., 1953. L'évolution de la flore néo-calédonienne. Journal de la Société des océanistes 9, 79–85.

Guillemain, M., Bertout, J.-M., Christensen, T.K., Pöysa, H., Väänänen, V.-M., Triplet, P., Schricke, V., Fox, A.D., 2010. How many juvenile Teal Anas crecca reach the wintering grounds? Flyway-scale survival rate inferred from wing age-ratios. Journal of Ornithology 151, 51–60.

Gulraiz, T.L., Javid, A., Mahmood-Ul-Hassan, M., Maqbool, A., Ashraf, S., Hussain, M., Daud, S., 2015. Roost characteristics and habitat preferences of Indian flying fox (Pteropus giganteus) in urban areas of Lahore, Pakistan. Turkish Journal of Zoology 39, 388–394.

Gunawardena, P.S., Marston, D.A., Ellis, R.J., Wise, E.L., Karawita, A.C., Breed, A.C., McElhinney, L.M., Johnson, N., Banyard, A.C., Fooks, A.R., 2016. Lyssavirus in Indian flying Foxes, Sri Lanka. Emerging Infectious Diseases 22, 1456–1459.

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

Guyard, S., Apithy, L., Bouard, S., Sourisseau, J., Passouant, M., Bosc, P., Belieres, J., 2014. L'agriculture des tribus en Nouvelle-Calédonie, Résultats d'une enquête de 2010 sur la place et les fonctions de l'agriculture, l'élevage, la pêche et la chasse pour les groupes domestiques résidant en tribu. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-pu. 425p.

Hahn, M.B., Patz, J.A., Gurley, E.S., Epstein, J.H., Daszak, P., Islam, M.S., Luby, S.P., 2014. The role of landscape composition and configuration on Pteropus giganteus roosting ecology and Nipah virus spillover risk in Bangladesh. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 90, 247–255.

Haines-young, R., Marion Potschin, 2007. The links between biodiversity , ecosystem services and human well-being. Ecosystem Ecology: a new synthesis.

Hand, S.J., Grant-Mackie, J.A., 2012. Late-Holocene bats of Mé Auré Cave, New Caledonia: Evidence of human consumption and a new species record from the recent past. The Holocene 22, 79–90.

Hansen, D.M., Galetti, M., 2009. The Forgotten Megafauna. Science 324, 42–43.

Harrison, M.E., Cheyne, S.M., Darma, F., Ribowo, D.A., Limin, S.H., Struebig, M.J., 2011. Hunting of flying foxes and perception of disease risk in Indonesian Borneo. Biological Conservation 144, 2441–2449.

Harrison, R.D., Sreekar, R., Brodie, J.F., Brook, S., Luskin, M., O'Kelly, H., Rao, M., Scheffers, B., Velho, N., 2016. Impacts of hunting on tropical forests in Southeast Asia. Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology 30, 972–981.

Hawkins, S., Worthy, T.H., 2019. Lapita colonisation and avian extinctions in Oceania. Debating Lapita: Distribution, Chronology, Society and Subsistence.

Hayes, F.E., Engbring, J., 2020. Historic and recent status of the Kosrae flying fox (Pteropus ualanus) on Kosrae, Micronesia. Journal of Asia-Pacific Biodiversity.

Hayman, D.T.S., McCrea, R., Restif, O., Suu-Ire, R., Fooks, A.R., Wood, J.L.N., Cunningham, A.A., Rowcliffe, J.M., 2012. Demography of straw-colored fruit bats in Ghana. Journal of Mammalogy 93, 1393–1404.

Hayman, D.T.S., Peel, A.J., 2016. Can survival analyses detect hunting pressure in a highly connected species? Lessons from straw-coloured fruit bats. Biological Conservation 200, 131–139.

Hayward, M.W., Callen, A., Allen, B.L., Ballard, G., Broekhuis, F., Bugir, C., Clarke, R.H., Clulow, J., Clulow, S., Daltry, J.C., Davies-Mostert, H.T., Fleming, P.J.S., Griffin, A.S., Howell, L.G., Kerley, G.I.H., Klop-Toker, K., Legge, S., Major, T., Meyer, N., Montgomery, R.A., Moseby, K., Parker, D.M., Périquet, S., Read, J., Scanlon, R.J., Seeto, R., Shuttleworth, C., Somers, M.J., Tamessar, C.T., Tuft, K., Upton, R., Valenzuela-Molina, M., Wayne, A., Witt, R.R., Wüster, W., 2019. Deconstructing compassionate conservation. Conservation Biology 33, 760–768.

Heffner, R.S., Heffner, H.E., 1985. Hearing range of the domestic cat. Hearing Research 19, 85–88.

Heinen, J.H., van Loon, E.E., Hansen, D.M., Kissling, W.D., 2018. Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands. Ecography 41, 1245–1255.

Helgen, K.M., Helgen, L.E., Wilson, D.E., 2009. Pacific Flying Foxes (Mammalia: Chiroptera): Two New Species of Pteropus from Samoa, Probably Extinct. American Museum Novitates 3646, 1–37.

Hernández-Brito, D., Carrete, M., Ibáñez, C., Juste, J., Tella, J.L., 2018. Nest-site competition and killing by invasive parakeets cause the decline of a threatened bat population. Royal Society Open Science 5, 172477.

Holmes, T.P., Aukema, J.E., Von Holle, B., Liebhold, A., Sills, E., 2009. Economic impacts of invasive species in forests: Past, present, and future. Annals of the New York Academy of Sciences 1162, 18–38.

Holopainen, S., Arzel, C., Elmberg, J., Fox, A.D., Guillemain, M., Gunnarsson, G., Nummi, P., Sjöberg, K., Väänänen, V.M., Alhainen, M., Pöysä, H., 2018. Sustainable management of migratory European ducks: Finding model species. Wildlife Biology 2018.

Horowitz, L.S., 2001. Perceptions of Nature and Responses to Environmental Degradation in New Caledonia. Ethnology 40, 237–250.

Howard, C., Flather, C.H., Stephens, P.A., 2020. A global assessment of the drivers of threatened terrestrial species richness. Nature Communications 11.

Huang, S., Jonathan Davies, T., Gittleman, J.L., 2012. How global extinctions impact regional biodiversity in mammals. Biology Letters 8, 222–225.

Huggett, A.J., 2005. The concept and utility of "ecological thresholds" in biodiversity conservation. Biological Conservation 124, 301–310.

Huntington, H.P., 2000. Using traditional ecological knowledge in science: Methods and applications. Ecological Applications 10, 1270–1274.

Hutcheon, J.M., Kirsch, J.A.W., 2006. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. Acta Chiropterologica 8, 1–10.

Ibanez, T., Birnbaum, P., Gâteblé, G., Hequet, V., Isnard, S., Munzinger, J., Pillon, Y., Pouteau, R., Vandrot, H., Jaffré, T., 2019. Twenty years after Jaffré et al. (1998), is the system of protected areas now adequate in New Caledonia? Biodiversity and Conservation 28, 245–254.

Ighiouer, S., Colin, C., Oedin, M., Brescia, F., 2020. Amélioration des connaissances sur la bio-écologie et l'état des populations des roussettes en province Sud. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 97p.

INPN, 2020. Inventaire National du Patrimoine Naturel. URL https://inpn.mnhn.fr/accueil/index

Isee NC, 2020. Institut de la statistique et des études économiques de Nouvelle-Calédonie. URL https://www.isee.nc/

Isee NC, 2014. Recensement de la population 2014, Synthèse N°35. Institut de la statistique et des études économiques Nouvelle-Calédonie. Unpublished report. http://www.isee.nc/population/demographie.

ISSG, 2020. Global Invasive Species Database. Species profile: Felis catus. URL http://www.iucngisd.org/gisd/

IUCN-CEM, 2018. The IUCN Red List of Ecosystems.

IUCN, 2020a. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. URL https://www.iucnredlist.org

IUCN, 2020b. The IUCN Red List of Threatened Ecosystems. Version 2020-2.

IUCN, 2020c. International Union for Conservation of Nature. URL https://www.iucn.org/

IUCN, KBA Standards and Appeals Committee, K.S. and A.C., 2016. A global standard for the identification of Key Biodiversity Areas. Guidelines for using a global standard for the identification of Key Biodiversity Areas : version 1.0 26.

Jaffré, T., L'huillier, L., 2010. La végétation des roches ultramafiques ou terrains miniers, in: Mines et Environnement En Nouvelle-Calédonie: Les Milieux Sur Substrats Ultramafiques et Leur Restauration. IAC Ed, Noumea. pp. 45–103.

Jaisankar, I., Velmurugan, A., Sivaperuman, C., 2018. Biodiversity Conservation: Issues and Strategies for the Tropical Islands, in: Biodiversity and Climate Change Adaptation in Tropical Islands. Elsevier, pp. 525–552.

Jenkins, A., Horwitz, P., Arabena, K., 2018. My island home: Place-based integration of conservation and public health in Oceania. Environmental Conservation 45, 125–136.

Jenkins, R.K.B., Andriafidison, D., Razafimanahaka, H.J., Rabearivelo, A., Razafindrakoto, N., Ratsimandresy, Z., Andrianandrasana, R.H., Razafimahatratra, E., Racey, P.A., 2007. Not rare, but threatened: The endemic Madagascar flying fox Pteropus rufus in a fragmented landscape. Oryx 41, 263–271.

Jha, S., Bawa, K.S., 2006. Population growth, human development, and deforestation in biodiversity hotspots. Conservation Biology 20, 906–912.

Jimenez, H., Dumas, P., Léopold, M., Ferraris, J., 2011. Invertebrate harvesting on tropical urban areas: Trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific). Fisheries Research 108, 195–204.

Johannes, R.E., 2002. The renaissance of community-based marine resource management in Oceania. Annual Review of Ecology and Systematics 33, 317–340.

Johnson, C., 2006. Australia's Mammal Extinctions: A 50000 Year History - Preface, Australia's Mammal Extinctions: A 50000 Year History. 278p.

Johnson, C.N., Balmford, A., Brook, B.W., Buettel, J.C., Galetti, M., Guangchun, L., Wilmshurst, J.M., 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. Science 356, 270–275.

Johnson, F.A., Alhainen, M., Fox, A.D., Madsen, J., Guillemain, M., 2018. Making do with less: must sparse data preclude informed harvest strategies for European waterbirds? Ecological Applications 28, 427–441.

Jones, G., 1999. Scaling of echolocation call parameters in bats. Journal of Experimental Biology 202, 3359–3367.

Jones, G., Holderied, M.W., 2007. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274, 905–912.

Jones, H.P., Holmes, N.D., Butchart, S.H.M., Tershy, B.R., Kappes, P.J., Corkery, I., Aguirre-Muñoz, A., Armstrong, D.P., Bonnaud, E., Burbidge, A.A., Campbell, K., Courchamp, F., Cowan, P.E., Cuthbert, R.J., Ebbert, S., Genovesi, P., Howald, G.R., Keitt, B.S., Kress, S.W., Miskelly, C.M., Oppel, S., Poncet, S., Rauzon, M.J., Rocamora, G., Russell, J.C., Samaniego-Herrera, A., Seddon, P.J., Spatz, D.R., Towns, D.R., Croll, D.A., 2016. Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 113, 4033–4038.

Jones, K.E., Mickleburgh, S.P., Sechrest, W., Walsh, A.L., 2009. Global Overview of the Conservation of Island Bats: Importance, Challenges, and Opportunities. Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation 496–530.

Jones, K.E., Purvis, A., Gittleman, J.L., 2003. Biological Correlates of Extinction Risk in Bats. The American Naturalist 161, 601–614.

Jupiter, S., Mangubhai, S., Kingsford, R.T., 2014. Conservation of biodiversity in the pacific islands of oceania: Challenges and opportunities. Pacific Conservation Biology 20, 206–220.

Kaiser-Bunbury, C.N., Traveset, A., Hansen, D.M., 2010. Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 12, 131–143.

Kalcounis, M.C., Brigham, R.M., 2010. Impact of Predation Risk on Emergence by Little Brown Bats, Myotis lucifugus (Chiroptera: Vespertilionidae), from a Maternity Colony. Ethology 98, 201–209.

Kasso, M., Balakrishnan, M., 2013. Ecological and Economic Importance of Bats (Order Chiroptera). ISRN Biodiversity 2013, 1–9.

Kato, M., Kawakita, A., 2004. Plant-pollinator interactions in new caledonia influenced by introduced honey bees. American Journal of Botany 91, 1814–1827.

KBA Secretariat, 2019. Key Biodiversity Areas Proposal Process. Guidance on Proposing, Reviewing, Nominating and Confirming Sites. 57.

Keane, A., Jones, J.P.G., Edwards-Jones, G., Milner-Gulland, E.J., 2008. The sleeping policeman: Understanding issues of enforcement and compliance in conservation. Animal Conservation 11, 75–82.

Keitt, B., Campbell, K., Saunders, A., Clout, M., Wang, Y., Heinz, R., Newton, K., Tershy, B., Conservation, I., Cruz, S., Centre, W.M., Species, I., Group, S., Campus, T., Bag, P., 2011. The Global Islands Invasive Vertebrate Eradication Database : A tool to improve and facilitate restoration of island ecosystems 74–77.

Khayat, R.O.S., Grant, R.A., Ryan, H., Melling, L.M., Dougill, G., Killick, D.R., Shaw, K.J., 2020. Investigating cat predation as the cause of bat wing tears using forensic DNA analysis. Ecology and Evolution 10, 8368–8378.

Kingsford, R.T., Watson, J.E.M., 2011. Climate change in Oceania - A synthesis of biodiversity impacts and adaptations. Pacific Conservation Biology 17, 270–284.

Kingsford, R.T., Watson, J.E.M., Lundquist, C.J., Venter, O., Hughes, L., Johnston, E.L., Atherton, J., Gawel, M., Keith, D.A., Mackey, B.G., Morley, C., Possingham, H.P., Raynor, B., Recher, H.F., Wilson, K.A., 2009. Major Conservation Policy Issues for Biodiversity in Oceania. Conservation Biology 23, 834–840.

Kingston, T., Aguirre, L., Armstrong, K., Mies, R., Racey, P., Rodríguez-Herrera, B., Waldien, D., 2015. Networking networks for global bat conservation. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World 539–569.

Kirsch, R., Tupinier, Y., Beuneux, G., Rainho, A., 2002. Chiroptera Pacifica, Importance écologique et conservation des Chiroptères dans les écosystèmes tropicaux insulaires du pacifique. Société Française pour l'Etude et la Protéction des Mammifères (SFEPM), unpublished report. 129p.

Kleiman, D.G., 1977. Monogamy in Mammals. The Quarterly Review of Biology 52, 39–69.

Kluger, N., Letois, F., Picot, M.-C., Guillot, B., Bessis, D., 2011. How much disability is caused by fibrofolliculomas during Birt-Hogg-Dubé Syndrome? Journal of the European Academy of Dermatology and Venereology 25, 940–944.

Knutson, T.R., McBride, J.L., Chan, J., Emanuel, K., Holland, G., Landsea, C., Held, I., Kossin, J.P., Srivastava, A.K., Sugi, M., 2010. Tropical cyclones and climate change. Nature Geoscience 3, 157–163.

Koh, L.P., Dunn, R.R., Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H.C., Smith, V.S., 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. Science 305, 1632–1634.

Kumar, R., Vadamalai, E., 2019. Effect of tree characteristics on roost selection of the Indian flying fox, Pteropus giganteus. Barbastella 12.

Kunz, T.H., Betke, M., Hristov, N.I., Vonhof, M.J., 2009. Methods for assessing colony size, and relative

abundance of bats., in: Kunz, T.H., Parsons, S. (Eds.), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, pp. 133–157.

Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats. Annals of the New York Academy of Sciences 1223, 1–38.

Kunz, T.H., Fenton, B.M., 2003. Bat Ecology, University of Chicago Press. 1–784p.

Kunz, T.H., Ingalls, K. a, 1994. Folivory in bats: An adaptation derived from frugivory. Functional Ecology 8, 665–668.

Kunz, T.H., Jones, D.P., 2000. Pteropus vampyrus. Mammalian Species 642, 1.

Kutt, A.S., 2012. Feral cat (Felis catus) prey size and selectivity in north-eastern Australia: implications for mammal conservation. Journal of Zoology 287, 292–300.

Lamarque, P., Quétier, F., Lavorel, S., 2011. The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. Comptes Rendus - Biologies 334, 441–449.

Lande, R., Saether, B.-E., Engen, S., 1997. Threshold Harvesting for Sustainability of Fluctuating Resources. Ecology 78, 1341.

Latinne, A., Saputro, S., Kalengkongan, J., Kowel, C.L., Gaghiwu, L., Ransaleleh, T.A., Nangoy, M.J., Wahyuni, I., Kusumaningrum, T., Safari, D., Feferholtz, Y., Li, H., Hagan, E., Miller, M., Francisco, L., Daszak, P., Olival, K.J., Pamungkas, J., 2020. Characterizing and quantifying the wildlife trade network in Sulawesi, Indonesia. Global Ecology and Conservation 21.

Lavery, T.H., Fasi, J., 2019. Buying through your teeth: traditional currency and conservation of flying foxes Pteropus spp. in Solomon Islands. Oryx 53, 505–512.

Le Goff, A., Brescia, F., 2011. Inventaire des gîtes à mégachiroptères et des populations de bulimes dans les parcs et réserves de la Province Sud. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 98p.

Leblic, I., 2002. Ignames, interdits et ancêtres en Nouvelle-Calédonie. Journal de la société des océanistes 115–127.

Leblic, I., 1989. Les clans pêcheurs en Nouvelle-Caledonie. Cahiers des Sciences Humaines 25, 109–123.

Legge, S., Murphy, B.P., McGregor, H., Woinarski, J.C.Z., Augusteyn, J., Ballard, G., Baseler, M., Buckmaster, T., Dickman, C.R., Doherty, T., Edwards, G., Eyre, T., Fancourt, B.A., Ferguson, D., Forsyth, D.M., Geary, W.L., Gentle, M., Gillespie, G., Greenwood, L., Hohnen, R., Hume, S., Johnson, C.N., Maxwell, M., McDonald, P.J., Morris, K., Moseby, K., Newsome, T., Nimmo, D., Paltridge, R., Ramsey, D., Read, J., Rendall, A., Rich, M., Ritchie, E., Rowland, J., Short, J., Stokeld, D., Sutherland, D.R., Wayne, A.F., Woodford, L., Zewe, F., 2017. Enumerating a continental-scale threat: How many feral cats are in Australia? Biological Conservation 206, 293–303.

Legge, S., Woinarski, J.C.Z., Dickman, C.R., Murphy, B.P., Woolley, L.-A., Calver, M.C., 2020. We need to worry about Bella and Charlie: the impacts of pet cats on Australian wildlife. Wildlife Research 47, 523.

Leo, B.T., Anderson, J.J., Ha, J., Phillips, R.B., Ha, R.R., 2018. Modeling Impacts of Hunting on Control of an Insular Feral Cat Population. Pacific Science 72, 57–67.

Lewis, S.E., 1995. Roost Fidelity of Bats: A Review. Journal of Mammalogy 76, 481–496.

Lima, S.L., O'Keefe, J.M., 2013. Do predators influence the behaviour of bats? Biological Reviews 88, 626–644.

Lindenmayer, D., Woinarski, J., Legge, S., Southwell, D., Lavery, T., Robinson, N., Scheele, B., Wintle, B., 2020. A checklist of attributes for effective monitoring of threatened species and threatened ecosystems. Journal of Environmental Management 262, 110312.

Ling, S., Milner-Gulland, E.J., 2006. Research Notes: Assessment of the Sustainability of Bushmeat Hunting Based on Dynamic Bioeconomic Models. Conservation Biology 20, 1294–1299.

Linklater, W.L., Farnworth, M.J., Heezik, Y., Stafford, K.J., MacDonald, E.A., 2019. Prioritizing cat-owner behaviors for a campaign to reduce wildlife depredation. Conservation Science and Practice 1, e29.

Loehle, C., Eschenbach, W., 2012. Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes. Diversity and Distributions 18, 84–91.

López-Baucells, A., Rocha, R., Fernández-Llamazares, Á., 2018. When bats go viral: negative framings in virological research imperil bat conservation. Mammal Review 48, 62–66.

Loss, S.R., Will, T., Longcore, T., Marra, P.P., 2018. Responding to misinformation and criticisms regarding United States cat predation estimates. Biological Invasions 20, 3385–3396.

Loss, S.R., Will, T., Marra, P.P., 2013. The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. Nature Communications 4, 1396.

Loughland, R.A., 1998. Mangal roost selection by the flying-fox Pteropus alecto (Megachiroptera: Pteropodidae). Marine and Freshwater Research 49, 351–352.

Loureiro, T.G., Anastácio, P.M.S.G., Araujo, P.B., Souty-Grosset, C., Almerão, M.P., 2015. Red swamp crayfish: biology, ecology and invasion - an overview. Nauplius 23, 1–19.

Lovell, S.J., Stone, S.F., 2005. The economic impacts of aquatic invasive species : A review of the literature. National Centre for Environmental economics 5, 1–64.

Lowe, S., Browne, M., Clout, M.N., De Poorter, M., 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a Selection from The Global Invasive Species Database Invasive Species Specialist Group, International Union for Conservation of Nature (IUCN). 523–527p.

Lukacs, P.M., Gude, J.A., Russell, R.E., Ackerman, B.B., 2011. Evaluating cost-efficiency and accuracy of hunter harvest survey designs. Wildlife Society Bulletin 35, 430–437.

Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: A multilayered relationship. Trends in Ecology and Evolution 27, 19–26.

MacFarlane, D., Rocha, R., 2020. Guidelines for communicating about bats to prevent persecution in the time of COVID-19. Biological Conservation 248, 108650.

Mackenzie, J.S., Field, H.E., Guyatt, K.J., 2003. Managing emerging diseases borne by fruit bats (flying foxes), with particular reference to henipaviruses and Australian bat lyssavirus. Journal of Applied Microbiology Symposium Supplement 94.

MacKinnon, J., Hawkins, C., Racey, P., 2003. Pteropodidae, Fruit bats, Fanihy, Angavo, in: The Natural History of Madagascar. pp. 1299–1302.

Marat, E., 2020. Frightened Mobs in Peru Burn Hundreds of Bats With Torches as Coronavirus Hysteria Grows. Peruvian authorities urged locals to understand that "bats are not our enemies." URL https://themindunleashed.com/2020/03/frightened-mobs-in-peru-burn-hundreds-of-bats-with-torches-as-coronavirus-hysteria-grows.html?fbclid=IwAR11Tr540KdKnDI5r-KbxVO4aRJBCg3QZluOtCr7vnFUy1LEBE_GK-cETC8

Markus N., Hall L., 2004. Foraging behaviour of the black flying-fox (Pteropus alecto) in the urban landscape of Brisbane, Queensland. Wildlife Research 31, 345–355.

Marshall, A.G., 1983. Bats, flowers and fruit: evolutionary relationships in the Old World. Biological Journal of the Linnean Society 20, 115–135.

Maruthupandian, J., Marimuthu, G., 2013. Cunnilingus Apparently Increases Duration of Copulation in the Indian Flying Fox, Pteropus giganteus. PLoS ONE 8, e59743.

Matson, G.M., 1993. A Laboratory Manual for Cementum Age Determination of Alaska Brown Bear First Premolar Teeth.

McComb, L.B., Lentini, P.E., Harley, D.K.P., Lumsden, L.F., Antrobus, J.S., Eyre, A.C., Briscoe, N.J., 2019. Feral cat predation on Leadbeater's possum (Gymobelideus leadbeateri) and observations of arboreal hunting at nest boxes. Australian Mammalogy 41, 262.

McConkey, K.R., Drake, D.R., 2015. Low redundancy in seed dispersal within an island frugivore community. AoB Plants 7, plv088.

McConkey, K.R., Drake, D.R., 2009. Extinct pigeons and declining bat populations: are large seeds still being dispersed in the tropical Pacific?, in: Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. Third International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal, São Pedro, Brazil, 6-11 August 2000. pp. 381–395.

McConkey, K.R., Drake, D.R., 2007. Indirect evidence that flying foxes track food resources among islands in a Pacific archipelago. Biotropica 39, 436–440.

McConkey, K.R., Drake, D.R., 2006. Flying foxes cease to function as seed dispersers long before they become rare. Ecology 87, 271–276.

McConkey, K.R., Drake, D.R., Franklin, J., Tonga, F., 2004. Effects of Cyclone Waka on flying foxes (Pteropus tonganus) in the Vava'u Islands of Tonga. Journal of Tropical Ecology 20, 555–561.

McCorquodale, S.M., 1997. Cultural Contexts of recreating hunting and native subsistence and ceremonial hunting: their significance for wildlife management. Wildlife Society Bulletin 25, 568–573.

McCracken, G.F., Wilkinson, G.S., 2000. Bat Mating Systems, in: Reproductive Biology of Bats. Elsevier, pp. 321–362.

McDonald, J.L., Maclean, M., Evans, M.R., Hodgson, D.J., 2015. Reconciling actual and perceived rates of predation by domestic cats. Ecology and Evolution 5, 2745–2753.

McFarlane, R.A., Horwitz, P., Arabena, K., Capon, A., Jenkins, A., Jupiter, S., Negin, J., Parkes, M.W., Saketa, S., 2019. Ecosystem services for human health in Oceania. Ecosystem Services 39.

McGeoch, M.A., Butchart, S.H.M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E.J., Symes, A., Chanson, J., Hoffmann, M., 2010. Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses. Diversity and Distributions 16, 95–108.

McIlwee, A.P., Martin, L., 2002. On the intrinsic capacity for increase of Australian flying-foxes (Pteropus spp., Megachiroptera). Australian Zoologist 32, 76–100.

McLaughlan, C., Gallardo, B., Aldridge, D.C., 2014. How complete is our knowledge of the ecosystem services impacts of Europe's top 10 invasive species? Acta Oecologica 54, 119–130.

McLeod, L.J., Hine, D.W., Bengsen, A.J., Driver, A.B., 2017. Assessing the impact of different persuasive messages on the intentions and behaviour of cat owners: A randomised control trial. Preventive Veterinary Medicine 146, 136–142.

McMichael, A., Woodruf, R., W, Whetton, P., Hennessy, K., Nicholls, N., Hales, S., Woodward, A., Kjellstorm, T., 2002. Human Health and Climate Change in Oceania : a Risk Assessment, of Health and …. 1–132p.

Mcneely, J., 2001. Invasive species: a costly catastrophe for native biodiversity. Land Use and Water Resources Research 1, 1–10.

McNeely, J.A., Miller, K.R., Reid, W. V., Mittermeier, R.A., Werner, T.B., 1990. Conserving the world's biological diversity. Conserving the world's biological diversity.

McShane, T.O., Hirsch, P.D., Trung, T.C., Songorwa, A.N., Kinzig, A., Monteferri, B., Mutekanga, D., Thang,

H. Van, Dammert, J.L., Pulgar-Vidal, M., Welch-Devine, M., Peter Brosius, J., Coppolillo, P., O'Connor, S., 2011. Hard choices: Making trade-offs between biodiversity conservation and human well-being. Biological Conservation 144, 966–972.

Mehdi, I., 2001. Adult non-Hodgkin's lymphoma. European Journal of Cancer 37, 91–96.

Menchetti, M., Scalera, R., Mori, E., 2014. First record of a possibly overlooked impact by alien parrots on a bat (Nyctalus leisleri). Hystrix 25.

Météo France NC, 2020. Météo France Nouvelle-Calédonie. URL http://www.meteo.nc/nouvelle-caledonie/climat/bulletins-climatiques

Mickleburgh, S., Waylen, K., Racey, P., 2009. Bats as bushmeat: A global review. Oryx 43, 217–234.

Mickleburgh, S.P., Hutson, A.M., Racey, P.A., 2002. A review of the global conservation status of bats. Oryx 36, 18–34.

Mildenstein, T., Tanshi, I., Racey, P.A., 2016. Exploitation of Bats for Bushmeat and Medicine, in: Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham, pp. 325–375.

Mildenstein, T.L., Stier, S.C., Nuevo-Diego, C.E., Mills, L.S., 2005. Habitat selection of endangered and endemic large flying-foxes in Subic Bay, Philippines. Biological Conservation 126, 93–102.

Milner-Gulland, E.J., Akçakaya, H.R., 2001. Sustainability indices for exploited populations. Trends in Ecology & Evolution 16, 686–692.

Milner-Gulland, E.J., Bennett, E.L., 2003. Wild meat: the bigger picture. Trends in Ecology & Evolution 18, 351–357.

Milner-Gulland, E.J., Bukreevea, O.M., Coulson, T., Lushchekina, A.A., Kholodova, M. V, Bekenov, A.B., Grachev, I.A., 2003. Reproductive collapse in saiga antelope harems. Nature 422, 135–135.

Milner-Gulland, E.J., Bunnefeld, N., Proaktor, G., 2008. The Science of Sustainable Hunting, in: Recreational Hunting, Conservation and Rural Livelihoods. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, pp. 73–93.

Milner-Gulland, E.J., Shea, K., 2017. Embracing uncertainty in applied ecology. Journal of Applied Ecology 54, 2063–2068.

Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M., Gascon, C., 2011. Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. Biodiversity Hotspots 3–22.

Mo, M., Roache, M., Demers, M.-C.A., 2020a. Reducing human-wildlife conflict through subsidizing mitigation equipment and services: helping communities living with the gray-headed flying-fox. Human Dimensions of Wildlife 25, 387–397.

Mo, M., Roache, M., Reid, T., Oliver, D.L., Broome, L., Fawcett, A., Howard, K., Thomas, P., Tracey, S., Andersen, G., Lowry, R., 2020b. Corporate support for threatened species recovery efforts: three case studies from the 2019–20 Australian bushfire season. Australian Zoologist 2020.

Molnar, J.L., Gamboa, R.L., Revenga, C., Spalding, M.D., 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. Frontiers in Ecology and the Environment 6, 485–492.

Monson, C.S., Banack, S.A., Cox, P.A., 2003. Conservation Implications of Chamorro Consumption of Flying Foxes as a Possible Cause of Amyotrophic Lateral Sclerosis-Parkinsonism Dementia Complex in Guam. Conservation Biology 17, 678–686.

Morales, C.L., Arbetman, M.P., Cameron, S.A., Aizen, M.A., 2013. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. Frontiers in Ecology and the Environment 11, 529–534.

Morar, F., Peterlicean, A., 2012. The Role and Importance of Educating Youth Regarding Biodiversity

Conservation in Protected Natural Areas. Procedia Economics and Finance 3, 1117–1121.

Morat, P., Jaffré, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J.M., Chalopin, M., Birnbaum, P., Rigault, F., Dagostini, G., Tinel, J., Lowry, P.P., 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia 34, 179–221.

Moseby, K.E., Peacock, D.E., Read, J.L., 2015. Catastrophic cat predation: A call for predator profiling in wildlife protection programs. Biological Conservation 191, 331–340.

Moyers Arévalo, R.L., Amador, L.I., Almeida, F.C., Giannini, N.P., 2020. Evolution of Body Mass in Bats: Insights from a Large Supermatrix Phylogeny. Journal of Mammalian Evolution 27, 123–138.

Munzinger, J., Morat, P., Jaffré, T., Gâteblé, G., Pillon, Y., Tronchet, F., Veillon, J.-M., M. Chalopin, 2020. FLORICAL: Checklist of the vascular indigenous flora of New Caledonia. URL http://publish.plantnet-project.org/project/florical

Murphy, B.P., Woolley, L.A., Geyle, H.M., Legge, S.M., Palmer, R., Dickman, C.R., Augusteyn, J., Brown, S.C., Comer, S., Doherty, T.S., Eager, C., Edwards, G., Fordham, D.A., Harley, D., McDonald, P.J., McGregor, H., Moseby, K.E., Myers, C., Read, J., Riley, J., Stokeld, D., Trewella, G.J., Turpin, J.M., Woinarski, J.C.Z., 2019. Introduced cats (Felis catus) eating a continental fauna: The number of mammals killed in Australia. Biological Conservation 237, 28–40.

Murugan, C.M., Bhavan, P.S., Mahandran, V., Nathan, P.T., 2020. Hunting bats for bushmeat despite Nipah concerns in Idukki, Kerala, India. Ecotropica 22.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, 853–858.

Naeem, S., Duffy, J.E., Zavaleta, E., 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. Science 336, 1401–1406.

Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R.E., Lehner, B., Malcolm, T.R., Ricketts, T.H., 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 9495–9500.

Nakamoto, A., Kinjo, K., 2012. Ranging Patterns and Habitat Use of a Solitary Flying Fox (Pteropus dasymallus) on Okinawa-jima Island, Japan. Acta Chiropterologica 14, 387.

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

Nelson, S.L., Kunz, T.H., Humphrey, S.R., 2005. Folivory in fruit bats: Leaves provide a natural source of calicum. Journal of Chemical Ecology 31, 1683–1691.

Nichols, J., Williams, B., 2006. Monitoring for conservation. Trends in Ecology & Evolution 21, 668–673.

Nichols, J.D., Runge, M.C., Johnson, F.A., Williams, B.K., 2007. Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. Journal of Ornithology 148, 343–349.

Niel, C., Lebreton, J.-D., 2005. Using Demographic Invariants to Detect Overharvested Bird Populations from Incomplete Data. Conservation Biology 19, 826–835.

