



HAL
open science

Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques

Olivier Lorvelec, Michel Pascal

► **To cite this version:**

Olivier Lorvelec, Michel Pascal. Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques. *Revue d'Écologie*, 2006, 61 (2), pp.135-158. hal-03530081

HAL Id: hal-03530081

<https://hal.science/hal-03530081>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

LES VERTÉBRÉS DE CLIPPERTON SOUMIS À UN SIÈCLE ET DEMI DE BOULEVERSEMENTS ÉCOLOGIQUES

Olivier LORVELEC¹ & Michel PASCAL¹

SUMMARY. – *Vertebrates of Clipperton Island after one and a half century of ecological disruptions.* – Clipperton Island (10° 17' North, 109° 12' West), a French possession some 1000 km off the Mexico coast, between the tip of Baja California and the Equator, is the only atoll of the Northeastern Pacific. Sometime between 1839 and 1858, a hurricane isolated its lagoon from the ocean, and the lagoon became a brackish ecosystem. In spite of its geographic isolation, human activities have deeply altered this insular ecosystem since the 1890s. Among disruptions induced by humans were introductions of alien species. The present paper aims to synthesize the knowledge of the terrestrial and freshwater vertebrate communities collected between 1825, the year of the first documented human landing, and 2004. This synthesis helps to understand the evolution of the populations of these communities and allows an estimate of how many introduced species are present. This survey is restricted to species that reproduce locally. Though no fish was recorded as spawning in the lagoon, breeding of 20 vertebrates (3 reptiles, 12 birds and 5 mammals) is assumed or recorded from the terrestrial part of Clipperton. A single record from 1825 mentioned the presence of 3 autochthonous species, a marine turtle and two pinnipeds, but these have not been reported since then. The 10 other autochthonous species are a skink, *Emoia cyanura*, and 9 seabirds. Among these seabirds are *Sula dactylatra* and *S. leucogaster*, which currently constitute a gigantic mixed breeding colony. Seven species have invaded Clipperton. *Fulica americana* and *Gallinula chloropus* are freshwater birds that colonized the lagoon after its isolation. The former was first recorded in 1901, the latter in 1986. The first record of the seabird, *Sula sula*, was in 1958. This species now breeds on the island owing to the introduction of coconut palms during the 1890s. Humans introduced the remaining four species inadvertently. These are a gecko, *Gehyra mutilata*, which was probably transported from Mexico before 1958; a mouse, *Mus musculus*, which was recorded just once in 1958 and is now absent; an ungulate, *Sus scrofa*, which was introduced in 1897 and eradicated in 1958; and a rat, *Rattus rattus*, which was probably introduced in 1998 or 1999. Shipwrecks are the probable cause of the arrival of at least the latter two species. Impacts on ecosystem function caused by the introduction and eradication of *S. scrofa* are discussed. Potential or demonstrated impacts of *R. rattus* are also discussed. The prompt eradication of the rat appears to be the most important step that must be taken to prevent irreversible consequences to this unique ecosystem. Two strategies are proposed for this eradication.

RESUMEN. – *Los vertebrados de Clipperton sujetos a un siglo y medio de cambios ecológico.* – La Isla de Clipperton (10° 17' Norte, 109° 12' Oeste) es una posesión francesa localizada a unos 1000 km de la costa mexicana, entre el extremo de Baja California y la línea ecuatorial. Se trata del único atolón en el Pacífico Nororiental. En algún momento entre 1839 y 1858, un huracán aisló esta laguna arrecifal del océano, convirtiéndola en un ecosistema salobre. A pesar de su aislamiento geográfico, actividades humanas han alterado profundamente este ecosistema insular desde la última década del siglo XIX. Entre las acciones negativas inducidas por humanos se encuentra la introducción de especies invasoras. Este trabajo trata de sintetizar el conocimiento sobre las comunidades de vertebrados terrestres y dulceacuícolas colectados entre 1825 (cuando se hizo el primer desembarco documentado de humanos en la isla) y el año 2004. Esta síntesis ayuda a entender la evolución de las poblaciones de dichas comunidades y permite hacer una estimación sobre la presencia de las especies introducidas. El estudio se restringió a las especies que se reproducen localmente. Se asume y registra la reproducción de

¹ Equipe Gestion des populations invasives, INRA SCRIBE, IFR 140, campus de Beaulieu, 35000 Rennes France. E-mail : Olivier.Lorvelec@rennes.inra.fr

20 vertebrados (3 reptiles, 12 aves y 5 mamíferos) en la parte terrestre de la isla, pero no se registró el desove de peces en la laguna arrecifal. Un único registro de 1825 menciona la presencia de tres especies marinas autóctonas, una tortuga y dos pinnípedos, pero estos no han sido reportados posteriormente. Las restantes 10 especies autóctonas son un esquinco o eslizón (*Emoia cyanura*) y 9 aves marinas. Entre estas aves marinas están *Sula dactylatra* y *S. leucogaster*, que normalmente constituyen una gigantesca colonia reproductiva mixta. Siete especies han invadido Clipperton. *Fulica americana* y *Gallinula chloropus* son aves de agua dulce, que han colonizado la laguna después de su aislamiento. El primer año de su registro fué 1901 para la primera especie y 1986 para la segunda. El primer registro de *Sula sula* es de 1958. Esta especie marina de anidación arbórea ahora se reproduce gracias a la introducción y desarrollo de cocoteros. Los humanos introdujeron las otras cuatro especies por inadvertencia. Estas son una salamanguera, *Gehyra mutilata*, que probablemente fué transportada desde México antes de 1958 ; un ratón, *Mus musculus*, que ha sido registrado tan solo una vez en 1958 y ahora está ausente de la isla ; un ungulado doméstico, *Sus scrofa*, que fué introducido en 1897 y que fué erradicado en 1958 ; y finalmente una rata, *Rattus rattus*, que fué introducida probablemente en 1998 o 1999. Se adjudica a los naufragios la probable causa de la introducción de por lo menos de estas dos últimas especies. Se discuten los impactos causados por la introducción y la erradicación de *S. scrofa* sobre el funcionamiento de los ecosistemas. También se discuten los impactos observados y potenciales de *R. rattus*. La pronta erradicación de la rata parece ser la más importante etapa para prevenir las consecuencias irreversibles en este ecosistema único. Se proponen dos estrategias para dicha erradicación.

RÉSUMÉ. – Ce travail est une synthèse des connaissances relatives aux vertébrés qui se sont reproduits sur la partie terrestre de Clipperton (10° 17' Nord, 109° 12' Ouest). Aucune information ne permet d'affirmer que des poissons se seraient reproduits et maintenus durablement dans le lagon, depuis son isolement de l'océan entre 1839 et 1858. En revanche, 20 espèces de vertébrés susceptibles de se reproduire à terre (3 reptiles, 12 oiseaux et 5 mammifères) ont été signalées entre 1825, date du premier débarquement humain documenté, et 2004. L'effectif de certaines populations a fortement évolué au cours du XX^e siècle, notamment du fait de l'anthropisation du site qui a débuté dès la fin du XIX^e siècle. Pour trois espèces autochtones, une tortue marine et deux pinnipèdes, l'unique signalement remonte à 1825. Les dix autres espèces autochtones sont un scinque, *Emoia cyanura*, et neuf oiseaux marins dont *Sula dactylatra* et *S. leucogaster* qui constituent une gigantesque colonie mixte de reproduction. Sept espèces ont réalisé une invasion biologique sur Clipperton. Deux d'entre elles sont des oiseaux d'eau douce, *Fulica americana* et *Gallinula chloropus*, qui ont colonisé le lagon après son isolement. La troisième est un oiseau marin, *Sula sula*, dont la reproduction n'a été possible qu'après l'introduction puis le développement des cocotiers au XX^e siècle. Les quatre dernières espèces ont été introduites non intentionnellement par l'homme. Il s'agit d'un gecko, *Gehyra mutilata*, probablement transporté du Mexique avant 1958 ; d'une souris, *Mus musculus*, dont l'unique signalement date de 1958 ; d'un ongulé, *Sus scrofa*, introduit en 1897 et éradiqué en 1958 ; et d'un rat, *Rattus rattus*, dont l'introduction semble remonter à 1998 ou 1999. Les impacts de l'introduction puis de l'éradication du Porc sur le fonctionnement de l'écosystème terrestre sont discutés. Les impacts avérés et potentiels du Rat noir et les mesures de gestion à prendre à son égard le sont également. Il ressort de cette discussion que l'éradication rapide du rongeur constituerait la mesure environnementale la plus utile pour préserver l'intégrité de cet écosystème insulaire.

En 1992 la Conférence de Rio sur la biodiversité a attiré l'attention sur l'accélération alarmante des extinctions d'espèces dans le monde. Elle a mis en lumière le rôle majeur de l'activité humaine dans ce processus et tout particulièrement celui joué par les introductions. Ces dernières sont désormais considérées comme la deuxième cause de perte de biodiversité, après la destruction et la fragmentation des habitats (Diamond, 1989 ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Alonso *et al.*, 2001). Leur impact global a été situé au même niveau que celui du changement climatique (Mooney & Cleland, 2001).

De nombreux auteurs dont Moors & Atkinson (1984) ou Lever (1994) ont montré que les espèces insulaires se révèlent particulièrement sensibles aux introductions. Entre 1600 et nos jours, les extinctions en milieu insulaire ont représenté 93 % des 30 espèces ou sous-espèces éteintes d'amphibiens et de reptiles documentées par Honegger (1981). Elles ont également constitué 93 % des 176 espèces ou sous-espèces d'oiseaux éteintes (King, 1985) et 81 % des 80 espèces éteintes de mammifères (depuis 1500 et hors espèces marines : Ceballos & Brown, 1995). Or, à titre d'exemple, la moitié des extinctions d'oiseaux intervenues en milieu insulaire depuis 1600 ont été causées par des espèces introduites (Diamond, 1989). Parmi les vertébrés dont les effets ont été les plus manifestes lors de leur intro-

duction sur les îles, figurent les rongeurs Muridés commensaux de l'homme. Outre la Souris grise, *Mus musculus*, dont l'impact est réputé moins important, deux espèces de rats ont été transportées par l'homme, de façon non intentionnelle, sur de nombreuses îles du globe. Il s'agit du Rat surmulot, *Rattus norvegicus*, et du Rat noir, *R. rattus*. D'autres espèces de *Rattus* ont probablement été transportées délibérément, pour des raisons alimentaires, en Micronésie ou en Polynésie (White *et al.*, 2000 ; Matisoo-Smith & Robins, 2004). Il s'agit du Rat du Pacifique, *R. exulans*, et dans une moindre mesure du Grand Rat épineux, *R. praetor*, et du Rat asiatique des maisons, *R. tanezumi*. Selon Atkinson (1985), 82 % des îles du monde ont été colonisées par un ou plusieurs éléments du trio « *exulans* – *norvegicus* – *rattus* ».

Si les conséquences catastrophiques de certaines introductions récentes sur les îles sont reconnues, les synthèses critiques des informations archéologiques et historiques demeurent peu nombreuses. La contingence historique constitue pourtant un élément indispensable à l'élaboration de stratégies de gestion pour qu'elles s'inscrivent dans la durée (Pascal & Chapuis, 2000 ; Courchamp *et al.*, 2003 ; Pascal *et al.*, 2003 ; Pascal & Lorvelec, 2005). Des travaux récents montrent en effet que l'homme a manipulé et introduit des espèces de longue date sur les îles. C'est ainsi que, à l'exception des chiroptères, de deux crocidures endémiques (Vogel *et al.*, 2003) et peut-être d'une souris endémique (Bonhomme *et al.*, 2004), tous les mammifères terrestres présents aujourd'hui sur les grandes îles méditerranéennes ont été introduits entre le début du Néolithique et nos jours (Vigne, 1999). Pendant cette période, les espèces endémiques se sont éteintes, dans une large mesure en raison des introductions. De même, en quelques millénaires, les Antilles françaises ont probablement vu le remplacement de leurs mammifères terrestres endémiques (hors chiroptères) par des espèces introduites (Lorvelec *et al.*, 2001 ; Pascal *et al.*, 2004). Par ailleurs, pendant les cinq derniers siècles, l'homme a été à l'origine du peuplement mammalien d'îles comme la Nouvelle-Zélande (King, 1995), la Nouvelle-Calédonie (Gargominy *et al.*, 1996), Kerguelen (Pascal, 1982, 1983), Crozet et la Nouvelle-Amsterdam (Chapuis, 1995) ou encore Cocos (Costa Rica : Montoya & Pascal, 2005), îles qui n'hébergeaient pas de mammifères terrestres en dehors de chiroptères pour les deux premières.

L'île Clipperton appartient au Domaine public maritime de la France et relève administrativement du Haut Commissariat de la Polynésie française. Une récente expédition, organisée par Jean-Louis Étienne, s'y est déroulée entre décembre 2004 et avril 2005. L'un de ses objectifs a été la mise à jour de l'inventaire floristique et faunistique de l'île. Cet inventaire sera utile à un projet, la création d'un observatoire de l'évolution pour l'île et la zone océanique environnante. L'objet de cet article est la synthèse critique des connaissances concernant l'évolution des populations de vertébrés susceptibles de s'être reproduits à terre ou dans le lagon de Clipperton. Il est également d'exposer comment certains événements, d'origine anthropique ou non, ont modifié le fonctionnement écologique de l'île. Nous avons intégré à cette partie historique les observations réalisées lors de notre séjour sur le site entre le 8 décembre 2004 et le 4 janvier 2005. Une attention particulière a été portée aux espèces introduites et à leur impact sur la faune et la flore. Cette synthèse nourrit une réflexion sur la stratégie de gestion à adopter à leur égard.