Nogales, M., Vidal, E., Medina, F.M., Bonnaud, E., Tershy, B.R., Campbell, K.J., Zavaleta, E.S., 2013. Feral Cats and Biodiversity Conservation: The Urgent Prioritization of Island Management. BioScience 63, 804–810.

Nogué, S., De Nascimento, L., Froyd, C.A., Wilmshurst, J.M., De Boer, E.J., Coffey, E.E.D., Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., Willis, K.J., 2017. Island biodiversity conservation needs palaeoecology. Nature Ecology and Evolution 1.

Norwak, R.M., Walker, E.P., 1995. Walker's bats of the world. Choice Reviews Online 33, 33-0319-33–0319.

Noss, A.J., Cuéllar, E., Cuéllar, R.L., 2003. Hunter self-monitoring as a basis for biological research: Data from the Bolivian Chaco. Mastozoología neotropical 10, 49–67.

Novacek, M.J., 2008. Engaging the public in biodiversity issues. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105, 11571–11578.

Nugi, G., Whitmore, N., 2020. More dead than alive: harvest for ceremonial headdresses threatens Pesquet's Parrot in Papua New Guinea. Emu - Austral Ornithology 120, 156–161.

O'Brien, J., Mariani, C., Olson, L., Russell, A.L., Say, L., Yoder, A.D., Hayden, T.J., 2009. Multiple colonisations of the western Indian Ocean by Pteropus fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae): The furthest islands were colonised first. Molecular Phylogenetics and Evolution 51, 294–303.

O'Shea, T.J., Cryan, P.M., Hayman, D.T.S., Plowright, R.K., Streicker, D.G., 2016. Multiple mortality events in bats: A global review. Mammal Review 46, 175–190.

Oedin, M., Brescia, F., Boissenin, M., Vidal, E., Cassan, J.-J., Hurlin, J.-C., Millon, A., 2019. Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (Pteropus sp.) in New Caledonia. PLOS ONE 14, e0224466.

Oedin, M., Brescia, F., Millon, A., Murphy, B.P., Palmas, P., Woinarski, J.C.Z., Vidal, E., 2021. Cats Felis catus as a threat to bats worldwide: a review of the evidence. Mammal Review mam.12240.

OEIL NC, 2020. Observatoire de l'environnement en Nouvelle-Calédonie (OEIL). URL https://www.oeil.nc/

OEIL NC, 2019. Géoportail Vulcain, Impact environnemental des incendies. Observatoire de l'Environnement en Nouvelle-Calédonie. URL http://www.oeil.nc/AlerteIncendies/APropos

Oleksy, R., Racey, P.A., Jones, G., 2015. High-resolution GPS tracking reveals habitat selection and the potential for long-distance seed dispersal by Madagascan flying foxes Pteropus rufus. Global Ecology and Conservation 3, 678–692.

Oleksy, R.Z., Ayady, C.L., Tatayah, V., Jones, C., Froidevaux, J.S.P., Racey, P.A., Jones, G., 2018. The impact of the Endangered Mauritian flying fox Pteropus niger on commercial fruit farms and the efficacy of mitigation. Oryx.

Oleksy, R.Z., Ayady, C.L., Tatayah, V., Jones, C., Howey, P.W., Froidevaux, J.S.P., Racey, P.A., Jones, G., 2019. The movement ecology of the Mauritian flying fox (Pteropus niger): a long-term study using solar-powered GSM/GPS tags. Movement Ecology 7, 12.

Olival, K.J., 2016. To cull, or not to cull, bat is the question. EcoHealth 13, 6–8.

Olson, J.G., Rupprecht, C., Rollin, P.E., An, U.S., Niezgoda, M., Clemins, T., Walston, J., Ksiazek, T.G., 2002. Antibodies to Nipah-like virus in bats (Pteropus lylei), Cambodia. Emerging Infectious Diseases 8, 987–988.

Openshaw, J.J., Hegde, S., Sazzad, H.M.S., Khan, S.U., Hossain, M.J., Epstein, J.H., Daszak, P., Gurley, E.S., Luby, S.P., 2017. Bat Hunting and Bat–Human Interactions in Bangladeshi Villages: Implications for Zoonotic Disease Transmission and Bat Conservation. Transboundary and Emerging Diseases 64, 1287–1293.

Palmas, P., Gouyet, R., Oedin, M., Millon, A., Cassan, J.-J., Kowi, J., Bonnaud, E., Vidal, E., 2020a. Rapid recolonisation of feral cats following intensive culling in a semi-isolated context. NeoBiota 63, 177–200.

Palmas, P., Jourdan, H., Rigault, F., Debar, L., De Meringo, H., Bourguet, E., Mathivet, M., Lee, M., Adjouhgniope, R., Papillon, Y., Bonnaud, E., Vidal, E., 2017. Feral cats threaten the outstanding endemic fauna of the New Caledonia biodiversity hotspot. Biological Conservation 214, 250–259.

Palmas, P., Vidal, E., CEN NC, 2020b. Stratégie de lutte contre les EEE en Nouvelle-Calédonie. Projet de plan

d’action simplifié chat haret (Felis Catus). Unpublished report. 17p.

Palmer, C., Price, O., Bach, C., 2000. Foraging ecology of the black flying fox (Pteropus alecto) in the seasonal tropics of the Northern Territory, Australia. Wildlife Research 27, 169–178.

Palmer, C., Woinarski, J.C.Z., 1999. Seasonal roosts and foraging movements of the black flying fox (Pteropus alecto) in the Northern Territory: Resource tracking in a landscape mosaic. Wildlife Research 26, 823–838.

Pangau-Adam, M., Noske, R., Muehlenberg, M., 2012. Wildmeat or Bushmeat? Subsistence Hunting and Commercial Harvesting in Papua (West New Guinea), Indonesia. Human Ecology 40, 611–621.

Parris, K.M., Hazell, D.L., 2005. Biotic effects of climate change in urban environments: The case of the grey-headed flying-fox (Pteropus poliocephalus) in Melbourne, Australia. Biological Conservation 124, 267–276.

Parry-Jones, K., Augee, M., 1992. Movements of grey-headed flying foxes (Pteropus poliocephalus) to and from colony site on the central coast of New South Wales. Wildlife Research 19, 331.

Parsons, J.G., Wal, J. Van Der, Robson, S.K.A., Shilton, L.A., 2010. The Implications of Sympatry in the Spectacled and Grey Headed Flying-Fox, Pteropus conspicillatus and P. poliocephalus (Chiroptera: Pteropodidae). Acta Chiropterologica 12, 301–309.

Pascal, M., Richer de Forges, B., Le Guyader, H., 2007. Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. Conservation Biology 22, 498–499.

Payri, C.E., 2018. Nouvelle-Calédonie: Archipel de corail. IRD Éditions. 288p.

Payri, C.E., Vidal, E., 2019. Biodiversité en océanie, un Besoin urgent d’action 64 p.

Pejchar, L., 2012. Invasive species, ecosystem services and human well-being. Trends in Ecology and Evolution 24, 1–40.

Peres, C.A., 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. Conservation Biology 14, 240–253.

Pernetta, J.C., Hill, L., 1984. Traditional use and conservation of resources in the Pacific Basin. Ambio 13, 359–364.

Péron, G., 2013. Compensation and additivity of anthropogenic mortality: Life-history effects and review of methods. Journal of Animal Ecology 82, 408–417.

Peterson, M.J., Perez, R.M., 2000. Is Quail Hunting Self-Regulatory? Northern Bobwhite and Scaled Quail Abundance and Quail Hunting in Texas, in: National Quail Symposium Proceedings. p. 19.

Phillips, P., Hauser, P., Letnic, M., 2007. Displacement of black flying-foxes Pteropus alecto from Batchelor, Northern Territory. Australian Zoologist 34, 119–124.

Pierson, E.D., Elmqvist, T., Cox, P.A., 1992. The effects of Cyclone Val on areas proposed for inclusion in the National Park of American Samoa. Unpublished report to the US National Park Service.

Pierson, E.D., Rainey, W.E., 1992a. The biology of flying-foxes of the genus Pteropus: a review, in: Wilson, D., Graham, G. (Eds.), Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conference Conference. US Fish and Wildlife Service Biological Report (Vol. 90). pp. 1–17.

Pierson, E.D., Rainey, W.E., 1992b. The biology of flying foxes of the genus Pteropus: a review. Biological Report - US Fish & Wildlife Service 90, 1–17.

Pierson, E.D.D., Elmqvist, T., Rainey, W.E.E., Cox, P.A.A., 1996. Effects of Tropical Cyclonic Storms on Flying Fox Populations on the South Pacific Islands of Samoa. Conservation Biology 10, 438–451.

Pippard, H., Ralph, G.M., Harvey, M.S., Carpenter, K.E., Buchanan, J.R., Greenfield, D.W., Harwell, H.D., Larson, H.K., Lawrence, A., Linardich, C., Matsuura, K., Motomura, H., Munroe, T.A., Myers, R.F., Russell, B.C., Smith-Vaniz, W.F., Vié, J.-C., Thaman, R.R., Williams, J.T., 2017. The conservation status of marine biodiversity of the Pacific Islands of Oceania, The conservation status of marine biodiversity of the Pacific Islands of Oceania.

Pires, S.F., Moreto, W.D., 2018. Preventing Wildlife Crimes: Solutions That Can Overcome the 'Tragedy of the Commons.' Transnational Environmental Crime 419–442.

Pitt, W.C., Witmer, G.W., 2007. Invasive Predators: a synthesis of the past, present, and future, in: Predation in Organisms. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 265–293.

Poncet, V., Birnbaum, P., Burtet-Sarramegna, V., Kochko, A., Fogliani, B., Gâteblé, G., Isnard, S., Jaffré, T., Job, D., Munoz, F., Munzinger, J., Scutt, C.P., Tournebize, R., Trueba, S., Pillon, Y., 2019. Amborella – Bearing Witness to the Past?, in: Annual Plant Reviews Online. Wiley, pp. 867–908.

Posey, D., 1999. Back Matter - Cultural and Spiritual Values of Biodiversity, in: Cultural and Spiritual Values of Biodiversity. Practical Action Publishing, Rugby, Warwickshire, United Kingdom, pp. 553–731.

Predavec, M., Lunney, D., Shannon, I., Lemon, J., Sonawane, I., Crowther, M., 2018. Using repeat citizen science surveys of koalas to assess their population trend in the north-west of New South Wales: scale matters. Australian Mammalogy 40, 47.

Pretty, J., Smith, D., 2004. Social capital in biodiversity conservation and management. Conservation Biology 18, 631–638.

Purcell, S.W., Gossuin, H., Ceccarelli, D.M., 2020. Fishery management and spatial variation of giant clam stocks: lessons from New Caledonia. Ocean & Coastal Management 193, 105243.

Purohit, A., Vyas, K.B., 2006. Review of sex ratio in several bat species inhabiting the great Indian desert. Vespertilio 9–10, 233–235.

Purvis, A., 2001. Mammalian life histories and responses of populations to exploitation, in: Reynolds, J.D., Mace, G.M., Redford, K.H., Robinson, J.G. (Eds.), Conservation of Exploited Species. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 169–181.

Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L.C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., Kühn, I., Liebhold, A.M., Mandrak, N.E., Meyerson, L.A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H.E., Seebens, H., Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M.J., Richardson, D.M., 2020. Scientists' warning on invasive alien species. Biological Reviews 95, 1511–1534.

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.r-project.org/

Racey, P.A., Entwistle, A.C., 2000. Life-history and Reproductive Strategies of Bats. Reproductive Biology of Bats 363–414.

Racey, P.A., Goodman, S.M., Jenkins, R.K.B., 2009. The ecology and conservation of Malagasy bats, in: Fleming, T.H., Racey, P.A. (Eds.), Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation. Chicago University Press, Chicago, pp. 369–404.

Rahaingodrahety, V., Andriafidison, D., Ratsimbazafy, J., Racey, P., Jenkins, R., 2009. Three flying fox (Pteropodidae: Pteropus rufus) roosts, three conservation challenges in southeastern Madagascar. Madagascar Conservation & Development 3.

Rands, M.R.W., Adams, W.M., Bennun, L., Butchart, S.H.M., Clements, A., Coomes, D., Entwistle, A., Hodge, I., Kapos, V., Scharlemann, J.P.W., Sutherland, W.J., Vira, B., 2010. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. Science 329, 1298–1303.

Ratnayake, H.U., Kearney, M.R., Govekar, P., Karoly, D., Welbergen, J.A., 2019. Forecasting wildlife die-

offs from extreme heat events. Animal Conservation 22, 386–395.

Redford, K.H., Richter, B.D., 1999. Conservation of biodiversity in a world of use. Conservation Biology 13, 1246–1256.

Redpath, S.M., Young, J., Evely, A., Adams, W.M., Sutherland, W.J., Whitehouse, A., Amar, A., Lambert, R.A., Linnell, J.D.C., Watt, A., Gutiérrez, R.J., 2013. Understanding and managing conservation conflicts. Trends in Ecology and Evolution 28, 100–109.

Reese, A., 2017. Island extinctions weren't inevitable. Science 356, 674–675.

REPAD, 2020. The Recently Extinct Plants and Animals Database. URL https://recentlyextinctspecies.com/

Richards, G., 1990. The spectacled flying fox, Pteropus conspicillatus (Chiroptera: Pteropodidae), in north Queensland. 2. Diet, seed dispersal and feeding ecology, Australian Mammalogy. 25–31p.

Richards, G.C., 2002. The development of strategies for management of the flying-fox colony at the Royal Botanic Gardens, Sydney. Managing the Grey-headed Flying-fox 196–201.

Richards, G.C., 1990. The spectacled flying-fox, Pteropus conspicillatus, (Chiroptera: Pteropodidae) in north Queensland. 1. Roost sites and distribution patterns, Australian Mammalogy. 17–24p.

Ripperger, S.P., Kalko, E.K. V., Rodríguez-Herrera, B., Mayer, F., Tschapka, M., 2015. Frugivorous Bats Maintain Functional Habitat Connectivity in Agricultural Landscapes but Rely Strongly on Natural Forest Fragments. PLOS ONE 10, e0120535.

Ripple, W.J., Abernethy, K., Betts, M.G., Chapron, G., Dirzo, R., Galetti, M., Levi, T., Lindsey, P.A., Macdonald, D.W., Machovina, B., Newsome, T.M., Peres, C.A., Wallach, A.D., Wolf, C., Young, H., 2016. Bushmeat hunting and extinction risk to the world's mammals. Royal Society Open Science 3, 160498.

Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Betts, M.G., Ceballos, G., Courchamp, F., Hayward, M.W., Valkenburgh, B., Wallach, A.D., Worm, B., 2019. Are we eating the world's megafauna to extinction? Conservation Letters 12, e12627.

Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M.I., Laurance, W.F., 2017. World scientists' warning to humanity: A second notice. BioScience 67, 1026–1028.

Rissman, A.R., Gillon, S., 2017. Where are Ecology and Biodiversity in Social–Ecological Systems Research? A Review of Research Methods and Applied Recommendations. Conservation Letters 10, 86–93.

Roberts, B.J., 2006. Management of urban flying-fox camps. Management 1–87.

Roberts, B.J., Catterall, C.P., Eby, P., Kanowski, J., 2012. Long-distance and frequent movements of the flying-fox Pteropus poliocephalus: Implications for management. PLoS ONE 7, 23–25.

Roberts, B.J., Eby, P., Catterall, C.P., Kanowski, J., Bennett, G., 2011. The outcomes and costs of relocating flying-fox camps: Insights from the case of Maclean, Australia. Australian Zoologist 35, 277–287.

Roberts, C.M., 2002. Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs. Science 295, 1280–1284.

Roberts, M., Cresswell, W., Hanley, N., 2018. Prioritising Invasive Species Control Actions: Evaluating Effectiveness, Costs, Willingness to Pay and Social Acceptance. Ecological Economics 152, 1–8.

Robinson, J.E., Bell, D.J., Saleh, F.M., Suleiman, A.A., Barr, I., 2010. Recovery of the Vulnerable Pemba flying fox Pteropus voeltzkowi: Population and conservation status. Oryx 44, 416–423.

Robinson, J.G., Bennett, E.L., 2000. Summary for Policymakers, in: Intergovernmental Panel on Climate Change (Ed.), Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–30.

Rodríguez-Durán, A., Pérez, J., Montalbán, M.A., Sandoval, J.M., 2010. Predation by Free-Roaming Cats on an Insular Population of Bats. Acta Chiropterologica 12, 359–362.

Rodriguez, L.F., 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. Biological Invasions 8, 927–939.

Rohe, J.R., Aswani, S., Schlüter, A., Ferse, S.C.A., 2017. Multiple Drivers of Local (Non-) Compliance in Community-Based Marine Resource Management: Case Studies from the South Pacific. Frontiers in Marine Science 4, 172.

Roslan, A., David, G., Pesiu, E., Zahidin, M.-A., Rosmidi, F.-H., Izzati, N.-I., Mohamed, N.-Z., Tajuddin Abdullah, M., 2017. Promoting wildlife tourism as a conservation effort of the island flying fox in Pulau Bidong, Terengganu, Malaysia, in: Ecotourism Potentials in Malaysia. Universiti Putra Malaysia, pp. 24–29.

Ross, A., 1961. Notes on Food Habits of Bats. Journal of Mammalogy 42, 66.

Rosser, A.M., Mainka, S.A., 2002. Overexploitation and Species Extinctions. Conservation Biology 16, 584–586.

Rowcliffe, J.M., de Merode, E., Cowlishaw, G., 2004. Do wildlife laws work? Species protection and the application of a prey choice model to poaching decisions. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 271, 2631–2636.

Russell, J.C., Kueffer, C., 2019. Island Biodiversity in the Anthropocene. Annual Review of Environment and Resources 44, 31–60.

Russell, J.C., Meyer, J.Y., Holmes, N.D., Pagad, S., 2017. Invasive alien species on islands: Impacts, distribution, interactions and management. Environmental Conservation 44, 359–370.

Rydell, J., Entwistle, A., Racey, P.A., 1996. Timing of Foraging Flights of Three Species of Bats in Relation to Insect Activity and Predation Risk. Oikos 76, 243.

S. Monson, C., Alan Cox, P., 2007. Prestige, taboo, and sustainability: predicting wildlife population trajectories in indigenous commerce. Pacific Conservation Biology 13, 4.

Sagot, M., Chaverri, G., 2015. Effects of roost specialization on extinction risk in bats. Conservation Biology 29, 1666–1673.

Salafsky, S., Margoluis, R., Redford, K., 2001. Adaptive management: a tool for conservation practitioners. Biodiversity Support Program. World Wildlife Fund, Washington, DC, USA 5410, 53.

Salles, J.M., 2011. Valuing biodiversity and ecosystem services: Why put economic values on nature? Comptes Rendus - Biologies 334, 469–482.

Sandercock, B.K., Nilsen, E.B., Brøseth, H., Pedersen, H.C., 2011. Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan. Journal of Animal Ecology 80, 244–258.

Sangha, K.K., Maynard, S., Pearson, J., Dobriyal, P., Badola, R., Hussain, S.A., 2019. Recognising the role of local and Indigenous communities in managing natural resources for the greater public benefit: Case studies from Asia and Oceania region. Ecosystem Services 39.

Santosa, S., Soekendarsi, E., Hasan, M.S., Fahruddin, F., Priosambodo, D., 2020. Potential of Community Based Ecotourism of Bats Population (Megachiroptera) in Soppeng Regency , Indonesia. International Journal of Applied Biology 4, 89–98.

Scanlon, A.T., Petit, S., 2015. Capture success of Fijian bats (Pteropodidae) and their evaluation as umbrella species for conservation. Pacific Conservation Biology 21, 315–326.

Scanlon, A.T., Petit, S., 2013. How fecal subsampling methods affect the accuracy of dietary pollen detection.

Journal of Mammalogy 94, 1321–1330.

Scanlon, A.T., Petit, S., Tuiwawa, M., Naikatini, A., 2018. Response of primary and secondary rainforest flowers and fruits to a cyclone, and implications for plant-servicing bats. Global Change Biology 24, 3820–3836.

Scanlon, A.T., Petit, S., Tuiwawa, M., Naikatini, A., 2014. High similarity between a bat-serviced plant assemblage and that used by humans. Biological Conservation 174, 111–119.

Scheelings, T.F., Frith, S.E., 2015. Anthropogenic Factors Are the Major Cause of Hospital Admission of a Threatened Species, the Grey-Headed Flying Fox (Pteropus poliocephalus), in Victoria, Australia. PLOS ONE 10, e0133638.

Schmelitschek, E., French, K., Parry-Jones, K., 2009. Fruit availability and utilisation by grey-headed flying foxes (Pteropodidae: Pteropus poliocephalus) in a human-modified environment on the south coast of New South Wales, Australia. Wildlife Research 36, 592–600.

Schroeder, S.A., Fulton, D.C., Lawrence, J.S., Cordts, S.D., 2014. Legitimization of Regulatory Norms: Waterfowl Hunter Acceptance of Changing Duck Bag Limits. Human Dimensions of Wildlife 19, 234–252.

Scrimgeour, J., Beath, A., Swanney, M., 2012. Cat predation of short-tailed bats (Mystacina tuberculata rhyocobia) in Rangataua Forest, Mount Ruapehu, Central North Island, New Zealand. New Zealand Journal of Zoology 39, 257–260.

Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Weber, E., Winter, M., Blasius, B., 2015. Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. Global Change Biology 21, 4128–4140.

Sheherazade, Tsang, S., 2018. Roost of Gray Flying Foxes (Pteropus griseus) in Indonesia and Records of a New Hunting Threat. Diversity 10, 102.

Sheherazade, Tsang, S.M., 2015. Quantifying the bat bushmeat trade in North Sulawesi, Indonesia, with suggestions for conservation action. Global Ecology and Conservation 3, 324–330.

Simberloff, D., 2011. Non-natives: 141 scientists object. Nature 475, 36–36.

Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M., 2013. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. Trends in Ecology and Evolution 28, 58–66.

Simmons, N., Cirranello, A., 2020. Bat species of the world: A taxonomic and geographic database. Bat Species of the World.

Sinavaiana, C., Enright, J., 1992. The cultural significance of the flying fox in Samoa: a legendary view. Biological Report 90, 36–38.

Singh, J., S., 2002. The biodiversity crisis: A multifaceted review. Current Science 82, 638–647.

Sobrevila, C., 2008. The Role of Indigenous Peoples in Biodiversity Conservation: The Natural but often forgotten partners. The World Bank 84.

Spatz, D.R., Zilliacus, K.M., Holmes, N.D., Butchart, S.H.M., Genovesi, P., Ceballos, G., Tershy, B.R., Croll, D.A., 2017. Globally threatened vertebrates on islands with invasive species. Science Advances 3, e1603080.

SPREP, 2020. State of environment and conservation in the Pacific Islands: 2020 regional report. Apia, Samoa. 156p.

Springer, M.S., Teeling, E.C., Madsen, O., Stanhope, M.J., De Jong, W.W., 2001. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the

United States of America 98, 6241–6246.

Stager, K.E., Hall, L.S., 1983. A Cave-Roosting Colony of the Black Flying Fox (Pteropus alecto) in Queensland, Australia. Journal of Mammalogy 64, 523–525.

Stankey, G.H., Shindler, B., 2006. Formation of social acceptability judgments and their implications for management of rare and little-known species. Conservation Biology 20, 28–37.

Steadman, D.W., Martin, P.S., 2003. The late Quaternary extinction and future resurrection of birds on Pacific islands. Earth-Science Reviews 61, 133–147.

Stirnemann, R.L., Stirnemann, I.A., Abbot, D., Biggs, D., Heinsohn, R., 2018. Interactive impacts of by-catch take and elite consumption of illegal wildlife. Biodiversity and Conservation 27, 931–946.

Struebig, M.J., Harrison, M.E., Cheyne, S.M., Limin, S.H., 2007. Intensive hunting of large flying foxes Pteropus vampyrus natunae in Central Kalimantan, Indonesian Borneo. Oryx 41, 390–393.

Sugita, N., 2016. Homosexual Fellatio: Erect Penis Licking between Male Bonin Flying Foxes Pteropus pselaphon. PLOS ONE 11, e0166024.

Sutherland, W.J., 2001. Sustainable exploitation: a review of principles and methods. Wildlife Biology 7, 131–140.

Tan, M., Jones, G., Zhu, G., Ye, J., Hong, T., Zhou, S., Zhang, S., Zhang, L., 2009. Fellatio by Fruit Bats Prolongs Copulation Time. PLoS ONE 4, e7595.

Taylor, S., Kumar, L., 2016. Global Climate Change Impacts on Pacific Islands Terrestrial Biodiversity: A Review. Tropical Conservation Science 9, 203–223.

Teeling, E.C., Madsen, O., Van Den Bussche, R.A., De Jong, W.W., Stanhope, M.J., Springer, M.S., 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in old world rhinolophoid microbats. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 99, 1431–1436.

Tensen, L., 2016. Under what circumstances can wildlife farming benefit species conservation? Global Ecology and Conservation 6, 286–298.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427, 145–148.

Thompson, G.G., Thompson, S.A., Bengsen, A., 2019. The value of camera traps in monitoring a feral-cat and fox reduction program. Wildlife Research 46, 599.

Tidemann, C., 1987. Notes on the flying-fox, Pteropus melanotus (Chiroptera: Pteropodidae), on Christmas Island, Indian Ocean. Australian Mammalogy 10, 89–91.

Tidemann, C., Yorkston, H., Russack, A., 1994. The diet of cats, Felis catus, on Christmas Island, Indian Ocean. Wildlife Research 21, 279.

Tidemann, C.R., Nelson, J.E., 2011. Life Expectancy, Causes of Death and Movements of the Grey-Headed Flying-Fox (Pteropus poliocephalus) Inferred from Banding. Acta Chiropterologica 13, 419–429.

Toledo, V., 2001. Indigenous peoples and biodiversity. Encyclopedia of Biodiversity 3, 22.

Tompkins, D.M., Gleeson, D.M., 2006. Relationship between avian malaria distribution and an exotic invasive mosquito in new zealand. Journal of the Royal Society of New Zealand 36, 51–62.

Torchin, M.E., Mitchell, C.E., 2004. Parasites, Pathogens, and Invasions by Plants and Animals. Frontiers in Ecology and the Environment 2, 183.

Trouwborst, A., McCormack, P.C., Martínez Camacho, E., 2020. Domestic cats and their impacts on biodiversity: A blind spot in the application of nature conservation law. People and Nature 2, 235–250.

Tsagkogeorga, G., Parker, J., Stupka, E., Cotton, J.A., Rossiter, S.J., 2013. Phylogenomic analyses elucidate the evolutionary relationships of bats. Current Biology 23, 2262–2267.

Turkington, R., MacDougall, A.S., 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? Ecology 86, 42–55.

Turner, D.C., Bateson, P., 2013. The Domestic Cat. The Biology of Its Behaviour, 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 279p.

Turner, W.R., Brandon, K., Brooks, T.M., Costanza, R., da Fonseca, G.A.B., Portela, R., 2007. Global Conservation of Biodiversity and Ecosystem Services. BioScience 57, 868–873.

Tuttle, M.D., 2013. Threats to bats and educational challenges. Bat Evolution, Ecology, and Conservation 363–391.

Tuttle, M.D., Stevenson, D., 1982. Growth and Survival of Bats, in: Ecology of Bats. Springer US, Boston, MA, pp. 105–150.

Udevitz, M.S., Gogan, P.J.P., 2012. Estimating survival rates with time series of standing age-structure data. Ecology 93, 726–732.

Union of Concerned Scientists, 1992. World Scientists' Warning to Humanity. A Distant Light.

Utzurrum, R.C.B., Wiles, G.J., Brooke, A.P., Worthington, D.J., 2003. Count Methods and Population Trends in Pacific Island Flying Foxes, in: O'Shea, T.J., Bogan, M.A. (Eds.), Monitoring Trends in Bat Populations in the United States and Territories: Problems and Prospects. US Geological Survey Information and Technology Report 2003–003, Washington, DC, USA, pp. 49–61.

Van Den Bergh, M.O.L., Kusters, K., Dietz, A.J.T., 2013. Destructive attraction: Factors that influence hunting pressure on the Blue Bird-of-paradise Paradisaea rudolphi. Bird Conservation International 23, 221–231.

Van Der Ree, R., McDonnell, M.J., Temby, I., Nelson, J., Whittingham, E., 2006. The establishment and dynamics of a recently established urban camp of flying foxes (Pteropus poliocephalus) outside their geographic range. Journal of Zoology 268, 177–185.

Vardon, M.J., Tidemann, C.R., 2000. The black flying-fox (Pteropus alecto) in north Australia: juvenile mortality and longevity. Australian Journal of Zoology 48, 91.

Vardon, M.J., Tidemann, C.R., 1998. Reproduction, growth and maturity in the black flying-fox, Pteropus alecto (Megachiroptera: Pteropodidae). Australian Journal of Zoology 46, 329–344.

Velho, N., Karanth, K.K., Laurance, W.F., 2012. Hunting: A serious and understudied threat in India, a globally significant conservation region. Biological Conservation 148, 210–215.

Veron, S., Pellens, R., Kondratyeva, A., Grandcolas, P., Govaerts, R., Robuchon, M., Haevermans, T., Mouchet, M., 2019. On islands, evolutionary but not functional originality is rare. bioRxiv.

Vigne, J.-D., 2004. Early Taming of the Cat in Cyprus. Science 304, 259–259.

Vincenot, C.E., Collazo, A.M., Russo, D., 2017a. The Ryukyu flying fox (Pteropus dasymallus)—A review of conservation threats and call for reassessment. Mammalian Biology 83, 71–77.

Vincenot, C.E., Florens, F.B.V., Kingston, T., 2017b. Can we protect island flying foxes? Science 355, 1368–1370.

Vitousek, P.M., Loope, L.L., Adsersen, J., 1995. Islands, Ecological Studies. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Voigt, C.C., Kingston, T., 2016. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World, Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham. 1–606p.

Walker, S.F., Bosch, J., James, T.Y., Litvintseva, A.P., Oliver Valls, J.A., Piña, S., García, G., Rosa, G.A., Cunningham, A.A., Hole, S., Griffiths, R., Fisher, M.C., 2008. Invasive pathogens threaten species recovery programs. Current Biology 18, R853–R854.

Warrilow, D., Harrower, B., Smith, I.L., Field, H., Taylor, R., Walker, C., Smith, G.A., 2003. Public health surveillance for Australian bat lyssavirus, in Queensland, Australia, 2000-2001. Emerging Infectious Diseases 9, 262–264.

Watkins, C., Poudyal, N.C., Caplenor, C., Buehler, D., Applegate, R., 2018. Motivations and support for regulations: a typology of eastern wild turkey hunters. Human Dimensions of Wildlife 23, 433–445.

Wehr, N.H., Hess, S.C., Litton, C.M., 2018. Biology and Impacts of Pacific Islands Invasive Species. 14. Sus scrofa, the Feral Pig (Artiodactyla: Suidae). Pacific Science 72, 177–198.

Weidenhamer, J.D., Callaway, R.M., 2010. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. Journal of Chemical Ecology 36, 59–69.

Weinbaum, K.Z., Brashares, J.S., Golden, C.D., Getz, W.M., 2013. Searching for sustainability: are assessments of wildlife harvests behind the times? Ecology Letters 16, 99–111.

Weisler, M.I., Bollt, R., Findlater, A., 2006. A New Eastern Limit of the Pacific Flying Fox, Pteropus tonganus (Chiroptera: Pteropodidae), in Prehistoric Polynesia: A Case of Possible Human Transport and Extirpation. Pacific Science 60, 403–411.

Welbergen, J.A., Klose, S.M., Markus, N., Eby, P., 2008. Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 275, 419–425.

Welbergen, J.A., Meade, J., Field, H.E., Edson, D., McMichael, L., Shoo, L.P., Praszczalek, J., Smith, C., Martin, J.M., 2020. Extreme mobility of the world's largest flying mammals creates key challenges for management and conservation. BMC Biology 18, 101.

Welch, J.N., Leppanen, C., 2017. The threat of invasive species to bats: a review. Mammal Review 47, 277–290.

Westcott, D.A., Caley, P., Heersink, D.K., McKeown, A., 2018. A state-space modelling approach to wildlife monitoring with application to flying-fox abundance. Scientific Reports 8, 4038.

Westcott, D.A., Fletcher, C.S., McKeown, A., Murphy, H.T., 2012. Assessment of monitoring power for highly mobile vertebrates. Ecological Applications 22, 374–383.

Westcott, D.A., Heersink, D.K., McKeown, A., Caley, P., 2015. The status and trends of Australia's EPBC-Listed flying-foxes. 46p.

Whitmore, N., Lamaris, J., Takendu, W., Charles, D., Chuwek, T., Mohe, B., Kanau, L., Pe-Eu, S., 2016. The context and potential sustainability of traditional terrestrial periodic tambu areas: Insights from Manus Island, Papua New Guinea. Pacific Conservation Biology 22, 151–158.

Wibbelt, G., Moore, M.S., Schountz, T., Voigt, C.C., 2010. Emerging diseases in Chiroptera: Why bats? Biology Letters 6, 438–440.

Wiles, G., Glass, P., 2010. Conservation threats to bats in the tropical Pacific islands and insular Southeast Asia. Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation 405–459.

Wiles, G.J., 1992. Recent trends in the fruit bat trade on Guam. Biological Report - US Fish & Wildlife Service 90, 53–60.

Wiles, G.J., 1987. Current research and future management of Marianas fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) on Guam. Australian Mammalogy 10, 93–95.

Wiles, G.J., Fujita, M.S., 1992. Food plants and economic importance of flying foxes on Pacific Islands, Pacific island flying foxes: Proceedings of an International Conservation Conference. 24–35p.

Wiles, G.J., Glass, P.O., 1990. Interisland movements of fruit bats (Pteropus mariannus) in the Mariana Islands. Atoll Research Bulletin 339–346.

Wiles, G.J., Johnson, N.C., 2004. Population Size and Natural History of Mariana Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae) on Sarigan, Mariana Islands. Pacific Science 58, 585–596.

Wiles, G.J., Payne, N.H., 1986. The trade in fruit bats Pteropus spp. on Guam and other Pacific islands. Biological Conservation 38, 143–161.

Wilkinson, Gerald S, South, J.M., 2002. Wilkinson_et_al-2002-Aging_Cell_Bats_longevity.pdf 124–131.

Wilkinson, Gerald S., South, J.M., 2002. Life history, ecology and longevity in bats. Aging cell 1, 124–131.

Williams, D.R., Balmford, A., Wilcove, D.S., 2020. The past and future role of conservation science in saving biodiversity. Conservation Letters 13.

Williamson, M., 1996. Biological Invasions, 1st ed, Springer. Springer Netherlands, Dordrecht. 244p.

Wilson, D.E., Reeder, D.M., Schmid, R., Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Taxon 42, 512.

Wilson, K., Underwood, E., Morrison, S., Klausmeyer, K., Murdoch, W., Reyers, B., Wardell-Johnson, G., Marquet, P., Rundel, P., McBride, M., Pressey, R., Bode, M., Hoekstra, J., Andelman, S., Looker, M., Rondinini, C., Kareiva, P., Shaw, M.R., Possingham, H., 2007. Conserving Biodiversity Efficiently: What to Do, Where, and When. PLoS Biology 5, e223.

Wilson, K.A., McBride, M.F., Bode, M., Possingham, H.P., 2006. Prioritizing global conservation efforts. Nature 440, 337–340.

Wilson, M.C., Chen, X.Y., Corlett, R.T., Didham, R.K., Ding, P., Holt, R.D., Holyoak, M., Hu, G., Hughes, A.C., Jiang, L., Laurance, W.F., Liu, J., Pimm, S.L., Robinson, S.K., Russo, S.E., Si, X., Wilcove, D.S., Wu, J., Yu, M., 2016. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. Landscape Ecology 31, 219–227.

Wodzicki, K., Felten, H., 1975. The Peka, or Fruit Bat (Pteropus tonganus tonganus) (Mammalia, Chiroptera), of Niue Island, South Pacific. Pacific Science 29, 131–138.

Woinarski, J., Legge, S., Dickman, C., 2019. Cats in Australia: Companion and Killer. CSIRO Publishing. 332p.

Woinarski, J.C.Z., 2018. A Bat's End: The Christmas Island Pipistrelle and Extinction in Australia, Pacific Conservation Biology. CSIRO Publishing, Clayton, Australia. 280p.

Woinarski, J.C.Z., Murphy, B.P., Legge, S.M., Garnett, S.T., Lawes, M.J., Comer, S., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G., Nankivell, A., Paton, D., Palmer, R., Woolley, L.A., 2017. How many birds are killed by cats in Australia? Biological Conservation 214, 76–87.

Woinarski, J.C.Z., Murphy, B.P., Palmer, R., Legge, S.M., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G., Nankivell, A., Read, J.L., Stokeld, D., 2018. How many reptiles are killed by cats in Australia? Wildlife Research 45, 247–266.

Woods, M., McDonald, R.A., Harris, S., 2003. Predation of wildlife by domestic cats Felis catus in Great Britain. Mammal Review 33, 174–188.

Woolley, L.A., Geyle, H.M., Murphy, B.P., Legge, S.M., Palmer, R., Dickman, C.R., Augusteyn, J., Comer,

S., Doherty, T.S., Eager, C., Edwards, G., Harley, D.K.P., Leiper, I., McDonald, P.J., McGregor, H.W., Moseby, K.E., Myers, C., Read, J.L., Riley, J., Stokeld, D., Turpin, J.M., Woinarski, J.C.Z., 2019. Introduced cats Felis catus eating a continental fauna: inventory and traits of Australian mammal species killed. Mammal Review 49, 354–368.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science 314, 787–790.

Worthy, T.H., Anderson, A., Sand, C., 2013. An extinct Austral snipe (Aves: Coenocorypha) from New Caledonia. Emu - Austral Ornithology 113, 383–393.

Wu, Y., Xie, L., Huang, S.L., Li, P., Yuan, Z., Liu, W., 2018. Using social media to strengthen public awareness of wildlife conservation. Ocean and Coastal Management 153, 76–83.

Young, J.C., Waylen, K.A., Sarkki, S., Albon, S., Bainbridge, I., Balian, E., Davidson, J., Edwards, D., Fairley, R., Margerison, C., McCracken, D., Owen, R., Quine, C.P., Stewart-Roper, C., Thompson, D., Tinch, R., van den Hove, S., Watt, A., 2014. Improving the science-policy dialogue to meet the challenges of biodiversity conservation: Having conversations rather than talking at one-another. Biodiversity and Conservation 23, 387–404.

Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J., Mooney, H.A., 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends in Ecology and Evolution 16, 454–459.

Zhao, H., 2020. COVID-19 drives new threat to bats in China. Science 367, 1436.1-1436.

Ziembicki, M.R., Woinarski, J.C.Z., Mackey, B., 2013. Evaluating the status of species using Indigenous knowledge: Novel evidence for major native mammal declines in northern Australia. Biological Conservation 157, 78–92.

ZSL, T.Z.S. of L., 2020. Evolutionarily Distinct and Globally Endangered. The Zoological Society of London. URL https://www.edgeofexistence.org/

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Climate Change 2013 - The Physical Science Basis, Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY. 1–30p.

8 Annexes

8.1 Questionnaire anonyme à l'attention des chasseurs (2020, 2 pages)

Questionnaire anonyme à l'attention des chasseurs – A remplir sur place

Ce questionnaire est à remplir de manière anonyme. Les informations collectées via ce questionnaire seront utilisées dans le cadre d'une étude scientifique afin de mieux connaître les pratiques de chasses à la roussette.

IAC
INSTITUT AGRONOMIQUE NÉO-CALÉDONIEN

A) Informations générales

1. Age : ☐

2. Commune de résidence: ☐

3. Lieu de résidence:

- ❑ Village/Centre-ville
- ❑ Propriété (en dehors du village)
- ❑ Tribu
- ❑ Lotissement (en dehors du village)

4. Quel(s) gibier(s) avez-vous chassé l'année dernière (2019) ? *(plusieurs réponses possibles)*

❑ Cerf ❑ Cochon ❑ Roussettes ❑ Notou

B) Chasse aux roussettes

5. Est-ce que vous allez chasser les roussettes cette année (2020)?

❑ Oui ❑ Non

Si vous avez chassé des roussettes l'année dernière ou que vous en chassez d'habitude *merci de remplir l'intégralité du questionnaire.*

Si vous ne chassez pas de roussettes *merci de remplir néanmoins les questions 11 à 15 (partie C).*

6. Où allez-vous chasser la roussette ? *(plusieurs réponses possibles)*

❑ Dans ma commune/tribu ❑ Dans une autre commune/tribu ❑ Dans une autre province

7. Pour quelle(s) raison(s) chassez-vous la roussette ? *(plusieurs réponses possibles)*

- ❑ Manger
  - A quelle(s) occasion(s) ?
    - ❑ Repas en famille
    - ❑ Cérémonies/coutumes
      - ❑ Fête de l'igname
      - ❑ Autres fêtes coutumières
    - ❑ Fêtes diverses (Noël, nouvel an, communions …)
- ❑ Vente
- ❑ Pour protéger mes plantations
- ❑ Parce que j'aime chasser les roussettes

8. A quel moment de l'année chassez-vous la roussette ? *(plusieurs réponses possibles)*

❑ Janvier ❑ Février ❑ Mars ❑ Avril ❑ Mai ❑ Juin ❑ Juillet ❑ Toute l'année

❑ Aout ❑ Septembre ❑ Octobre ❑ Novembre ❑ Décembre

9. Combien de roussettes avez-vous chassé l'année dernière (2019)?

❑ Nombre exact : ☐

❑ Ou, si vous n'êtes pas sûr, entre ☐ et ☐

10. Combien de fois avez-vous été à la chasse aux roussettes l'année dernière (2019)?

❑ Nombre exact : ☐

❑ Ou, si vous n'êtes pas sûr, entre ☐ et ☐

1/2

C) Evolution des effectifs de roussettes et réglementation

11. Selon vous, le nombre de roussettes:

❑ Est stable ❑ Augmente ❑ Diminue ❑ Je ne sais pas

12. Pour chacune des menaces ci-dessous, l'impact vous paraît:

	Très important	Important	Pas important	Je ne sais pas
▪ Chasse excessive	❑	❑	❑	❑
▪ Braconnage	❑	❑	❑	❑
▪ Vente	❑	❑	❑	❑
▪ Feu de brousse	❑	❑	❑	❑
▪ Fourmi électrique	❑	❑	❑	❑
▪ Chat sauvage	❑	❑	❑	❑
▪ Mine	❑	❑	❑	❑

13. Selon vous, la réglementation actuelle concernant la chasse aux roussettes est-elle adaptée

a) à l'état des populations de roussettes ?
❑ Oui
❑ Non

b) à votre pratique de chasse ?
❑ Oui
❑ Non

14. Selon vous, comment pourrait-on protéger les roussettes ? ***(1 à 3 choix possibles)***

❑ Choix 1: En diminuant le nombre de jours de chasse
❑ Choix 2: En diminuant le nombre autorisé de roussettes chassées par jour et par chasseur
❑ Choix 3: En suspendant la chasse de manière temporaire
Si oui, selon quelle(s) fréquence(s) ? *(Plusieurs réponses possibles)*
❑ 1 an sur 4 ❑ 1 an sur 3 ❑ 1 an sur 2 ❑ 2 ans sur 3
❑ Choix 4: En mettant en place un moratoire temporaire sur 10 ans : 5 ans de chasse puis 5 ans de suspension de la chasse
❑ Choix 5: En créant des réserves de chasse (où la chasse aux roussettes serait interdite)
❑ Choix 6: La réglementation actuelle me paraît suffisante
❑ Je ne suis d'accord avec aucune de ces propositions

15. Quelle(s) nouvelle(s) réglementation(s) seriez-vous prêts à accepter ? ***(1 à 3 choix possibles, les réponses peuvent être différentes de la question 14)***

❑ Choix 1: Diminution du nombre de jours de chasse
❑ Choix 2: Diminution du nombre autorisé de roussettes chassées par jour et par chasseur
❑ Choix 3: Suspension temporaire de la chasse
Si oui, à quelle(s) fréquence(s) ? *(Plusieurs réponses possibles)*
❑ 1 an sur 4 ❑ 1 an sur 3 ❑ 1 an sur 2 ❑ 2 ans sur 3
❑ Choix 4: Mise en place d'un moratoire temporaire sur 10 ans : 5 ans de chasse puis 5 ans de suspension de la chasse
❑ Choix 5: Création de réserves de chasse (où la chasse aux roussettes serait interdite)
❑ Choix 6: La réglementation actuelle me paraît suffisante
❑ Je ne suis d'accord avec aucune de ces propositions

Merci pour votre participation !

Et n'oubliez pas de déposer votre questionnaire dans l'urne

2/2

8.2 Premières estimations des prélèvements exercés par les chats harets *Felis catus* sur les roussettes du genre *Pteropus* en Nouvelle-Calédonie

8.2.1 Introduction

Les espèces invasives représentent l'une des principales menaces qui pèsent sur la biodiversité et l'une des causes majeures de son érosion, notamment dans les écosystèmes insulaires (Clavero and Garciaberthou, 2005; Pyšek et al., 2020; Russell and Kueffer, 2019). Les prédateurs introduits représentent une menace particulièrement importante pour les espèces natives (Doherty et al., 2016). Parmi eux, le chat *Felis catus* a été introduit par l'Homme sur tous les continents habités et dans de nombreuses îles du monde entier, causant des impacts de grande ampleur et parfois irrémédiables sur la faune native (Turner and Bateson, 2013). L'intensité de l'impact des chats harets, chats domestiques retournés à l'état sauvage et/ou leur descendants, sur la faune native en comparaison à d'autres prédateurs vient notamment du fait de sa biologie et sa plasticité écologique qui lui permettent de survivre dans des conditions parfois extrêmes mais aussi de son comportement intensif alimentaire opportuniste et plastique (Hamer et al., 2021). Cependant, la quantification des prélèvements exercés sur la biodiversité demeure encore superficielle notamment en ce qui concerne certains groupes de proies tels que les chauves-souris (Oedin et al., 2021) ou pour certaines régions insulaire sous-étudiées (Bonnaud et al., 2011; Nogales et al., 2013).

En effet, caractériser la prédation exercée par les chats harets sur les différents taxon proies, notamment estimer les quantités prélevées, reste difficile à réaliser, car cela requiert d'avoir à sa disposition au moins trois principaux jeux de données à l'échelle du territoire considéré que sont 1) les fréquences d'occurrences des/de la proie(s) dans le régime alimentaire des chats harets, 2) les densités de chats harets et 3) une cartographie permettant d'extrapoler les estimations comme par exemple une carte des habitats. Un travail pionnier a été mené en Australie, après avoir estimé les densités de chats harets à l'échelle du territoire (Legge et al., 2017), pour les taxons les plus sensibles en estimant les quantités d'individus tués annuellement par les chats pour le groupe des oiseaux (Woinarski et al., 2017), des reptiles (Woinarski et al., 2018), des mammifères (Murphy et al., 2019), des amphibiens (Woinarski et al., 2020) et des invertébrés (Woolley et al., 2020). Ces éléments sont essentiels pour étayer et élaborer les stratégies de conservation des espèces proies et appuyer les politiques de gestion des chats harets (Garrard et al., 2020; Legge et al., 2020; Woinarski et al., 2019).

La prédation des chauves-souris par les chats est un phénomène mondial qui peut avoir un impact important sur leurs populations mais qui est souvent mal connu et mal détecté (Oedin et al., 2021). La Nouvelle-Calédonie abrite 9 espèces connues de chauves-souris auxquelles les chats harets peuvent s'attaquer soit 4 espèces de Pteropodidae, frugivores et nectarivores, 3 espèces de Miniopteridae et 2 espèces de Vespertilionidae insectivores (IUCN, 2020; Kirsch et al., 2002). L'étude du régime alimentaire du chat haret à l'échelle de l'archipel néo calédoniens a permis de révéler une consommation non négligeable de chauves-souris par ce prédateur introduit (Palmas et al., 2017). Les trois espèces de chauves-souris les plus communément retrouvées dans les échantillons trophiques appartiennent au genre *Pteropus*. En outre, des restes de microchiroptères ont également été retrouvés dans les fèces de chats harets analysées bien que n'ayant pu être identifiés jusqu'au niveau de l'espèce (Palmas et al., 2017).

Nous avons cherché à estimer le nombre d'individus de trois espèces du genre *Pteropus, P. ornatus, tonganus* et *vetulus*, ci-après regroupées sous le terme roussettes, prélevés par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie. Nous nous appuyons pour cela sur les fréquences d'occurrences de restes de roussettes dans le régime alimentaire de populations de chats harets obtenues via l'analyse de 6105 fèces collectées entre 2011 et 2020. D'autre part, des études récentes conduites au niveau de la région Pacifique mettent en évidence une grande variabilité des densités de chats harets selon l'habitat considéré (Legge et al., 2017) mais aussi entre différentes localités d'étude au sein d'un même habitat (Lavery et al., 2020). Malheureusement, une seule estimation de densité de chats harets est actuellement disponible en Nouvelle-Calédonie, celle de la presqu'île de Pindaï (Palmas et al., 2020a) dont l'habitat est composé de savane, fourré de Gaïacs (*Acacia spirorbis*) et forêt sèche. Pour cette étude, nous avons donc construit différents scénarios basés sur des densités de chats harets moyennes théoriques de 0,5 et 1 chat/km². Nous avons ensuite croisé les données de fréquences d'occurrences de restes de roussettes dans les fèces de chats harets avec ces scenarios de densité pour estimer les effectifs théoriques de roussettes (densité dépendant) prélevées par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie. Enfin, nous discutons des conséquences possibles de la prédation exercée par les chats harets sur la dynamique de population des deux espèces de roussettes chassées en Nouvelle-Calédonie que sont *P. ornatus* et *tonganus* en reprenant les résultats mis en évidence dans le chapitre 2 concernant la dynamique de population des roussettes face à la chasse.

8.2.2 Matériel et Méthodes

8.2.2.1 Zone d'étude et données géographiques

La zone d'étude correspond à l'ensemble de l'archipel néo Calédonien exclusion faite des îles éloignées n'appartenant pas aux provinces de la Nouvelle-Calédonie (figure 1).

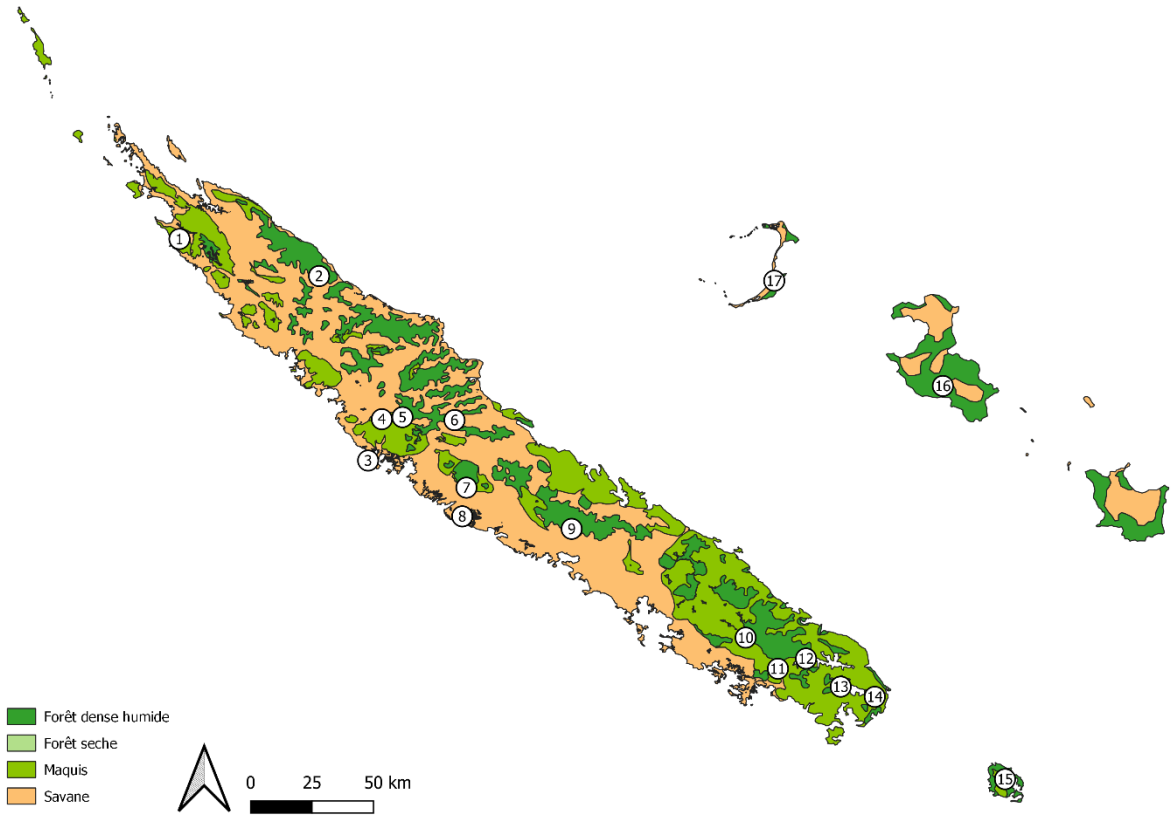


Figure 1. Carte des sites de collecte des fèces de chats harets. Les numéros correspondent aux différents sites :1. Tiébaghi (*n* = 1326) ; 2. Mont Panié (*n* = 498) ; 3. Pindaï (*n* = 669) et Nekoro (*n* = 155) ; 4. Kopéto (*n* = 878) ; 5. Paéoua (*n* = 129) ; 6. Aoupinié (*n* = 37) ; 7. Nodéla (*n* = 24) ; 8. Gouaro Déva (*n* = 695, en 2 secteurs distincts) ; 9. Grandes Fougères (*n* = 335) ; 10. Dzumacs (*n* = 381) ; 11. Montagne des sources (*n* = 41); 12. Rivière Bleu (*n* = 441) ; 13. Bois du Sud (*n* = 124) ; 14. Plaine des Lacs (*n* = 121) ; 15. Ile des Pins (*n* = 52) ; 16. Lifou (*n* = 125) ; 17. Ouvéa (*n* = 74).

La carte de la végétation issue de l'Atlas de la Nouvelle-Calédonie (Bonvallot et al. 2012) a été utilisée comme support cartographique (couche d'habitat la plus récente disponible à l'heure actuelle). Afin de ne pas générer de surestimation des quantités prélevées nous avons exclu les zones urbaines, agricoles de nos analyses, ainsi que les zones humides et les îles basses, de petite taille et/ou coralliennes puisque ces secteurs présentent une très faible probabilité d'abriter en même temps des roussettes et des chats harets. Ce découpage a été réalisé à l'aide de la couche du mode d'occupation du sol (Production du gouvernement de la Nouvelle-

Calédonie et de l'Observatoire de l'environnement (OEIL), www.geoportal.gouv.nc, 2014) et un masque du contour de la Nouvelle-Calédonie. La surface totale réelle (déduction faite des zones exclues de l'analyse) de la zone étudiée représente une totalité de 17 788 km² répartis en 4 habitats et distribués sur 6 îles (figure 1).

8.2.2.1.1 Estimation de la fréquence d'occurrence des roussettes dans le régime alimentaire des chats harets

8.2.2.1.2 Récolte et analyse des fèces

La collecte et l'analyse standardisée des fèces de chats harets constitue un moyen robuste pour étudier leur régime alimentaire (Bonnaud et al., 2007) et se révèle assez performant pour mettre en évidence la consommation de roussettes (Palmas et al., 2017; Tidemann et al., 1994). Les fèces représentent un matériel biologique relativement abondant dont l'accès est facilité par le comportement des chats qui utilisent pistes et chemins comme principales voies de passage et marquage des limites de territoire (Bonnaud et al., 2007). Dans le cadre de cette étude, la collecte des fèces s'est déroulée entre 2011 et 2019 sur 18 sites au total. Quatorze sites ont été échantillonnés par Palmas *et al.,* (2017) entre 2011 et 2017 (n = 5356 fèces) et cinq sites supplémentaires ont été échantillonnés dans le cadre de ce travail de thèse entre 2018 et 2019 (n = 749 fèces ; figure 1 ; tableau S1). Les différents sites ont été sélectionnés pour leur représentativité en termes d'habitat afin de pouvoir bénéficier de données robustes à l'échelle de chaque habitat en respectant deux critères de sélection nécessaires à ce travail que sont l'accessibilité au personnel de terrain et la présence de voies de passage (pistes ou sentiers). Il est à noter que le site de Gouaro Déva a été échantillonné au cours des deux sessions mais sur des zones éloignées de plusieurs kilomètres, la première étant une zone littorale et la seconde une zone de savane/forêt sèche. Les fèces collectées ont été individuellement géoréférencés, permettant une localisation précise de chaque échantillon. Pour une partie des échantillons (N = 983), les coordonnées précises de la collecte n'étaient pas disponibles. Une localisation leur a donc été attribuée de manière aléatoire parmi celles d'autres échantillons provenant du même site de collecte. En comparant les localisations des fèces et la carte de la végétation (figure 1) nous avons pu attribuer un habitat à l'ensemble des fèces collectés.

Pour chaque site d'échantillonnage la collecte des fèces s'est déroulée sur une année complète, voire deux années consécutives, avec une fréquence de collecte tous les deux mois environ sur les mêmes itinéraires. Sur chaque site, une session de collecte initiale (sans analyse des échantillons correspondants) a été réalisée afin de supprimer toutes les fèces, souvent anciennes, présentes sur les itinéraires de collecte sélectionnés.

Cette stratégie d'échantillonnage permet d'avoir une image du régime alimentaire de la population de chats harets du site échantillonné correspondant au maximum aux deux mois précédant la collecte. L'analyse des fèces a été réalisée de manière macroscopique en les examinant une par une à la loupe binoculaire après les avoir délitées sous l'eau et récupéré les éléments grossiers dans un tamis, selon la méthodologie décrite par Bonnaud et al. 2007. Afin d'identifier la présence de roussettes dans les fèces les macro-restes recherchés étaient plus particulièrement des poils, des griffes ou des dents qui étaient ensuite comparés à une banque d'images de restes de roussettes retrouvés dans les fèces, régulièrement mise à jour avec les nouveaux échantillons, ainsi que des échantillons de référence récupérés sur des animaux morts et conservés au congélateur. Chaque échantillon pour lequel la présence de restes de roussettes était suspecté était analysé par deux observateurs à la suite pour en confirmer la présence ou l'absence. Une comparaison avancée des restes retrouvés avec les images et échantillons de référence a aussi été mise en place afin d'identifier les espèces de roussettes afin de pouvoir estimer les proportions spécifiques des roussettes prélevées par les chats harets. Les principaux caractères permettant de discriminer les différentes espèces étant la coloration, la taille et l'ondulation du pelage et la coloration, la courbure et la taille des griffes (tableau S2).

8.2.2.1.3 Calculs des fréquences d'occurrences

La fréquence d'occurrence (FO) est l'occurrence de chaque type de proie (espèce ou groupe d'espèces) par fèces (Bonnaud et al., 2007). Elle se calcule par le rapport entre le nombre de fèces contenant des restes de la proie ou le groupe de proies étudiées, ici les roussettes, et le nombre total de fèces. Nous avons estimé les FO par site et par habitat afin de pouvoir les comparer entre elles et les utiliser dans nos modèles d'estimation des quantités prélevées. Ainsi nous avons pu calculer plusieurs FO pour les habitats pour lesquels plusieurs sites avaient été échantillonnés et une fréquence d'occurrence globale pour chaque habitat.

$$FO = \frac{Nombre\ de\ fèces\ contenant\ des\ restes\ de\ roussettes}{Nombre\ de\ fèces\ total} \times 100 \qquad \text{Equation 1}$$

8.2.2.1.4 Estimation des effectifs de roussettes prélevés par les chats harets chaque année en Nouvelle-Calédonie

Afin de prendre en compte de potentielles variabilités en termes de fréquence d'occurrence de roussettes dans les fèces et de densité de chats harets entre différentes localités au sein d'un même habitat (Lavery et al., 2020; Legge et al., 2017; Palmas et al., 2017) nous avons découpé la surface totale de chaque habitat en unités (*i*) de

10 km². Les estimations de quantité de roussettes consommées par unité se sont faites en utilisant l'équation suivante :

$$Effectif\ de\ roussettes\ prélevées\ par\ unité\ en\ une\ année_i = D_i \times FO_i \times S_i \times 365 \qquad \text{Equation 2}$$

Où *i* correspond aux unités, *D* correspond aux densités de chats harets prédites, *FO* les différentes fréquences d'occurrence de roussettes dans les fèces de chats harets dans l'habitat considéré, *S* la surface de l'unité et 365 le nombre de jours par an. *D* a été construit en produisant une distribution *Beta* autour de la moyenne supposée de chats harets par km², selon l'hypothèse considérée, correspondant à une erreur standard de 0.1 autour de la moyenne (10 000 valeurs). Les FO sont calculées sur un échantillon de 250 fèces tirés aléatoirement pour chaque habitat. Ainsi pour chaque unité (*i*), une densité en chats harets *D* et une fréquence d'occurrence de restes de roussettes dans les fèces *FO* étaient tirées au sort aléatoirement en considérant l'hypothèse de densité de chats harets sur laquelle on se basait et les fréquences d'occurrences correspondant à l'habitat (Figure S1). L'effectif total de roussettes prélevées par les chats harets chaque année a ensuite été calculée en additionnant le nombre de roussettes prélevées dans chaque unité pour avoir une estimation à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Afin de prendre en compte un certain degré d'incertitude dans notre estimation nombre total de roussettes prélevées, l'opération a été répétée 10 000 fois permettant ainsi de calculer une médiane et d'estimer les intervalles de confiance à 95% à l'échelle du territoire. Nous assumons ici deux hypothèses dans nos estimations qui sont 1) qu'un chat haret excrèterait 1 fèces par jour (e.g. Bonnaud et al., 2007) et 2) que les restes d'une même roussette ne peuvent pas être retrouvés dans plus d'une fèces de chat haret.

Toutes les analyses ont été faites sous le logiciel R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

8.2.3 Résultats

Les fréquences d'occurrence de roussettes dans les fèces de chats harets diffèrent entre les sites et entre les habitats (tableau 1). Des restes de roussettes ont été retrouvés dans 13 des 18 sites échantillonnés et dans 3 des 4 habitats considérés. Ces fréquences d'occurrences varient entre 0 et 13,51% entre les différents sites (tableau S3). La fréquence d'occurrence la plus élevée est relevée sur l'habitat forêt dense humide avec une FO moyenne de 5,44 ± 1,28%. A l'inverse, aucun reste de roussette n'a été retrouvé dans les fèces de chats échantillonnées en forêt sèche (FO = 0 ; *n* = 283). Les habitats de type « maquis » et « savane » présentent des

fréquences d'occurrence intermédiaires, respectivement de 2,08 ± 6,18 % et 1,24 ± 3,84 %. Les proportions spécifiques de roussettes prélevées par les chats harets ont pu être estimées dans 109 fèces, soit 71% des fèces contenant des restes de roussettes (*n* = 153), où l'identification spécifique était possible et sont respectivement de 78% pour *Pteropus ornatus*, 17% de *P. tonganus* et 5% de *P. vetulus*.

Tableau 1 : Résumé des données disponibles et des résultats

	Surface (km²)	**Nombre de fèces**	**FO globale (%)**	**FO Moyenne ± Erreur standard (%) sur 250 fèces**	**Quantité de roussettes prédatées - 0,5 chat/km² (moyenne ± erreur standard)**	**Quantité de roussettes prédatées - 1 chat/km² (moyenne ± erreur standard)**
Forêt dense humide	4 360	1 353	5,47	5,44 ± 1,28	43 400 ± 10 200	86 900 ± 20 700
Forêt sèche	7	283	0	0	0	0
Maquis	4 670	2 913	1,96	2,00 ± 0,84	16 700 ± 7 100	33 200 ± 14 100
Savane	8 687	1 556	1,41	1,41 ± 0,68	22 400 ± 10 800	45 000 ± 21 800
Total	17 788	6 105	2,51	-	82 400 ± 16 500	165 000 ± 33 100

Pour les deux scénarios de densités de chats harets présents dans le milieu naturel de 0,5 chat/km² ou 1 chat/km² , les effectifs totaux de roussette prélevées seraient respectivement de 82 400 roussettes (CI 95%]51 300 ; 116 00[) ou 165 000 roussettes (CI 95% :]102 800 ; 231 500[); tableau 1). La contribution des effectifs de roussettes prélevées par les chats harets en forêt dense humide représenterait 53% du prélèvement global et ceux du maquis et de la savane respectivement 20% et 27%.

8.2.4 Discussion

Les fréquences d'occurrences de restes de roussettes dans les fèces de chats harets diffèrent selon les sites et les habitats (Palmas et al., 2017). En fonction des sites, celles-ci varient de 0 à 13,5% (*N* = 18) et en fonction des habitats entre 0 et 5,5% (*N*=4). L'habitat dans lequel se produisent la majorité des prélèvements de roussettes par les chats harets correspond à l'habitat de forêt dense humide. Les quantités de roussettes prélevées par les chats harets, en considérant une densité moyenne de 1 chat/km², avoisineraient 165 000 roussettes par an à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Une grande majorité des roussettes prélevées par les chats harets sont des roussettes rousses (78%).

8.2.4.1 Place des roussettes dans le régime alimentaire des chats harets

La présence de restes de roussettes dans les fèces de chats harets a été identifiée dans 13 des 18 sites échantillonnés et dans trois des quatre habitats considérés. La forte variabilité entre les fréquences d'occurrence (FO) de roussettes dans les fèces de chats harets entre les sites au sein d'un même habitat et entre les différents habitats mise en évidence par Palmas *et al*., (2017) se confirme à nouveau ici en ajoutant les sites supplémentaires de collecte de fèces. Ce résultat est probablement influencé par l'abondance de roussettes, de chats harets et de proies autres que les roussettes dans l'habitat et/ou le site considéré. Ainsi dans les zones où les roussettes se reposent ou se nourrissent, où la densité de chats harets est élevée et où l'abondance d'autres proies est faible, la place des roussettes dans le régime alimentaire sera d'autant plus importante et inversement. Pour ce qui est de la forêt sèche, cet habitat représente à l'heure actuelle qu'un pourcent de son aire de répartition d'origine. De plus, à part quelques-unes, les espèces végétales qui le composent ne possèdent pas beaucoup de caractéristiques appétantes pour les roussettes (pulpe, odeur forte, couleur pourpre…) et cet habitat n'est pas non plus connu pour abriter beaucoup des zones de repos de roussettes. Ainsi, les probabilités de prédation de roussettes par les chats harets en forêt sèche sont très faibles.