LE SITE ET UN BREF HISTORIQUE DE SA FRÉQUENTATION PAR L'HOMME

L'île Clipperton est isolée dans le nord-est de l'océan Pacifique, à mi-chemin entre la pointe sud de la Basse Californie et l'équateur, par 10° 17' Nord et 109° 12' Ouest. Les îles Revillagigedo, à environ 950 km au nord, et la côte mexicaine, à un peu plus de 1 000 km au nord-est (Manzanillo), en sont les terres les plus proches. Cet atoll présente un diamètre d'environ 4 km dans l'axe nord-ouest/sud-est et 3 km dans l'axe sud-ouest/nord-est. L'altitude de la couronne récifale ne dépasse pas 4 m mais le « Rocher », affleurement de roche volcanique isolé au sud-est, culmine à 29 m. C'est cette particularité qui vaut à l'île d'être souvent qualifiée de « presque atoll ». La couronne, d'une largeur de 40 à 360 m, couvre une

superficie d'environ 170 ha, celle du lagon représentant 720 ha (Jost, 2003). Actuellement fermée, elle isole les eaux du lagon de l'océan (Fig. 1).

Une confusion entre les noms « île de la Passion » et « île Clipperton » a régné dans les atlas français et anglais du XIX^e siècle, avant que le second ne soit largement adopté. Pourtant, le 3 avril 1711, un Vendredi Saint, deux vaisseaux français, la Découverte et la Princesse, ont réalisé l'approche de l'île qui fut, pour cette raison, nommée île de la Passion. Le capitaine du premier, Michel Dubocage, et un passager du second, Prudhomme, ont laissé des relations écrites de leur découverte (Sachet, 1960). Il a été avancé que le Rocher avait été aperçu auparavant par Magellan en 1521 (Nunn, 1934), puis par des Espagnols et enfin par le pirate anglais John Clippington, autrement dit Clipperton, en 1705. Quoi qu'il en soit, le premier témoignage d'un débarquement est celui de l'Américain Benjamin Morrell en 1825 et ce n'est qu'à la fin du XIX^e siècle que l'atoll a été soumis à des épisodes de forte anthropisation. Celle-ci a débuté avec l'extraction de phosphates par une compagnie américaine entre 1893 et 1914. Elle s'est poursuivie avec la présence d'une garnison mexicaine entre 1906 environ et 1917, et celles de militaires américains en 1945 puis français entre 1966 et 1969. Actuellement inhabitée, l'île semble cependant fréquentée de façon intermittente, comme en témoignent des vestiges de campements temporaires. Depuis les observations et collections de John Arundel en 1897 (Sachet, 1960), diverses expéditions ont étudié sa flore et sa faune à l'occasion ou en dehors des implantations de longue durée.

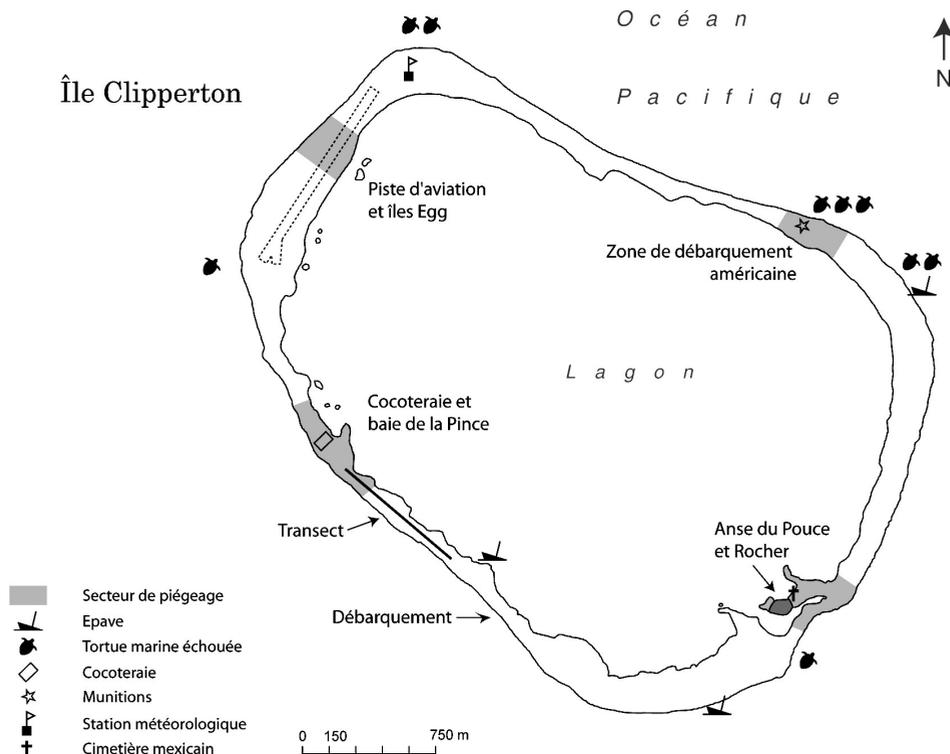
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les informations antérieures à 2004 et relatives aux vertébrés susceptibles de s'être reproduits dans le lagon ou sur la couronne récifale de Clipperton, ont été rassemblées. L'évolution temporelle des effectifs au sein des différentes populations, depuis le premier débarquement humain en 1825, a été retracée dans la limite des données existantes. Les modalités relatives aux disparitions et aux introductions ont été recherchées. Ces données ont été mises en relation avec la fermeture naturelle de la couronne avant 1858 et les modifications induites par l'anthropisation du site après 1893. Nous avons, dans la mesure du possible, tenté de retrouver les documents dont les auteurs ont été les observateurs des faits rapportés. Certains ne nous ont pas été accessibles et nous avons alors privilégié les informations consignées dans les synthèses critiques de Marie-Hélène Sachet. En outre nous nous sommes efforcés d'élucider des discordances en mettant en cohérence les faits et les dates. Notre récente mission avait pour objectif d'établir un inventaire des populations introduites de vertébrés et des populations autochtones potentiellement sensibles à leur présence. Elle avait également pour objectif d'établir la répartition spatiale et l'abondance de ces dernières, afin de percevoir l'impact de l'éventuelle éradication des espèces introduites. Les méthodes présentées ci-dessous ont été mises en œuvre pour réaliser ces objectifs.

Un maillage de postes de piégeage, de 25 à 30 m de côté, a été disposé afin d'inventorier les rongeurs et d'en apprécier la répartition et l'abondance. Chaque poste a été équipé d'un piège Manufacture© destiné à la capture des rats et d'un piège INRA© pour la capture des souris, tous deux non vulnérants. Quatre secteurs ont été échantillonnés entre l'estran marin et les rives du lagon (Fig. 1) : (1) « Cocoteraie » qui équivaut à la cocoteraie où se trouvait l'ancien camp militaire français et à ses alentours, (2) « Piste » qui correspond à la partie centrale de l'ancienne piste d'aviation militaire américaine, (3) « Rocher » qui englobe le Rocher et ses alentours, et (4) « US » pour l'ancienne zone de débarquement des militaires américains, qui héberge encore un stock important de munitions. Le premier secteur a été équipé de 100 puis 105 postes de piégeage, les trois autres de 50 postes. Les pièges, pourvus d'un appât constitué de pâte d'arachide, de flocons d'avoine et d'huile de sardine, ont été relevés chaque matin pendant 4 ou 5 jours. L'effort de piégeage a représenté 1160 relevés de pièges Manufacture et 1000 relevés de pièges INRA. Quatre milieux ont été distingués : (1) « Cocoteraie » qui équivaut à la cocoteraie sur sol pourvu d'humus, (2) « Corail » qui englobe les surfaces coralliennes sans végétation, sauf parfois quelques cocotiers isolés ou une végétation basse très réduite, (3) « Végétation basse » qui correspond à la zone de végétation basse et dense située près de la cocoteraie en bordure de lagon, notamment au sud de la baie de la Pince (Fig. 1), et (4) « Rocher » pour le Rocher proprement dit. Les pièges situés en bordure de l'estran marin (Mer), en bordure du lagon (Lagon) et entre ces deux lignes de pièges (Intérieur), ont été distingués. L'indice d'abondance retenu a été le pourcentage du nombre de captures de rats, rapporté à la somme constituée par ce nombre et le nombre de pièges déclarés opérationnels. Seuls ont été déclarés opérationnels les pièges armés et toujours pourvus d'appât lors des contrôles. Cet indice a également été appliqué aux crabes terrestres, seule espèce capturée en dehors des rats. Si tous les crabes ont été libérés à leur point de capture, tous les rats ont été sacrifiés par dislocation des vertèbres cervicales, puis autopsiés dans les heures suivantes. Les informations relatives à la morphologie, la reproduction, l'état de certains organes et au parasitisme, ont été collectées. Les mâles de plus de 100 g, appareil digestif enlevé, ont été considérés comme adultes et sexuellement matures, les vésicules séminales de tous les mâles plus légers étant réduites. La taille des vésicules séminales a ensuite permis d'identifier les mâles sexuellement actifs. Les femelles de plus de 75 g ont été considérées comme matures, aucune femelle plus légère ne présentant un signe de reproduction actuelle ou passée (cicatrices placentaires). La présence de corps jaunes, d'embryons ou de lait, a ensuite permis d'identifier les femelles sexuellement actives. La détermination spécifique des rats a été réalisée sur la base des critères morphométriques cités par Cunningham & Moors (1996).

La recherche de geckos a été menée de jour dans les différents milieux de l'île. Elle s'est poursuivie de nuit dans la cocoteraie et ses alentours le 18 décembre (deux personnes entre 22 h et 23 h, heure de Manzanillo) ainsi qu'au Rocher les 27 (deux personnes entre 23 h et 24 h) et 28 décembre (trois personnes entre 22 h et 23 h). Cette dernière prospection a consisté à recenser tous les individus observés sur les quatre faces externes du Rocher et sur toute la longueur de la faille principale. La détermination spécifique des geckos a été fondée sur la morphologie des lamelles sous-digitales (McCoy, 1980 ; Zug, 1991 ; Bauer & Sadlier, 2000). Les observations de scinques ont été consignées lors des déplacements de jour. Un dénombrement a été réalisé dans la faille principale du Rocher (sur 25 m² par trois personnes le 16 décembre vers 17 h 30) et deux à l'ancienne station météorologique (Fig. 1, sur 25 m² par deux personnes le 15 décembre (vers 17 h) et le 2 janvier (vers 10 h 30)). Par ailleurs, la densité a été estimée dans le milieu ouvert le plus fréquent par l'espèce, grâce à des dénombrements réalisés sur un transect d'environ 800 m (Fig. 1). La méthode employée, initialement conçue pour estimer des densités d'oiseaux (Bibby *et al.*, 1992), a déjà été appliquée avec succès à des populations de lézards (Hayes & Carter, 1999 ; Harlow & Biciloa, 2001 ; Lorvelec *et al.*, 2004). Elle repose sur la détermination de la fonction de décroissance de la détectabilité selon la distance, pour une espèce dans un milieu donné. Elle nécessite que soient respectées, ce qui semble avoir été le cas ici, les conditions suivantes : (1) les animaux situés sur l'axe de progression sont tous détectés et le dénombrement est réalisé jusqu'à l'infini, (2) les distances perpendiculaires à l'axe de progression sont estimées avec exactitude, (3) les animaux ne sont pas perturbés avant leur détection, (4) chaque animal n'est compté qu'une seule fois, et (5) chaque animal est détecté indépendamment des autres. Entre le 18 décembre et le 1^{er} janvier, le transect a été parcouru 6 fois, par temps ensoleillé, à la vitesse moyenne de 1,2 km/h (deux observateurs entre 11 h 15 et 17 h 30). Le parcours total a représenté 4720 m. La distance perpendiculaire de chaque observation à l'axe de progression a été déterminée à 10 cm près. La densité a été estimée en partant des hypothèses suivantes : (1) la probabilité de détecter un individu a été de 100 % sur l'axe de progression et nulle à l'infini, et (2) la fonction de décroissance de la détectabilité a suivi raisonnablement une loi exponentielle négative. Selon Bibby *et al.* (1992) la densité à l'hectare peut, dans ce cas, être établie par la relation : $D = 5((- \log_e(1-(N1/N)))/W)N/L$ (où, tous transects cumulés, N1 est le nombre d'individus observés en deçà de la bande interne, N le nombre total d'individus observés, W la distance en m entre l'axe de progression et le bord de la bande interne, L la longueur parcourue en km et D la densité à l'hectare). La détermination spécifique des scinques a été fondée sur les caractères méristiques et de coloration cités par Ineich & Zug (1991), permettant de distinguer *Emoia cyanura*, espèce connue de Clipperton, de *E. impar*, espèce potentiellement présente.