Une étude du régime alimentaire des chats harets menée dans un écosystème insulaire tropical, sur l'île Christmas, a mis en évidence la présence de restes de roussettes dans 10% des fèces de chats harets (Tidemann et al., 1994). Il se pourrait que les chauves-souris occupent une place particulièrement importante dans les zones où elles sont abondantes et que la diversité et l'abondance d'autres proies plus accessibles est limitée. Les îles tropicales où les chauves-souris sont souvent les seuls mammifères terrestre natifs et où les proies de masse intéressante au sol auxquels les chats pourraient s'attaquer sont peu abondantes. L'étude du régime alimentaire des chats harets à l'échelle de l'Australie a pu montrer qu'en absence de proies préférentielles les chats pouvaient adapter leur régime alimentaire en s'attaquant à d'autres espèces (Doherty et al., 2015). En effet, les chats harets sont des prédateurs très flexibles qui changent facilement de type de proie en fonction de l'abondance relative des différentes proies (Woinarski et al., 2017; Yip et al., 2015). La fréquence d'occurrence moyenne des mammifères dans le régime alimentaire des chats harets est de 70% en Australie dont 44% sont des mammifères natifs contre 90% de mammifères dont seulement 3% de natifs en Nouvelle-Calédonie. L'Australie abrite 127 espèces de mammifères natifs auxquels s'attaquent les chats harets parmi lesquels seulement 12% sont des chauves-souris (Woolley et al., 2019) alors que la Nouvelle-Calédonie n'abrite que 3

voire 4 espèces de mammifères natifs auxquels s'attaquent les chats harets et toutes des chauves-souris (Palmas et al., 2017). Ces différences pourraient expliquer, au moins en partie, les différentes places des chauves-souris, notamment des *Pteropus*, dans le régime alimentaire des chats harets entre l'Australie et la Nouvelle-Calédonie.

8.2.4.2 Niveau de prédation des chats harets sur les populations de roussettes

Une densité moyenne de 1 chat haret par km² sur l'ensemble du territoire constituent probablement une hypothèse proche de la réalité en considérant les estimations de densités réalisées en Nouvelle-Calédonie ou dans la région Pacifique que ce soit en forêt humide avec des densités de chats harets comprises entre 0,31 et 2,65 chats/km² aux îles Salomon (Lavery et al., 2020), entre 0,30 et 0,87 chat/km² sur l'île Kangarou, sud de l'Australie (Hohnen et al., 2020) ou encore 1,14 chats/km² la chaîne des Otway, sud-est de l'Australie (Rees et al., 2019), en végétation arbustive (maquis) entre 0,03 et 0,15 chat/km² dans l'Arid Recovery Reserve en Australie du Sud et en Savane entre 1,60 chats/km² à Pindaï en province Nord de la Nouvelle-Calédonie (Palmas et al., 2020a). La densité moyenne de chats harets sur la totalité du territoire Australien a été estimée à environ 0,27 chat/km² (Legge et al., 2017). Cependant l'Australie comporte de de nombreuses zones désertiques et il a été démontré que les habitats continentaux pouvaient héberger des densités moindres de chats harets comparés aux habitats insulaires notamment les petites îles (Legge et al., 2017; Taggart et al., 2019). Le niveau de prédation exercé par les chats harets sur les roussettes avec plusieurs dizaines de roussettes prélevées chaque année en Nouvelle-Calédonie est très important comparé à des territoires de taille plus conséquentes avec des populations de chauves-souris plus importantes. En effet, en Australie ce ne serait que 440 000 chauves-souris, toutes espèces confondues, qui seraient consommées chaque année par les chats harets (Murphy et al., 2019; Oedin et al., 2021). Une autre estimation réalisée sur les chats domestiques à l'échelle de la Grande Bretagne met en évidence qu'ils tueraient au moins 170 000 chauves-souris en 5 mois (Woods et al., 2003). Ces premiers résultats laissent aussi suspecter des niveaux de prédation importants sur les autres groupes de proies notamment ceux avec des niveaux de prédation similaires ou supérieurs à ceux des roussettes.

Il a été récemment montré que les chats harets pouvaient parfois présenter un comportement charognard (Woinarski et al., 2019) et donc consommer des proies qu'ils n'ont pas eux-mêmes prédatées, soulevant ainsi l'éventuelle hypothèse qu'une partie des restes de roussettes trouvées dans les fèces de chats harets pourraient

provenir de la consommation d'animaux tués ou blessés à la chasse. Or, l'analyse des fèces nous a également permis de rechercher l'éventuelle présence de plombs de chasse. Cette analyse minutieuse n'a pas mis en évidence de présence de plombs dans aucune des 6105 fèces analysées, dont les 153 qui contenaient des restes de roussettes qui ont été vérifiées au moins par deux observateurs, et appuie donc l'hypothèse que les restes de rouettes trouvés dans les fèces de chats correspondent bien à des animaux ayant fait l'objet d'une prédation et non pas d'animaux blessés ou tués à la chasse mais perdus par les chasseurs. Cela voudrait dire que ce prélèvement effectué par les chats harets est bien additionnel aux impacts de la chasse (animaux récupérés ou non) et ne se recoupe pas ou très peu avec celui de la chasse.

Ces estimations de quantité de roussettes consommées par les chats harets en Nouvelle-Calédonie s'avèrent très inquiétantes. De plus, 95% de ce prélèvement concernerait les espèces de roussettes qui sont également les espèces couramment chassées par l'homme en Nouvelle-Calédonie. En accord avec les estimations de taille de population de roussettes réalisées précédemment cela pourrait représenter un taux de prélèvement proche de celui de la chasse alors que nos projections montrent déjà une insoutenabilité du prélèvement de chasse actuel (Chapitre 2). Pour ce qui est des populations de *P. vetulus* il nous est difficile d'évaluer le potentiel impact que cela représente sur leurs populations cependant l'ensemble des données disponibles à l'heure actuelle semblent confirmer que cette espèce serait représentée par beaucoup moins de populations et donc d'individus que les deux autres (Boissenin and Brescia, 2009; Fossier et al., 2017; Ighiouer et al., 2020).

8.2.4.3 Analyse opérationnelle de la situation et pistes de gestion

La prédation des roussettes par les chats harets à lieu dans les trois principaux habitats de Nouvelle-Calédonie ce qui implique la nécessité d'une stratégie de gestion à l'échelle de l'archipel (Mill et al., 2020). Le projet d'un plan d'action pour la gestion des chats harets en Nouvelle-Calédonie (Palmas et al., 2020b) a donc tout intérêt à bénéficier d'une mise œuvre rapide car les niveaux de prédation pourraient très rapidement faire décliner les populations de roussettes mais aussi d'autres espèces. Une éradication des chats harets à l'échelle de l'archipel parait irréalisable notamment du fait que l'ensemble des îles de taille importante pouvant abriter des chats harets sont habitées (Campbell et al., 2011; Nogales et al., 2004). Cependant le contrôle de leur population via une gestion adaptative et communautaire pourrait être une solution prometteuse. En effet, en l'état actuel des populations de chats harets, les gestionnaires seuls ne disposent pas de moyens assez

conséquents pour lutter efficacement et correctement d'un point de vue éthique (non utilisation de poisons) sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie (*obs. pers.*). Une synergie pourrait donc être mise en place afin de motiver, l'ensemble de la population, notamment les chasseurs, à contribuer au contrôle des chats harets à l'échelle du pays (Garrard et al., 2020; Paltridge et al., 2020). Ainsi les gestionnaires pourraient focaliser leurs interventions sur des zones prioritaires afin d'augmenter le niveau de lutte. Les zones prioritaires pourraient être définies selon plusieurs critères tels que les aires protégées, le nombre d'espèces prédatées par les chats harets ou la proportion d'espèces menacées parmi elles ou encore en priorisant les actions sur les zones où les espèces à plus forte probabilité d'extinction sont prédatées. La motivation et le suivi des chasseurs sera un point essentiel pour garantir la qualité et la pérennité de leur contribution à l'effort de contrôle (Bengsen and Sparkes, 2016), les actions engagées au Parc des Grandes Fougères depuis quelques années par exemple montrent des résultats prometteurs (Palmas et al., 2020b).

Adopter les principes de la gestion adaptative (Allen et al., 2011), permettant l'évaluation spatio-temporelle de l'état des populations de chats harets permettrait d'adapter les opérations de contrôle et donc de lutter plus efficacement contre ces prédateurs introduits (Bertolino et al., 2020; Leo et al., 2018; Thompson et al., 2019). La société civile peut aussi jouer un rôle majeur en respectant une gestion responsable de leurs animaux en évitant leur ensauvagement et en les stérilisant autant que possible (Cecchetti et al., 2020). La restriction des sorties des chats domestiques hors de leur habitation est aussi à encourager car ces individus représentent aussi une grande menace pour la biodiversité (Trouwborst et al., 2020). Un facteur à considérer dans la lutte contre les chats harets en Nouvelle-Calédonie sera l'acceptation des mesures de la gestion par la société civile mais aussi par les associations de défense des animaux qui ont parfois tendance à freiner la conservation de la biodiversité native en faveur de la conservation « compassionnelle » (Hayward et al., 2019). La gestion adaptative de cette menace permettrait de travailler en concertation avec l'ensemble des acteurs et d'identifier des modalités de gestion qui soient acceptable par tous, notamment des points de vue sanitaire et du bien-être animal.

8.2.5 Limites et perspectives

Dans certains des sites où on ne détecte pas de restes de roussettes dans les fèces (n=4) le nombre de fèces analysées est inférieur à la quantité que l'on recommande de 250 fèces pour optimiser la probabilité d'identifier

la présence de prédation de roussettes sur le site (Oedin et al., 2021). Il est donc possible que les fréquences d'occurrence (FO) de ces sites soient sous estimées. Aussi, les FO calculées sur la base de petits lots de fèces peuvent être sous-estimées ou surestimées. L'absence d'estimation de densités de chats harets en Nouvelle-Calédonie limite nos analyses à des hypothèses de densités. Afin de modéliser les densités de chats harets sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie il faudra prendre en compte les différentes variables environnementales qui peuvent influencer les abondances de chats harets telles que la complexité des habitats (Hohnen et al., 2016) ou encore la récurrence de perturbations anthropiques telles que les incendies (Davies et al., 2020). Enfin, une fois ces données disponibles, des estimations basées sur des statistiques spatiales permettront aussi de prendre en compte de potentiels effets lisières dans les zones où différents habitats sont en contact.

8.2.6 Références

Allen, C.R., Fontaine, J.J., Pope, K.L., Garmestani, A.S., 2011. Adaptive management for a turbulent future. J. Environ. Manage. 92, 1339–1345.

Bengsen, A.J., Sparkes, J., 2016. Can recreational hunting contribute to pest mammal control on public land in Australia? Mamm. Rev. 46, 297–310.

Bertolino, S., Sciandra, C., Bosso, L., Russo, D., Lurz, P.W.W., Di Febbraro, M., 2020. Spatially explicit models as tools for implementing effective management strategies for invasive alien mammals. Mamm. Rev. 50, 187–199.

Boissenin, M., Brescia, F., 2009. Etude bioécologique des Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 199

Bonnaud, E., Bourgeois, K., Vidal, E., Kayser, Y., Tranchant, Y., Legrand, J., 2007. Feeding ecology of a feral cat population on a small Mediterranean island. J. Mammal. 88, 1074–1081.

Bonnaud, E., Medina, F.M., Vidal, E., Nogales, M., Tershy, B., Zavaleta, E., Donlan, C.J., Keitt, B., Le Corre, M., Horwath, S. V., 2011. The diet of feral cats on islands: A review and a call for more studies. Biol. Invasions 13, 581–603.

Bonvallot, J., Gay, J., Harbert, E., 2012. Atlas de la Nouvelle-Calédonie. IRD-Congrès de la Nouvelle-Calédonie ed. 1–272

Campbell, K.J., Harper, G., Algar, D., Hanson, C.C., Keitt, B.S., Robinson, S., 2011. Review of feral cat eradications on islands, in: Veitch, C.R., Clout, M.N., Towns, D.R. (Eds.), Island Invasives: Eradication and Management. IUCN, Gland, Switzerland., pp. 37–46.

Cecchetti, M., Crowley, S.L., McDonald, R.A., 2020. Drivers and facilitators of hunting behaviour in domestic cats and options for management. Mamm. Rev. mam.12230.

Clavero, M., Garciaberthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends Ecol. Evol. 20, 110–110.

Davies, H.F., Maier, S.W., Murphy, B.P., 2020. Feral cats are more abundant under severe disturbance regimes in an Australian tropical savanna. Wildl. Res. 47, 624–632.

Doherty, T.S., Davis, R.A., van Etten, E.J.B., Algar, D., Collier, N., Dickman, C.R., Edwards, G., Masters, P., Palmer, R., Robinson, S., 2015. A continental-scale analysis of feral cat diet in Australia. J. Biogeogr. 42, 964–975.

Doherty, T.S., Glen, A.S., Nimmo, D.G., Ritchie, E.G., Dickman, C.R., 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 113, 11261–11265.

Fossier, C., Sabinot, C., Bouard, S., Boissenin, M., Bako, G., Pujapujane, A., Brescia, F., 2017. Amélioration des connaissances sur les roussettes des Îles Loyauté. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 159

Garrard, G.E., Kusmanoff, A.M., Faulkner, R., Samarasekara, C.L., Gordon, A., Johnstone, A., Peterson, I.R., Torabi, N., Wang, Y., Bekessy, S.A., 2020. Understanding Australia's national feral cat control effort. Wildl. Res. 47, 698–708.

Hamer, R.P., Gardiner, R.Z., Proft, K.M., Johnson, C.N., Jones, M.E., 2021. A triple threat: high population density, high foraging intensity and flexible habitat preferences explain high impact of feral cats on prey. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 288, 20201194.

Hayward, M.W., Callen, A., Allen, B.L., Ballard, G., Broekhuis, F., Bugir, C., Clarke, R.H., Clulow, J., Clulow, S., Daltry, J.C., Davies-Mostert, H.T., Fleming, P.J.S., Griffin, A.S., Howell, L.G., Kerley, G.I.H., Klop-Toker, K., Legge, S., Major, T., Meyer, N., Montgomery, R.A., Moseby, K., Parker, D.M., Périquet, S., Read, J., Scanlon, R.J., Seeto, R., Shuttleworth, C., Somers, M.J., Tamessar, C.T., Tuft, K., Upton, R., Valenzuela-Molina, M., Wayne, A., Witt, R.R., Wüster, W., 2019. Deconstructing compassionate conservation. Conserv. Biol. 33, 760–768.

Hohnen, R., Berris, K., Hodgens, P., Mulvaney, J., Florence, B., Murphy, B.P., Legge, S.M., Dickman, C.R., Woinarski, J.C.Z., 2020. Pre-eradication assessment of feral cat density and population size across Kangaroo Island, South Australia. Wildl. Res. 47, 669–676.

Hohnen, R., Tuft, K., McGregor, H.W., Legge, S., Radford, I.J., Johnson, C.N., 2016. Occupancy of the Invasive Feral Cat Varies with Habitat Complexity. PLoS One 11, e0152520.

Ighiouer, S., Colin, C., Oedin, M., Brescia, F., 2020. Amélioration des connaissances sur la bio-écologie et l'état des populations des roussettes en province Sud. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. 97

IUCN, 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. URL https://www.iucnredlist.org (accessed 11.14.18).

Kirsch, R., Tupinier, Y., Beuneux, G., Rainho, A., 2002. Chiroptera Pacifica, Importance écologique et conservation des Chiroptères dans les écosystèmes tropicaux insulaires du pacifique. Société Française pour l'Etude et la Protéction des Mammifères (SFEPM), unpublished report. 129

Lavery, T.H., Alabai, M., Holland, P., Qaqara, C., Vatohi, N., 2020. Feral cat abundance, density and activity in tropical island rainforests. Wildl. Res. 47, 660–668.

Legge, S., Murphy, B.P., McGregor, H., Woinarski, J.C.Z., Augusteyn, J., Ballard, G., Baseler, M., Buckmaster, T., Dickman, C.R., Doherty, T., Edwards, G., Eyre, T., Fancourt, B.A., Ferguson, D., Forsyth, D.M., Geary, W.L., Gentle, M., Gillespie, G., Greenwood, L., Hohnen, R., Hume, S., Johnson, C.N., Maxwell, M., McDonald, P.J., Morris, K., Moseby, K., Newsome, T., Nimmo, D., Paltridge, R., Ramsey, D., Read, J., Rendall, A., Rich, M., Ritchie, E., Rowland, J., Short, J., Stokeld, D., Sutherland, D.R., Wayne, A.F., Woodford, L., Zewe, F., 2017. Enumerating a continental-scale threat: How many feral cats are in Australia? Biol. Conserv. 206, 293–303.

Legge, S., Woinarski, J.C.Z., Dickman, C.R., Doherty, T.S., McGregor, H., Murphy, B.P., 2020. Cat ecology, impacts and management in Australia. Wildl. Res. 47, i–vi.

Leo, B.T., Anderson, J.J., Ha, J., Phillips, R.B., Ha, R.R., 2018. Modeling Impacts of Hunting on Control of an Insular Feral Cat Population. Pacific Sci. 72, 57–67.

Mill, A.C., Crowley, S.L., Lambin, X., McKinney, C., Maggs, G., Robertson, P., Robinson, N.J., Ward, A.I., Marzano, M., 2020. The challenges of long-term invasive mammal management: lessons from the UK. Mamm. Rev. 50, 136–146.

Murphy, B.P., Woolley, L.A., Geyle, H.M., Legge, S.M., Palmer, R., Dickman, C.R., Augusteyn, J., Brown, S.C., Comer, S., Doherty, T.S., Eager, C., Edwards, G., Fordham, D.A., Harley, D., McDonald, P.J., McGregor, H., Moseby, K.E., Myers, C., Read, J., Riley, J., Stokeld, D., Trewella, G.J., Turpin, J.M., Woinarski, J.C.Z., 2019. Introduced cats (Felis catus) eating a continental fauna: The number of mammals killed in Australia. Biol. Conserv. 237, 28–40.

Nogales, M., Martín, A., Tershy, B.R., Donlan, C.J., Veitch, D., Puerta, N., Wood, B., Alonso, J., 2004. A review of feral cat eradication on islands. Conserv. Biol. 18, 310–319.

Nogales, M., Vidal, E., Medina, F.M., Bonnaud, E., Tershy, B.R., Campbell, K.J., Zavaleta, E.S., 2013. Feral Cats and Biodiversity Conservation: The Urgent Prioritization of Island Management. Bioscience 63, 804–810.

Oedin, M., Brescia, F., Millon, A., Palmas, P., Murphy, B.P., Woinarski, J.C.Z., Vidal, E., 2021. Cats Felis catus as a threat to bats worldwide: a review of the evidence. Mamm. Rev. in press.

Palmas, P., Gouyet, R., Oedin, M., Millon, A., Cassan, J.-J., Kowi, J., Bonnaud, E., Vidal, E., 2020a. Rapid recolonisation of feral cats following intensive culling in a semi-isolated context. NeoBiota 63, 177–200.

Palmas, P., Jourdan, H., Rigault, F., Debar, L., De Meringo, H., Bourguet, E., Mathivet, M., Lee, M., Adjouhgniope, R., Papillon, Y., Bonnaud, E., Vidal, E., 2017. Feral cats threaten the outstanding endemic fauna of the New Caledonia biodiversity hotspot. Biol. Conserv. 214, 250–259.

Palmas, P., Vidal, E., CEN NC, 2020b. Stratégie de lutte contre les EEE en Nouvelle-Calédonie. Projet de plan d'action simplifié chat haret (Felis Catus). Unpublished report. 17

Paltridge, R., Ward, N.N., West, J.T., Crossing, K., 2020. Is cat hunting by Indigenous tracking experts an effective way to reduce cat impacts on threatened species? Wildl. Res. 47, 709–719.

Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L.C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., Kühn, I., Liebhold, A.M., Mandrak, N.E., Meyerson, L.A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H.E., Seebens, H., Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M.J., Richardson, D.M., 2020. Scientists' warning on invasive alien species. Biol. Rev. 95, 1511–1534.

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. URL https://www.r-project.org/

Rees, M.W., Pascoe, J.H., Wintle, B.A., Le Pla, M., Birnbaum, E.K., Hradsky, B.A., 2019. Unexpectedly high densities of feral cats in a rugged temperate forest. Biol. Conserv. 239.

Russell, J.C., Kueffer, C., 2019. Island Biodiversity in the Anthropocene. Annu. Rev. Environ. Resour. 44, 31–60.

Taggart, P.L., Fancourt, B.A., Bengsen, A.J., Peacock, D.E., Hodgens, P., Read, J.L., McAllister, M.M., Caraguel, C.G.B., 2019. Evidence of significantly higher island feral cat abundance compared with the adjacent mainland. Wildl. Res. 46, 378–385.

Thompson, G.G., Thompson, S.A., Bengsen, A., 2019. The value of camera traps in monitoring a feral-cat and fox reduction program. Wildl. Res. 46, 599.

Tidemann, C., Yorkston, H., Russack, A., 1994. The diet of cats, Felis catus, on Christmas Island, Indian Ocean. Wildl. Res. 21, 279.

Trouwborst, A., McCormack, P.C., Martínez Camacho, E., 2020. Domestic cats and their impacts on biodiversity: A blind spot in the application of nature conservation law. People Nat. 2, 235–250.

Turner, D.C., Bateson, P., 2013. The Domestic Cat. The Biology of Its Behaviour, 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 279

Woinarski, J., Legge, S., Dickman, C., 2019. Cats in Australia: Companion and Killer. CSIRO Publishing. 1–332

Woinarski, J.C.Z., Legge, S.M., Woolley, L.A., Palmer, R., Dickman, C.R., Augusteyn, J., Doherty, T.S., Edwards, G., Geyle, H., McGregor, H., Riley, J., Turpin, J., Murphy, B.P., 2020. Predation by introduced cats Felis catus on Australian frogs: Compilation of species records and estimation of numbers killed. Wildl. Res. 47, 580–588.

Woinarski, J.C.Z., Murphy, B.P., Legge, S.M., Garnett, S.T., Lawes, M.J., Comer, S., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G., Nankivell, A., Paton, D., Palmer, R., Woolley, L.A., 2017. How many birds are killed by cats in Australia? Biol. Conserv. 214, 76–87.

Woinarski, J.C.Z., Murphy, B.P., Palmer, R., Legge, S.M., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G., Nankivell, A., Read, J.L., Stokeld, D., 2018. How many reptiles are killed by cats in Australia? Wildl. Res. 45, 247–266.

Woods, M., McDonald, R.A., Harris, S., 2003. Predation of wildlife by domestic cats Felis catus in Great Britain. Mamm. Rev. 33, 174–188.

Woolley, L.A., Geyle, H.M., Murphy, B.P., Legge, S.M., Palmer, R., Dickman, C.R., Augusteyn, J., Comer, S., Doherty, T.S., Eager, C., Edwards, G., Harley, D.K.P., Leiper, I., McDonald, P.J., McGregor, H.W., Moseby, K.E., Myers, C., Read, J.L., Riley, J., Stokeld, D., Turpin, J.M., Woinarski, J.C.Z., 2019. Introduced cats Felis catus eating a continental fauna: inventory and traits of Australian mammal species killed. Mamm. Rev. 49, 354–368.

Woolley, L.A., Murphy, B.P., Geyle, H.M., Legge, S.M., Palmer, R.A., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G.P., Riley, J., Turpin, J.M., Woinarski, J.C.Z., 2020. Introduced cats eating a continental fauna: Invertebrate consumption by feral cats (Felis catus) in Australia. Wildl. Res. 47, 610–623.

Yip, S.J.S., Rich, M.A., Dickman, C.R., 2015. Diet of the feral cat, Felis catus, in central Australian grassland habitats during population cycles of its principal prey. Mammal Res. 60, 39–50.

8.2.7 Annexes

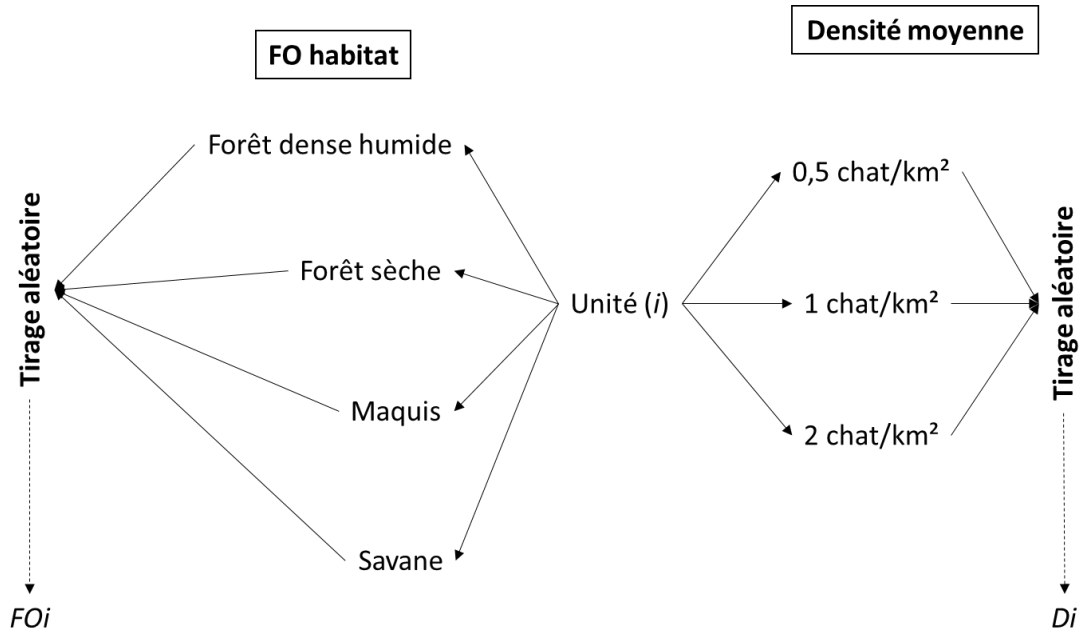


Figure S1. Schéma de l'analyse réalisée pour estimer les quantités de roussettes prélevées par les chats harets en prenant en compte les variabilités des fréquences d'occurrences des roussettes dans les régimes alimentaires des chats harets et les densités de chats harets en fonction des sites et des habitats en Nouvelle-Calédonie

Table S1 : Nombre de fèces analysées par site et par habitat

	FDH	FS	Maquis	Savane	Total général
Aoupinié	32			5	37
Bois du Sud			124		124
Gouaro Déva		102	1	592	695
Dzumacs	8		373		381
Grandes Fougères	295			40	335
Ile des Pins	34		18		52
Kopéto	212		664	2	878
Lifou	125				125
Mont Panié	391			107	498
Montagnes des sources			41		41
Nekoro		54		101	155
Nodéla	21			3	24
Ouvéa	74				74
Paéoua	129				129
Plaine des lacs	1		120		121
Pindaï		127	1	541	669
Rivière Bleu	28		413		441
Tiébaghi	3		1158	165	1326
Total général	1353	283	2913	1556	6105

Tableau S2 : Critères de détermination des espèces de roussettes en fonction des restes retrouvés dans les fèces de chats harets

	Pteropus ornatus	Pteropus tonganus	Pteropus vetulus
Griffe	**Taille** : > 8mm Angle de courbure : irrégulier. **Aspect** : lisse. **Couleur** : globale brun/marron. Extrémité jaunâtre à brun roux/marron clair à roux foncé (flancs de la partie antérieure).	**Taille** :> 8mm Angle de courbure : régulier. **Aspect** : rugueux et strié **Couleur** : globale brun/noir. Extrémité gris clair jaunâtre argenté à gris noir sur flancs. Liseré externe brun sombre (extrémité) à noirâtre (partie antérieure de la griffe).	**Taille** :< 8mm, griffe courte et mince (extrémité). Angle de courbure : irrégulier. **Aspect** : lisse **Couleur** : globale brun/noir. Extrémité gris blanchâtre à brun noir (flancs et partie antérieure).
Pelage	**Couleur** : brune à ocre henné. **Texture** : ondulés	**Couleur** : brun sombre à noir mais variation selon échantillon. **Texture** : raides	**Couleur** : brun sombre à noir, certains pouvant avoir une teinte brune plus claire. **Texture** : variable mais beaucoup plus courts que *P ornatus* et *P. tonganus*

Table S3 : Fréquence d'occurrence par site et par habitat

	FDH	FS	Maquis	Savane	Total général
Aoupinié	0,1563	0,0000	0,0000	0,0000	0,1351
Bois du Sud	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Gouaro Déva	0,0000	0,0000	0,0000	0,0034	0,0029
Dzumacs	0,0000	0,0000	0,0161	0,0000	0,0157
Grandes Fougères	0,0136	0,0000	0,0000	0,0500	0,0179
Ile des Pins	0,0000	0,0000	0,2778	0,0000	0,0962
Kopéto	0,0094	0,0000	0,0301	0,0000	0,0251
Lifou	0,0560	0,0000	0,0000	0,0000	0,0560
Mont Panié	0,1202	0,0000	0,0000	0,1682	0,1305
Montagnes des sources	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Nekoro	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Nodéla	0,0476	0,0000	0,0000	0,0000	0,0417
Ouvéa	0,0405	0,0000	0,0000	0,0000	0,0405
Paéoua	0,0388	0,0000	0,0000	0,0000	0,0388
Plaine des lacs	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Pindaï	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Rivière Bleu	0,0000	0,0000	0,0460	0,0000	0,0431
Tiébaghi	0,0000	0,0000	0,0060	0,0000	0,0053
Total général	0,0547	0,0000	0,0196	0,0141	0,0251

8.3 Portfolio

8.3.1 Productions et communications scientifiques

8.3.1.1 Articles

8.3.1.1.1 Relatifs à la thèse

Oedin, M., Brescia, F., Boissenin, M., Vidal, E., Cassan, J.-J., Hurlin, J.-C., Millon, A., 2019. Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (Pteropus sp.) in New Caledonia. PLoS One 14, e0224466. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466

Oedin, M., Brescia, F., Millon, A., Murphy, B.P., Palmas, P., Woinarski, J.C.Z., Vidal, E., 2021. Cats *Felis catus* as a threat to bats worldwide: a review of the evidence. Mammal Review e12240. https://doi.org/10.1111/mam.12240

Oedin, M., Brescia, F., Vidal, E., Millon, A., 2021. Make flying-fox hunting sustainable again: comparing expected demographic effectiveness and hunters' acceptance of more restrictive regulations. Ambio (https://www.springer.com/journal/13280), *Accepted 27.05.2021*

8.3.1.1.2 Non relatifs à la thèse

Descloux, E., Mediannikov, O., Gourinat, A. C., Colot, J., Chauvet, M., Mermoud, I., **...,** Raoult, D., 2020. Flying fox haemolytic fever, description of a new zoonosis caused by "Candidatus Mycoplasma haemohominis". *Clinical Infectious Diseases*. https://doi.org/10.1093/cid/ciaa1648

Palmas, P., Gouyet, R., **Oedin, M.**, Millon, A., Cassan, J.-J., Kowi, J., Bonnaud, E., Vidal, E., 2020. Rapid recolonisation of feral cats following intensive culling in a semi-isolated context. *NeoBiota* 63, 177–200. https://doi.org/10.3897/neobiota.63.58005

8.3.1.2 Conférences

8.3.1.2.1 Internationales

8.3.1.2.1.1 Communications orales

Oedin M., Brescia F., Boissenin M., Cassan J.J., Vidal E. & Millon A. (2018). Monitoring the trend in harvested species of high cultural significance: the case of flying-foxes in New Caledonia. 18th Australasian Bat Society conference. 3 – 6 April 2018. The Hawkesbury Institute for the Environment, Western Sydney University, Richmond, NSW, Australia. *ABS travel grant*.

Oedin M., Brescia F., Vidal E., Boissenin M., Cassan J.-J & Millon A. (2019). Monitoring two flying-fox hunted species: trends, population sizes and harvesting rates in New Caledonia, South Pacific. IBRC 2019. 18th International Bat Research Conference (18th IBRC). 28 July - 1 August 2019. The Slate Hotel, Phuket, Thailand.

Oedin M., Brescia F., Vidal E. & Millon A. (2020). Towards sustainable hunting of Pteropus species: assessing alternative hunting regulations by integrated demographic modelling. 19th Australasian Bat Society conference. 8 – 10 March 2020. The Distinction Hotel, Te Anau, South Island, New Zealand. *Best research conducted in a challenging environnement award*

8.3.1.2.1.2 Posters

Oedin M., Brescia F., Baudet A., Vidal E. & Millon, A. (2019). Harvested species of high ecological and cultural issues: the case of flying foxes in New Caledonia. Biodiversity in Oceania – IPBES Regional Workshop. 24 – 25 juin 2019. CPS, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M., Baudet A., Brescia F., Vidal E. & Millon A. (2019). An overview of current conservation studies of two declining species of flying-foxes in New Caledonia. 18th International Bat Research Conference (18th IBRC). 28 July - 1 August 2019. The Slate Hotel, Phuket, Thailand.