Les autres observations ont concerné l'analyse des contenus de nids de rats, les crabes, les oiseaux et les reptiles marins. La recherche de tortues et de serpents marins a été menée à chaque visite des plages et un tour complet de l'estran marin a été consacré à cette activité le 2 janvier (Fig. 1). La détermination spécifique des tortues marines a été fondée sur la morphologie de la tête et de la carapace (Fretney, 1986, 1987). A l'intérieur du lagon, les îles Egg ou îles aux œufs, situées à une centaine de mètres du rivage (Fig. 1), ont été visitées le 17 décembre.



INVENTAIRE DES VERTÉBRÉS DU LAGON ET DE LA COURONNE RÉCIFALE

POISSONS DU LAGON

D'après Bourrouilh-Le Jan *et al.* (1985), le lagon aurait cessé de fonctionner comme un écosystème marin il y a 3000 ans. Cependant des navigateurs ont rapporté qu'il était encore en contact avec l'océan en 1839 mais clos en 1858. La fermeture de la couronne récifale par un ouragan aurait donc eu lieu entre ces deux dates (Sachet, 1960). L'apport de guano est à l'origine de l'eutrophisation du lagon qui a été comparé à « *une gigantesque cuve à fermentation avec une population microbienne différente des populations océaniques habituelles...* » (Taxit & Ehrhardt, 1981). Ses eaux, salées en profondeur, sont presque douces en surface du fait des précipitations (3,6 à 5,3 g/l dans les six premiers mètres pendant l'été 1968 contre 31,1 g/l pour l'eau de mer du platier : Ehrhardt, 1976).

Allen & Robertson (1997) ont recensé 115 espèces de poissons entre la surface et soixante mètres de profondeur dans les eaux entourant Clipperton, dont neuf espèces ou sous-espèces endémiques. En comparaison le peuplement de poissons du lagon apparaît très pauvre. Ehrhardt & Plessis (1972), Ehrhardt (1976) et Niaussat (1978) ont répertorié seulement six espèces observées ponctuellement dans ce milieu et qui sont logiquement des poissons marins également rencontrés dans les eaux environnant l'atoll. Par la suite Taxit (1981a) a constaté la présence de deux espèces apparemment déjà signalées. Toutes sont des Perciformes et l'une d'elles, *Bathygobius arundelii*, de la famille des Gobiidés, semble endémique du platier de Clipperton. Décrite par Garman (1899b), elle constitue la première espèce signalée de l'île (Allen & Robertson, 1997). Sachet (1962a), citant Ginsburg (1947), la range parmi celles trouvées dans le lagon. Les articles de Garman et de Ginsburg ne renferment cependant pas cette information et l'espèce n'est pas citée de ce milieu en 1967-68 (Ehrhardt, 1976) et en 1980 (Taxit, 1981a). C'est pourquoi elle est absente du tableau I qui liste les espèces observées dans le lagon avant 2004. Si Allen & Robertson (1997) n'ont observé aucun poisson dans le lagon en avril 1994, nous en avons vu dans l'anse du Pouce (Fig. 1) en décembre 2004, sans pouvoir en réaliser la détermination. En outre nous avons constaté un apport d'eau de mer par percolation lors des marées hautes, à l'emplacement de l'ancienne ouverture de la couronne récifale située près du Rocher. Ce phénomène pourrait expliquer une eau plus salée au goût et l'apparente localisation des poissons dans cette zone.

TABLEAU I

Inventaire des poissons signalés dans le lagon de Clipperton avant 2004

Espèces : 5 Perciformes	Signalement (absence probable de population pérenne)
Carangidae <i>Caranx lugubris</i> Poey, 1860	Espèce capturée en 1967 : Ehrhardt (1976) Revue en 1980 : Taxit (1981a)
Kuhliidae <i>Kuhlia mugil</i> (Foster, 1801) <i>Kuhlia petiti</i> Schultz, 1943	Espèce capturée en 1967 et 1968 : Ehrhardt (1976) Espèce capturée en 1968 : Ehrhardt (1976)
Pomacentridae Une espèce non déterminée	Une espèce vue en 1958 : Sachet (1962a)
Acanthuridae <i>Acanthurus triostegus</i> (Linné, 1758)	Une espèce non déterminée vue en 1958 : Sachet (1962a) Une espèce (la même ?) identifiée en 1980 : Taxit (1981a)

Comment expliquer la présence de poissons marins dans ce lagon clos, presque d'eau douce en surface et au fonctionnement écologique différent de celui de l'océan ? Peut-on envisager la pérennisation de populations isolées depuis le milieu du XIX^e siècle ? Il faudrait admettre qu'elles sont capables d'y accomplir leur cycle de vie et notamment de s'y

reproduire, scénario improbable. Il semble logique d'envisager la possibilité d'un renouvellement du stock. Selon Ehrhardt (1976), les caractéristiques des eaux profondes du lagon sont trop différentes de celles du milieu marin pour accepter l'hypothèse d'apports d'eau et de poissons par des passages souterrains. L'ouverture de brèches provisoires dans la couronne récifale, lors d'ouragans, a été évoquée mais n'a jamais été observée. En revanche, il a été suggéré que la salinité des eaux évolue au gré des précipitations et des apports marins par vagues déferlantes lors de dépressions (Sachet, 1963). Les traces de l'impact de telles vagues sur la couronne et jusque dans le lagon ont été constatées en 1958 par Sachet (1962c, 1963). Selon Ehrhardt & Plessis (1972) et Taxit (1981a) notamment, ce phénomène pourrait expliquer l'arrivée de poissons dans le lagon. Le fait que les expéditions qui se sont succédées sur l'île n'ont pas toutes observé des poissons, plaide en faveur d'un renouvellement occasionnel.

REPTILES

Des pontes de tortues marines attribuées à la Tortue verte, *Chelonia mydas*, ont été mentionnées sur Clipperton en 1825 par Morrell (1832, citation dans le chapitre concernant les mammifères). Bien qu'aucune ponte n'ait été constatée depuis, ce signalement est repris par Sachet (1962a,b) qui estime que rien ne permet de le mettre en doute.

Neuf tortues marines de différentes classes d'âge ont été découvertes sur l'estran marin pendant notre séjour. Deux d'entre elles étaient réduites à des restes osseux qui avaient résisté aux attaques des crabes. Les sept autres, six mortes et la dernière mourante, ont été découvertes récemment échouées entre le 27 décembre et le 2 janvier. Il est probable que toutes relevaient de l'espèce *Lepidochelys olivacea*, la Tortue olivâtre, même si leur état de conservation n'a permis d'identifier sans conteste que quatre d'entre elles (notamment par la présence, sur chaque côté du plastron, de quatre plaques infra-marginales pourvues de pores). L'une d'entre elles, dépourvue de tête et de pattes, avait subi un choc violent qui avait brisé la carapace. Une autre avait une patte emmaillotée dans un engin de pêche. Ces observations suggèrent une mortalité induite par l'importante activité de pêche qui se développe au large, les tortues échouées sur l'atoll ne constituant probablement qu'une part réduite de cette mortalité. Par ailleurs aucun indice de ponte n'a été constaté. Les plages de Clipperton, constituées de sable mélangé à des débris coralliens, sont en grande partie recouvertes par les hautes eaux et d'un accès difficile en raison des récifs et des rouleaux. Elles ne sont pas plus favorables à la nidification des tortues marines actuellement qu'elles ne l'étaient en 1958 (Sachet, 1962a).

Nous ignorons si la physionomie des plages était différente ou si le lagon, ouvert sur l'océan, abritait des plages à l'époque où Morrell a signalé des pontes de tortues. A quelle espèce attribuer ces pontes ? S'agissait-il de *C. mydas* au sens restreint, pan-tropicale (David, 1994 ; Pritchard, 1997), ou de la Tortue noire, *C. agassizi*, forme décrite après le voyage de Morrell mais au statut taxinomique incertain et dont la répartition semble réduite à la frange pacifique du continent américain ainsi qu'aux îles Galápagos (Devaux & de Wetter, 2000) ? S'agissait-il d'une autre espèce ? Outre la Tortue luth, *Dermochelys coriacea*, cinq espèces à carapace étaient potentiellement présentes à l'époque dans la zone océanique entourant Clipperton. Il s'agissait des Tortues noire, verte et olivâtre, ainsi que de la Tortue imbriquée, *Eretmochelys imbricata*, et avec une faible probabilité de la Tortue caouanne, *Caretta caretta*. Il est probable que Morrell savait distinguer une *Chelonia* d'une autre tortue. Cependant, son identification spécifique ne peut être validée car son texte ne précise pas s'il a lui-même été le témoin des pontes. Il n'est donc pas possible de déterminer l'espèce qui venait pondre sur Clipperton au début du XIX^e siècle. Par ailleurs aucune donnée ne permet d'envisager la persistance d'une nidification au-delà de cette période. Cependant, dans le cas inverse, la prédation d'œufs ou d'adultes par l'homme entre 1893 et 1917, ou la destruction de nids par les porcs pendant la première moitié du XX^e siècle, pourraient avoir causé la disparition de la population de tortues.

Arundel, dans son journal de 1897 cité par Sachet (1962a), a constaté l'échouage de serpents marins (Elapidés) sur Clipperton. Sachet a indiqué que l'espèce concernée était probablement *Pelamis platurus*, la Pélamide bicolore, serpent pélagique dont la vaste répar-

tition indo-pacifique se prolonge à l'est jusqu'au continent américain (Hecht *et al.*, 1974 ; Kropach, 1975 ; Ineich, 1988 ; David & Ineich, 1999). Niaussat (1978) a confirmé la présence de cette espèce qui ne se reproduit pas à terre, en collectant trois spécimens sur le plattier de Clipperton. Aucun serpent marin n'a été observé aux abords de Clipperton pendant notre séjour.

En 1958 Sachet (1962a) a été la première à signaler la présence d'un gecko sur Clipperton : « *Je cherchais des insectes avec M. Harbison quand il doubla le nombre de reptiles connus de Clipperton en attrapant un gecko (Gehyra mutilata det. W. C. Brown). Cette petite bête se cachait parmi les racines aériennes d'une souche pourrie de cocotier, et son camouflage était remarquable. Il fallait un œil exercé pour discerner son existence. Au total, nous en avons attrapé chacun deux, tous en plein jour et non loin du Rocher, et nous n'en avons pas vu d'autres.* ». *G. mutilata*, le Gecko mutilé, est une espèce anthropophile qui présente une vaste répartition indo-pacifique. Il atteint à l'est les îles Pitcairn, de Pâques, Hawaii et Clipperton (Ineich, 1987a ; Bauer & Henle, 1994 ; McKeown, 1996 ; Uetz, Etzold & Chenna, 2003). Sur le continent américain, il a été introduit au Mexique, dans le sud de la Californie et en Guyane française (Ineich & de Massary, 1997). A propos de sa répartition mexicaine, Boulenger (1885 : 150) a indiqué la collecte d'une femelle à Presidio et d'un mâle à San Blas, et Smith & Taylor l'ont signalé en 1950 dans des ports de la côte pacifique : San Blas et Tepic pour l'état de Nayarit, Presidio et Mazatlán pour l'état de Sinaloa. Selon ces derniers, l'espèce y avait probablement été introduite depuis les Philippines. Par la suite, sa présence a été mentionnée par plusieurs auteurs dont Lever (2003). En 1993 Flores-Villela a fait état d'une répartition plus étendue : côte pacifique, bassin du fleuve Balsas et dépression centrale de Chiapas. Ces informations permettent de penser qu'il était déjà bien établi au Mexique dans les années 1950, au moins dans le nord-ouest du pays. Deux scénarios peuvent expliquer sa présence sur Clipperton. Le premier est une arrivée spontanée ou une introduction non intentionnelle par l'homme, depuis le Mexique. Le second est une arrivée, par l'un ou l'autre mode, par l'ouest, ce gecko faisant partie de la dizaine de lézards ayant colonisé des îles polynésiennes. La présence sur l'île Socorro (Revillagigedo : Gallino-Tessaro *et al.*, 1999) d'un autre gecko anthropophile, *Hemidactylus frenatus*, l'Hémidactyle des maisons, relève de la même alternative. Il a en effet colonisé des îles polynésiennes mais a aussi été introduit au Mexique, depuis les Philippines (Smith & Taylor, 1950) ou Java (Ballardo *et al.*, 1996).

En décembre 2004, nous avons constaté la présence de geckos dans le seul Rocher à l'exception notable d'un individu trouvé le 8 décembre, jour du premier débarquement, dans la barque servant aux navettes entre l'île et le navire de liaison avec le continent. L'absence d'observation dans la cocoteraie et sur la couronne récifale suggère une absence ou, plus probablement, une faible abondance des geckos dans ces milieux. Dans le Rocher, en revanche, ils se sont révélés abondants, 66 individus (adultes et juvéniles) ayant été observés lors du dénombrement nocturne du 28 décembre. Tous les geckos examinés sous la loupe, y compris celui de la barque, ont été rangés dans l'espèce *G. mutilata*. Cette identification confirme celle de 1958 rapportée par Sachet, apparemment seule mention de l'espèce antérieure à la nôtre. Quelle peut être l'origine de l'individu découvert dans la barque ? La probable rareté de l'espèce sur la couronne récifale, d'une part, et sa présence sur les côtes pacifiques mexicaines, d'autre part, suggèrent un transport par le navire. Cet individu était donc probablement originaire de Manzanillo où les opérations de chargement ont eu lieu. Il s'agirait là d'une introduction non intentionnelle et avortée. Cet événement, à la probabilité d'observation rare, conforte l'hypothèse d'une introduction antérieure depuis le Mexique. Celle-ci serait intervenue probablement entre 1893, date du début de l'anthropisation du site, et 1958.