8.3.1.2.1.3 Communication à distance

Oedin, M. 2020. Usefulness of GPS tracking in the management of hunted mobile species: the case of the endemic ornate flying fox Pteropus ornatus in New Caledonia. 1st World Bat Twitter Conference. 27 – 28 Mai 2020. Hosted by the Bat Conservation Research Lab, UWE Bristol.

Oedin, M. 2021. An invisible threat to tropical island bats: first estimates of the annual number of flying foxes killed by feral cats in New Caledonia. 2nd World Bat Twitter Conference. 26 – 28 Mai 2021. Hosted by the Bat Conservation Research Lab, UWE Bristol.

8.3.1.2.2 Locales

8.3.1.2.2.1 Communications orales

Oedin M., Brescia F., Vidal E., & Milllon A. 2018. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Doctoriales EDP-UNC 2018, Campus universitaire de Nouville, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M., Milllon A., Vidal E., Baudet A. & Brescia F. 2019. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvement cynégétiques et aux prédateurs introduits en Nouvelle-Calédonie. Doctoriales EDP-UNC 2019, Campus universitaire de Nouville, Nouméa, Nouvelle-Calédonie. *Nominé pour le prix de la meilleure présentation orale (n=3).*

Oedin M., Milllon A., Vidal E., Baudet A. & Brescia F. 2019. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvement cynégétiques et aux prédateurs introduits en Nouvelle-Calédonie. Nuit de la Science UNC-CRESICA 2019, Médiathèque Ouest, Koné, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M, Colin C., Baudet A. & Brescia F. La connaissance des roussettes de la Nouvelle-Calédonie en appui à la gestion/conservation des espèces. Comité de Pilotage de la Programmation (CPP) 2019 de l'Institut Agronomique néo Calédonien (IAC), La Foa, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M, Ighiouer S., Colin C., & Brescia F. Sensibilité des populations de roussettes à la chasse en Nouvelle-Calédonie. Comité de Pilotage de la Programmation (CPP) 2020 de l'Institut Agronomique néo Calédonien (IAC), Bourail, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M, Milllon A., Vidal E., Baudet A. & Brescia F. 2020. Les incroyables déplacements des roussettes en Nouvelle-Calédonie. A la découverte des sciences avec l'ADN, Fête de la science 2020 ADN-CRESICA-UNC, Campus universitaire de Nouville, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

8.3.1.2.2.2 Soutenance et restitutions de thèse

Oedin M., Brescia F., Vidal E., & Milllon A. 2021. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Soutenance de thèse, Campus universitaire de Nouville, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, Nouvelle-Calédonie. https://www.youtube.com/watch?v=1GEeOzoidd4

Oedin M., Brescia F., Vidal E., & Milllon A. 2021. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Restitution de thèse, Hôtel de la province Nord, Koné, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M., Brescia F., Vidal E., & Milllon A. 2021. Etat des populations de roussettes et impact de la chasse en Nouvelle-Calédonie. Restitution de thèse aux élus de la commission environnement, Hôtel de la province Nord, Koné, Nouvelle-Calédonie.

8.3.1.2.2.3 Posters

Oedin M., Millon A., Vidal E. & Brescia F. 2017. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvement cynégétiques et aux prédateurs introduits en Nouvelle- Calédonie. Doctoriales EDP-UNC 2017, Campus universitaire de Nouville, Nouméa, Nouvelle-Calédonie. *Nominé pour le prix du meilleur poster (n=3).*

Oedin M. & Brescia F. 2018. Les chauves-souris de Nouvelle- Calédonie. IAC/ACCS. Nuit de la Science, Fête de la science 2018 UNC, Campus universitaire de Nouville, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M. & Brescia F. 2018. Les roussettes de Nouvelle- Calédonie. IAC/ACCS. Nuit de la Science, Fête de la science 2018 UNC, Campus universitaire de Nouville, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

8.3.1.2.2.4 Communication à distance

Oedin M., Brescia F., Vidal E. & Milllon A. Sensibilité des populations de roussettes (Mégachiroptères, Pteropodidae) aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Journée des doctorants de l'IMBE 2017, participation par vidéo.

Oedin M., Brescia F., Vidal E. & Milllon A. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Journée des doctorants de l'IMBE 2018, participation par vidéo.

Oedin M., Brescia F., Vidal E. & Milllon A. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Journée des doctorants de l'IMBE 2019, participation par vidéo.

8.3.2 Autres activités d'expertise et de diffusion des connaissances

8.3.2.1 Rapports

Colin C.**, Oedin M.** & Brescia F. 2018. Amélioration des connaissances sur la bio-écologie et l'état des populations des roussettes en Province Sud. Rapport intermédiaire confidentiel. Convention IAC-Province Sud N° C.576-17. Juin 2018. 23 p.

Ighiouer, S., Colin C., **Oedin M.** & Brescia F. 2020. Amélioration des connaissances sur la bio-écologie et l'état des populations des roussettes en Province Sud. Conventions de recherche IAC-PS n°C.576-17 & C.317-19. Rapport final de convention IAC/province Sud. Juillet 2020. 123 p. Confidentiel

8.3.2.2 Conférences grand public

Oedin M. & Brescia F. 2018. Les chauves-souris de Nouvelle-Calédonie. Conférence débat (grand public), CIE/IAC/ACCS. 28 juin 2018. Médiathèque Ouest, Koné, Nouvelle-Calédonie.

Oedin M., Brescia F., Vidal E., & Milllon A. 2021. Sensibilité des populations de roussettes aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie. Restitution de thèse grand public, Maison commune de la tribu de N'Dé, Païta, Nouvelle-Calédonie.

8.3.2.3 Médias

8.3.2.3.1 Nationaux et internationaux

Fossier C., Thibault M., **Oedin M.** & Brescia F. 2017. Film documentaire 58' de Patrick Glottin « Carnet de chasse insolite en Nouvelle-Calédonie » SAISON CINQ Production, avec la participation de la chaine SEASONS.

Collectif dont **Oedin M.** 2019 Le chat ce tueur si mignon. Reportage TV. Film diffusé sur ARTE. 44 min. Réalisation : Jean-Pierre Courbatze. Juin 2019. https://boutique.arte.tv/detail/Le_chat_ce_tueur_si_mignon

Oedin M. 2021. The Wildlife Society journal. Cats prey on bats around the world. 9 avril 2021. Joshua Rapp Learn. https://wildlife.org/cats-prey-on-bats-around-the-world/

8.3.2.3.2 Locaux

Brescia F. & **Oedin M.** Comment fait-on pour identifier les roussettes ? *L'œil magasine N°11*. Juillet 2017, p14.

Oedin M. NC 1ere Radio. JT du Mardi 14 aout 2018.

Oedin M. NC 1ere Web. Mardi 14 aout 2018. Une nouvelle étude sur les roussettes. https://la1ere.francetvinfo.fr/nouvellecaledonie/nouvelle-etude-roussettes-617504.html

Oedin M . & Brescia F. 2018. Les Nouvelles Calédoniennes. Mardi 14 aout 2018. N°14299. Une étude sur le déclin des roussettes. Ester Cueno.p6 https://www.lnc.nc/article/nouvelle-caledonie/une-etude-sur-le-declin-des-roussettes

Oedin M. 2018. Menace sur les roussettes. Le Pays n°142 ; Aout 2018. P14-15.

Oedin M. 2018. La roussette à l'honneur. Les Nouvelles Calédoniennes. Les Nouvelles Calédoniennes. https://www.lnc.nc/article/nord/kone/la-roussette-a-l-honneur-a-la-Mediatheque

Oedin M. 2018. Des roussettes et des Hommes. VKP INFO n°58. https://fr.calameo.com/read/00489963002cf74b7f5d1

Oedin M. 2018. 4 trucs à savoir sur la roussette pour briller en société. Le Tazar. Province Sud. Novembre 2018. https://www.tazar.nc/06/11/2018/4-trucs-a-savoir-sur-la-roussette-pour-briller-en-societe/?fbclid=IwAR3lq8j-YpV5v9YuA5LX7eAGpFC8e2hY29YfIT4CF1CIP83o9Nxgfl1dNdk

Vidal E. & **Oedin M.** 2019. Les Nouvelles Calédoniennes. Lundi 8 juillet 2019. N°14299. Une étude sur le déclin des roussettes. Anthony Tejero. https://www.lnc.nc/article/nouvelle-caledonie/les-chats-harets-un-fleau-pour-la-biodiversite

Oedin M. NC 1ere Radio. Vulnérabilité des roussettes suite aux cyclones. Chronique « Un café avec vous » avec Lilou 6h45. 16 avril 2021.

Oedin M. Djiido Radio. Vulnérabilité des roussettes suite aux cyclones. JT de 11h30. 16 avril 2021.

Oedin M. 2021. Les Nouvelles Calédoniennes. Dimanche 18 avril 2021. Des chasseurs pris en train de braconner des roussettes. Jean-Alexis Gallien-Lamarche. https://www.lnc.nc/nord/koumac/faits-divers/societe/des-chasseurs-pris-en-trainde-braconner-des-roussettes

Nekotrotro P., Dabome M-L. & **Oedin M.** 2021. Caledonia TV. JT 18h00 mardi 20 avril 2021. Roussettes : la population est en déclin. Aurélie Chiron. https://www.caledonia.nc/les-replays/le-jt?fbclid=IwAR2Qf-qJ7qnByVVuKy1P2gn6VD5eMY9Hg_EOAFZCo2SH5c-1XZ0RQXh3NXE

Oedin M. 2021. Caledonia TV. Mardi 20 avril 2021. Invité du JT relatif au reportage « Roussettes : la population est en déclin ». Elise Washetine. https://www.caledonia.nc/les-replays/le-jt?fbclid=IwAR2Qf-qJ7qnByVVuKy1P2gn6VD5eMY9Hg_EOAFZCo2SH5c-1XZ0RQXh3NXE

Oedin M. 2021. NC 1ere TV. Vulnérabilité des roussettes suite aux cyclones. JT 19h30 du 03 mai 2021. Camille Mosnier. https://la1ere.francetvinfo.fr/nouvellecaledonie/emissions/19h30

Oedin M. 2021. Les Nouvelles Calédoniennes. Dimanche 18 avril 2021. Des chasseurs pris en train de braconner des roussettes. Jean-Alexis Gallien-Lamarche. https://www.lnc.nc/nord/koumac/faits-divers/societe/des-chasseurs-pris-en-trainde-braconner-des-roussettes

Oedin M. 2021. NC 1ere TV. Vulnérabilité des roussettes suite aux cyclones. JT 19h30 du 03 mai 2021. Camille Mosnier. https://la1ere.francetvinfo.fr/nouvellecaledonie/emissions/19h30

Oedin M. & Brescia F. 2021. NC 1ere TV. Les roussettes calédoniennes en déclin selon une étude. JT 19h30 du 24 juin 2021. Natacha Lassauce-Cognard et Laura Schintu (Caroline Moureaux). https://la1ere.francetvinfo.fr/nouvellecaledonie/les-roussettes-caledoniennes-en-declin-selon-une-etude-1040530.html

8.3.3 Formations, enseignements et encadrements

8.3.3.1 Modules de formation suivis à l'Ecole Doctorale du Pacifique

- Aide à la formation d'étudiants (L1 PPP et L3 stage)
- Formation au logiciel R
- Information scientifique et environnement numérique
- Ethique et déontologie de la recherche
- Formation e-Portfolio sur Mahara
- Principe graphique et mise en page
- Anglais de la communication
- Communication et préparation de l'après-thèse
- Initiation au pilotage de drone
- Gestion de projets / entreprenariat / PEPITE
- Préparation à la recherche interdisciplinaire

8.3.3.2 Encadrement de stagiaires

Alexis Boutin, Certificat Universitaire Initiation à la Recherche (post Licence SVTE), Université de la Nouvelle-Calédonie – Accueil IAC.

Boutin A. 2019. Etude de l'impact du chat haret *Felis catus* sur les populations de roussettes du genre *Pteropus* en Nouvelle-Calédonie, 29p. *Encadrants : Malik Oedin et Fabrice Brescia*

Aline Baudet, Master 2 Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE), Université d'Angers – Accueil IAC.

Baudet A. 2019. L'écologie spatiale d'un mammifère endémique insulaire chassé en appui à sa gestion : le cas de la roussette *Pteropus ornatus* en Nouvelle-Calédonie, 47p. *Encadrants : Malik Oedin et Fabrice Brescia*

Bassi Carla & Whitfield Wendy, Master 1 Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE), Aix-Marseille Université – Accueil IMBE.

Bassi C. & Whitfield W. 2020. Etude de l'impact du chat haret *Felis catus* sur les populations de roussettes du genre *Pteropus* en Nouvelle-Calédonie, 25p. *Encadrants : Malik Oedin et Alexandre Millon*

8.3.3.3 Enseignements dispensés aux étudiants de Licence Sciences de la Vie et de la Terre et de Master Gestion de l'environnement à l'Université de Nouvelle-Calédonie (2017-2020)

- Fluctuations naturelles et anthropiques des écosystèmes
- Qualité des eaux
- Biodiversité
- Données multivariables et échantillonnage
- Dynamique des populations
- Evolution et adaptation
- Grands écosystèmes
- Organisation et évaluation des stages de Licence 2 et 3
- Préparation au projet professionnel

8.4 Version publiée de l'article " Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia"

PLOS ONE

RESEARCH ARTICLE

Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia

Malik Oedin[1,2], Fabrice Brescia[1]*, Mélanie Boissenin[1], Eric Vidal[2,3], Jean-Jérôme Cassan[4], Jean-Claude Hurlin[1†], Alexandre Millon[5]

1 Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Equipe ARBOREAL (AgriculturE BiOdiveRsité Et vALorisation) BP, Païta, Nouvelle-Calédonie, **2** Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa, Nouvelle-Calédonie, **3** UMR Entropie (IRD, Université de La Réunion, CNRS), Labex-Corail, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Nouvelle-Calédonie, **4** Province Nord, Direction du Développement Economique et de l'Environnement, Service impact environnemental et conservation (DDEE), Service impact environnemental & conservation, Koné, Nouvelle-Calédonie, **5** Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Technopôle Arbois-Méditerranée, Aix-en-Provence, France

† Deceased.
* brescia@iac.nc

Check for updates

OPEN ACCESS

Citation: Oedin M, Brescia F, Boissenin M, Vidal E, Cassan J-J, Hurlin J-C, et al. (2019) Monitoring hunted species of cultural significance: Estimates of trends, population sizes and harvesting rates of flying-fox (*Pteropus sp.*) in New Caledonia. PLoS ONE 14(12): e0224466. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466

Editor: Mathew S. Crowther, University of Sydney, AUSTRALIA

Received: May 29, 2019

Accepted: October 14, 2019

Published: December 31, 2019

Copyright: © 2019 Oedin et al. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: TIme series of bat counts are provided as online supplementary material.

Funding: FB funded this study thanks to the support of the Northern Province of New Caledonia and Institut Agronomique Calédonien. MO received a PhD fellowship from the Southern Province of New Caledonia.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

Assessing population trends and their underlying factors is critical to propose efficient conservation actions. This assessment can be particularly challenging when dealing with highly mobile, shy and nocturnal animals such as flying-foxes. Here we investigated the dynamics of hunted populations of *Pteropus ornatus* and *P. tonganus* in the Northern Province of New Caledonia. First, an ethno-ecological survey involving 219 local experts identified 494 flying-fox roosts. Current status was assessed for 379 of them, among which 125 were no longer occupied, representing a loss of 33% over ca. 40 years. Second, species-specific counts conducted at 35 roosts, and a sample of animals killed by hunters, revealed that the endemic species, *P. ornatus*, was dominant (68.5%). Between 2010 and 2016, 30 roosts were counted annually during the pre-parturition period. Roosts size averaged 1,425 ± 2,151 individuals ($N = 180$ counts) and showed high among-year variations (roost-specific CV = 37–162%). If we recorded significant inter-annual variation, we did not detect a significant decline over the 7-yr period, although one roost went possibly extinct. Population size of the two species combined was estimated at 338,000–859,000 individuals distributed over ca. 400 roosts in the Northern Province. Flying-foxes are popular game species and constitute traditional food for all communities of New Caledonia. Annual bags derived from a food survey allowed us to estimate harvesting rates at 5–14%. Such a level of harvesting for species with a 'slow' demography, the occurrence of poaching and illegal trade, suggest the current species use might not be sustainable and further investigations are critically needed.

Introduction

In the current context of rapid loss of biodiversity [1], identifying wildlife populations at risk and implementing evidence-based conservation actions are priorities. Habitat loss and degradation, invasive species and overharvesting are the three main threats to biodiversity to date, with climate change possibly magnifying such effects [2–8]. When species are suffering from multiple threats simultaneously, it becomes urgent to transcend surveillance monitoring and implement adaptive management strategies [9].

Of the 65 taxa of flying-foxes (fruit bats of the genus *Pteropus*), those occurring on islands (53 species) are among those species facing multi-faceted threats [10–13]. The conservation of flying-foxes in tropical islands is of paramount importance as they are key species in the functioning of insular ecosystems [13,14], providing essential ecological services such as plant pollination and seed dispersal [15–17]. Most flying-fox species are hunted, legally or not, including species with vulnerable conservation status or worse (at least 49 species; [11,13]. Overexploitation and habitat loss have already led to the extinction of four species of flying-foxes and brought others to the verge of extinction, such as *Pteropus rodricensis*, *P. aruensis* or *P. pselaphon* [11]. Their habit of forming large camps for roosting during the day, gathering hundreds to thousands of individuals, makes flying-foxes particularly sensitive to hunting, with negative effects of disturbance of a large number of animals adding to mortality [10,12,18–20].

Over millennia, flying-foxes have co-existed with humans in South West Pacific islands and have, in many instances, become key elements to Melanesian cultures as totem animals, ceremonial food, and element of the manufacturing of sacred items (traditional currency or weapon) as well as medicine [21–24]. Yet, the spreading of firearms and the increase of recreational hunting by other communities currently challenge the concept of sustainable harvesting in many areas [11,13]. Ensuring the sustainability of such complex socio-ecological systems, involving species facing multi-faceted threats, is a major challenge ahead of conservation biologists [9,25,26]. However, very few perennial monitoring programs of flying-foxes dynamics are on-going (Australia, Madagascar and New Caledonia; [10,27,28], thereby preventing the assessment of population dynamics and the onset of effective conservation actions. This situation is partly due to the notorious difficulty of monitoring highly mobile, gregarious and nocturnal organisms such as flying-foxes [29]. Count data are then associated with high spatial and temporal variance, thus reducing the ability to detect significant population trends.

Bats are the only terrestrial native mammals of the New Caledonian archipelago (South Pacific, Melanesia), and this biodiversity hotspot is hosting four flying-fox species, three of them being endemic [30]. The two largest species, the endemic ornate flying-fox *Pteropus ornatus* (Gray, 1870) and the native Pacific flying-fox *Pteropus tonganus* (MacGillivray, 1960), are hunted for food by all communities inhabiting the island. Furthermore, flying-foxes play a central role in the culture of the Melanesian community (Kanak) [31,32] especially during the yam celebration, the main social event of the Kanak culture [33,34]. Flying-foxes have a relatively 'slow' demography (maximum one young per female per year) and their resilience to the current harvesting pressure in New Caledonia is unknown.

Here, in an attempt to provide first evidences about population dynamics and harvesting rates of flying-foxes in New Caledonia, we took advantage of expert interviews to gather local knowledge about location of diurnal roosts since the early 1970's. This survey has led to a large-scale roost inventory in the largest region of New Caledonia, the Northern Province, to assess long-term persistence of flying-fox roosts as well as their specific composition. In addition, we analysed data from a sample of roosts that has been monitored annually in order to provide estimates for population size and trend (2010–2016). Combining such data to a recent household survey on food consumption, we derived harvesting rates for *Pteropus ornatus* and

P. tonganus combined. Finally, we discussed potential actions to be undertaken to ensure the long-term sustainability of flying-fox hunting in New Caledonia.

Methods

Model species

The ornate flying-fox *Pteropus ornatus* is one of the three species endemic to New Caledonia and considered as Vulnerable (IUCN, 2018). The Pacific flying-fox *P. tonganus* is widespread over South Pacific islands and considered as Least Concern [11]. Both species are large-bodied fruit bats with a wing-span of 100–110 cm and weight averaging 669 ± 69 g ($N = 58$) and 629 ± 73 g ($N = 8$) for adult *P. ornatus* and *P. tonganus*, respectively [27,35,36]. These two species occur over the whole New Caledonia and share ecological requirements to a large extent. Diurnal roosts typically gather the two species on the same trees.

P. ornatus and *P. tonganus* show similar reproductive schedules with mating occurring from March to May. The gestation period lasting about six months, most births are observed from mid-September to mid-November. Lactation spans until March/April, such that breeding females are involved in reproduction all year long (S1 Fig). Females can breed from the age of three years and raise one offspring per year (occurrence of twins being exceptionally recorded; [20,31,36]).

Study area, expert interviews, roost inventory, count methods & annual bags

The surveys took place in the Northern Province of New Caledonia mainland (21.1˚ S, 164.9˚ E; 9583 km^2 i.e. 52% of the territory). It is composed of 203 Melanesian tribes (Kanak) in 17 municipalities and totalling 18.8% (50,487 people including 35.578 Kanaks) of the whole New Caledonian population [37]. A roost inventory was based on field records and interviews of local experts including hunters, naturalists, nature guides, wildlife rangers and land owners, from Kanak and other communities. The survey was completed between 2006 and 2009 and covered 87% of the Northern Province area. The experts were identified according to their local reputation regarding flying-fox knowledge. The interviews were conducted to collect expert knowledge about roost locations and their history (current status, disappearance or recent appearance). A total of 370 persons were interviewed among which 219 provided relevant information.

Following this survey, a sample of 35 roosts was selected in 2008, spread over the whole Northern Province and encompassing the whole range of roost size (35–4,000 bats) to estimate the relative proportion of the two species. Direct observations were made at large distance (>100m), with a 20×60 telescope to avoid disturbance. This study was approved by the environmental service of the Northern Province of New Caledonia. We got permission from all land owners in case roosts were located on private land. All detected individuals were identified as *P. ornatus* or *P. tonganus* based upon coat colour and the shape of the golden breast patch. The specific proportion obtained at each roost was then averaged across the 35 roosts and weighted by roost size (estimated with the same method as described below). To ascertain this specific proportion, we used an additional source of data based on a sample of animals killed by hunters. The mean proportion between these two independent datasets was used to derive the specific proportion and population size.

Between 2010 and 2016, thirty day roosts, for which the location allowed us to carry out proper counts, were chosen to conduct fly-out counts. This selection gathered roosts of all sizes (roost mean counts ranging from 21 ± 27 to 5328 ± 2893; see Fig 1 and Fig 2) as an

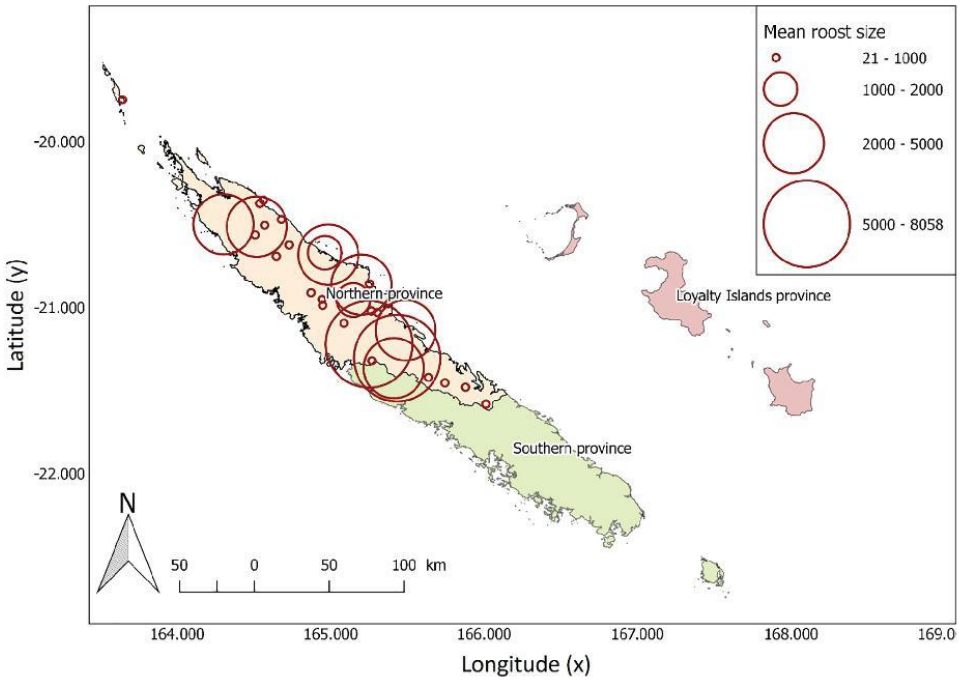


Fig 1. Locations of the 30 surveyed roosts of ornate and Pacific flying-foxes in the Northern Province of New Caledonia. The size of the circles is proportional to the average number of flying-foxes counted at roosts over the 2010–2016 survey period (Geographic coordinate systems: *RGNC* 1991 / Lambert New Caledonia).

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466.g001

attempt to obtain a representative view of the roosts occurring in the Northern Province. However, so as to ensure repeated surveys could be carried out over the long-term given the involvement of local people, roots were also selected for their relative accessibility. As a consequence, the roots counted were closer to tribes than expected by chance (log-log model; $\beta = -0.24 \pm 0.06$, $P < 0.001$). We found no correlation between roost abundance (average across years) and distance to tribe ($r = 0.004$, $P = 0.99$), although we acknowledge this correlation is calculated on a truncated distribution of distance (S2 Fig).

Counts took place annually in September, at the start of the parturition period, characterized by important gathering for both species [36,38,39]. Of the 30 roosts surveyed, 16 have been counted the seven years of the study (average number of counts per roost: 5 ± 2, 180 counts in total). Flying-foxes were counted at dusk (from 1 hour before sunset until no bat was detected for a period of 15 minutes, usually corresponding to 45 minutes after sunset) when leaving the roost for foraging (see also [10,40–42]). The two species cannot be distinguished during fly-out and counts refer thus to total abundance. Fly-out counts realised from a vantage point were preferred over counts realised below the roost [38–42], despite this technique has sometimes been judged as less accurate [43–45]. However, we believe this method was the most appropriate for counting flying-foxes in New Caledonia as: i) roosts are located in dense tropical forests where the canopy often hides a large proportion of animals, ii) flying-foxes are highly sensitive to disturbance when roosting, possibly because of intensive hunting, and do

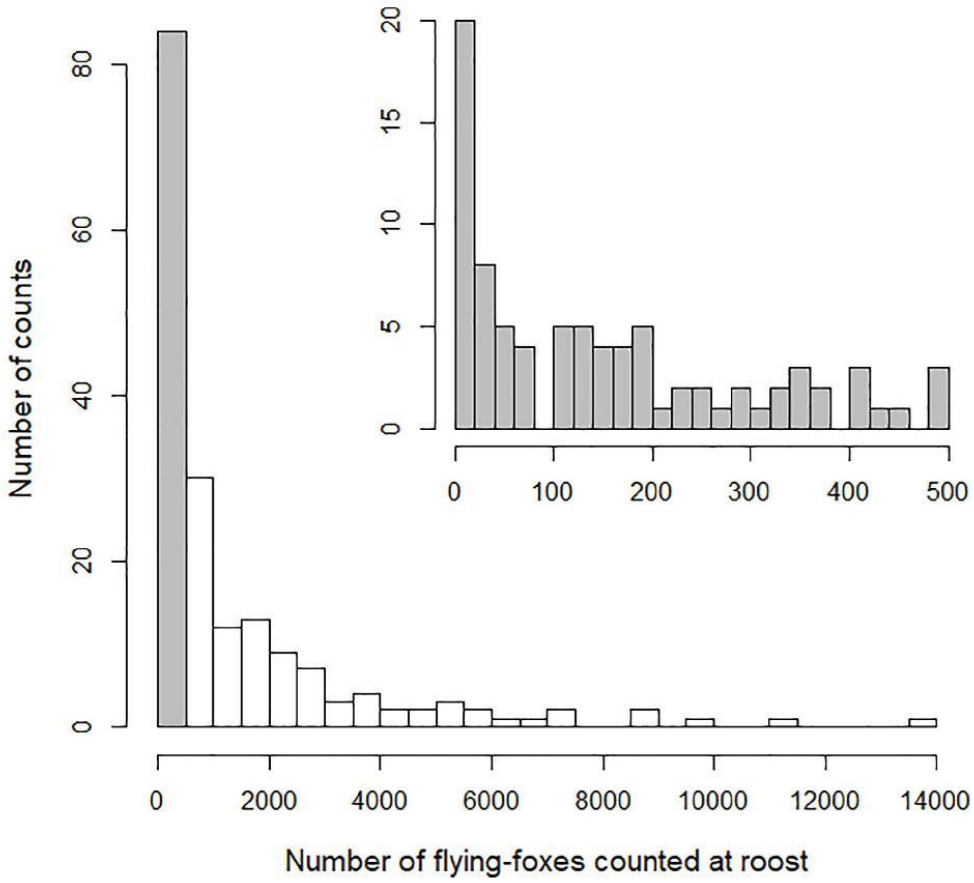


Fig 2. Distribution of the 180 counts made on the sample of 30 flying-foxes roosts of ornate and Pacific flying-foxes in the Northern Province of New Caledonia between 2010 and 2016. Counts of 0 were made in 9 occasions on four different roosts. The inserted histogram further details the distribution of the first interval (0–499 individuals; grey bar).

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466.g002

not tolerate observers walking close to roosting trees (typically <300m) and iii) maximal roost size recorded in New Caledonia (19,000 individuals) did not exceed observers' counting capability [38,39]. Only one roost was counted during daytime from a vantage point because of the exceptional visibility of the animals within the trees. Counts were systematically made by a pair of observers located on the same vantage point, each of them being responsible for counting half of the skyline. A pilot study has been conducted in April 2010 on 21 roosts so as to train 27 observers and identify adequate vantage points in order to maximise count accuracy. To reduce possible bias due to strong daily variations (e.g. because of adverse weather), counts were repeated over three consecutive days and the maximum number was selected for the analyses. For counts performed for one or two days only ($N = 16$), we applied a correction based on the average percentage of flying-foxes missed estimated from counts over three days

(one count, $N^* = N + 28\%$; two counts, $N^* = N_{max} + 18\%$). Data are available as online supplementary material (S1 Fig and S1 File).

The number of flying-foxes harvested over a year was estimated from a sociological survey conducted by Quid Novi for the New Caledonian Government, on household consumption, including natural resources, based on a sample of 200 households per month from all New Caledonian communities in each Province in 2016 and 2017 (Direction de l'Environnement Province Sud, *pers. comm.*).

Data analyses

We tested for the occurrence of a linear trend in total flying-fox abundance over time using Generalized Linear Mixed Models (GLMM) using a negative binomial distribution of error. The negative binomial distribution was preferred over a Poisson distribution because of the large over-dispersion observed in counts. Successive annual counts at the same roost cannot be considered as fully independent statistical units. To account for this, we added roost identity as random factor and a first-order autoregressive correlation structure (AR1) to model residuals [46]. Spatial proximity among roosts can also affect the hypothesis of data independence so we assessed spatial autocorrelation in model residuals. No pattern was detected, as confirmed by the use of *testSpatialAutocorrelation* function, *blemco* package. The adequate random structure was selected according to a likelihood ratio test between umbrella models with and without random structure [46]. As a final step, we plotted the distribution of standardised residuals according to each covariate retained in the best model to verify homoscedasticity. We further investigated the potential inter-annual non-linear variation in flying-fox abundance using Generalized Additive Mixed Models (GAMM), with year as a smooth term and other model specifications as above.

We estimated the total population size of *P. ornatus* and *P. tonganus* in the Northern Province by randomly selecting 30 counts out of the 180 roost counts available using a bootstrap procedure with replacement (1,000,000 iterations). The median population size obtained was then multiplied by the number of roosts recorded in the Northern Province, assuming 1) the roosts left unchecked had a probability of persistence equal to the sample of roosts that have been checked and 2) the fraction of the study area not sampled (13%) host similar roost densities. This procedure assumes all roosts have been detected by local stakeholders in the sampled area and may therefore provide a conservative figure.

Analyses were carried out using R 3.4.0 [47]. Models were run using the function *glmer.nb* from the package *lme4* for GLMMs, the function *gamm* from the package *mgcv* for GAMMs and the function *lme* from the package *nlme* for LMMs. Residual dispersion was assessed using the package *DHARMa*.

Results

Roost persistence based according to expert local knowledge

The information gathered from 219 experts allowed us to identify 494 flying-fox roosts across the Northern Province of New Caledonia. A total of 379 roosts were checked in the field (115 left unchecked due to budget limitation), among which 254 were still active and 125 were no longer found occupied despite intensive research. This represents a loss of 33%. The time scale of this loss was defined following experts' answers, between 30 and 40 years (prior to 2009). No expert notified the appearance of a roost over his/her lifetime.