Garman (1899a) a décrit le scinque *Lygosoma arundelii*, endémique de Clipperton, à partir d'un spécimen mélanique collecté en 1897 par Arundel, en le considérant comme très proche de *Emoia cyanura*. En 1987 Ineich (1987b) a décrit *E. pheonura*, espèce non mélanique également proche de *E. cyanura* et répartie de la Nouvelle-Guinée à Clipperton. Cependant, pour cet auteur, la présence de deux formes morphologiques sur Clipperton soulevait la question du statut taxinomique et donc de l'endémisme de la première. Par la suite, ces trois noms ont été mis en synonymie par Ineich & Zug (1991) et tous les scinques de Clipperton sont donc actuellement rangés dans l'espèce *E. cyanura* (voir aussi Brown,

1991). C'est pourquoi nous utilisons ce nom, sans préjuger d'une éventuelle révision future du statut taxinomique des deux formes présentes sur l'île. Depuis Garman, des scinques ont été mentionnés de Clipperton par Heller (1903), Van Denburgh & Slevin (1914), puis par d'autres auteurs. *E. cyanura* présente une vaste répartition pacifique atteignant à l'est les îles Pitcairn, de Pâques, Kauai (Hawaii) et Clipperton (Ineich, 1987a ; Ineich & Blanc, 1988 ; Ineich & Zug, 1991 ; McKeown, 1996 ; Bauer & Sadlier, 2000 ; Uetz, Etzold & Chenna, 2003). Cette espèce se trouve souvent en situation de sympatrie avec *E. impar* qui a aussi colonisé des îles polynésiennes (Ineich, 1987a ; Guillaume *et al.*, 1994 ; Schwaner & Ineich, 1998). Non signalé du Mexique, sa présence sur Clipperton résulte probablement d'une ou plusieurs arrivées spontanées depuis l'ouest. Outre qu'elle ne pourrait expliquer un éventuel endémisme demandant un long isolement, une introduction non intentionnelle par l'homme est improbable car l'île a été peu fréquentée avant 1897.

Heller (1903) mentionnait les scinques abondants dans le Rocher et Van Denburgh & Slevin (1914) écrivaient qu'ils étaient, en 1905, plus abondants sur le Rocher que partout ailleurs. A ce sujet, Sachet (1962a) a indiqué : « ... Ceci est curieux, car l'inverse était vrai en 1958 : les lézards étaient très abondants dans la végétation basse de l'atoll, particulièrement parmi les tiges d'*Ipomœa*. Leur coloration varie, de presque noir à brun avec des rayures bronze-doré. Aucun n'avait la queue bleue d'où l'espèce tient son nom, et qui s'observe couramment dans d'autres atolls. M. Harbison et moi avons découvert leurs petits œufs ovales dans de vieilles noix de coco vides, sous les palmiers, et, une fois, sous un gros bloc erratique (Pl. XII, Fig. 50). Il est très possible que ces lézards aient vécu sur le Rocher à l'époque où l'absence de végétation et par conséquent la pénurie d'insectes et l'abondance des crabes rendaient l'anneau corallien inhospitalier. ». Actuellement il s'avère que les scinques sont présents sur la couronne récifale en dépit de l'absence de végétation. En effet, en décembre 2004, outre le Rocher et la cocoteraie, le milieu le plus fréquenté par l'espèce était la partie externe et élevée de la couronne, au substrat noirci. C'est dans ce milieu que le dénombrement sur transect a été réalisé. En revanche les scinques semblaient absents des parties de la couronne au substrat blanchâtre, souvent colonisées par les Fous masqués. Dans la faille principale du Rocher, 11 individus dont 4 juvéniles ont été dénombrés sur environ 25 m². Les 4720 m parcourus sur transect ont permis de dénombrer 47 scinques dont 39 adultes. Le nombre de juvéniles étant insuffisant, la répartition dans neuf bandes virtuelles de part et d'autre de l'axe de progression (0,25 m ; 0,5 m ; 1 m ; 1,5 m ; 2 m ; 3 m ; 4 m ; 5 m ; plus de 5 m), n'a été établie que pour les adultes. La figure 2 montre l'évolution de la détectabilité en fonction de la distance perpendiculaire à l'axe du transect. La fonction de décroissance s'apparente à une exponentielle négative et le niveau de détection chute fortement dès 0,25 m. L'estimation de la densité avec ce modèle donne la valeur moyenne de 33 individus adultes à l'hectare pour ce milieu. La distribution des scinques n'était cependant pas homogène. C'est ainsi qu'une concentration a été observée à l'ancienne station météorologique de la piste d'aviation. Neuf individus dont 3 juvéniles y ont été dénombrés sur environ 25 m² le 2 janvier. Les individus examinés dans la faille du Rocher (juvéniles et adultes) présentaient une coloration brun-cuivré dorsalement et brun-vertâtre sur les flancs, une raie vertébrale cuivre ou crème-doré suivant l'exposition, entourée de deux raies noires, une tache occipitale noire, deux grandes taches pariétales noires avec un point cuivré au milieu. Les yeux étaient bruns, le ventre blanc, la queue et les doigts verts. En revanche les individus observés ailleurs, dans la cocoteraie ou sur le corail noir, étaient mélaniques et se confondaient avec le substrat. Un individu mélanique et un autre à queue verte ont été examinés sous la loupe. Ils ont été rangés dans l'espèce *E. cyanura* et non dans l'espèce *E. impar*.

OISEAUX

Le premier document évoquant l'avifaune de Clipperton est dû à Morrell (1832, citation dans le chapitre concernant les mammifères) qui a décrit en 1825 une île recouverte par des oiseaux marins dont deux Sulidés (*gannet* et *booby*). A partir de 1898 des inventaires ont été réalisés. Une centaine d'espèces visite régulièrement ou accidentellement l'île, parfois avec des effectifs importants, mais sans s'y reproduire. Il s'agit notamment d'Ardéidés,

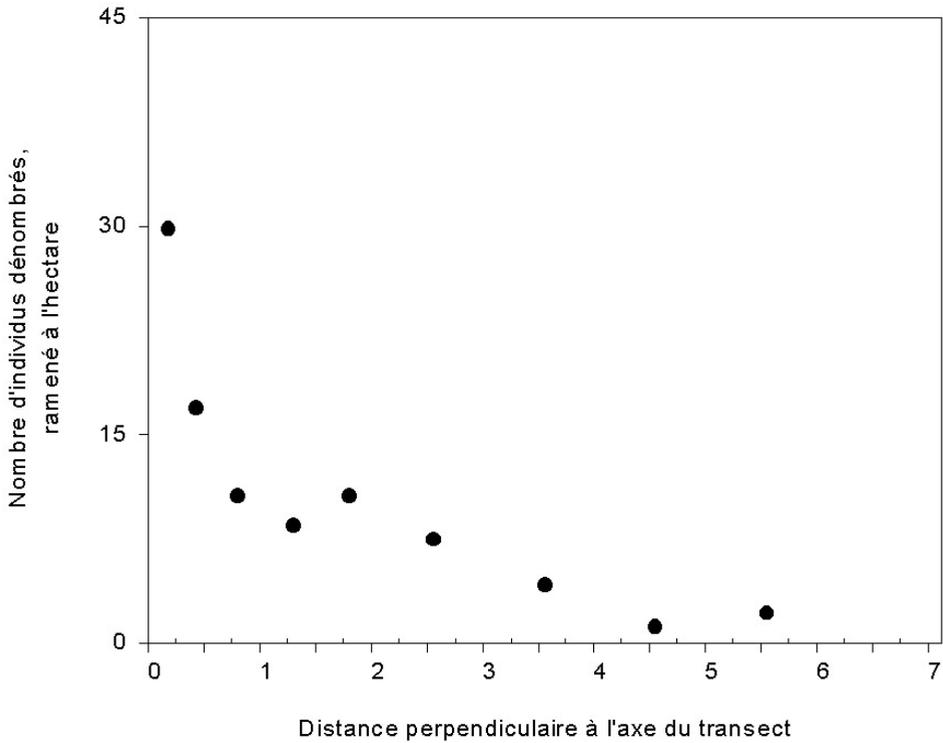


Figure 2. – Décroissance de la détectabilité des scinques adultes de la couronne récifale (n = 39 ; Clipperton, décembre 2004 et janvier 2005), en fonction de la distance en m.

d'Anatidés et d'oiseaux limicoles (Scolopacidés et Charadriidés). La Frégate du Pacifique, *Fregata minor*, seule espèce considérée, jusqu'à notre passage, comme non reproductrice tout en étant présente en permanence sur l'île (Stager, 1964 ; Taxit, 1981c), a été signalée dès 1898 par Snodgrass & Heller (1902). L'effectif, limité à environ 250 individus en 1958 (Stager, 1964), en comptait plus de 600 en 1968 (Ehrhardt, 1968b, 1971a,b, 1972) et entre 1000 et 1300 en 1980 (Taxit, 1981c ; Taxit & Ehrhardt, 1981). En décembre 2004, les frégates étaient abondantes dans la cocoteraie où un vol de 200 à 300 individus a été observé, ainsi que sur le Pouce, avancée de terre dans le lagon située au nord du Rocher (Fig. 1).

Deux espèces d'oiseaux d'eau douce se reproduisent sur Clipperton. Beck (1907) a le premier signalé la présence de la Foulque d'Amérique, *Fulica americana*, en 1901. Cependant Howell *et al.* (1993) ont confirmé en août 1986 et mai 1987 la disparition de cette espèce, déjà absente en 1980 (Taxit, 1981b,c ; Taxit & Ehrhardt, 1981). En outre ils ont constaté dès août 1986 son remplacement dans le même habitat par la Gallinule poule d'eau, *Gallinula chloropus*, et Pitman (1996) a souligné à cette occasion la précarité des micro-populations insulaires de Rallidés. Cette disparition s'est avérée temporaire puisque les mêmes auteurs ont signalé la présence de trois individus dès novembre 1987. Les deux espèces étaient abondantes en décembre 2004. Nous les avons observées sur la périphérie du lagon, principalement près des îles Egg, dans la baie de la Pince et près du Rocher. Quatre nids ont été observés sur les îles Egg, contenant respectivement 0, 3, 4 et 5 œufs. Ces oiseaux, inféodés à des écosystèmes dulcaquicoles, n'ont pu établir des populations reproductrices qu'une fois le lagon isolé de l'océan, au milieu du XIX^e siècle. Ils appartiennent probablement à des méta-populations présentant localement des phases d'extinction et de colonisation à partir de sources continentales.

Dix espèces d'oiseaux marins se reproduisent sur Clipperton, dont quatre Sulidés si l'on suit Pitman & Jehl (1998) qui recommandent de reconnaître *Sula granti*, le Fou de

Grant, comme une espèce distincte de *S. dactylatra*, le Fou masqué. Alors que la coloration du bec est orange ou rose chez le premier, celle du second est jaune. Selon ces auteurs, les trois Fous variés, *S. variegata*, observés sur Clipperton en 1901 par Beck (1907) étaient en réalité des Fous de Grant et leur population comptait 150 individus à la fin des années 1980. En décembre 2004 nous avons constaté la nidification de plusieurs dizaines de couples de Fous de Grant, notamment sur la pointe sud de la baie de la Pince. En outre aucun couple mixte n'a été observé, ce qui va dans le sens des observations et de la recommandation de Pitman & Jehl. L'intérêt ornithologique essentiel de Clipperton repose sur sa colonie mixte de Fous masqués et de Fous bruns, *S. leucogaster*, dont la dynamique a été retracée par Taxit (1981c) et Thibault (1988). Ces deux fous sont probablement ceux vus en 1825 par Morrell (1832) puis par d'autres navigateurs, mais ils n'ont été déterminés précisément qu'en 1898 par Snodgrass & Heller (1902). A propos du Fou masqué, ces auteurs indiquent : « *On Clipperton this bird was found breeding in immense numbers in November* », et Beck (1907) mentionne la présence de milliers d'individus en novembre 1901. Cependant, en 1958 (année de l'éradication des porcs), l'espèce n'était représentée que par moins de 150 individus (Stager, 1964). Par la suite, la population s'est accrue pour atteindre plus de 4 200 individus en 1968 (Ehrhardt, 1968b, 1971a notamment) et 8 000 en 1980 (Taxit, 1981c ; Taxit & Ehrhardt, 1981). Selon les mêmes auteurs, l'effectif de la population de Fous bruns est passé de moins de 500 individus en 1958, à 15 300 en 1968 puis à 25 500 en 1980. La population des Fous masqués a ensuite largement dépassé celle des Fous bruns. En effet selon Pitman (1996), l'effectif total atteignait 100 000 individus (adultes et jeunes confondus) en 1987 dont plus de 60 000 Fous masqués (Pitman & Jehl, 1998). Il s'agissait alors de la plus grande colonie de reproduction au monde pour les deux espèces. En décembre 2004 les Fous masqués étaient toujours plus abondants que les Fous bruns. L'explosion démographique de la population de Fous masqués est peut-être à l'origine de la constitution d'une colonie sur l'île Cocos (Costa Rica) à partir de 1994 (Montoya, 2003), colonie qui comptait 20 couples en avril 2005 (Michel Montoya, communication personnelle, juin 2005). La quatrième espèce, le Fou à pieds rouges, *S. sula*, n'est signalée que depuis 1958 (Stager, 1964). Très rare à cette date, sa population comptait, selon les mêmes auteurs que précédemment, près de 300 individus en 1968 et 450 en 1980. En décembre 2004, l'espèce était inféodée à la cocoteraie proprement dite et aux petits îlots de cocotiers. Il est probable que sa reproduction, qui nécessite la présence d'arbres ou au moins de buissons, n'a débuté qu'après un développement suffisant des cocotiers au XX^e siècle (Stager, 1964).