Roost specific composition, total population size and harvesting rate

Over the 35 roosts surveyed for estimating specific composition, species determination was possible for 19,997 individuals (mean number of individuals per roost: $N = 767 \pm 960$). The proportion of the endemic *P. ornatus* averaged 60% ± 25 (range: 2–100%) and was not significantly correlated with roost size ($r = -0.17$, $P = 0.33$). The proportion of *P. ornatus* derived from animals killed by hunters was higher (77%, $N = 155$). The specific proportion between these two datasets averaged 68.5%.

Flying-foxes roost size averaged 1,425 ± 2,151 individuals (median = 559, range = 0–12,504; $N = 180$ counts on 30 roosts; Figs 1 & 2). Considering solely the 16 roosts surveyed over the 7 years of the study, counts averaged 1,625 ± 2,552 individuals (median = 554, $N = 112$ counts).

Assuming our roost sample was representative for the population occurring in the Northern Province, the median population size of two species combined was estimated at 563,000 flying-foxes (90% Confidence Interval: [338,000–859,000]) distributed across an estimated 399 roosts. Considering the estimated specific composition, population size was estimated at 232,000–588,000 and 106,000–271,000 for *P. ornatus* and *P. tonganus*, respectively. With an annual number of flying-foxes killed by hunters over the Northern Province estimated at 45,724, the median harvesting rate reached 9.4% [5.3–13.5] for both species combined.

Temporal variation in flying-fox abundance

Among the 30 roosts monitored with annual fly-out counts, three roosts showed temporary disappearance (one year) over the seven years of the study, and another roost hosting 481 ± 374 individuals between 2010 and 2012, fell down to 5 individuals in 2013 and none over the last 3 years.

Roost counts showed a strong among-year variation with an average coefficient of variation of 85% (range among roosts: 37–162%, $N = 30$ roots; Fig 2, S3 Fig). Overall abundance of flying-foxes showed no significant temporal trend between 2010 and 2016 (GLMM, $\beta = -0.075 \pm 0.088$ on log scale, $P = 0.4$). The GAMM analysis revealed a significant non-linear variation of the number of flying-foxes over time with a slight increase from 2010 to 2011, followed by a decline until 2014 and another slight increase until 2016 (estimated degree of freedom = 3.52, $F = 2.83$, $P = 0.02$; Fig 3).

Discussion

A third of the 379 diurnal roosts of flying-foxes for which we collected a precise location from local knowledge in the Northern Province of New Caledonia seems to have disappeared over 30–40 years (1970's-2000's). Diurnal roosts typically hosted the two species, *Pteropus tonganus* and *P. ornatus*, with a higher proportion of the latter (60%), endemic to New Caledonia, and gathered an average of 1,425 ± 2,151 individuals. We estimated the total population size of these two species for the Northern Province at 338,000–859,000 flying-foxes distributed over ca. 400 roosts. The annual hunting bag by the different communities composing the Northern Province suggested an annual harvesting rate of 5.3–13.5%. A count survey realized between 2010 and 2016 on a sample of 30 roosts showed overall stability with slight inter-annual variations, although one roost went possibly extinct.

Estimates of temporal trends from expert and count surveys

While the count survey revealed an apparent stability of flying-fox numbers between 2010 and 2016, evidence gathered from local experts seems to indicate an important loss of roosts over three to four decades. This apparent contradiction partly arose from the mismatch between

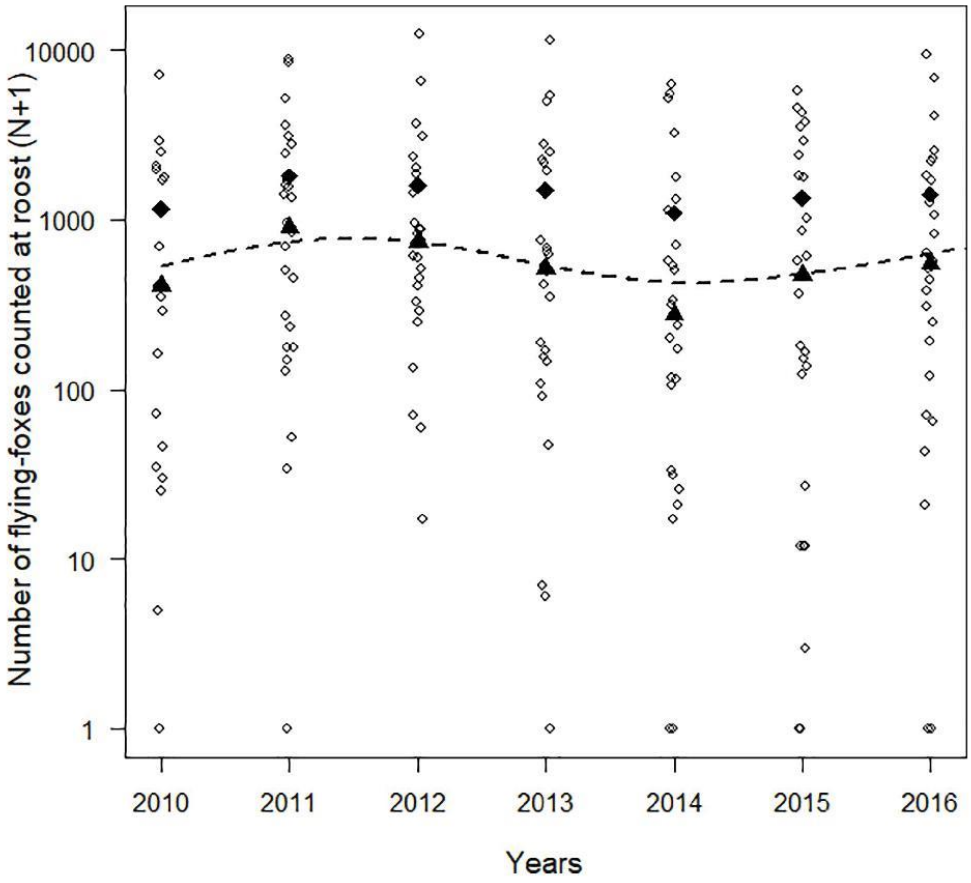


Fig 3. Combined population trends of ornate and Pacific flying-foxes in the Northern Province of New Caledonia from a sample of 30 roosts counted between 2010 and 2016. Annual average and median values are depicted by diamond shapes and triangles respectively. The dotted line refers to the mean predicted value from the GAMM analysis. Note the $\log_{10}$-transformed y-axis.

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224466.g003

survey periods (2010–2016 *vs*. 1969–2009) and lengths (7 *vs*. 30–40 years). Nevertheless, these results could be reconciled if we consider that one of the 30 roosts included in the count survey possibly disappeared over the seven-year period. The disappearance of a third of the roosts over 40 years is equivalent to an annual loss of 0.75%. Reported to a sample of 30 roosts over 7 years, we can expect a loss of 1.6 roosts.

Expert interviews allowed us to collect information on roosts locations, subsequently checked in the field, to estimate flying-fox population dynamics on large spatial and temporal scales, with a relatively limited amount of resources. Such an approach, however, is not free of biases. First, imprecise localisations gathered from experts or failure to detect roosts in the field may have led to the wrong record of a roost loss. If a small roost may indeed remain unnoticed during the day, observations from vantage points at dusk when flying-foxes are leaving their roost ensured a high detection probability. Second, roosts may have moved from

one place to another over the long period of time considered here. Flying-foxes are well known for their high fidelity to roosting sites, even when subject to some level of disturbance [20,48–51]. However, we believe such data provide useful evidence for assessing the status of flying-foxes and, overall, it is unlikely the aforementioned biases can explain the observed loss. This provides an example of how much citizen science can be useful and informative when facing a knowledge gap with no historical record available [52–55].

Counts of animals typically suffer from high variance, especially when considering highly gregarious and mobile species such as flying-foxes [43–45]. The large variance observed here (CV of global average: 151%) certainly reduced the power to detect a significant trend over seven years. It is noteworthy, however, that a significant among-year variation was detected with the generalized additive modelling, suggesting our survey method might be adequate to monitor long-term trends of New Caledonian flying-foxes. In order to limit the impact of between-roost movements on estimates, we systematically conducted counts during the same, relatively restricted, period (September). Count accuracy can also be affected by meteorological conditions or directions used by flying-foxes when leaving the roost to join foraging areas. As an answer to this, we performed counts on three consecutive days in most instances. Movements among a set of connected roosts can also add noise to the data. These two factors, however, if they reduce the statistical power to detect a temporal trend, are unlikely to systematically bias our results. If our results suggest an apparent stability over the short-term, we have however to be cautious as important inter-annual variations may hide an actual decline.

Estimates of population size and harvesting rate

Based upon our expert and roost count surveys, we estimated the flying-fox population size in Northern Province between 338,000 and 859,000 individuals distributed over ca. 400 roosts (*P. ornatus* and *tonganus* combined). Considering median estimates, population size reached 338,000 individuals for the endemic *P. ornatus* and 225,000 for *P. tonganus*.

We estimated harvesting rates by the different communities of the Northern Province of New Caledonia between 5.3 and 13.5%. Hunting of *P. ornatus* and *P. tonganus* is regulated by two globally similar provincial laws on mainland. The hunting period is restricted to 8–10 days in April (weekends only) with a daily quota of five animals per hunter. Hunting is strictly forbidden at <300m from roosting sites and after dusk. Such regulations, however, only slightly overlap with the schedule of traditional hunting by the Kanak community around Yam celebration (S1 Fig). The Yam celebration, the main social event of the Kanak community (105,000 persons in New Caledonia; [37]), includes in most tribes a traditional meal, typically including flying-foxes, and occurs each year between February and July (S1 Fig; [32,34,56]). This mismatch between regulation and main use is likely to encourage poaching activities, by all communities, especially given the relatively weak law enforcement.

In New Caledonia, flying-foxes are mostly hunted in flight with fire arms shortly after they leave diurnal roosts for foraging at dusk and at night. Crippling losses inherent to this hunting technique may significantly increase mortality rates due to hunting as 1) a proportion of bats are only wounded and die shortly after and 2) hunters recover only a fraction of the animals they killed, as finding a flying-fox in the dense tropical vegetation with low luminosity is difficult. In addition, gunshots used for hunting flying-foxes were regularly recorded during our count survey in September (1 ± 6 per count, range: 0–100; $N = 441$ roost counts), suggesting poaching actually occurs throughout the year. Poaching is indeed supported by an illegal trade with one flying-fox worth 1000–7000 XPF on black market (10–70 USD; IAC, *unpub. data*). Altogether, further data are needed to more precisely estimate harvesting rates and to investigate whether current hunting bags are sustainable [57]. The relatively 'slow' demography of

Pteropus species (delayed maturity of females at 3-yr-old, maximum of one offspring per year, maximum age in captivity up to 30 yr-old [58], mean age in the wild of 7–15 years [13,59,60]) suggests their populations can only sustain a low to moderate harvesting rate [10,12,18–20,61]. Current regulations are ill-adapted to the use of flying-foxes by most stakeholders, a context probably promoting poaching. An adaptive management strategy including open discussions between stakeholders about the period of hunting, the onset of a maximal quota, based on our results, and the systematic tagging of killed animals might improve the situation by reducing poaching, providing local specificities are appropriately accounted for.

Bushmeat trade has been widely recognized as having a strong impact on animal populations [62]. Regarding flying-foxes, hunting has been probably the main factor leading to the extinction of *P. tokudae* on Guam [11,13,20,63,64]. Poaching can occur directly at roosts, leading to a large number of animals killed in addition to disturbance, the latter being identified as one of the main factor causing roost desertion [20,51,65]. In Niue Island (South Pacific), flying-foxes abandoned their roost, following intense disturbance by hunting, and returned only after 5–10 years [66]. MacKinnon et al. (2003) reported that 27 of 154 *P. rufus* roosts surveyed in Madagascar were abandoned over 10 years, mainly as a result of hunting and destruction of roost trees [67]. Flying-foxes typically show high roost fidelity. Nevertheless, high level of perturbation may force them to desert and cause major disruption to populations [20,48,49,51,68]. The loss of flying-fox roosts we documented here may, at least partially, be the consequence of direct but also indirect (disturbance) effects of hunting.

Pteropus species in New Caledonia face multiple threats

Current knowledge highlights a negative impact of various environmental factors on flying-fox populations worldwide: habitat destruction, hunting, extreme climatic events (cyclone, heat wave) and invasive species [19,20,28,65,69]. In New Caledonia, human activities, such as farming, mining (nickel extraction) and urbanisation [70,71] have reduced the extent, and increased the fragmentation, of wet primary forests by 70% [30]. Wet forests constitute the main habitat of *Pteropus* species for both roosting and foraging [20,72,73]. New Caledonia is also currently subject to an increase of fires leading to further forest loss [74–77]. Moreover, the archipelago is exposed to cyclones which may affect flying-foxes directly (injury, mortality) but also indirectly by damaging forests and temporarily depleting fruit and flower resources. Cyclones entail cascading effects by forcing them to feed near human settlements, sometimes directly on the ground exposing them to poaching and predation [28,78,79].

Culling programs have also been undertaken following perceived bat-human conflicts regarding fruit production and risk of disease transmissions to humans, notably in Australia and Mauritius [80–82]. New Caledonian flying foxes are also potentially exposed to this risk as highlighted by the killing of 39 flying-foxes in 2015 in the Southern province to estimate the prevalence of Nipah virus in the wild following detections in captive individuals (Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales de Nouvelle-Calédonie, *pers. comm.*).

Finally, a previously unsuspected threat has been recently identified with evidence of predation or competition for food resources by invasive species such as cats, dogs, rats or ants [83–85]. In New Caledonia, flying-foxes are commonly found in cat scats all-year round, and in most of forest habitats, but both the way predation is achieved and its impact on populations remains to be assessed [86].

Conclusions and recommendations

Here we provided first estimates of population size and dynamics of two flying-fox species over the largest province of the New Caledonian mainland. There, flying-foxes play a central

role in forest ecosystem functioning and are major game species for the different communities composing New Caledonia. Evidences for intensive hunting and poaching practices suggest annual bags are substantial and further data on flying-fox demography (anthropogenic mortality, fecundity but also movements) are critically needed to assess the long-term sustainability of the species use and, if necessary, to set new hunting regulations.

Supporting information

S1 Fig. Annual biological cycle of *Pteropus ornatus* and *P. tonganus* in New Caledonia and temporal extent of the legal hunting period and of the Yam celebration.
(TIF)

S2 Fig. Distance to (a) the nearest town and (b) the nearest tribe according to whether the flying-fox roosts were part of the set of roosts selected for fly-out counts (counted: yes/no). (c) Correlation between the average size of roost and distance to the nearest tribe (both variables are log-10 transformed; r = 0.004, P = 0.99).
(TIF)

S3 Fig. Time-series of flying-fox counts (*Pteropus ornatus* and *P. tonganus* combined) for each of the 30 roosts surveyed in the Northern Province of New Caledonia between 2010 and 2016. Counts were made in September during the pre-parturition period over one to three consecutive days (maximum counts used for analyses with correction if less than three counts were performed, see Methods). Red dots indicated counts of 0.
(TIF)

S1 File. Time-series of flying-fox counts (*Pteropus ornatus* and *P. tonganus* combined) for each of the 30 roosts surveyed in the Northern Province of New Caledonia between 2010 and 2016. Counts were made in September during the pre-parturition period over one to three consecutive days (count_repetition).
(XLSX)

Acknowledgments

We thank the IAC staff members for their support in the field and the population of the Northern Province for sharing their knowledge on flying-foxes. The Wildlife Ranger Brigade of the Northern Province, local NGOs (Association pour la Conservation des Chauves-Souris, Société Calédonienne d'Ornithologie and Dayu Biik) and people from Northern Province helped us in the field for observations and roost censuses. We also want to thank people from the customary areas of Hoot Ma Whaap, Paicî-Cèmuhi, Ajië Aro, Xârâcùù for allowing us to work on customary lands. We also thank the New Caledonian Government through two of its services, the DAVAR (Direction des Affaires Vétérinaires, Alimentaires et Rurales) and the Agence Rurale and Quid Novi for the provision of the data on household consumption.This study was funded by the Northern Province and IAC. MO received a PhD fellowship from the Southern Province of New Caledonia with additional support from IAC. Finally, we want to thank an anonymous reviewer for constructive comments.

Author Contributions

Conceptualization: Fabrice Brescia.

Data curation: Malik Oedin, Mélanie Boissenin, Jean-Claude Hurlin.

Formal analysis: Malik Oedin, Alexandre Millon.

Funding acquisition: Fabrice Brescia.

Investigation: Malik Oedin, Fabrice Brescia, Mélanie Boissenin, Alexandre Millon.

Methodology: Fabrice Brescia, Mélanie Boissenin.

Project administration: Fabrice Brescia.

Resources: Fabrice Brescia, Jean-Jérôme Cassan.

Supervision: Fabrice Brescia, Eric Vidal, Alexandre Millon.

Validation: Fabrice Brescia, Eric Vidal, Alexandre Millon.

Writing – original draft: Malik Oedin, Alexandre Millon.

Writing – review & editing: Malik Oedin, Fabrice Brescia, Mélanie Boissenin, Eric Vidal, Alexandre Millon.

References

1. Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proc Natl Acad Sci U S A. 2017; https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114 PMID: 28696295
2. Clavero M, Garcia-Berthou E. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends Ecol Evol. 2005; 20: 110–110. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003 PMID: 16701353
3. Fahrig L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Annu Rev Ecol Evol Syst. 2003; 34: 487–515. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
4. Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JEM. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. Nature. 2016; 536: 143–145. https://doi.org/10.1038/536143a PMID: 27510207
5. Millon A, Petty SJ, Little B, Gimenez O, Cornulier T, Lambin X. Dampening prey cycle overrides the impact of climate change on predator population dynamics: a long-term demographic study on tawny owls. Glob Chang Biol. 2014; 20: 1770–1781. https://doi.org/10.1111/gcb.12546 PMID: 24634279
6. Primack RB, Sarrazin F, Lecomte J. Biologie de la conservation. Sciences-Sup, Dunod éditions, Paris.; 2012.
7. Rosser AM, Mainka SA. Overexploitation and Species Extinctions. Conserv Biol. 2002; 16: 584–586. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01635.x
8. Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, et al. Extinction risk from climate change. Nature. 2004; 427: 145–148. https://doi.org/10.1038/nature02121 PMID: 14712274
9. Nichols JD, Williams BK. Monitoring for conservation. Trends Ecol Evol. 2006; 21: 668–673. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.08.007 PMID: 16919361
10. Brook CE, Ranaivoson HC, Andriafidison D, Ralisata M, Razafimanahaka J, Héraud J-M, et al. Population trends for two Malagasy fruit bats. Biol Conserv. Elsevier; 2019; 234: 165–171. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.032
11. IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. In: The IUCN Red List of Threatened Species. 2018.
12. Mickleburgh SP, Hutson AM, Racey PA. A review of the global conservation status of bats. Oryx. 2002; 36: 18–34. https://doi.org/10.1017/S0030605302000054
13. Vincenot CE, Florens FBV, Kingston T. Can we protect island flying foxes? Science (80-). 2017; 355: 1368–1370. https://doi.org/10.1126/science.aam7582 PMID: 28360279
14. Cox PA, Elmqvist T, Pierson ED, Rainey WE. Flying Foxes as Strong Interactors in South Pacific Island Ecosystems: A Conservation Hypothesis. Conserv Biol. 1991; 5: 448–454. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00351.x
15. Aziz SA, Clements GR, McConkey KR, Sritongchuay T, Pathil S, Abu Yazid MNH, et al. Pollination by the locally endangered island flying fox (Pteropus hypomelanus) enhances fruit production of the economically important durian (Durio zibethinus). Ecol Evol. 2017; 7: 8670–8684. https://doi.org/10.1002/ece3.3213 PMID: 29152168
16. Fujita MS, Tuttle MD. Flying Foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened Animals of Key Ecological and Economic Importance. Conserv Biol. 1991; 5: 455–463. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00352.x

17. Hansen DM, Galetti M. The Forgotten Megafauna. Science (80-). 2009; 324: 42–43. https://doi.org/10.1126/science.1172393 PMID: 19342573

18. McIlwee AP, Martin L. On the intrinsic capacity for increase of Australian flying-foxes (Pteropus spp., Megachiroptera). Aust Zool. 2002; 32: 76–100. https://doi.org/10.7882/AZ.2002.008

19. Mildenstein T, Tanshi I, Racey PA. Exploitation of Bats for Bushmeat and Medicine. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Cham: Springer International Publishing; 2016. pp. 325–375. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_12

20. Pierson ED, Rainey WE. The biology of flying-foxes of the genus Pteropus: a review. Pacific island flying foxes: Proceedings of an International Conference Conference (DE Wilson and GL Graham, editors) US Fish and Wildlife Service Biological Report (Vol 90). 1992. pp. 1–17.

21. Bani E. Fruit bats of Vanuatu. Pacific island flying foxes: Proceedings of an International Conference Conference (DE Wilson and GL Graham, editors) US Fish and Wildlife Service Biological Report (Vol 90). 1992. pp. 123–127.

22. Bowen-Jones E, Entwistle A. Identifying appropriate flagship species: the importance of culture and local contexts. Oryx. 2002; 36: 189–195. https://doi.org/10.1017/S0030605302000261

23. Lavery TH, Fasi J. Buying through your teeth: traditional currency and conservation of flying foxes Pteropus spp. in Solomon Islands. Oryx. 2019; 53:505–512. https://doi.org/10.1017/S0030605317001004

24. Sinavaiana C, Enright J. The cultural significance of the flying fox in Samoa: a legendary view. Pacific island flying foxes: Proceedings of an International Conference Conference (DE Wilson and GL Graham, editors) US Fish and Wildlife Service Biological Report (Vol 90). 1992. pp. 36–38.

25. Crawford BA, Moore CT, Norton TM, Maerz JC. Integrated analysis for population estimation, management impact evaluation, and decision-making for a declining species. Biol Conserv. 2018; 222: 33–43. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.023

26. Nichols JD, Runge MC, Johnson FA, Williams BK. Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. J Ornithol. 2007; 148: 343–349. https://doi.org/10.1007/s10336-007-0256-8

27. Boissenin M, Oedin M, Brescia F. Variations d'effectifs, déplacements et régime alimentaire des roussettes en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpubl report http//www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2016;

28. Westcott DA, Caley P, Heersink DK, McKeown A. A state-space modelling approach to wildlife monitoring with application to flying-fox abundance. Sci Rep. Springer US; 2018; 8: 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-17765-5

29. Westcott DA, Fletcher CS, McKeown A, Murphy HT. Assessment of monitoring power for highly mobile vertebrates. Ecol Appl. 2012; 22: 374–383. https://doi.org/10.1890/11-0132.1 PMID: 22471097

30. Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature. 2000; 403: 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501 PMID: 10706275

31. Boissenin M, Brescia F. Etude bioécologique des Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2009.

32. Fossier C, Sabinot C, Bouard S, Boissenin M, Bako G, Pujapujane A, et al. Amélioration des connaissances sur les roussettes des Îles Loyauté. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2017.

33. Leblic I. Les clans pêcheurs en Nouvelle-Caledonie. Cah Sci Hum. 1989; 25: 109–123.

34. Ignames Leblic I., interdits et ancêtres en Nouvelle-Calédonie. J Soc Ocean. 2002; 115–127. https://doi.org/10.4000/jso.1439

35. Boissenin M, Brescia F. Variations d'effectifs, déplacements et régime alimentaire des roussettes en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2015.

36. Brescia F. Amélioration des connaissances et recommandations pour la sauvegarde des populations de Mégachiroptères (Rroussettes) en Province Sud de la Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2007.

37. ISEE. Recensement de la population 2014. Synthèse N˚35. Institut de la statistique et des études économiques Nouvelle-Calédonie. Unpublished report. http://www.isee.nc/population/demographie. 2014.

38. Boissenin M. Suivi de gîtes pilotes de Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2010.

39. Boissenin M. Proposition de projet pour la mise en place d'un programme de suivi à long terme des tendances évolutives des Mégachiroptères (roussettes) en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Institut Agronomique Néo-calédonien (IAC), Unpublished report. http://www.iac.nc/ressources-publications/catalogue-en-ligne-gaiac. 2010.

40. Eby P, Richards G, Collins L, Parry-Jones K. The distribution, abundance and vulnerability to population reduction of a nomadic nectarivore, the Grey-headed Flying-fox Pteropus poliocephalus in New South Wales, during a period of resource concentration. Aust Zool. 1999; 31: 240–253. https://doi.org/10.7882/AZ.1999.024

41. Kunz TH, Betke M, Hristov NI, Vonhof MJ. Methods for assessing colony size, and relative abundance of bats. In: Kunz TH, Parsons S, editors. Ecological and behavioral methods for the study of bats. 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland; 2009. pp. 133–157.

42. Utzurrum RCB, Wiles GJ, Brooke AP, Worthington DJ. Count Methods and Population Trends in Pacific Island Flying Foxes. In: O'Shea TJ, Bogan MA, editors. Monitoring Trends in Bat Populations in the United States and Territories: Problems and Prospects. US Geological Survey Information and Technology Report 2003–003, Washington, DC, USA; 2003. pp. 49–61.

43. Forsyth DM, Scroggie MP, McDonald-Madden E. Accuracy and precision of grey-headed flying-fox (Pteropus poliocephalus) flyout counts. Wildl Res. 2006; https://doi.org/10.1071/wr05029

44. Westcott D, McKeown A. Observer error in exit counts of flying-foxes (Pteropus spp.). Wildl Res. 2004; 31: 551. https://doi.org/10.1071/WR03091

45. Westcott DA, Heersink DK, McKeown A, Caley P. The status and trends of Australia's EPBC-Listed flying-foxes. CSIRO, Australia 2015.

46. Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York, NY: Springer New York; 2009. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6

47. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. http://www.R-project.org/. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017.

48. Hahn MB, Patz JA, Gurley ES, Epstein JH, Daszak P, Islam MS, et al. The role of landscape composition and configuration on Pteropus giganteus roosting ecology and Nipah virus spillover risk in Bangladesh. Am J Trop Med Hyg. 2014; 90: 247–255. https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0256 PMID: 24323516

49. Mildenstein TL, Stier SC, Nuevo-Diego CE, Mills LS. Habitat selection of endangered and endemic large flying-foxes in Subic Bay, Philippines. Biol Conserv. 2005; 126: 93–102. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.001

50. Parsons JG, Robson SKA, Shilton LA. Roost fidelity in spectacled flying-foxes Pteropus conspicillatus: Implications for conservation and management. In: Law B, Eby P, Lunney D, Lumsden L, editors. The biology and conservation of Australasian bats. I. Royal Zoological Society of NSW, Mosman; 2011. pp. 66–71.

51. Racey PA, Goodman SM, Jenkins RKB. The ecology and conservation of Malagasy bats. In: Fleming TH, a PA, editors. Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation. Chicago University Press, Chicago; 2009. pp. 369–404.

52. Brook RK, McLachlan SM. Trends and prospects for local knowledge in ecological and conservation research and monitoring. Biodivers Conserv. 2008; 17: 3501–3512. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9445-x

53. Huntington HP. Using traditional ecological knowledge in science: Methods and applications. Ecol Appl. 2000; 10: 1270–1274. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1270:UTEKIS]2.0.CO;2

54. Predavec M, Lunney D, Shannon I, Lemon J, Sonawane I, Crowther M. Using repeat citizen science surveys of koalas to assess their population trend in the north-west of New South Wales: scale matters. Aust Mammal. 2018; 40: 47. https://doi.org/10.1071/AM16059

55. Ziembicki MR, Woinarski JCZ, Mackey B. Evaluating the status of species using Indigenous knowledge: Novel evidence for major native mammal declines in northern Australia. Biol Conserv. 2013; 157: 78–92. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.004

56. Bourret D. Etude ethnobotanique des Dioscoréacées alimentaires: Ignames de Nouvelle Calédonie. http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:07262. 1973.

57. Milner-Gulland EJ, Akçakaya HR. Sustainability indices for exploited populations. Trends Ecol Evol. 2001; 16: 686–692. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02278-9

58. Fox S, Luly J, Mitchell C, MacLean J, Westcott DA. Demographic indications of decline in the spectacled flying fox (Pteropus conspicillatus) on the Atherton Tablelands of northern Queensland. Wildl Res. 2008; 35: 417–424. https://doi.org/10.1071/WR07127

59. Tidemann CR, Nelson JE. Life Expectancy, Causes of Death and Movements of the Grey-Headed Flying-Fox (Pteropus poliocephalus) Inferred from Banding. Acta Chiropterologica. 2011; 13: 419–429. https://doi.org/10.3161/150811011X624901

60. Vardon MJ, Tidemann CR. The black flying-fox (Pteropus alecto) in north Australia: juvenile mortality and longevity. Aust J Zool. 2000; 48: 91. https://doi.org/10.1071/ZO99060

61. Niel C, Lebreton J-D. Using Demographic Invariants to Detect Overharvested Bird Populations from Incomplete Data. Conserv Biol. 2005; 19: 826–835. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00310.x

62. Ling S, Milner-Gulland EJ. Research Notes: Assessment of the Sustainability of Bushmeat Hunting Based on Dynamic Bioeconomic Models. Conserv Biol. 2006; 20: 1294–1299. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00414.x PMID: 16922245

63. Sheherazade Tsang SM. Roost of gray flying foxes (Pteropus griseus) in Indonesia and records of a new hunting threat. Diversity. 2018;10. https://doi.org/10.3390/d10030102

64. Wiles GJ, Payne NH. The trade in fruit bats Pteropus spp. on Guam and other Pacific islands. Biol Conserv. 1986; 38: 143–161. https://doi.org/10.1016/0006-3207(86)90070-4

65. MacKinnon J, Hawkins C, Racey P. Pteropodidae, Fruit bats, Fanihy, Angavo. The Natural History of Madagascar. 2003. pp. 1299–1302.

66. Wodzicki K, Felten H. The Peka, or Fruit Bat (Pteropus tonganus tonganus) (Mammalia, Chiroptera), of Niue Island, South Pacific. Pacific Sci. 1975;

67. Rahaingodrahety V, Andriafidison D, Ratsimbazafy J, Racey P, Jenkins R. Three flying fox (Pteropodidae: Pteropus rufus) roosts, three conservation challenges in southeastern Madagascar. Madagascar Conserv Dev. 2009; 3: 17–21. https://doi.org/10.4314/mcd.v3i1.44131

68. Parsons JG, Wal J Van Der, Robson SKA, Shilton LA. The Implications of Sympatry in the Spectacled and Grey Headed Flying-Fox, Pteropus conspicillatus and P. poliocephalus (Chiroptera: Pteropodidae). Acta Chiropterologica. 2010; 12: 301–309. https://doi.org/10.3161/150811010X537882

69. Jenkins RKB, Andriafidison D, Razafimanahaka HJ, Rabearivelo A, Razafindrakoto N, Ratsimandresy Z, et al. Not rare, but threatened: The endemic Madagascar flying fox Pteropus rufus in a fragmented landscape. Oryx. 2007; 41: 263–271. https://doi.org/10.1017/S0030605307001883

70. Ibanez T, Birnbaum P, Gâteblé G, Hequet V, Isnard S, Munzinger J, et al. Twenty years after Jaffré et al. (1998), is the system of protected areas now adequate in New Caledonia? Biodivers Conserv. 2019; 28: 245–254. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1659-y

71. Jaffré T, L'huillier L. La végétation des roches ultramafiques ou terrains miniers. Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie: les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration IAC Ed, Noumea. 2010. pp. 45–103.

72. McConkey KR, Drake DR. Indirect Evidence that Flying Foxes Track Food Resources Among Islands in a Pacific Archipelago. Biotropica. 2007; 39: 436–440. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00269.x

73. Wiles GJ, Johnson NC. Population Size and Natural History of Mariana Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae) on Sarigan, Mariana Islands. Pacific Sci. 2004; 58: 585–596. https://doi.org/10.1353/psc.2004.0044

74. Gomez C, Mangeas M, Curt T, Ibanez T, Munzinger J, Dumas P, et al. Wildfire risk for main vegetation units in a biodiversity hotspot: Modeling approach in New Caledonia, South Pacific. Ecol Evol. 2015; 5: 377–390. https://doi.org/10.1002/ece3.1317 PMID: 25691965

75. Curt T, Borgniet L, Ibanez T, Moron V, Hély C. Understanding fire patterns and fire drivers for setting a sustainable management policy of the New-Caledonian biodiversity hotspot. For Ecol Manage. 2015; 337: 48–60. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.10.032

76. Dumas P, Toussaint M, Herrenschmidt J, Conte A, Mangeas M. Le risque de feux de brousse sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie: l'Homme responsable mais pas coupable. Rev Géographique l'Est https//journals.openedition.org/rge/4598. 2013; 53.

77. OEIL. Géoportail Vulcain, Impact environnemental des incendies. In: Observatoire de l'Environnement en Nouvelle-Calédonie. 2019.