Quatre espèces de Laridés, signalées dès 1898 par Snodgrass & Heller (1902), se reproduisent sur Clipperton. Il est possible que leurs effectifs aient diminué parallèlement à l'augmentation de ceux des Sulidés (Ehrhardt, 1971a notamment ; Taxit, 1981b ; Taxit & Ehrhardt, 1981). C'est ainsi que, toujours selon les mêmes auteurs, le nombre de Noddis bruns, *Anous stolidus*, est passé de près de 3400 individus en juillet 1968 à 150 ou 200 en mars 1980. Cependant ces deux recensements ont été réalisés à des mois différents, ce qui n'est pas sans conséquence sur les résultats. Une diminution comparable des effectifs a été enregistrée pour le Noddi noir, *A. minutus*, et la Sterne fuligineuse, *Sterna fuscata*. Quant à la Gygis blanche, *Gygis alba*, elle a toujours présenté un effectif réduit, au maximum 50 individus en 1958 (Stager, 1964). En décembre 2004, nous avons vu un grand nombre de noddis non identifiés volant à proximité des îles du lagon le jour et utilisant le Rocher comme dortoir nocturne, comme l'avait déjà signalé Snodgrass & Heller (1902). En revanche nous n'avons observé qu'une seule sterne indéterminée et qu'une seule Gygis blanche.

Les deux dernières espèces d'oiseaux marins se reproduisant sur Clipperton sont le Phaéton à brins rouges, *Phaethon rubricauda*, dont un premier individu a été signalé en 1958 (Stager, 1964), et le Puffin fouquet, *Puffinus pacificus*, cité comme un reproducteur rare, mais sans autre précision, uniquement en 1968 (Ehrhardt, 1971a notamment). En décembre 2004 nous avons observé quatre Phaétons à brins rouges adultes et un poussin dans le Rocher. Par ailleurs si des puffins non identifiés ont été observés pendant les traversées, aucun n'a été vu sur l'île. La réalité de la reproduction de cette dernière espèce sur Clipperton demande une confirmation.

Des oiseaux domestiques ont également vécu temporairement à Clipperton. Selon Sachet (1960), la colonie mexicaine qui occupa l'île pendant une dizaine d'années, jusqu'en 1917, y avait introduit le Coq domestique. Par ailleurs Ehrhardt (1976) a mentionné la pré-

sence sur le lagon, en 1966 et 1968, de Canards musqués, *Cairina moschata*, importés. Cependant cette information n'est confirmée ni par le même auteur en 1971, ni par Niaussat en 1978. Nous ne connaissons pas les modalités de ces introductions d'oiseaux domestiques et nous ne savons pas s'ils se sont reproduits avant de disparaître.

MAMMIFÈRES

En dehors de cétacés, aucun mammifère marin n'a été signalé de Clipperton depuis le texte de Benjamin Morrell (1832) : « ... *The whole island is literally covered with sea-birds, such as gulls, whale-birds, gannets, and the booby. There are also a few small land-birds, which were probably blown from the American coast during the hurricane months. Fur-seal and sea-elephant resort here in small numbers in the proper seasons, and green turtle come hither to deposit their eggs... After taking what few fur-seal could be found about the island, we got underway and sailed for the Gallapagos Islands...* ». Si ce texte semble indiquer que l'auteur a lui-même vu des otaries à fourrure (*fur-seal*) et des éléphants de mer (*sea-elephant*) en août 1825, il ne renseigne pas sur les espèces concernées et ne permet pas de conclure à leur reproduction.

La consultation des données passées et actuelles de répartition des pinnipèdes (Marion & Sylvestre, 1993 ; Wilson & Reeder, 1993) permet d'en retenir plusieurs susceptibles d'avoir fréquenté Clipperton à cette époque, certains pouvant correspondre au signalement de Morrell. Trois espèces d'Otariidés sont candidates. L'otarie à fourrure était probablement celle de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*, éventuellement celle des Galápagos, *A. galapagoensis*. La première ne se reproduit aujourd'hui que sur l'île Guadalupe et sur l'île Benito del Este en Basse Californie. Des individus sont aussi observés plus au sud, aux îles Revillagigedo peut-être incluses autrefois dans l'aire de reproduction. La seconde est endémique des îles Galápagos. En outre trois espèces proches sont réparties dans les zones tempérées ou sub-tropicales situées dans l'est de l'océan Pacifique. Leur présence passée à Clipperton semble peu probable et nous les citons pour mémoire. Il s'agit des Otaries à fourrure septentrionale, d'Amérique du Sud et de Juan Fernández, respectivement *Callorhinus ursinus*, *A. australis* et *A. philippii*. Par ailleurs, les lions de mer sont également représentés dans cette partie du monde par les espèces de Steller, d'Amérique du Sud et de Californie, respectivement *Eumetopias jubatus*, *Otaria byronia* et *Zalophus californianus*. Si la présence passée à Clipperton des deux premiers semble peu probable, elle n'est pas exclue pour le troisième, même s'il n'est pas signalé par Morrell. Actuellement il se reproduit en effet en Californie, en Basse Californie, à l'île Guadalupe et aux îles Galápagos où vit une sous-espèce endémique, *wollebaeki*, parfois élevée au rang d'espèce. Il visite aussi les rochers Alijos situés au sud de l'île Guadalupe (Pitman, 1985) et accidentellement l'île Cocos (Michel Montoya, communication personnelle, juin 2005). Pour Clipperton, une présence potentielle ancienne serait à attribuer plutôt à la forme américaine.

Deux espèces de Phocidés sont également candidates pour une présence passée à Clipperton. L'éléphant de mer évoqué par Morrell ne pouvait être que l'espèce septentrionale, *Mirounga angustirostris*, dont l'aire de reproduction atteint aujourd'hui, au sud, la Basse Californie et l'île Guadalupe. En outre, si l'auteur n'a pas fait mention pour Clipperton du Phoque veau marin, *Phoca vitulina*, il l'a signalé de l'île Socorro (Revillagigedo). Actuellement l'une des sous-espèces de ce phoque se reproduit, au sud, jusqu'à la Basse Californie, ce qui en fait un autre candidat. Pour mémoire, ce n'est pas le cas du Phoque moine d'Hawaï, *Monachus schauinslandi*, endémique de ces îles, du fait d'une aire de répartition trop distante de Clipperton.

Tous ces mammifères ont été exploités et ont vu leur effectif et leur aire de répartition régresser. Dès la fin du XIX^e siècle, ce processus a conduit plusieurs espèces au bord de l'extinction (Otaries à fourrure de Guadalupe, des Galápagos et de Juan Fernández, Lion de mer de Californie, Eléphant de mer septentrional). Cependant, tout comme Sachet (1962a), nous pensons qu'il n'y a aucune raison de remettre en cause le signalement de Morrell et que des pinnipèdes fréquentaient probablement Clipperton au début du XIX^e siècle, avant l'accroissement de la chasse commerciale. En revanche la réalité d'une reproduction locale à cette époque ne peut pas être prouvée.

Aucun mammifère terrestre autochtone (y compris chiroptères) n'a été signalé de Clipperton. Les seules espèces ayant vécu sur l'île sont des animaux domestiques ou des rongeurs commensaux introduits par l'homme.

Des Porcs, *Sus scrofa*, probablement rescapés du naufrage du Kinkora, un bâtiment anglais qui s'était réfugié à Clipperton pour échapper à une dépression, ont été introduits en 1897 avec les premiers Cocotiers (Sachet, 1960). En 1917, lors du rapatriement des survivants du camp mexicain, une douzaine de porcs furent abandonnés sur l'atoll et, en août 1958, leur nombre s'élevait à 58. L'Américain Kenneth Stager, ayant constaté un déclin des effectifs de fous, de sternes et de frégates, les élimina cette même année (Stager, 1959, 1964). Niauxsat (1978) et Jost (2003) ont indiqué qu'en 1966 et 1967, le troupeau de porcs s'était reconstitué avant d'être de nouveau éradiqué. En fait ce sont probablement de nouveaux porcs, introduits en 1966, qui ont été éliminés avec leur descendance par la mission française de 1968 (Ehrhardt, 1972 ; Taxit & Ehrhardt, 1981), après que Ehrhardt (1972) ait observé la prédation d'œufs et de jeunes oiseaux cette année-là. La population devait donc présenter un effectif relativement limité en 1968. Quoi qu'il en soit, il s'agit d'une des plus anciennes opérations d'éradication conduite sur le territoire français dans un but environnemental affiché. Outre les porcs, les colons mexicains élevaient probablement d'autres espèces domestiques et des introductions avaient peut-être eu lieu pendant la période antérieure qui a vu se développer l'exploitation des phosphates. Plus récemment, Niauxsat (1978) a indiqué qu'un Chat haret avait été aperçu en 1978. Signalons qu'après leur disparition, les formes domestiques de mammifères (et aussi d'oiseaux) ont pu laisser sur place une partie de leurs cortèges de pathogènes.

La Souris grise, *Mus musculus*, a fait l'objet d'une observation en août 1958 (Sachet, 1962a). Cette observation n'a jamais été clairement confirmée en dépit du texte de Niauxsat (1978) qui mentionne que l'espèce aurait été aperçue en 1967 et 1968. Aucune souris n'a été capturée en décembre 2004 malgré l'importance du dispositif de piégeage et sa répartition dans les différents milieux de l'île. De plus, aucun indice de sa présence n'a été relevé. Si l'introduction passée de cette espèce anthropophile sur Clipperton est vraisemblable, le manque d'observation incite à la prudence quant à la réalité de sa reproduction. Quoi qu'il en soit, elle est probablement absente actuellement.

Aucune présence de rats n'est mentionnée lors de l'expédition américaine de 1958 (Sachet, 1962a ; Stager, 1964), ni lors des cinq expéditions Bougainville de la marine française entre 1966 et 1969 (Niauxsat, 1978) et des deux expéditions Cousteau de 1976 et 1980 (Dodson & Fitzgerald, 1980 ; Taxit & Ehrhardt, 1981). Pitman (1996) ne fait pas plus mention de rats en 1987. En septembre 2003, Bernie Tershy (*university of California*) nous a signalé que, selon lui, le Rat noir, *Rattus rattus*, avait été introduit sur Clipperton à la suite probable d'un naufrage en 1999 ou 2001. Son correspondant indiquait que des rats vivaient sur toute l'île alors qu'il n'avait pas noté leur présence lors d'une nuit passée sur place en 1994. Une photo montrait deux individus présentant la morphologie du Rat noir. Selon Robert Pitman et Lisa Ballance du *Southwest Fisheries Science Center* (manuscrit en préparation, communication personnelle, juin 2005), les rats seraient arrivés sur l'île entre septembre 1998 et novembre 1999. Ces auteurs précisent en effet que deux navires se sont échoués entre ces deux dates et que, si aucun rat n'a été vu en 1998 et en 1999, lors d'une journée passée sur le site dans les deux cas, ils en ont observé un pour la première fois, dans la cocoteraie, en novembre 2000. Par ailleurs, Jost (2003) a indiqué : « *Hormis quelques souris, sorte de petits surmulots, introduits avec les cargaisons des navires et encore observés en 2001, il n'y a pas de mammifères.* ». Ce signalement correspond plutôt aux rats présents en 2001, qu'aux souris signalées précédemment.

En décembre 2004 nous avons vérifié la présence du Rat noir sur l'ensemble de la couronne récifale ainsi qu'au Rocher. Par ailleurs la découverte de nids de Rallidés pourvus d'œufs sur les îles Egg suggère que ces îles constituent le seul milieu indemne de rats et de crabes à Clipperton. Un total de 162 rats a été piégé dans les quatre secteurs échantillonnés dont trois juvéniles avec des pièges INRA, et 12 individus ont été capturés à la main lors d'analyses de nids.

L'abondance des rats dans les différents milieux a été établie à partir de l'indice obtenu au terme de la première nuit de piégeage (Tableau II). Elevé pour les milieux « Cocoteraie » (75) et « Végétation basse » (67), l'indice est faible pour le milieu « Corail » (29, 6, 15 et 13 respectivement pour les secteurs « Cocoteraie », « Piste », « Rocher » et « US ») et pour le milieu « Rocher » (22). Il ne présente pas de différence appréciable entre les zones « Mer », « Intérieur » et « Lagon ».