78. McConkey KR, Drake DR, Franklin J, Tonga F. Effects of Cyclone Waka on flying foxes (Pteropus tonganus) in the Vava'u Islands of Tonga. J Trop Ecol. 2004; 20: 555–561. https://doi.org/10.1017/S0266467404001804

79. Pierson ED, Elmqvist T, Rainey WE, Cox PA. Effects of tropical cyclonic storms on flying fox populations on the South Pacific Islands of Samoa. Conserv Biol. 1996; https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10020438.x

80. Florens FBV, Baider C, Marday V, Martin GMN, Zmanay Z, Oleksy R, et al. Disproportionately large ecological role of a recently mass-culled flying fox in native forests of an oceanic island. J Nat Conserv. 2017; 40: 85–93. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.10.002

81. Florens FBV, Baider C. Mass-culling of a threatened island flying fox species failed to increase fruit growers' profits and revealed gaps to be addressed for effective conservation. J Nat Conserv. 2019; 47: 58–64. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.11.008

82. Olival KJ. To cull, or not to cull, bat is the question. Ecohealth. 2016; 13:6–8. https://doi.org/10.1007/s10393-015-1075-7 PMID: 26631385

83. Dorrestein A, Todd CM, Westcott DA, Martin JM, Welbergen JA. Impacts of an invasive ant species on roosting behavior of an island endemic flying-fox. Biotropica. 2019; 51: 75–83. https://doi.org/10.1111/btp.12620

84. Welch JN, Leppanen C. The threat of invasive species to bats: a review. Mamm Rev. 2017; 47: 277–290. https://doi.org/10.1111/mam.12099

85. Vincenot CE, Collazo AM, Russo D. The Ryukyu flying fox (Pteropus dasymallus)—A review of conservation threats and call for reassessment. Mamm Biol. Elsevier GmbH; 2017; 83: 71–77. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.006

86. Palmas P, Jourdan H, Rigault F, Debar L, De Meringo H, Bourguet E, et al. Feral cats threaten the outstanding endemic fauna of the New Caledonia biodiversity hotspot. Biol Conserv. Elsevier; 2017; 214: 250–259. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.003

8.5 Version publiée de l'article « Cats *Felis catus* as a threat to bats worldwide: a review of the evidence»

Mammal Review

Mammal Review ISSN 0305-1838

REVIEW

Cats *Felis catus* as a threat to bats worldwide: a review of the evidence

Malik OEDIN* *Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Equipe ARBOREAL (AgricultuRe BiOdiveRsité Et vALorisation), BP 73, Portlaguerre, Païta, Province Sud, 98890, New Caledonia and Aix Marseille Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), CNRS, IRD, Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemin, BP 80, Aix-en-Provence, Aix en Provence, 13090, France and Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BPA5, Aix Marseille Université, Nouméa Cedex, 98848, Nouvelle-Calédonie. Email: malik.oedin.iac@gmail.com*
Fabrice BRESCIA* *Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Equipe ARBOREAL (AgricultuRe BiOdiveRsité Et vALorisation), BP 73, Portlaguerre, Païta, Province Sud, 98890, New Caledonia. Email: brescia@iac.nc*
Alexandre MILLON *Aix Marseille Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), CNRS, IRD, Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemin, BP 80, Aix-en-Provence, Aix en Provence, 13090, France. Email: alexandre.millon@imbe.fr*
Brett P. MURPHY *NESP Threatened Species Recovery Hub, Research Institute for the Environment and Livelihoods, Charles Darwin University, Casuarina, NT, 0909, Australia. Email: Brett.P.Murphy@cdu.edu.au*
Pauline PALMAS *Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BPA5, Aix Marseille Université, Nouméa Cedex, 98848, Nouvelle-Calédonie and UMR EIO (UPF-Ifremer-IRD-ILM), Université de la Polynésie Française – BP 52998713, Papeete, Faaa, 98702, Polynésie Française. Email: pauline.palmas@ird.fr*
John C.Z. WOINARSKI *NESP Threatened Species Recovery Hub, Research Institute for the Environment and Livelihoods, Charles Darwin University, Casuarina, NT, 0909, Australia. Email: John.Woinarski@cdu.edu.au*
Eric VIDAL *UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, Université de la Nouvelle-Calédonie, Ifremer) Centre IRD Nouméa - BP A5, Cedex, 98848, New Caledonia. Email: eric.vidal@ird.fr*

Keywords
bats Chiroptera, biodiversity conservation, biodiversity loss, cats *Felis catus*, invasive species, predation, threat

*Correspondence.

Received: 19 June 2020
Accepted: 19 October 2020
Editor: DR

doi: 10.1111/mam.12240

ABSTRACT

1. Cats *Felis catus*, in all their forms (domestic, free-roaming/stray and feral), have been identified as a major global threat to biodiversity, especially birds and small mammals. However, there has been little previous consideration of the extent and impact of predation of bats by cats, or of whether specific characteristics make certain species of bats particularly vulnerable to predation by cats.
2. We reviewed the impact of cats on bats, based on a collation of scientific literature and the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List database. Our aim was to produce a synthesis of the extent to which cats prey upon and threaten bats. We also collated available data on cat diet, which provide information on predation rates of bats by cats.
3. Few studies (n = 44) have identified bat species preyed upon or threatened by cats, with a disproportionate number of studies from islands. In these studies, 86 bat species (about 7% of the global extant tally) are reported as preyed upon or threatened by cats, and about one quarter of these species are listed as Near Threatened or threatened (IUCN categories Critically Endangered, Endangered, or Vulnerable). In IUCN Red List assessments, cats are more frequently mentioned as a threat to threatened or Near Threatened bat species than to non-threatened species (IUCN category Least Concern).

4. In studies reporting on the incidence of bats in cat dietary samples (scats, stomachs and guts), the frequency of occurrence of bats in samples averaged 0.7 ± 2.1% (mean ± standard deviation; n = 102). Many studies had sample sizes that were too small to be likely to detect bats.
5. All forms of cat are reported to kill bats, and such predation has been reported in all major terrestrial habitats. We conclude that predation by cats is an under-appreciated threat to the world's bat species.

Mots clés
chats *Felis catus*, chauves-souris Chiroptera, conservation de la biodiversité, espèces envahissantes, menace, perte de biodiversité, prédation

RESUMÉ EN FRANÇAIS

1. Les chats *Felis catus*, sous toutes leurs formes (domestiques, errants ou harets), ont été identifiés comme une menace mondiale majeure pour la biodiversité, en particulier pour les oiseaux et les petits mammifères. Cependant, l'ampleur de ce phénomène et l'impact de la prédation exercée sur les chauves-souris par les chats n'ont guère été pris en compte jusqu'à présent. En particulier la question de savoir si des caractéristiques spécifiques rendent certaines espèces de chauves-souris particulièrement vulnérables à la prédation par les chats reste en suspens.
2. Nous avons examiné l'impact des chats sur les chauves-souris, en croisant les informations issues de la littérature scientifique sur le sujet et celles disponibles dans la base de données de la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Notre objectif était de produire une synthèse mondiale visant à estimer dans quelle mesure les chats s'attaquent aux chauves-souris et constituent une menace. Nous avons également rassemblé les données disponibles sur le régime alimentaire des chats, qui fournissent des informations sur les taux de prédation des chauves-souris par les chats.
3. Peu d'études (n = 44) ont permis d'identifier des espèces de chauves-souris prédatées et/ou menacées par les chats, un nombre disproportionné d'entre elles concernent les écosystèmes insulaires. Ces études ont permis d'identifier 86 espèces de chauves-souris (environ 7 % des espèces mondiales) représentant des proies ou étant directement menacées par les chats ; environ un quart de ces espèces sont classées comme "quasi menacées" ou "menacées" (catégories de l'UICN : En danger critique d'extinction, En danger ou Vulnérable). Dans les évaluations de la Liste rouge de l'UICN, les chats sont plus fréquemment mentionnés comme une menace pour les espèces de chauves-souris menacées ou quasi menacées que pour les espèces non menacées (catégorie de l'UICN "Préoccupation mineure").
4. Dans les études analysant le régime alimentaire des chats (excréments, estomacs et tubes digestifs) la fréquence d'occurrence des chauves-souris dans les échantillons était en moyenne de 0.7 ± 2.1 % (moyenne ± écart-type ; n = 102). Dans de nombreux travaux, la taille des échantillons était trop petite pour permettre de détecter la prédation sur des chauves-souris.
5. Toutes les formes de chats s'attaquent aux chauves-souris, et cette prédation a été signalée dans tous les principaux habitats terrestres. En conclusion, la prédation des chauves-souris par les chats apparait être une menace sous-estimée au niveau mondial.

INTRODUCTION

With *ca*. 1400 known extant species, bats (Chiroptera) are the second-richest taxonomic order of mammals on Earth (Voigt & Kingston 2016, Burgin et al. 2018). Among them, at least 1280 species have had their conservation status assessed by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). Of these species, 21% are currently considered Near Threatened or threatened (Critically Endangered, Endangered, or Vulnerable) worldwide, and

another 19% are Data Deficient (Frick et al. 2019, IUCN 2020). At least five bat species have also been driven to extinction since the year 1500 (Frick et al. 2019, IUCN 2020). The main threats facing bats are, in decreasing order of importance: 1) the destruction and transformation of their natural habitats for agriculture, wood harvesting or residential and commercial development; 2) other forms of human intrusion and disturbance (including tourism); 3) mining and quarrying; 4) hunting for meat and traditional medicine; and 5) fires and severe weather events such as heat waves or tropical storms (O'Shea et al. 2016, Voigt & Kingston 2016, IUCN 2020). Further threats have been identified recently, such as emergent diseases (e.g. White Nose Syndrome), massive culling for crop protection, and human persecution in response to the risk of bat-borne diseases spreading to humans (Blehert et al. 2009, O'Shea et al. 2016, Aziz et al. 2017, Florens & Baider 2019, Zhao 2020). Several recent studies have also documented the direct or indirect impacts of invasive species on many bat species (Menchetti et al. 2014, Welch & Leppanen 2017, Hernández-Brito et al. 2018, Dorrestein et al. 2019). Among these more recently recognised threats, Welch and Leppanen (2017) highlighted an unexpected, understudied and probably underestimated threat to bats, namely the impact of invasive predators. Of all the invasive predators, the cat *Felis catus* is the species most frequently cited as potentially affecting bats (Welch & Leppanen 2017).

The cat is a medium-sized carnivore domesticated approximately 9500 years before present in the Middle East, and derived from individuals of the African wild cat *Felis silvestris lybica* (Vigne et al. 2004, Driscoll et al. 2007). It has been transported by humans to all permanently inhabited continents and many islands throughout the world, wreaking havoc on native fauna in a variety of environments, from urban to remote natural habitats (Turner & Bateson 2013). Cats can be categorised into three different forms: 1) domestic, that is owned by people, with most or all of their needs supplied by their owners; 2) free-roaming (or stray), that is unowned cats found in and around cities, towns and rural properties and mainly fed by humans (voluntarily or not); and 3) feral, that is unowned cats that live and reproduce in the wild, often remaining remote from humans (Loss et al. 2013, Department of the Environment Australia 2015). Feral cats are descended from domestic cats but are no longer domestic: they returned to the wild state and typically feed on wild prey without interaction with humans. The cat, in all its forms, is recognised as one of the most damaging to biodiversity of all invasive or commensal species (e.g. Lowe et al. 2000, Loss et al. 2013, Doherty et al. 2016), especially on islands (Medina et al. 2011, Nogales et al. 2013, Doherty et al. 2017, Woinarski et al. 2017, 2018, Murphy et al. 2019). As an example, the cat has contributed to 26% of recent (since the year 1500) vertebrate extinctions, that is 63 species (40 birds, 21 mammals and two reptiles), mostly on islands. Another 430 vertebrate species are currently considered as threatened by cats (Doherty et al. 2016).

Bats typically have low reproductive rates, delayed maturity and long gestation periods, naturally compensated for by long lifespans (Racey & Entwistle 2000, Wilkinson & South 2002, Barclay & Harder 2003). Slow life histories make them particularly vulnerable to additional sources of mortality, including anthropogenic threats (McIlwee & Martin 2002, Voigt & Kingston 2016, Fleischer et al. 2017). Moreover, the gregarious behaviour of many bat species at diurnal resting sites leads to large proportions of populations congregating in very small areas, making them particularly vulnerable to repeated predation events and rare disturbance events (Kunz & Fenton 2005, Welch & Leppanen 2017).

Several studies have shown at least occasionally high rates of predation by cats of bats, including threatened species; such predation could be a major threat. For example, Scrimgeour et al. (2012) reported that a single cat was responsible for killing > 100 individuals of the Vulnerable New Zealand endemic short-tailed bat *Mystacina tuberculata* at a tree roost site over a seven-day period. From an analysis of nearly 100 cat dietary samples (scats and stomachs) on Christmas Island, Indian Ocean, Tidemann et al. (1994) reported that the endemic subspecies of the Vulnerable Blyth's flying-fox *Pteropus melanotus* was present in 10% of samples. In New Caledonia, Palmas et al. (2017) analysed 5356 cat scats from 14 sites and found that the three species of *Pteropus* occurring on the island (*Pteropus ornatus*, *Pteropus tonganus* and *Pteropus vetulus*) were present in nine sites and in up to 13% of cat scats at a humid forest site. These examples suggest that the cat may represent a major predator of a range of bat species.

We undertook a global review of the available evidence of the impact of cats on bats through collation of the scientific literature and from evidence in the IUCN Red List database (IUCN 2020). The aims of our paper are fivefold:

1. To provide a comprehensive synthesis of records of bats being preyed upon or threatened by cats. In such an assessment, we note that there may be records of cats preying upon bats, but such predation does not necessarily demonstrate a population-level impact. Conversely, some conservation assessments for individual bat species cite cats as a threat to bat populations, although there may be no published record of predation by cats.
2. To identify whether any family of bats suffers a higher (or lower) incidence of predation by cats than others.
3. To identify whether there is variation in the incidence of predation of bats by cats occurring in different habitats.
4. To evaluate the frequency of occurrence of bats in the diet of cats.

5. To identify knowledge gaps, and to recommend research and conservation priorities that could improve our understanding of, and help reduce, the impact of cats on bat populations.

METHODS

Bat species killed or threatened by cats

We searched publications that identified bat species that are: 1) preyed upon by cats (i.e. for which there is direct evidence of predation); and/or 2) threatened by cats (including instances where cats are reported to be a threat without direct evidence of predation). For that purpose, we searched the Google Scholar database (http://scholar.google.com) in February 2020. We identified additional papers in the references listed in selected publications. Review papers were also checked as they sometimes provided data in a more appropriate form than original studies. The literature search was based on all combinations of the following three categories of words (a + b + c) in English, French and Spanish: a) 'bat' or 'Chiroptera'; b) 'cat' or '*Felis catus*'; and c) 'predation' or 'threat' or 'diet'. For each species of bat identified, a complementary search was made by searching all combinations of the two categories of words (d + e): d) the species' scientific name 'Genus species'; and e) 'cat' or '*Felis catus*'. For each publication, we extracted the following information:

1. Whether the study was conducted in a continental, insular or mainland-Australian context. We treated the mainland of Australia as a distinct category because Australia is the smallest continent and largest island, and because numerous studies of cat diet have been conducted there (Woinarski et al. 2019). Classifying it as a continent or island would have tipped the balance of data towards one category or the other.
2. The type of cat considered in the study with four different categories: domestic or free-roaming (stray), feral, both and any or unknown when the source did not mention any specific type of cat.

We complemented this literature search with a search of the IUCN Red List database (updated in February 2020) to identify bat species for which cats are mentioned as a threat, by searching for 'cat' or '*Felis catus*' in the threats referenced for each bat species for which an IUCN assessment had been published (n = 1280).

Then, we gathered the following information for all bat species recorded in one of the above steps:

1. Family, IUCN category, habitat, roosting types (extracted from the IUCN Red List database).
2. Mean adult body mass (extracted from the literature by searching the combination of the scientific name of the species 'Genus species' and 'weight' in Google Scholar and Google Books, http://books.google.com). Most of the data on mean adult body mass of bats captured by cats were extracted from the electronic supplementary material of Moyers Arévalo et al. (2020; n = 63). For the remaining species (n = 23), when more than one reference was available for body mass, we calculated the mean of these values. The fact that the sample size was not systematically mentioned prevented us from calculating weighted means.
3. The type of corroborating evidence allowing us to identify the predation level of cats on the species, according to four categories: 'listed as a threat' for sources where the cat was mentioned as a threat but no documentation of predation was found; 'anecdotal predation', where we found only one record of predation; 'multiple predation', where we found at least two documented records of predation; and 'not available' where no information about the number of records of predation on the bat species was available (e.g. bat species occurring in the list of prey of cats with no available data on the number of individuals consumed).
4. The type of reference found for each case, according to three categories: published papers only, the mention of cats as a threat in the IUCN assessment only, and the combination of the two previous categories.

Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats

Independently of the previous literature search, we identified peer-reviewed papers by searching in Google Scholar for publications containing different combinations of three categories of words (e + f) in English, French and Spanish: e) 'cat', 'feral cat' or '*Felis catus*'; and f) 'diet'. The objective was to assess the capacity of bat detection in cat dietary studies and incidence of predation of bats by cats. The frequency of occurrence (FO%) is the percentage of individual diet samples (scats, stomachs or guts) that contain remains of a particular prey species (Bonnaud et al. 2007). In this part of our review, we only considered studies based on cat scats, stomachs or guts with macroscopic or microscopic sample analyses. We excluded studies based on prey remains (e.g. bats brought home by pet cats or non-ingested remains of bats killed by cats), as this approach suffers from study-specific biases precluding comparisons of FO% among cat dietary studies. Publications with several sets of samples pooled were broken down by sample type (scats or stomachs/guts) and/or study site and/or seasons when possible. For studies that did not report the FO% of bat remains in cat diet, we checked

the presence of bat species in the area studied, in accordance with the information available in IUCN databases and by searching on Google Scholar the combination of the name of the location with 'bat' or 'Chiroptera'.

Data analyses

We carried out permutation tests to assess whether there was variation, across families and IUCN categories, in the proportion of bat species known to be preyed on by cats. Considering the proportion of cat prey species among all bat species, random models were built for each family or IUCN category by sampling binomial distributions (1000 repetitions). We considered only families with at least five species (14 out of 20 families). The observed number of species reported as captured by cats in a given family or IUCN category was then compared to the random distribution to estimate whether cat prey species are over- or under-represented, at a probability of 0.05. We performed a similar procedure for the 20 types of habitat most frequently used by bats as assessed by the IUCN. We tested whether IUCN assessments differed in terms of the identification of cats as a threat, by comparing bat species in the IUCN categories Critically Endangered, Endangered, and Vulnerable (threatened) and Near Threatened with species in the category Least Concern (non-threatened). For diet studies, we assessed if the number of samples differed between cat dietary studies reporting or not reporting bats, with a binomial Generalised Linear Model. We performed a Kruskal–Wallis chi-squared test to compare bat FO% between islands, mainland Australia and continents. Finally, we used simulations (10000 repetitions) to estimate the probability of finding bat remains in cat dietary studies according to the sample size analysed and for different frequencies of occurrence of bat remains. All statistical analyses, graphics and simulations were performed in R 3.6.0 (R Core Team 2019).

RESULTS

Bat species preyed upon or threatened by cats

We identified 44 scientific publications which reported at least one and up to 24 bat species being preyed upon or threatened by cats (see Appendix S1 for a complete list of references). Among these publications, only four (9%) were specifically dedicated to the study of predation of bats by cats. A total of 28 publications (64%) reported finding dead and/or injured bats (14), bat remains in scats, stomachs and/or guts of cats (13), or both (1). Ten publications (23%) reported opportunistic observations of predation of bats by cats, and six publications (14%) mentioned cats as a threat to bats without providing direct evidence of predation.

Among the 44 publications, 18 were from islands (41%), 12 from mainland Australia (27%), 12 from continents (27%) and two were worldwide studies (5%; Fig. 1; Appendix S2). Forty-one publications specified the type of cat involved in bat predation: 17 concerned domestic or free-roaming (stray) cats, 20 concerned feral cats and four concerned any/unknown cats.

Cats were recorded as a threat in IUCN Red List assessments for 18 bat species ($n = 1280$, 1.4%, Appendix S3). For eight of these 18 species, our literature search failed to identify published records of predation by cats.

We identified 86 species of bats as preyed upon or threatened by cats. This represents 6.1% of all known bat species, from 12 of the 20 bat families (Fig. 2, Appendices S4, S5) and includes bats with various feeding habits (nectarivorous, frugivorous and insectivorous). The average adult weight of bat species preyed upon or threatened by cats was 53.7 g ± 137.8 (mean ± standard deviation), ranging from some of the smallest known bats (2.8 g, *Chilonatalus micropus*) to some of the largest bats (716 g, *Pteropus poliocephalus*). Among the 14 bat families comprising at least five species, the proportional incidence of bat species taken by cats was significantly higher (permutation test, $P < 0.05$, Fig. 2, Appendix S5) for Vespertilionidae (number cat prey species/number of species in the family = 42/438 [9.6%]), Natalidae (4/11 [36%]), Mormoopidae (2/11 [18%]) and Megadermatidae (1/6 [16.7%]) and significantly lower for Hipposideridae (2/94 [2.1%]), Nycteridae (0/16 [0%]), Rhinopomatidae (0/6 [0%]) and Thyropteridae (0/5 [0%]).

Of the 86 species preyed upon or threatened by cats, the IUCN category of one species was Extinct (EX; *Pipistrellus murrayi*) and 22 were threatened or Near Threatened (NT; 26%; four Critically Endangered [CE], four Endangered [EN], 12 Vulnerable [VU] and two NT). Sixty-three species were non-threatened (73%; 61 Least Concern [LC], one Data Deficient [DD] and one Not Evaluated [NE; Table 1]). Without considering the three EX, DD and NE species, these percentages are similar to the conservation status frequency distribution for all bat species. Threatened or Near Threatened species (Critically Endangered, Endangered, Vulnerable, or Near Threatened) represent 27% of bat species preyed upon or threatened by cats, and 26% of bats overall (permutation test: $P = 0.09$). Non-threatened (Least Concern) bats represent 73% of bat species preyed upon or threatened by cats, and 74% of bats overall (permutation test: $P = 0.29$).

Of the 86 bat species recorded as being preyed upon or threatened by cats, 78 were identified through mentions in scientific publications. Among these, only ten species also have predation by cats mentioned as a threat

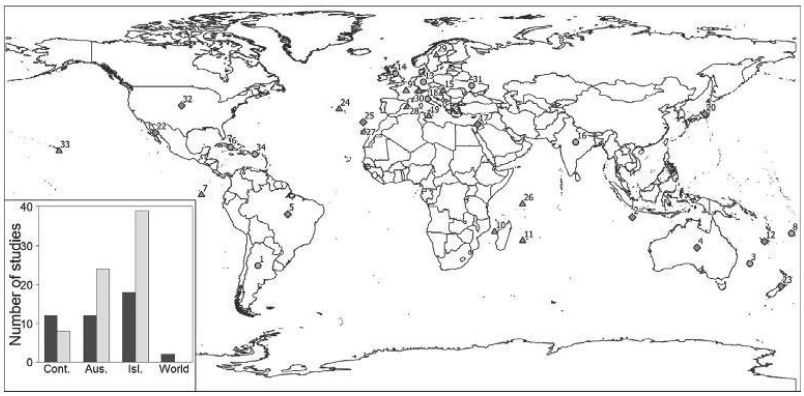


Fig. 1. Geographical distribution of studies where bat species were recorded as being preyed upon or threatened by cats (dot), found in cat diet studies (triangle) or both (diamond). Numbers next to dots refer to the site identification codes given in Appendix S2. Only one dot (and number) is shown per country or island. Inset: Comparison of the number of studies according to geographic setting and study type. The dark grey bars represent studies in which bat species were found to be preyed upon or threatened by cats; the light grey bars represent cat dietary studies (in which bat remains were, or were not found). Studies were grouped according to whether they came from continents (Cont.), the Australian mainland (Aus.), or islands (Isl.), or had a worldwide focus (World).

according to the IUCN. For eight species, evidence of predation by cats came only from their IUCN assessments without any reference to primary evidence of predation by cats. Without considering the three EX, DD and NE species, threatened and Near Threatened (CR, EN, VU and NT) species had a higher percentage (55%, $n = 22$) of species with cats mentioned as a threat by the IUCN than non-threatened species (LC; 8%, $n = 61$), a highly significant difference (binomial GLM, $\beta = 2.60 \pm 0.63$, $P < 0.001$).

For 40 of the 86 bat species identified as preyed upon or threatened by cats, the evidence came from multiple reports of predation ('multiple predation'), for ten species, predation was reported only once ('anecdotal predation'), and, for 12 species, cats were mentioned as a threat to the species in a published paper or in the IUCN Red List assessment but we were unable to find any primary evidence of predation in the published literature ('listed as a threat'). There was no quantitative information available in publications for another 24 bat species ('not available').

For the 86 bat species identified as preyed upon or threatened by cats, the type(s) of cat involved was reported for 60. Domestic or free-roaming (stray) cats were involved in most instances ($n = 34$ bat species), followed by feral cats ($n = 22$) and both types ($n = 4$).

The 20 habitat types most frequently used by the 86 bat species preyed upon or threatened by cats differed from the 20 habitats most frequently used by all bats (Fig. 3). Bat species recorded as preyed upon or threatened by cats were more likely than expected (permutation tests, $P < 0.05$) to occur in the following habitats, in decreasing order of importance: 'Forest – Temperate', 'Artificial/Terrestrial – Urban Areas', 'Caves and Subterranean Habitats (non-aquatic) – Other Subterranean Habitats', 'Artificial/Terrestrial – Pastureland', 'Shrubland – Subtropical/Tropical Dry', 'Shrubland – Mediterranean-type Shrubby Vegetation', 'Artificial/Terrestrial – Arable Land', 'Shrubland – Temperate', 'Grassland – Temperate' and 'Grassland – Subtropical/Tropical Dry'. By contrast, bats were less likely to be recorded as preyed upon or threatened by cats than expected (permutation tests, $P < 0.05$) if they used, in order of importance: 'Forest – Subtropical/Tropical Moist Lowland', 'Forest – Subtropical/Tropical Moist Montane' and 'Savanna – Dry'.

Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats

We found 77 studies focusing on cat diet, providing 103 different sets of samples (studies broken down by sample type, site or season) in which bat species could have been detected (i.e. bats are present in the sampling area; Appendix S6). Bat remains were found in 20, including 19 where FO% information was available, of the 103 sets of samples (19%), across 10 studies. This included 17 sets of samples in which bats were identified to the genus or species level. Across studies, the FO% of bat remains in cat diet (scat or stomach/gut) averaged 0.7 % ± 2.1 (mean ± standard deviation), but was highly variable, ranging from 0 to 13% (Fig. 4a, $n = 102$). We found no statistically significant differences in average FO% of bats

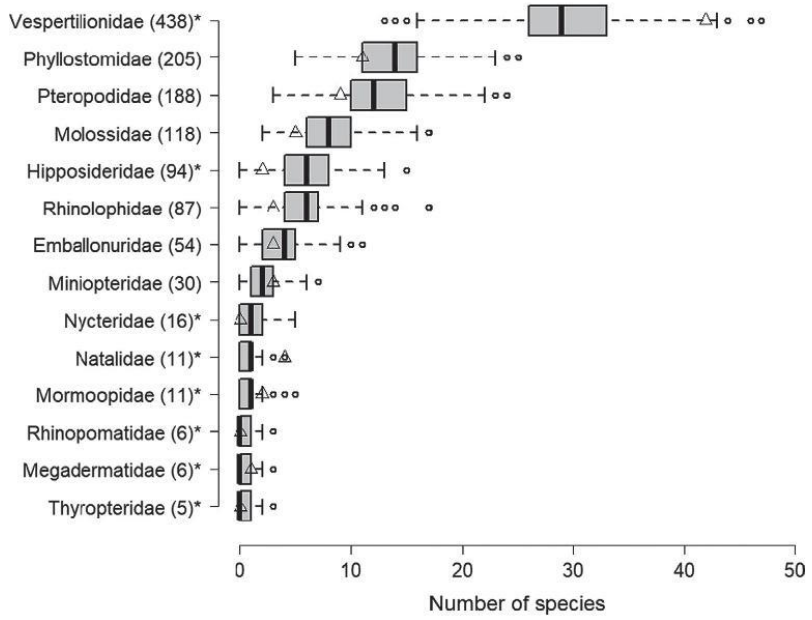


Fig. 2. Susceptibility of the different bat families to predation by cats (restricted to families with at least five species, species number in parentheses). The boxplots represent the distribution of the number of species expected to be preyed upon according to the overall percentage of cat prey species (6.7%; permutation test with 1000 repetitions). The triangles represent the actual number of species recorded as preyed upon or threatened by cats. The asterisks identify the families with a significant departure from random expectations (higher in Vespertilionidae, Natalidae, Mormoopidae and Megadermatidae; lower in Hipposideridae, Nycteridae, Rhinopomatidae and Thyropteridae). The boxes indicate the upper and lower quartiles, the whiskers indicate the ranges of the bottom 25% and top 25% of the data values and the unfilled circles indicate outliers.

Table 1. International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List conservation status of all 1281 bat species that have been placed in a category, and of the 86 species that are identified as being preyed upon or threatened by cats

	Number of bat species		
IUCN categories	All	Preyed upon or threatened by cats	Percentage of bat species preyed upon or threatened
Extinct (EX)	5	1	20%
Critically Endangered (CR)	23	4	17%
Endangered (EN)	60	4	6.7%
Vulnerable (VU)	109	12	11%
Near Threatened (NT)	80	2	2.5%
Least Concern (LC)	759	61	8.0%
Data Deficient (DD)	244	1	0.4%
Not Evaluated (NE)	1	1	100%
Total	1281	86	6.7%

in cat diets between islands (mean ± standard deviation FO% 1.0% ± 2.7; n = 55), mainland Australia (mean ± standard deviation FO% of 0.5% ± 1.3; n = 37) and continents (no bats found in any studies, n = 11; Kruskal–Wallis chi-squared = 1.03, df = 2, P = 0.60).

The number of cat dietary samples per set averaged 196 ± 246 (mean ± standard deviation; median = 124, n = 102). We found that the number of samples per set of cat diet studies that did not record bats as a dietary item was smaller than the sample size for studies that did

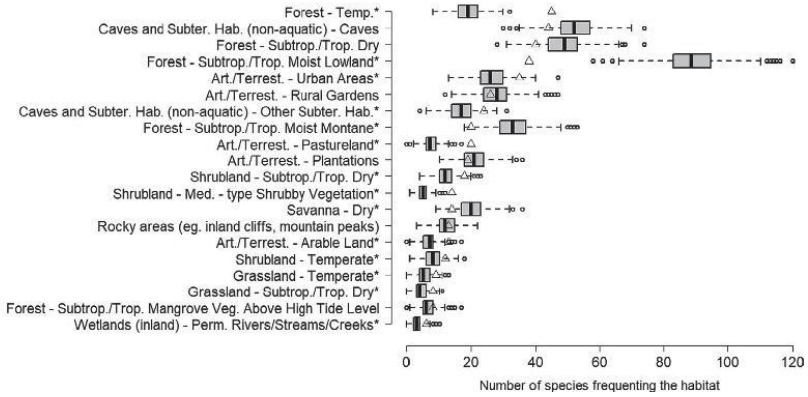


Fig. 3. Comparison of the distribution of bat species among the 20 habitat types recorded as mainly frequented by bats (International Union for Conservation of Nature database). The boxplots represent the distribution of the number of species frequenting the habitat expected according to the overall proportion of predicted species (11%; permutation test with 1000 repetitions). The triangles represent the actual number of species frequenting the habitat recorded as preyed upon or threatened by cats. The asterisks identify the habitats with a significant departure from random expectations, either way. Note that the 20 habitat types mainly frequented by bats represent 87% of habitats for bat species preyed upon or threatened by cats and 85% for all bat species. The boxes indicate the upper and lower quartiles, the whiskers indicate the ranges of the bottom 25% and top 25% of the data values and the unfilled circles indicate outliers.

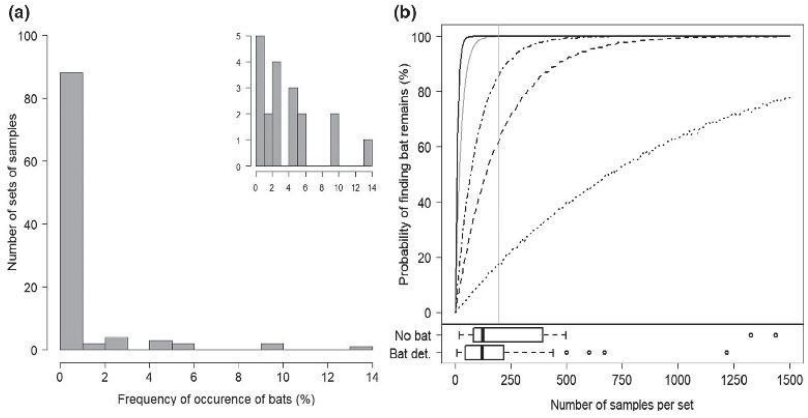


Fig. 4. (a) Distribution of the frequency of occurrence (FO%) of bats in the diet of cats, from the 76 cat diet studies in which bat FO% was calculated, representing 102 sets of samples. The main histogram represents the distribution of FO% for all sets of samples, while the inserted histogram represents the distribution of FO% for sets where bats were found (n = 19). (b) Estimation of the probability of finding bat remains in cat diet according to the number of samples per set, and the true FO% and comparison of the number of samples per set according to whether bats were detected. The solid line corresponds to a FO% of 10%, dot-dashed line to a FO% of 1%, short-dashed line to a FO% of 0.5%, dotted line to a FO% of 0.1% and the curved grey line to the average FO% of 3.9%. The vertical grey line represents the average number of samples per set. Boxplots represent the number of samples per set of diet studies where bats have been detected (Bat det.) or not (No bat).

detect bats (GLM, $\beta = 0.002 \pm 0.001$, $P = 0.052$; Fig. 4b). Considering the average FO% for sets of samples where bat remains have been found of 3.9%, our simulation analysis revealed that 84% of sets had a sufficient number of samples to have 80% probability of detecting bat remains (Fig. 4b, $n = 102$). However, only 3% of the sets provided a number of samples sufficient to have 50% probability to detect the lowest non-zero FO% recorded of 0.1%, and the average number of samples per set of 196 ensures only an 18% detection probability of a true 0.1% FO% (Fig. 4b).