TABLEAU II

Nombre de captures réalisées avec les ratières et indice d'abondance des rats et des crabes en fonction des secteurs et des milieux échantillonnés (Clipperton, décembre 2004)

Secteur	Cocoteraie			Piste	Rocher		US
Milieu	Coc	Cor	Veg	Cor	Cor	Roc	Cor
Pièges tendus	J1 - 3 = 27 J4 - 5 = 32	58	15	50	26	24	50
Jour 1							
P	2	24	3	32	17	18	33
C rat	6	10	6	2	3	5 + 2	5
C crabe	9	8	2	13 + 2	0	0	1
A rat	75	29	67	6	15	22	13
Jour 2							
P	11	26	3	21	22	15	33
C rat	4 + 2	12	5	5	2	4	6
C crabe	4	5	3	18	2	2	1
Jour 3							
P	3	23	3	31	19	14	41
C rat	3	13	4	7 + 1	0	4	0
C crabe	8	9	4	10 + 1	3	3	4
Jour 4							
P	10	26	7	32	15	16	43
C rat	9 + 2	10	3	4	0	3	2
C crabe	6	10	3 + 1	7 + 1	5	2	2
Jour 5							
P	12	39	7	-	18	17	-
C rat	5 + 1	7	2	-	0	0	-
C crabe	8	4	2	-	2	4	-
Total							
NP	38	138	23	116	91	80	150
C rat	27 + 5	52	20	18 + 1	5	16 + 2	13
C crabe	35	36	14 + 1	48 + 4	12	11	8
A crabe	48	21	38	29	12	12	5

US : ancienne zone américaine de débarquement. Coc : cocoteraie ; Cor : corail ; Veg : végétation basse ; Roc : Rocher. J1-3 : jours 1 à 3 ; J4-5 : jours 4 et 5. P : nombre de pièges contrôlés, tendus, toujours pourvus d'appât et n'ayant capturé ni crabe, ni rat ; C : nombre de pièges ayant capturé + nombre de captures doubles ; A : indice d'abondance ; NP : nombre de nuits-pièges concernant les seuls pièges contrôlés, tendus, toujours pourvus d'appât et n'ayant capturé ni crabe, ni rat. A rat = $100 * (C \text{ rat} / (C \text{ rat} + P))$; A crabe = $100 * (C \text{ crabe} / (C \text{ crabe} + NP))$.

Les 174 rats autopsiés présentaient une livrée gris-sombre uniforme, parfois ponctuée d'une tache blanche sur le front, d'un collier blanc et de zones blanches sous les pattes. Les doigts étaient blancs chez certains individus. Tous se sont révélés indemnes de puces et de tiques adultes, mais la présence de larves ou de nymphes de tiques n'a pas été recherchée. Aucun ne présentait de pelade ou de plaies, fait surprenant sur une île où les oiseaux marins sont parasités par plusieurs groupes d'arthropodes (Sachet, 1962a). Sur l'île Surprise (Nouvelle-Calédonie), par exemple, les Rats noirs sont dans un mauvais état sanitaire, probablement en raison des nombreuses tiques d'oiseaux qu'ils hébergent (Benoît Pisanu, communication personnelle, février 2003). Au sein de cet échantillon, les femelles (97, 56 %) étaient en léger excès par rapport aux mâles (77, 44 %), déséquilibre accentué pour les individus sexuellement matures (femelles : 73, 59 % ; mâles : 50, 41 %). Parmi les 73 femelles matures, 14 (19 %) ne montraient aucun signe de reproduction actuelle ou passée. Six (8 %) ne présentaient que des cicatrices placentaires témoignant d'une reproduction antérieure.

TABLEAU III

Reptiles, oiseaux et mammifères dont la reproduction sur la partie terrestre de Clipperton a été attestée ou suspectée entre 1825 et 2004

Espèces : 20	Premier signalement avec identification Chronologie de la disparition, de l'invasion
Reptiles : 3	
Chelonii : Cheloniidae Incertitude sur l'espèce	Autochtone, disparue Août 1825 : Morrell (1832) Observation indirecte ? Reproduction non signalée depuis
Squamata : Gekkonidae <i>Gehyra mutilata</i> (Wiegmann, 1834) : Gecko mutilé	Introduit Août 1958 : Sachet (1962a) Probablement introduit du Mexique après 1893 Revu décembre 2004 : ce document
Squamata : Scincidae <i>Emoia cyanura</i> (Lesson, 1830) : Emoia à queue verte du Pacifique	Autochtone 1897 : collecte par Arundel <i>in</i> Garman (1899a)
Oiseaux : 12	
Gruiformes : Rallidae <i>Fulica americana</i> J.F. Gmelin, 1789 : Foulque d'Amérique <i>Gallinula chloropus</i> (Linné, 1758) : Gallinule poule d'eau	Etablissements après l'isolement du lagon Novembre 1901 : Beck (1907) Août 1986 : Howell <i>et al.</i> (1993)
Charadriiformes : Laridae <i>Anous minutus</i> Boie, 1844 : Noddi noir <i>Anous stolidus</i> (Linné, 1758) : Noddi brun <i>Gygis alba</i> (Sparman, 1786) : Gygis blanche <i>Sterna fuscata</i> Linné, 1766 : Sterne fuligineuse	Autochtones Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902)
Pélécaniformes : Phaethontidae <i>Phaethon rubricauda</i> Boddaert, 1783 : Phaéton à brins rouges	Autochtone Août 1958 : Stager (1964)
Pélécaniformes : Sulidae <i>Sula dactylatra</i> Lesson, 1831 : Fou masqué <i>Sula granti</i> Rothschild, 1902 : Fou de Grant <i>Sula leucogaster</i> (Boddaert, 1783) : Fou Brun <i>Sula sula</i> (Linné, 1766) : Fou à pieds rouges	Autochtones Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1901 : Beck (1907) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Etablissement après celui des cocotiers Août 1958 : Stager (1964)
Procellariiformes : Procellariidae <i>Puffinus pacificus</i> (J.F. Gmelin, 1789) : Puffin fouquet	Autochtone Juillet 1968 : Ehrhardt (1971a) Reproduction ?
Mammifères : 5	
Carnivora : Otariidae Incertitude sur l'espèce	Autochtone, disparue Août 1825 : Morrell (1832) Non signalée depuis. Reproduction ?
Carnivora : Phocidae <i>Mirounga angustirostris</i> (Gill, 1866) : Eléphant de mer septentrional	Autochtone, disparu Août 1825 : Morrell (1832) Non signalé depuis. Reproduction ?
Artiodactyla : Suidae <i>Sus scrofa</i> Linné, 1758 : Porc marron	Introduit, éradiqué Introduction 1897 : Sachet (1960) Eradication août 1958 : Stager (1959)
Rodentia : Muridae <i>Mus musculus</i> Linné, 1758 : Souris grise	Introduite, disparue Août 1958 : Sachet (1962a) Reproduction ? Non revue décembre 2004 : ce document
<i>Rattus rattus</i> (Linné, 1758) : Rat noir	Introduit Novembre 2000 : Pitman et Ballance (comm. pers.) Probablement introduit en 1998 ou 1999

Les 53 autres (73 %) étaient en phase de reproduction. Parmi les 28 femelles gestantes, 7 (25 %) portaient un ou plusieurs embryons morts. L'origine de ce phénomène reste inexplicquée mais pourrait être liée à un mauvais état physiologique des femelles. Le nombre moyen d'embryons viables s'est élevé à 4,4 par femelle. Par ailleurs 40 (80 %) des 50 mâles matures étaient sexuellement actifs. Plus de 75 % des individus aptes à se reproduire étaient donc en reproduction en décembre 2004, ce qui suggère une forte synchronisation de celle-ci sur Clipperton. Aucun endoparasite n'a été détecté à l'œil nu au niveau du tractus digestif et des cavités thoracique et abdominale, au moment des autopsies.

Le tableau III liste les espèces de reptiles, oiseaux et mammifères qui sont susceptibles de s'être reproduites sur la couronne récifale de Clipperton entre 1825 et 2004. Dans la colonne de droite, le premier signalement avec identification de l'espèce ne correspond pas toujours à la première observation concernant la reproduction. Pour les oiseaux, l'arrangement systématique suit Sibley & Monroe (Peterson, 2004) et les noms français se réfèrent à ceux préconisés par la Commission internationale des noms français des oiseaux (CINFO, 1993). Une forte part d'incertitude persiste quant à la reproduction d'un oiseau, le Puffin fouquet, et de trois mammifères, une otarie, l'Eléphant de mer septentrional et la Souris grise.

IMPACTS DU PORC ET DU RAT NOIR

SOIXANTE ANS DE PRÉSENCE DU PORC : IMPACTS DE L'INTRODUCTION ET DE L'ÉRADICATION

L'éradication du troupeau de porcs marrons réalisée en 1958, après une soixantaine d'années de présence, a fait couler beaucoup d'encre. Cette opération avait pour objectif la restauration des effectifs d'oiseaux marins (Stager, 1959). Les effets de l'éradication ont été très nets sur les Sulidés, comme en témoignent les valeurs mentionnées dans le chapitre consacré aux oiseaux. Cependant, dès 1960, Sachet faisait valoir que l'élimination des porcs pouvait induire des changements imprévus. Dans ses publications suivantes (1962a,b), elle évoquait la potentielle conséquence néfaste pour la végétation de la rupture des relations trophiques « porc – crabe – végétation » provoquée par la disparition du porc. Par la suite, Taxit (1981b) et Taxit & Ehrhardt (1981) ont attribué la raréfaction de la végétation à l'augmentation du dépôt de fientes, conséquence de l'évolution démographique des Sulidés. Pour Jost (2003) enfin, une forte augmentation numérique des crabes terrestres, considérée également comme une conséquence de l'élimination des porcs, a eu un rôle majeur dans la disparition de la végétation. L'auteur a proposé d'introduire sur Clipperton un prédateur de crabes comme le Porc, les excréments de ce dernier permettant, selon lui, la constitution d'un sol favorable à la végétation.

Que sait-on de l'évolution de la végétation terrestre de l'île entre 1711 et nos jours ? Dans ses synthèses fondées sur l'analyse des textes, Sachet (1962c & 1963) a indiqué qu'une couverture végétale constituée d'espèces grasses ou suffrutescentes aurait été présente entre 1711 et 1839 au moins. Par la suite, entre 1858 et 1917, aucune végétation n'est mentionnée, à l'exception des cocotiers, *Cocos nucifera*, à partir de 1897. Sachet a attribué cette disparition de la végétation à une catastrophe naturelle plutôt qu'à sa consommation par les crabes. Un rétablissement de la végétation, peut-être retardé selon elle par les oiseaux et l'exploitation des phosphates, est constaté en 1935. En 1958 Sachet a séjourné sur un atoll en majeure partie végétalisé. Cependant, elle a noté sur plusieurs centaines de mètres, au nord-est de l'île, une disparition de la végétation et un dépôt de débris coralliens jusque dans le lagon, provoqués quelques mois auparavant par des vagues déferlantes. Par la suite, en 1976, soit dix-huit ans après l'éradication des porcs, Niaussat (1978) a constaté la présence d'une importante couverture végétale sur certaines parties de l'atoll et sa totale absence ailleurs. La situation n'a cependant pas été rigoureusement comparée à celle décrite par Sachet en 1958. En 1980 seuls trois secteurs résiduels de végétation ont été observés (Taxit, 1981b,d ; Taxit & Ehrhardt, 1981) et, en 1997, Jost (2003) a décrit une île totalement dépourvue de

végétation, à l'exception des cocotiers, et a signalé la disparition notable de *Ipomœa pes-caprae*. En 2004, nous avons constaté la présence d'une zone à *Ipomœa* au sud de la baie de la Pince, associée à des herbacées et des plantes suffrutescentes, ainsi que la présence de plantes suffrutescentes aux alentours du Rocher. Que conclure de cet ensemble d'informations consignées par des personnes aux compétences botaniques hétérogènes ? Au cours du XX^e siècle, la couverture végétale de l'île a connu de profondes modifications et l'homme y a certainement contribué largement. Cependant, avant que son activité ne se développe, un épisode de disparition du couvert végétal est déjà mentionné. En effet, venu prendre officiellement possession de l'île pour la France en novembre 1858 (citations dans Sachet, 1960), Le Coat de Kervéguen a relaté, outre la présence d'une lagune fermée, salée et dépourvue de poissons : « ... on n'a pas vu la moindre trace de végétation ni d'occupation antérieure à notre arrivée... Ce terrain est aussi couvert de tourlouroux (désignant en créole certains crabes Gécarcinidés), la quantité d'oiseaux est innombrable : frégates, boubies, fous (surtout), pies de mer, etc. ». Detaille, qui l'accompagnait, a confirmé cette description : « ... une immense quantité d'oiseaux, fous et frégates, des petits et des œufs étaient par terre, dans les cailloux, pêle-mêle avec de gros crabes rouges... Le sol est pierreux, blanc, de madrépore, sans un brin de végétation et très humide... ». Quarante ans plus tard, la situation était comparable puisque Snodgrass & Heller (1902) ont rapporté qu'en 1898 : « No land plant is native to the island, and the birds and crabs are everywhere so abundant that no plant could possibly grow there unless artificially protected. ». Sans nier le fort impact qu'a eu l'homme sur la végétation, force est de constater que des événements naturels aux conséquences majeures se produisent sur cette île située dans un bassin cyclonique tropical. Dans l'état actuel des connaissances, il n'est donc pas possible d'affirmer de façon fondée que la disparition du porc soit à l'origine du dernier épisode de disparition de la végétation.

Qu'en est-il des connaissances relatives à l'écologie et à l'abondance du second membre de la trilogie « porc – crabe – végétation » ? Si des Grapsidés peuvent être observés sur les blocs coralliens de l'estran et des Ocypodidés sur les plages sableuses, seul *Gecarcinus planatus* est véritablement terrestre et se rencontre sur tout l'atoll. Il s'agit d'un crabe de couleur orangée appartenant à la famille des Gécarcinidés. Son aire de répartition couvre la côte américaine, de la partie mexicaine du golfe de Californie à l'île Gorgona (Colombie), ainsi que les îles Revillagigedo (Mexique), Malpelo (Colombie) et Clipperton (Niaussat, 1978 ; García-Madrilal 2000). Ce crabe est très probablement autochtone sur Clipperton puisqu'il est déjà signalé par Le Coat de Kervéguen et Detaille en 1858. Omnivore, il sort de ses abris au crépuscule et la nuit, mais aussi dans la journée par temps pluvieux. Nous l'avons vu consommer des régurgitats et des poussins morts de fous comme l'avaient mentionné Dodson & Fitzgerald (1980), des éléments de litière dans la cocoteraie et les importantes laisses végétales du lagon ainsi que l'avait constaté Ehrhardt (1968a). Selon Dodson & Fitzgerald (1980) qui n'ont jamais observé la réussite de prédation d'œuf ou de poussin, son impact sur les Fous bruns serait faible. Par ailleurs, selon Niaussat (1978), les crabes ne consommeraient pas *I. pes-caprae*. Sachet (1962b) estimait que *G. planatus* était commun en 1958, mais nettement moins abondant que par le passé. L'absence de données quantifiées ne permet cependant pas de valider cette appréciation. En 1968, dix ans après l'éradication des porcs, Ehrhardt (1968a) a estimé l'effectif de la population de crabes. Il a utilisé pour cela un échantillonnage sur placettes de 10 m² réparties dans les différents milieux de l'atoll. L'auteur a conclu que cet effectif devait dépasser les 11 millions d'individus et que la densité de l'espèce était plus élevée près du lagon que près de l'océan. Lors de la campagne de piégeage de décembre 2004, l'indice d'abondance a été établi sur la base des captures réalisées pendant toute la durée du piégeage avec les pièges Manufacture (Tableau II). L'indice s'est avéré plus élevé dans les milieux « Cocoteraie » (48) et « Végétation basse » (38) que dans les milieux « Corail » (21, 29, 12 et 5 respectivement pour les secteurs « Cocoteraie », « Piste », « Rocher » et « US ») et « Rocher » (12). Il n'a pas présenté de différence appréciable entre les zones « Mer », « Intérieur » et « Lagon ». Il s'agit là des seules estimations de l'abondance de *G. planatus* à Clipperton. Elles sont fondées sur des méthodes différentes et leurs résultats ne sont pas comparables. Par ailleurs aucune estimation antérieure à l'éradication des porcs n'est disponible. En conséquence, il n'est pas possible d'affirmer de façon fondée que la disparition des porcs soit à l'origine d'une augmentation d'effectif des crabes.

Les récits de Le Coat de Kervéguen et de Detaille témoignent qu'en 1858, avant toute installation humaine, Clipperton était dépourvue de végétation et accueillait une colonie de Sulidés et une population de crabes très importantes. Cette situation aurait perduré si l'on en croit la description de Snodgrass & Heller (1902) et c'est celle qui prévaut actuellement. L'opération d'éradication des porcs marrons réalisée par Stager en 1958 a donc parfaitement rempli son objectif en permettant la restauration des colonies de Sulidés. Rien ne permet d'affirmer, une cinquantaine d'années après, qu'elle a eu des conséquences perverses sur le fonctionnement de l'écosystème insulaire.

MOINS DE DIX ANS DE PRÉSENCE DU RAT NOIR : IMPACTS AVÉRÉS ET POTENTIELS

L'impact du Rat noir sur les communautés végétales et animales de Clipperton ne peut être quantifié en raison du manque de données antérieures à son arrivée. Cependant l'examen de contenus stomacaux et l'analyse de nids, réalisés en décembre 2004, ont apporté des informations qualitatives sur son régime alimentaire. L'estomac de 66 individus matures (54 %) n'était pas vide. Seize d'entre eux (13 %) contenaient des restes de crabes et 24 (19 %) du matériel chlorophyllien provenant probablement des laisses du lagon. D'autres contenus rappelaient les fibres de cocotiers et l'humus de la cocoteraie. Des nids de rats ont été trouvés dans la plupart des troncs de cocotiers morts, qu'ils soient couchés ou debout. Dans certains troncs, une longueur de plus d'un mètre était aménagée pour constituer un nid fait de fibres de cocotiers, de plumes d'oiseaux et de morceaux de plastique provenant d'épaves. Des nids ont également été découverts dans des structures métalliques tels de vieux moteurs, des objets volumineux en épave et dans les nombreuses anfractuosités du Rocher. Des restes de poissons, le cadavre d'un passereau à l'aspect de paruline et de nombreuses carapaces de crabes terrestres de taille petite à moyenne, ont été découverts dans ces nids. Ils constituent plus probablement des vestiges alimentaires que des matériaux destinés à leur confection. Ces observations suggèrent que les rats utilisent l'ensemble des ressources alimentaires que leur offre l'écosystème terrestre de l'île, mais également l'estran marin et les rives du lagon.

Bien que les observations fassent défaut, le Rat noir exerce probablement une prédation sur les œufs et les poussins de certaines espèces d'oiseaux. Une telle prédation a en effet été constatée sur d'autres îles hébergeant des oiseaux marins (Townes & Broome, 2003 ; Lorgelec & Pascal, 2005). Sur Clipperton, les espèces concernées pourraient être les Rallidés, les Laridés et le Puffin fouquet. Une forte présomption de la réalité de cette prédation repose sur l'observation qui suit. Alors que trois des quatre nids de Rallidés des îles Egg, dépourvues de rats, contenaient des œufs en décembre 2004, deux nids découverts sur les rives du lagon en étaient dépourvus. Les autres espèces nicheuses, le Phaéton à brins rouges et les Sulidés, sont probablement moins vulnérables à l'attaque des rats mais aussi à celle des crabes. De plus, comme les différents hérons et aigrettes (Ardéidés) de passage sur l'île, le Rat noir constitue un prédateur potentiel des scinques et des geckos. En effet, si son impact sur les lézards de Clipperton n'est pas documenté, il a été établi pour des reptiles de plusieurs îles néo-zélandaises (Townes & Ferreira, 2001 ; Townes *et al.*, 2001 ; Townes & Broome, 2003 ; Townes *et al.*, 2003).

CONCLUSIONS

La définition de l'invasion biologique utilisée par Pascal *et al.* (2003) et Pascal & Lorgelec (2005), largement inspirée de Williamson (1996) et que nous reprenons ici, est la suivante : « extension durable de l'aire de répartition d'un taxon ». Cette extension peut être indépendante de l'activité humaine (modification d'un milieu lors d'un ouragan permettant une invasion...). Elle peut au contraire en résulter indirectement (modification de la physiologie végétale par l'homme favorisant une invasion...) ou directement (introduction non intentionnelle...). Par ailleurs, le qualificatif « durable » fait référence à l'établissement

d'une population reproductrice. C'est pourquoi analyser l'importance relative des invasions, au sein de l'ensemble des espèces présentes sur une île, impose de ne retenir que celles qui s'y reproduisent. A Clipperton, aucune espèce de poissons ne semble s'être reproduite de façon pérenne dans le lagon après son isolement de l'océan entre 1839 et 1858. En revanche, la reproduction de 20 espèces de reptiles, oiseaux ou mammifères est certaine ou suspectée sur la couronne récifale, entre 1825 et 2004. Au sein de cet ensemble, 13 espèces sont autochtones car potentiellement présentes en 1825 et 7 répondent à la définition de l'invasion biologique car absentes en 1825. Ces dernières se répartissent dans les trois catégories évoquées. La Foulque d'Amérique et la Gallinule poule d'eau, d'une part, ont colonisé le lagon après son isolement de l'océan, indépendamment de l'activité humaine. Le Fou à pieds rouges, d'autre part, n'a commencé à se reproduire qu'après l'introduction puis le développement des cocotiers. Enfin le Gecko mutilé, la Souris grise, le Porc et le Rat noir ont été introduits non intentionnellement par l'homme. Au moins pour les deux derniers, le naufrage d'un navire semble avoir été la cause de l'introduction.

Il a souvent été proposé de restreindre l'ensemble des invasions biologiques à celles générant des perturbations majeures. C'est ainsi que l'*Invasive Species Specialist Group* de l'Union mondiale pour la nature (Anonyme, 1999) qualifie de « invasive » une espèce qui, s'étant établie dans un nouvel écosystème ou habitat, y est un agent de perturbation et nuit à la diversité biologique. Par ailleurs l'UICN restreint l'emploi du qualificatif « invasif » aux invasions biologiques d'origine anthropique (Shine *et al.*, 2000). Seuls le Porc et le Rat noir répondent à cette définition pour Clipperton.

Trois espèces autochtones, une tortue marine et deux pinnipèdes, et deux espèces introduites, le Porc et la Souris grise, ont disparu. Sur les 15 espèces actuellement présentes, une est inféodée aux cocotiers introduits et deux sont introduites, ce qui représente 20 % de l'ensemble. Cette proportion est inférieure, par exemple, à celle établie pour l'île Cocos (Costa Rica). En effet, 7 (33 %) des 21 espèces de vertébrés (hormis 5 poissons d'eaux douces) qui se reproduisent actuellement sur cette île ont été introduites par l'homme (Montoya & Pascal, 2005). Elle montre néanmoins que Clipperton, malgré son isolement, n'est pas à l'abri de bouleversements écologiques liés à l'activité humaine.

L'une des deux espèces introduites encore présentes, le Gecko mutilé, est abondante au Rocher où elle se nourrit probablement de blattes, elles-mêmes introduites et très abondantes sur ce site comme dans la cocoteraie. Son impact sur les arthropodes autochtones n'est pas documenté et n'est pas perceptible dans l'état actuel des connaissances. Il n'en est pas de même pour la seconde espèce, le Rat noir, connue pour générer des perturbations majeures et parfois irréversibles dans les écosystèmes insulaires (Townes & Broome, 2003). Dans une telle situation, diverses instances internationales ont émis des recommandations convergentes. A cet égard, la toute récente Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes (Genovesi & Shine, 2003) préconise de tenter l'éradication de l'espèce en cause chaque fois que cela est possible. Elle souligne l'intérêt de procéder à cette opération dès le diagnostic de l'invasion afin d'en optimiser les chances de succès et d'en réduire le coût. Divers auteurs insistent également pour que ces opérations soient des expérimentations à part entière afin d'en tirer les enseignements en cas de succès ou d'échec (Pascal & Chapuis, 2000 ; Simberloff, 2001 ; Courchamps *et al.*, 2003). En raison de leur isolement et de leur faible superficie, nombre d'îles sont des sites de choix pour réaliser avec quelques chances de succès ce type d'expériences (Chapuis *et al.*, 1995) et en apprécier les conséquences environnementales (Atkinson, 2001 ; Pascal & Chapuis, 2000 ; Simberloff, 2003 ; Lorvelec & Pascal, 2005).

L'éradication du Rat noir est donc hautement souhaitable sur Clipperton et devrait être réalisée dans les plus brefs délais. Deux stratégies adaptées à la situation particulière de l'île (superficie, relief et couvert végétal réduits) peuvent être suggérées. La première, appliquée avec succès sur des îles bretonnes, corses et antillaises (Lorvelec & Pascal, 2005), utilise successivement le piégeage et la lutte chimique. Elle présente l'intérêt de disposer ensuite de plus de 90 % des individus de la population. De tels échantillons permettent le développement de travaux sur le régime alimentaire, le syndrome d'insularité, la génétique et la parasitologie des populations introduites. Elle présente également l'intérêt de pouvoir tester des hypothèses explicatives en cas d'échec de l'éradication (Abdelkrim *et al.*, 2005a,b.). En revanche elle présente l'inconvénient de nécessiter la présence sur le site d'une équipe spé-

cialisée constituée d'une dizaine de personnes pendant un mois au minimum. Cette obligation serait très contraignante dans le cas de Clipperton. La seconde stratégie est fondée sur l'emploi de la seule lutte chimique et consiste à répandre, par voie aérienne, des appâts toxiques sur l'ensemble de l'île. Cette méthode a été appliquée avec succès par les Néozélandais sur un grand nombre d'îles (Towns & Broome, 2003). Les espèces autochtones de Clipperton sensibles aux toxiques employés ne sont pas susceptibles de consommer ces appâts. Par ailleurs, aucune n'est réputée se nourrir de cadavres de rats. Les risques d'intoxication directe et indirecte semblent donc négligeables. En revanche le survol de l'île pendant la période de reproduction des oiseaux marins perturberait fortement ces derniers et présenterait un danger réel pour l'appareil et son équipage. Il s'agirait donc d'identifier la période du cycle annuel présentant le risque minimum à ces deux égards, pour mettre en œuvre cette stratégie. Si elle était retenue, elle nécessiterait la présence sur zone d'un hélicoptère équipé des moyens de distribution d'appâts pendant une durée qui n'excéderait pas une semaine. Une distribution manuelle des appâts constituerait une bonne alternative à la distribution aérienne.