DISCUSSION

Published data relating to predation of bats by cats are scarce, with a disproportionate number of studies from islands. This limited information base is likely to give a very fragmentary view of the global impact of predation by cats on bat populations. Notwithstanding this, we were able to identify 86 bat species (about 7% of the global tally) that are preyed upon or threatened by cats, about one quarter of which are threatened with extinction. We also found that, in IUCN Red List assessments, cats were more frequently mentioned as threats for threatened or Near Threatened bat species than for non-threatened species. We conclude that predation by cats is an underappreciated threat to the world's bat species.

Our research highlights a lack of dedicated studies on the impacts of predation of bats by cats. Information from such studies is needed to improve assessment and understanding of the magnitude of the threat that cats pose to the survival of some bat species. A constraint on our review was that many cat dietary studies did not identify bats preyed upon by cats to the species level, at least in part because the morphological features distinguishing bat species may no longer be apparent in fragments in cat stomachs or faeces. For example, Woolley et al. (2019) reported that 64% of Australian cat dietary studies that reported bats in cat samples did not identify the species of bat consumed. Hence, our results are likely to underestimate the variety of bat species killed by cats substantially. Since cats generally prefer to catch and consume live prey rather than to eat carrion (Woinarski et al. 2019), we assume that most of the bats consumed by cats were killed by them.

Bat species preyed upon or threatened by cats

Predation of bats by cats appears to be a widespread phenomenon. Indeed, 86 bat species were identified as preyed upon or threatened by cats, and these species varied widely in terms of body mass, diet and preferred habitat. Our collation revealed that some of the world's largest bats (e.g. *Pteropus* species) are consumed by cats, consistent with records of predation by cats of mammals (in other taxonomic groups) that have a weight equal to or even greater than that of cats (maximum mass of mammalian prey, >5 kg *cf.* typical mass of cat, 3.3–4.2 kg; Kutt 2012, Fancourt 2015, Woinarski et al. 2019, Woolley et al. 2019). The bat species known to be preyed upon or threatened by cats belonged to 12 of the 20 bat families, but we found that they were better represented in certain families, notably in the most numerous bat family, Vespertilionidae: almost 10% of species in that family are preyed upon or threatened by cats (Fig. 2). Hence, it seems likely that some families are more susceptible to predation than others. As an example, Rodríguez-Durán et al. (2010) highlighted that, in a cave housing several species of bats, the relative proportion of bat species preyed upon by cats was not correlated with the abundance of each species. Welch and Leppanen (2017) suggested that, in this case, flight behaviour might influence susceptibility to predation by cats. There are also certain behaviours, particularly those relating to foraging, which could make certain species more susceptible to predation by cats, such as feeding on or near the ground; examples include *Pteropus melanotus natalis*, *Mystacina tuberculata*, *Antrozous pallidus* and Phyllostomidae (Ross 1961, Daniel 1979, Bonaccorso & Gush 1987, Tidemann 1987, Tidemann et al. 1994). A further possibility is that the unequal proportional representation of bat species preyed upon by cats across bat families may be a consequence of varying abundances of the bat species across families. For example, if Vespertilionidae are on average more abundant than bats in some other families, cats may be taking a higher proportion of Vespertilionidae simply because of a higher encounter rate.

About a quarter of the 86 bat species preyed upon or threatened by cats have threatened or Near Threatened conservation status (Red List categories: CR, EN, VU and NT; IUCN 2020) and so require special attention and a rapid assessment of the threat that cats can represent for them. One bat species known to be eaten by cats (*Pipistrellus murrayi*) became extinct in 2009; although predation by cats may have contributed, it was the cumulative impacts of habitat destruction and a range of invasive species which led this species to extinction (Tidemann et al. 1994, Woinarski 2018, IUCN 2020).

Bat predation by cats is poorly documented and remains largely neglected by conservationists interested in bats. For only 18 of the 86 species that we report as preyed or threatened by cats, the cat is listed as a threat in the IUCN Red List database. This may indicate that, for some bat species, predation by cats occurs but is rare or inconsequential with respect to their conservation status, or that there has been inadequate recognition to date of the threat posed by cats in these assessments.

We found more documents concerning predation of or threats to bats by domestic or free-roaming than feral cats; however, this result but may reflect some biases, for example bats taken by pet cats may be more readily identifiable than remains inside feral cat stomachs or scats. All types of cat, whether domestic, free-roaming or feral, appear to be potential predators of bats.

Our results suggest that bats occurring in some habitats, notably 'Forest – Temperate', 'Artificial/Terrestrial – Urban Areas' and 'Caves and Subterranean Habitats

(non-aquatic) – Other Subterranean Habitats', are more likely than others to be killed by cats. Cats may be more abundant in these habitats or may prefer to hunt there (Legge et al. 2020). Alternatively, these habitats may represent opportunities for regular encounters between cats and bats or for facilitated predation of bats by cats. How, when and where cats prey upon bats is still not well understood. The sparse information in the literature suggests that the predation of bats may occur in caves or buildings when they fall to the ground, from the air during emergence and return to roosts, or when bats feed near the ground (Tidemann 1987, Tidemann et al. 1994, Rodríguez-Durán et al. 2010, Ancillotto et al. 2013, Tuttle 2013).

Cat dietary studies and rates of predation of bats by cats

We found high variability in the FO% of bats in cat dietary studies. This variation may be due to the influence of site and habitat and potentially season, the abundance of bats in the areas studied, and the abundance of alternative prey. In New Caledonia (south-west Pacific), Palmas et al. (2017) reported FO% of bats in cat diet varying from 0 to 13%, depending on sampling site and habitat. These results are in accordance with the facts that the population-level impacts of predation can be variable (Welch & Leppanen 2017), and that bats are not usually the primary prey of invasive predators (Pitt & Witmer 2007).

The comparison of FO% of bats in cat diets showed no statistically significant difference between islands, mainland Australia and continents (no bats were reported in the 11 cat dietary studies conducted on continents). However, reports of bat predation by cats from continents do exist (unpublished data), and more work should be dedicated in this context to assess the level of impact. Additionally, most studies that identify bat species as being preyed upon or threatened by cats were from islands, and this was disproportionate to the small area of islands relative to continents. This may be due to: 1) the greater species richness of bats on islands, with more than half of bat species (60%) present on islands, and a quarter (25%) restricted to islands; 2) islands tending to have higher densities of cats than mainland areas (Jones et al. 2009, Conenna et al. 2017, Legge et al. 2017, Frick et al. 2019); and 3) a disproportionately large share of the world's threatened bat species occurring on islands, so that island bats may have been subject to a correspondingly disproportionate share of research, including on the factors that cause mortality.

There is only a relatively small number of cat dietary studies in which bats were reported as prey, and an even smaller number in which bat species were identified. The comparison of scat and stomach/gut samples suggests that there is a greater probability of detecting bat remains and identifying the species consumed when using stomach/gut samples than when examining scats, as previously reported by Murphy et al. (2019). We found that most cat dietary studies had insufficient sample sizes to detect bats reliably. The likelihood that sampling is inadequate to provide robust estimates of bat FO% in cat diet has probably caused some authors to exclude bats from reported items in their studies. Indeed, in our collation, most of the data on bat predation by cats were extracted from supplementary materials in studies, and bat predation was not mentioned in the main text. However, considering the density of cats and their ubiquity, and the local population sizes of some bats, even low FO%s can represent a considerable number of bats killed. We note that FO% of bats in cat dietary samples may under-estimate the incidence of cats killing bats, if cats kill bats but do not eat them. Conversely, predation rates may be over-estimated if cats are scavenging on bat carcasses, although consumption of carrion is relatively uncommon in cats (Woinarski et al. 2019).

The impact of predation by cats on bats

The genuine impact of predation by cats on bat populations remains to be assessed, but there are a number of reasons why we might expect predation by cats to have a significant impact on bats and to threaten their populations:

1. Bats have relatively few natural predators and show naïve behaviour towards some introduced predators (Durrell 1976, Tidemann 1987, Delpietro 1994, Baxter et al. 2006, Driessens & Siemers 2010, Lima & O'Keefe 2013).
2. Cats now occur across most of the Earth's surface, in all ecosystems frequented by bats (Global Invasive Species Database 2020, IUCN 2020). Cats are highly effective predators with strong abilities to jump and climb trees or walls, and can be arboreal predators (Case 2003, McComb et al. 2019). Furthermore, they exhibit some traits that make them well suited for efficiently hunting bats, such as the ability to hear high-frequency sounds (ultrasounds) and to see well at night (Heffner & Heffner 1985, Jones 1999, Jones & Holderied 2007); all bats are in the size range of prey taken by cats (Woinarski et al. 2019).
3. Bat populations are particularly sensitive to the loss of individuals because of their demographic attributes, such as relatively long lifespan and small litter size (McIlwee & Martin 2002, Kunz & Fenton 2005, Fleischer et al. 2017). In addition, there is evidence of predation by cats disproportionately affecting female bats, which could amplify demographic impacts (Ancillotto et al. 2013).

4. Quantitative studies of predation of bats by cats remain rare; however, the number of individual bats preyed upon by cats can be significant. For example, Woods et al. (2003) estimated that in five months, domestic cats in Great Britain killed at least 170000 bats (0.3% of an estimated 57 million mammalian prey). Scrimgeour et al. (2012) reported that an individual cat killed at least 102 bats in seven days. Murphy et al. (2019) developed estimates of the number of individuals in key mammal groups killed each year by feral cats in Australia. Although they did not estimate the numbers of bats killed, their dataset and methodology can be used to estimate that approximately 440000 bats are killed each year in Australia (0.7% of 459 million native mammalian prey; unpublished data).
5. The noise, odour and movement associated with bat roosts tend to attract cats. The presence of cats near a roost can severely affect a bat colony directly, through predation of individuals, notably young, which remain immobile for a long time, or indirectly, by influencing bat behaviour and possibly forcing bats to leave their roost (Kalcounis & Brigham 1994, Rydell et al. 1996, Lima & O'Keefe 2013, Welch & Leppanen 2017, Ancillotto et al. 2019). Roosts are a critical, and often limited, resource for bats, in which bats are regularly gathered and most vulnerable to predation (Tuttle & Stevenson 1982, Lewis 1995, Welch & Leppanen 2017).

CONCLUSION

Cats are now found almost throughout the world, in all ecosystems frequented by bats. They are able to prey upon bats of all sizes, from a range of bat families and in varied habitats. It is therefore likely that our review paints a fragmentary and only partial picture of the true impacts of cats on the world's bat species. The threat posed by cats to bats adds to the long list of threats already affecting this group of mammals, which fulfil key ecological functions in many ecosystems and provide essential ecosystem services, such as insect regulation, pollination and seed dispersal. This is particularly (but not exclusively) the case on islands, where bats are often the only native terrestrial mammals and therefore represent an irreplaceable biological group with many endemic species. The impact of cats on bats on continents may also be high, but it remains just as poorly understood as the impact on islands.

RECOMMENDATIONS

Our review indicates that predation by cats may be a more serious threat to the conservation of the world's bats than previously recognised. We found that many bat species have been reported as killed by cats, but predation by cats is recognised as a threat in IUCN conservation accounts for only a few of these species. We recommend that authors of those accounts give consideration to including predation by cats as a threat and enhanced management of cats as a priority conservation response. In some cases, uncertainty about the population-level impacts of predation by cats should be resolved through targeted quantitative studies of the extent and consequences of predation.

According to Williams et al. (2020), priority research must be aimed at assessing the extent of the threat and providing management solutions, not just situational awareness. Even before starting new research, conservation actions can be carried out to protect roosts. For example, bats in caves where cats are likely to attack can be protected by installing doors that prevent access to cats, but allow bats to enter safely (Tuttle 2013).

We propose four main lines of future research directions:

1. Finding and assessing conservation actions and tools to protect bats from predation by cats. A special effort should be made to raise awareness and educate people, notably pet owners, about the impact of cats on bats and other taxa, as this information is poorly known and sometimes denied, particularly in relation to domestic and stray cats (McDonald et al. 2015, McLeod et al. 2017, Loss et al. 2018, Linklater et al. 2019). In the particular case of domestic cat management, it has been shown that a collaborative approach to finding a compromise and a solution that takes into account the owners' opinions and practices is more productive than a confrontation between managers and owners (Crowley et al. 2020).
2. Identifying ecological and biological traits that may render particular bat species more susceptible to predation by cats than others.
3. Further assessing the extent of the threat posed by cats to bats by:
   a. Assessing the frequency and intensity of predation. This includes more studies of cat diet with sufficiently large numbers of samples analysed per season and per site. We recommend sets with at least 250 samples, in order to be able to find bats with a probability of 90% for a FO% of 1% and 70% for a FO% of 0.5% (Fig. 4b). Cat dietary studies based on the collection and analysis of scats are reliable and relatively low-cost methods of assessing the place of bats in the diet of cats, particularly feral cats, but may have lower likelihood of detecting bats than studies that sample cat stomachs.

b. Identifying bat species in cat dietary sampling where possible. This may be possible with fine-scale observation, but recent developments in molecular analysis of samples may help identify the species consumed. Furthermore, referencing and sharing observational data on predation of bats by cats and studies on capture even without consumption could be useful to identify the species of bat consumed and to understand the extent of this phenomenon more fully. The use of forensic DNA analysis techniques on injured or dead bats can complement observational data and provide additional information on the origin of injuries, to identify predation by cats (Khayat et al. 2020).
c. Identifying types of cat and estimating their density would be useful for estimating total numbers of bats preyed upon by cats. Such studies should also consider the extent to which consumption of bats by cats may be a result of predation, or may instead arise from scavenging by cats on already dead bats.
d. Identifying the extent to which predation on bats may be largely driven by individual cats that specialise on bats, the factors that influence such individual preferences, where such predation is focused (e.g. at bat roost sites), and how any such bat-specialist cats may best be controlled. Individual cats also differ in hunting behaviour and preference. Some individual cats may be responsible for very high rates of predation on particular species, including threatened mammals (Moseby et al. 2015), and including both common and threatened bat species (Scrimgeour et al. 2012, Khayat et al. 2020).
e. A better understanding of the population dynamics of various bat species is needed, in order to assess the consequences of cat-induced mortality on population viability.

4. Prioritise bat conservation by identifying and managing factors that magnify the impact of cats on bats, including consideration of:
   a. Where the bat species at greatest risk of extinction are found.
   b. Where cats occur in the highest densities.
   c. When bat FO% in cat diet is particularly high, and where other sources of prey for cats are less abundant.

In addition to these research suggestions, we recommend enhanced management of cats, in particular on islands, in areas important for threatened bat species, and at bat roost sites that may hold high proportions of the total population of some bat species. Such enhanced cat management may include curfews or containment of pet cats, intensive strategic trapping for unowned cats, prohibition of cat introductions to islands that do not currently have cats, and eradication of feral cats on islands with endemic bats.

ACKNOWLEDGEMENTS

MO received a PhD fellowship from the Southern Province of New Caledonia, with additional support from IAC and Northern Province of New Caledonia. Thanks to IUCN for the data made available, to 'Anna' of the Red List Unit for her help, and also to David Bruy and Alexandre Bourles for their help in brainstorming on statistics. Thanks to the Fondation François Sommer (FFS) for supporting a broader project on New Caledonian flying foxes and into which this review fits. The contributions of BM and JW were supported by the Australian Government's National Environmental Science Program (Threatened Species Recovery Hub).

REFERENCES

Ancillotto L, Serangeli MT, Russo D (2013) Curiosity killed the bat: domestic cats as bat predators. *Mammalian Biology* 78: 369–373.

Ancillotto L, Venturi G, Russo D (2019) Presence of humans and domestic cats affects bat behaviour in an urban nursery of greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Behavioural Processes* 164: 4–9.

Aziz SA, Clements GR, Giam X, Forget PM, Campos-Arceiz A (2017) Coexistence and conflict between the island flying fox (*Pteropus hypomelanus*) and humans on Tioman Island, Peninsular Malaysia. *Human Ecology* 45: 377–389.

Barclay RM, Harder LD (2003) Life histories of bats: life in the slow lane. In: Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat Ecology*, 209–253. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Baxter DJ, Psyllakis JM, Gillingham MP, O'Brien EL (2006) Behavioural response of bats to perceived predation risk while foraging. *Ethology* 112: 977–983.

Blehert DS, Hicks AC, Behr M, Meteyer CU, Berlowski-Zier BM, Buckles EL et al. (2009) Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen? *Science* 323: 227.

Bonaccorso FJ, Gush TJ (1987) Feeding behaviour and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 56: 907–920.

Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E, Kayser Y, Tranchant Y, Legrand J (2007) Feeding ecology of a feral cat population on a small Mediterranean island. *Journal of Mammalogy* 88: 1074–1081.

Burgin CJ, Colella JP, Kahn PL, Upham NS (2018) How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99: 1–14.

Case LP (2003) *The Cat: Its Behavior, Nutrition and Health*. Iowa State Press, Iowa, USA.

Conenna I, Rocha R, Russo D, Cabeza M (2017) Insular bats and research effort: a review of global patterns and priorities. *Mammal Review* 47: 169–182.

Crowley SL, Cecchetti M, McDonald RA (2020) Diverse perspectives of cat owners indicate barriers to and opportunities for managing cat predation of wildlife. *Frontiers in Ecology and the Environment* 18: 544–549.

Daniel MJ (1979) The New Zealand short-tailed bat, *Mystacina tuberculata*; a review of present knowledge. *New Zealand Journal of Zoology* 6: 357–370.

Delpietro H, Konolsaisen F, Marchevsky N, Russo G (1994) Domestic cat predation on vampire bats (*Desmodus rotundus*) while foraging on goats, pigs, cows and human beings. *Applied Animal Behaviour Science* 39: 141–150.

Department of the Environment Australia (2015) *Threat Abatement Plan for Predation by Feral Cats*. Department of the Environment, Canberra, ACT, Australia.

Doherty TS, Dickman CR, Johnson CN, Legge SM, Ritchie EG, Woinarski JC (2017) Impacts and management of feral cats *Felis catus* in Australia. *Mammal Review* 47: 83–97.

Doherty TS, Glen AS, Nimmo DG, Ritchie EG, Dickman CR (2016) Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 11261–11265.

Dorrestein A, Todd CM, Westcott DA, Martin JM, Welbergen JA (2019) Impacts of an invasive ant species on roosting behavior of an island endemic flying-fox. *Biotropica* 51: 75–83.

Driessens T, Siemers BM (2010) Cave-dwelling bats do not avoid TMT and 2-PT–components of predator odour that induce fear in other small mammals. *Journal of Experimental Biology* 213: 2453–2460.

Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Roca AL, Hupe K, Johnson WE, Geffen E et al. (2007) The Near Eastern origin of cat domestication. *Science* 317: 519–523.

Durrell G (1976) The Mauritian expedition. *Jersey Wildlife Preservation Trust Annual Report* 13: 9–11.

Fancourt BA (2015) Making a killing: photographic evidence of predation of a Tasmanian pademelon (*Thylogale billardierii*) by a feral cat (*Felis catus*). *Australian Mammalogy* 37: 120–124.

Fleischer T, Gampe J, Scheuerlein A, Kerth G (2017) Rare catastrophic events drive population dynamics in a bat species with negligible senescence. *Scientific Reports* 7: 1–9.

Florens FBV, Baider C (2019) Mass-culling of a threatened island flying fox species failed to increase fruit growers' profits and revealed gaps to be addressed for effective conservation. *Journal for Nature Conservation* 47: 58–64.

Frick WF, Kingston T, Flanders J (2019) A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469: 5–25.

Global Invasive Species Database (2020) Species profile: *Felis catus*. http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Felis+catus

Heffner RS, Heffner HE (1985) Hearing range of the domestic cat. *Hearing Research* 19: 85–88.

Hernández-Brito D, Carrete M, Ibáñez C, Juste J, Tella JL (2018) Nest-site competition and killing by invasive parakeets cause the decline of a threatened bat population. *Royal Society Open Science* 5: 172477.

IUCN (2020) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. https://www.iucnredlist.org/

Jones G (1999) Scaling of echolocation call parameters in bats. *Journal of Experimental Biology* 202: 3359–3367.

Jones G, Holderied MW (2007) Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 905–912.

Jones KE, Mickleburgh SP, Sechrest W, Walsh AL (2009) Global overview of the conservation of island bats: importance, challenges and opportunities. In: Fleming TH, Racey PA (eds) *Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation*, 496–530. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Kalcounis MC, Brigham RM (1994) Impact of predation risk on emergence by little brown bats, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae), from a maternity colony. *Ethology* 98: 201–209.

Khayat RO, Grant RA, Ryan H, Melling LM, Dougill G, Killick DR et al. (2020) Investigating cat predation as the cause of bat wing tears using forensic DNA analysis. *Ecology and Evolution* 10: 8368–8378.

Kunz TH, Fenton MB (eds; 2005) *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Kutt AS (2012) Feral cat (*Felis catus*) prey size and selectivity in north-eastern Australia: implications for mammal conservation. *Journal of Zoology* 287: 292–300.

Legge S, Murphy BP, McGregor H, Woinarski JCZ, Augusteyn J, Ballard G et al. (2017) Enumerating a continental-scale threat: how many feral cats are in Australia? *Biological Conservation* 206: 293–303.

Legge S, Woinarski JCZ, Dickman CR, Murphy BP, Woolley LA, Calver MC (2020) We need to worry about Bella and Charlie: the impacts of pet cats on Australian wildlife. *Wildlife Research* 47: 523–539.

Lewis SE (1995) Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy* 76: 481–496.

Lima SL, O'Keefe JM (2013) Do predators influence the behaviour of bats? *Biological Reviews* 88: 626–644.

Linklater WL, Farnworth MJ, Van Heezik Y, Stafford KJ, MacDonald EA (2019) Prioritizing cat-owner behaviors for a campaign to reduce wildlife depredation. *Conservation Science and Practice* 1: e29.

Loss SR, Will T, Marra PP (2013) The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nature Communications* 4: 1–8.

Loss SR, Will T, Longcore T, Marra PP (2018) Responding to misinformation and criticisms regarding United States cat predation estimates. *Biological Invasions* 20: 3385–3396.

Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a Selection from the Global Invasive Species Database: 12*. Invasive Species Specialist Group, Auckland, New Zealand.

McComb LB, Lentini PE, Harley DK, Lumsden LF, Antrobus JS, Eyre AC et al. (2019) Feral cat predation on Leadbeater's possum (*Gymnobelideus leadbeateri*) and observations of arboreal hunting at nest boxes. *Australian Mammalogy* 41: 262–265.

McDonald JL, Maclean M, Evans MR, Hodgson DJ (2015) Reconciling actual and perceived rates of predation by domestic cats. *Ecology and Evolution* 5: 2745–2753.

McIlwee AP, Martin L (2002) On the intrinsic capacity for increase of Australian flying-foxes (*Pteropus* spp., Megachiroptera). *Australian Zoologist* 32: 76–100.

McLeod LJ, Hine DW, Bengsen AJ, Driver AB (2017) Assessing the impact of different persuasive messages on the intentions and behaviour of cat owners: a randomised control trial. *Preventive Veterinary Medicine* 146: 136–142.

Medina F, Bonnaud E, Nogales M, Vidal E, Zavaleta E, Tershy B et al. (2011) A review of the impacts of feral cats on insular endangered species. *Global Change Biology* 17: 3503–3510.

Menchetti M, Scalera R, Mori E (2014) First record of a possibly overlooked impact by alien parrots on a bat (*Nyctalus leisleri*). *Hystrix, The Italian Journal of Mammalogy* 25: 61–62.

Moseby KE, Peacock DE, Read JL (2015) Catastrophic cat predation: a call for predator profiling in wildlife protection programs. *Biological Conservation* 191: 331–340.

Moyers Arévalo RLM, Amador LI, Almeida FC, Giannini NP (2020) Evolution of body mass in bats: insights from a large supermatrix phylogeny. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 123–138.

Murphy BP, Woolley LA, Geyle HM, Legge SM, Palmer R, Dickman CR et al. (2019) Introduced cats (*Felis catus*) eating a continental fauna: the number of mammals killed in Australia. *Biological Conservation* 237: 28–40.

Nogales M, Vidal E, Medina FM, Bonnaud E, Tershy BR, Campbell KJ et al. (2013) Feral cats and biodiversity conservation: the urgent prioritization of island management. *BioScience* 63: 804–810.

O'Shea TJ, Cryan PM, Hayman DT, Plowright RK, Streicker DG (2016) Multiple mortality events in bats: a global review. *Mammal Review* 46: 175–190.

Palmas P, Jourdan H, Rigault F, Debar L, De Meringo H, Bourguet E et al. (2017) Feral cats threaten the outstanding endemic fauna of the New Caledonia biodiversity hotspot. *Biological Conservation* 214: 250–259.

Pitt WC, Witmer GW (2007) Invasive predators: a synthesis of the past, present, and future. In: Elewa AMT (ed) *Predation in Organisms*, 265–293. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany.

R Core Team (2019) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Racey PA, Entwistle AC (2000) Life-history and reproductive strategies of bats. In: Crichton EG, Krutzsch PH (eds) *Reproductive Biology of Bats*, 363–414. University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.

Rodríguez-Durán A, Pérez J, Montalbán MA, Sandoval JM (2010) Predation by free-roaming cats on an insular population of bats. *Acta Chiropterologica* 12: 359–362.

Ross A (1961) Notes on food habits of bats. *Journal of Mammalogy* 42: 66–71.

Rydell J, Entwistle A, Racey PA (1996) Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos* 76: 243–252.

Scrimgeour J, Beath A, Swanney M (2012) Cat predation of short-tailed bats (*Mystacina tuberculata rhyocobia*) in Rangataua forest, Mount Ruapehu, central North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 39: 257–260.

Tidemann C (1987) Notes on the flying-fox, *Pteropus melanotus* (Chiroptera: Pteropodidae), on Christmas Island, Indian Ocean. *Australian Mammalogy* 10: 89–91.

Tidemann CR, Yorkston HD, Russack AJ (1994) The diet of cats, *Felis catus*, on Christmas Island, Indian Ocean. *Wildlife Research* 21: 279–285.

Turner DC, Bateson P (eds; 2013) *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Tuttle MD (2013) Threats to bats and educational challenges. In: Adams RA, Pedersen SC (eds) *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*, 363–391. Springer, New York, New York, USA.

Tuttle MD, Stevenson D (1982) Growth and survival of bats. In: Kunz TH (ed) *Ecology of Bats*, 105–150. Springer, Boston, Massachusetts, USA.

Vigne JD, Guilaine J, Debue K, Haye L, Gérard P (2004) Early taming of the cat in Cyprus. *Science* 304: 259.

Voigt CC, Kingston T (eds; 2016) *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.

Welch JN, Leppanen C (2017) The threat of invasive species to bats: a review. *Mammal Review* 47: 277–290.

Wilkinson GS, South JM (2002) Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell* 1: 124–131.

Williams DR, Balmford A, Wilcove DS (2020) The past and future role of conservation science in saving biodiversity. *Conservation Letters* 13: e12720.

Woinarski JCZ (2018) *A Bat's End: The Christmas Island Pipistrelle and Extinction in Australia*. CSIRO Publishing, Clayton, Vic., Australia.

Woinarski JCZ, Legge SM, Dickman C (2019) *Cats in Australia: Companion and Killer*. CSIRO Publishing, Clayton, Vic., Australia.
Woinarski JCZ, Murphy BP, Legge SM, Garnett ST, Lawes MJ, Comer S et al. (2017) How many birds are killed by cats in Australia? *Biological Conservation* 214: 76–87.
Woinarski JCZ, Murphy BP, Palmer R, Legge SM, Dickman CR, Doherty TS et al. (2018) How many reptiles are killed by cats in Australia? *Wildlife Research* 45: 247–266.
Woods M, McDonald RA, Harris S (2003) Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review* 33: 174–188.
Woolley LA, Geyle HM, Murphy BP, Legge SM, Palmer R, Dickman CR et al. (2019) Introduced cats *Felis catus* eating a continental fauna: inventory and traits of Australian mammal species killed. *Mammal Review* 49: 354–368.
Zhao H (2020) COVID-19 drives new threat to bats in China. *Science* 367: 1436.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of this article at the publisher's website.

Appendix S1. List of publications identifying bat species preyed upon or threatened by cats.
Appendix S2. Site identification codes related to the map of the geographical distribution of studies (Fig. 1).
Appendix S3. List of bat species with IUCN assessments in which cats are recorded as a threat (IUCN database downloaded in February 2020).
Appendix S4. List of the bat species preyed upon or threatened by cats.
Appendix S5. Distribution of species of bats preyed upon or threatened by cats and all bat species according to their taxonomic families (IUCN database downloaded in February 2020).
Appendix S6. List of published diet studies where bats are present in the sampling area.

Sensibilité des populations de roussettes (Mégachiroptères, Pteropodidae) aux prélèvements cynégétiques et aux prédateurs introduits : une approche éco-démographique en Nouvelle-Calédonie.

Résumé : La destruction et la dégradation des habitats naturels, les espèces invasives et la surexploitation sont les trois principales menaces pesant sur la biodiversité à ce jour. Il devient urgent d'évaluer précisément celles pesant sur les espèces en déclin voir menacées, notamment celles qui sont exploitées, et d'élaborer des solutions de gestion fondées sur des données probantes. Nous présentons ici une étude de l'impact de la chasse et d'un prédateur introduit, le chat haret *Felis catus*, sur deux espèces de roussettes chassées, *Pteropus ornatus* (endémique) et *P. tonganus* (native), en Nouvelle-Calédonie. Nous avons étudié l'occupation des gîtes de ces deux espèces dans la province Nord et mettons en évidence une disparition de 33 % en seulement 40 ans. Puis, nous avons étudié la dynamique des populations de roussettes de la Grande Terre, leur soutenabilité à la chasse et les pistes possibles de mise en place d'une gestion adaptative. Cela a permis d'estimer la population de roussettes sur la Grande Terre à environ 735 000 roussettes (les deux espèces confondues) et un taux de prélèvement de chasse non soutenable de 7% qui conduirait à un déclin des populations de près de 80% dans les 30 prochaines années. Des interdictions cycliques de la chasse (moratoires) en combinaison avec des zones protégées apparaissent comme les options de gestion les plus acceptables pour les chasseurs mais aussi les plus efficaces. Une synthèse visant à évaluer au niveau mondial la menace que représente le chat pour les chauves-souris a été produite. Il en résulte que toutes les formes de chats s'attaquent aux chauves-souris dans tous les principaux habitats terrestres et que c'est une menace actuellement sous-estimée. Enfin, les premiers résultats d'estimation des prélèvements annuels de roussettes par les chats harets en Nouvelle-Calédonie suggèrent des quantités de même ordre de grandeur que ceux de la chasse. Cette étude propose un cadre d'évaluation de la soutenabilité à la chasse d'espèces gibier dans une démarche de gestion adaptative intégrée en prenant en compte d'autres facteurs de menace tels que les espèces invasives.

Mots clés : *Pteropus*, renards volants, chasse, soutenabilité, chauves-souris, *Felis catus*, chat, espèces invasives

Sensitivity of flying-fox populations (megachiroptera, pteropodidae) to harvesting and introduced predators: an eco-demographic approach in new caledonia.

Abstract: The destruction and degradation of natural habitats, invasive species and overexploitation are the three main threats to biodiversity to date. There is an urgent need to accurately assess the threats to declining and even threatened species, particularly those that are exploited, and to develop evidence-based management solutions. We present here a study of the impact of hunting and an introduced predator, the feral cat *Felis catus*, on two hunted species of flying-foxes, *Pteropus ornatus* (endemic) and *P. tonganus* (native), in New Caledonia. We have studied the occupation of the lodges of these two species in the Northern Province and have highlighted a 33% disappearance in only 40 years. We then studied the population dynamics of flying-foxes in Grande Terre, their sustainability in hunting and possible ways of implementing adaptive management. This made it possible to estimate the flying-fox population on Grande Terre at around 735,000 flying-foxes (both species combined) and an unsustainable hunting harvest rate of 7%, which would lead to a population decline of almost 80% over the next 30 years. Cyclical hunting bans in combination with protected areas appear to be the most acceptable management options for hunters but also the most effective. A synthesis assessing the global threat posed by cats to bats has been produced. The main result is that all forms of cats prey on bats in all major terrestrial habitats and that this is a currently underestimated threat. Finally, the initial results of estimates of annual flying-fox consumed by feral cats in New Caledonia suggest quantities of the same order of magnitude as those from hunting. This study proposes a framework for assessing the sustainability of hunting game species in an integrated adaptive management approach, taking into account other threat factors such as invasive species.

Keywords: *Pteropus*, flying-foxes, hunting, sustainability, bats, *Felis catus*, cat, invasive species