L'isolement géographique, l'absence d'autre atoll dans le nord-est de l'océan Pacifique ainsi que le lagon clos, font de Clipperton un écosystème unique. Actuellement l'île ne semble pas faire l'objet de menaces anthropiques significatives pour la flore et la faune terrestres. Les déchets incorporés aux laisses de haute mer et soufflés par le vent jusque dans le lagon, représentent la seule nuisance anthropique perceptible à l'examen direct. En revanche le milieu marin subit une activité de pêche intense dont l'impact sur la Tortue olivâtre a été mis en évidence. Les impacts sur les cétacés et les stocks de poissons et de céphalopodes, dont certaines espèces constituent le régime alimentaire des oiseaux marins, ne sont pas connus. C'est pourquoi, partageant l'avis de Thibault (1988), nous insistons sur l'intérêt de la mise en protection de Clipperton et suggérons de considérer avec une extrême prudence les projets de valorisation économique du site, tels ceux préconisés par Auger en 1991 (aménagement d'un aérodrome, ouverture de la couronne récifale et dragage du lagon, création d'un mouillage, d'une base d'avitaillement et d'une escale aérienne). Appuyant les propos de Jean-Louis Etienne, nous soulignons l'intérêt de créer un observatoire de l'évolution des milieux marins et terrestres sur les plans faunistique, floristique, climatique et environnemental.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à Jean-Louis Etienne qui nous a permis de participer à son expédition et à la branche française de l'Organisation mondiale de protection de la nature (WWF-France) qui a financé notre mission. Ils s'adressent également à l'équipage du Rara Avis, voilier de l'association du Père Jaouen qui nous a transportés sur Clipperton, ainsi qu'aux personnes présentes au début de l'expédition et qui nous ont accompagnés dans les prospections à travers l'île. Nous avons également particulièrement apprécié l'aide de Thierry Frétey (association RACINE) pour sa participation aux recherches bibliographiques et celle de Damien Fourey (équipe Gestion des populations invasives, INRA) pour la réalisation des figures de l'article. Enfin nous remercions Michel Montoya (*Fundación Amigos de la isla del Coco*) pour sa lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ABDELKRIM, J., PASCAL, M., CALMET, C. & SAMADI, S. (2005a). – Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: Examples from insular Norway Rat populations. *Cons. Biol.*, 19: 1509-1518.
- ABDELKRIM, J., PASCAL, M. & SAMADI, S. (2005b). – Island colonization and founder effects: the invasion of the Guadeloupe islands by ship rats (*Rattus rattus*). *Molecular Ecology*, 14: 2923-2931.
- ALLEN, G.R. & ROBERTSON, D.R. (1997). – An annotated checklist of the fishes of Clipperton Atoll, tropical eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 45: 813-843.

- ALONSO, A., DALLMEIER, F., GRANEK, E. & RAVEN, P. (eds) (2001). – *Biodiversity: Connecting with the tapestry of life*. Smithsonian Institution/Monitoring and Assessment of Biodiversity Program and President's Committee of Advisors on Science and Technology, Washington.
- ANONYME (1999). – IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species*, 31-32: 28-42.
- ATKINSON, I.A.E. (1985). – The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effect on island avifaunas. Pp. 35-81, in: P.J. Moors (ed.). *Conservation of island birds*. International Council for Bird Preservation, Technical Publication, 3, Cambridge.
- ATKINSON, I.A.E. (2001). – Introduced mammals and models for restoration. *Biol. Cons.*, 99: 81-96.
- AUGER, A. (1991). – La pêche dans la zone économique de l'île Clipperton. *La Revue Maritime*, 421: 63-75.
- BALLARDO, W.S., QUIJANO, F.M. & SOLÍS, E.M. (1996). – Range extensions for *Hemidactylus frenatus* in México. *Herpetol. Rev.*, 27: 40.
- BAUER, A.M. & HENLE, K. (1994). – Familia Gekkonidae (Reptilia, Sauria). Part I Australia and Oceania. Pp. i-xii, 1-306, in: *Das Tierreich. The Animal Kingdom*. Walter de Gruyter, Berlin and New-York.
- BAUER, A.M. & SADLER, R.A. (2000). – *The Herpetofauna of New Caledonia*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Saint Louis, Missouri and Institut de Recherche pour le Développement.
- BECK, R.H. (1907). – Notes from Clipperton and Cocos Islands. *Condor*, 9: 109-110.
- BIBBY, C.J., BURGESS, N.D. & HILL, D.A. (1992). – *Bird census techniques*. Academic Press, London.
- BONHOMME, F., ORTH, A., CUCCHI, T., HADJITERKOTIS, E., VIGNE, J.-D. & AUFRAY, J.-C. (2004). – Découverte d'une nouvelle espèce de souris sur l'île de Chypre. *CR Biologies*, 327 : 501-507.
- BOULENGER, G. A. (1885). – *Catalogue of the lizards of the British Museum*. Vol. I. Taylor & Francis, London.
- BOURROUILH-LE JAN, F.G., CARVIN, J.-L., NIAUSSAT, P.-M. & THOMMERET, Y. (1985). – Sédimentation phosphatée actuelle dans le lagon confiné de l'atoll de Clipperton (Océan Pacifique). Datations, sédimentologie et géochimie. *Sciences géologiques, Mémoire*, Strasbourg, 77: 109-124.
- BROWN, W.C. (1991). – Lizards of the genus *Emoia* (Scincidae) with observations on their evolution and biogeography. *Mem. California Acad. Sci.*, 15: i-vi, 1-94.
- CEBALLOS, G. & BROWN, J. H. (1995). – Global patterns of mammalian diversity, endemism and endangerment. *Cons. Biol.*, 9: 559-568.
- CHAPUIS, J.-L. (1995). – Alien mammals in the French subantarctic islands. Pp. 157-159, in: P. Dingwal (ed.). *Progress in conservation of the subantarctic islands*. IUCN, Gland, Suisse.
- CHAPUIS, J.-L., BARNAUD, G., BIRET, F., LEBOUVIER, M. & PASCAL, M. (1995). – L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Nature, Sciences et Sociétés*, hors série 3 : 51-65.
- CINFO (1993). – *Noms français des oiseaux du Monde*. Commission internationale des noms français des oiseaux (P. Devillers, H. Ouellet, E. Benito-Espinal, R. Beudels, R. Cruon, N. David, Ch. Erard, M. Gosselin, G. Seutin). <http://membres.lycos.fr/listoiseauxmonde/cinfo.htm>.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J.-L. & PASCAL, M. (2003). – Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, 78: 347-383.
- CUNNINGHAM, D.M. & MOORS, P.J. (1996). – *Guide to the identification and collection of New Zealand rodents*. Department of Conservation (I. McFadden, editor), Wellington, NZ.
- DAVID, P. (1994). – Liste des reptiles actuels du monde. I. Chelonii. *Dumerilia*, 1 : 7-127.
- DAVID, P. & INEICH, I. (1999). – Les serpents venimeux du monde : systématique et répartition. *Dumerilia*, 3 : 3-499.
- DEVAUX, B. & DE WETTER, B. (2000). – *Cap sur les tortues marines*. Nathan, Paris.
- DIAMOND, J. (1989). – Overview of recent extinctions. Pp. 37-41, in: D. Western & M.C. Pearl (eds). *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Oxford.
- DODSON, J.J. & FITZGERALD, G.J. (1980). – Observations on the breeding biology of the boobies (Sulidae) at Clipperton Island, Eastern Pacific. *Le Naturaliste canadien*, 107: 259-267.
- EHRHARDT, J.-P. (1968a). – *Recensement en 1968 de la population de Gecarcinus planatus Stimpson sur l'îlot de Clipperton*. Rapport 40/BIO-ECO, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Paris.
- EHRHARDT, J.-P. (1968b). – *Recensement et répartition des oiseaux de Clipperton*. Rapport 42/BIO-ECO, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Paris.
- EHRHARDT, J.P. (1971a). – Census of the birds of Clipperton Island, 1968. *Condor*, 73: 476-480.
- EHRHARDT, J.-P. (1971b). – La faune ornithologique de Clipperton en juillet 1968. *Cahiers du Pacifique*, 15 : 169-179.
- EHRHARDT, J.-P. (1972). – Remarque sur les 26 000 oiseaux de Clipperton. *97^{ème} Congrès national des sociétés savantes, Nantes, Sciences*, 3: 771-780.
- EHRHARDT, J.-P. (1976). – Hydrobiologie du lagon de Clipperton. *Cahiers du Pacifique*, 19 : 89-112.
- EHRHARDT, J.-P. & Plessis Y. (1972). – Aperçu de la faune ichthyologique de Clipperton. *97^{ème} Congrès national des sociétés savantes, Nantes, Sciences*, 3 : 757-769.
- FLORES-VILLELA, O. (1993). – Herpetofauna Mexicana. Lista anotada de las especies de Anfibios y Reptiles de México, cambios taxonómicos, y nuevas especies. Annotated list of the species of Amphibians and Reptiles of Mexico, recent taxonomic changes, and new species. *Carnegie Museum of Natural History, Special Publication*, 17: i-iv, 1-73.
- FRETEY, J. (1986). – *Les reptiles de France : tortues et lézards*. Hatier, Paris.

- FRETEY, J. (1987). – *Les tortues de Guyane française*. Nature guyanaise, Cayenne, Guyane française.
- GALINA-TESSARO, P., ORTEGA-RUBIO, A., ALVAREZ-CÁRDENAS, S. & ARNAUD, G. (1999). – Colonization of Socorro Island (Mexico), by the tropical house gecko *Hemidactylus frenatus* (Squamata: Gekkonidae). *Revista de Biología Tropical*, 47: 237-238.
- GARCÍA-MADRIGAL, M.S. (2000). – Cangrejos braquiuros (Brachyura) de la Bahía de Maruata, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 48: 181-192.
- 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. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 51 : 375-402.
- GARMAN, S. (1899a). – Concerning a species of lizard from Clipperton Island. *Proc. New England Zool. Club*, 1: 59-62.
- GARMAN, S. (1899b). – A species of Goby from the shores of Clipperton Island. *Proc. New England Zool. Club*, 1: 63-64.
- GENOVESI, P. & SHINE, C. (2003). – *European strategy on invasive alien species*. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. Conseil de l'Europe. Strasbourg, France.
- GINSBURG, I. (1947). – American species and subspecies of *Bathygobius*, with a demonstration of a suggested modified system of nomenclature. *J. Washington Acad. Sci.*, 37: 275-284.
- GUILLAUME, C.P., INEICH, I. & BOISSINOT, S. (1994). – Allozyme evidence for specific status of the two French Polynesian skink species in the genus *Emoia* (Reptilia: Lacertilia). *Copeia*, 1994: 1042-1047.
- HARLOW, P.S. & BICILLOA, P.N. (2001). – Abundance of the Fijian crested iguana (*Brachylophus vitiensis*) on two islands. *Biol. Cons.*, 98: 223-231.
- HAYES, W. & CARTER, R. (1999). – Population Monitoring. Pp. 79-85 & 97-106, in: A. Alberts (ed.). *West Indian iguanas: Status survey and conservation action plan*. IUCN & SSC West Indian Iguana Specialist Group. IUCN, Gland & Cambridge.
- HECHT, M.K., KROPACH, C. & HECHT, B.M. (1974). – Distribution of the yellow-bellied sea snake, *Pelamis platurus*, and its significance in relation to the fossil record. *Herpetologica*, 30: 387-396.
- HELLER, E. (1903). – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XIV. Reptiles. *Proc. Washington Acad. Sci.*, 5: 39-98.
- HONEGGER, R. E. (1981). – List of amphibians and reptiles either known or thought to have become extinct since 1600. *Biol. Cons.*, 19: 141-158.
- HOWELL, S.N.G., PYLE, P., SPEAR, L.B. & PITMAN, R.L. (1993). – North American migrant birds on Clipperton Atoll. *Western Birds*, 24: 73-80.
- INEICH, I. (1987a). – *Recherches sur le peuplement et l'évolution des Reptiles terrestres de Polynésie française*. Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- INEICH, I. (1987b). – Description d'une nouvelle espèce du genre *Emoia* (Sauria, Scincidae) en Polynésie française. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 4^{ème} série, 9, section A, 2: 491-494.
- INEICH, I. (1988). – Le serpent marin *Pelamis platurus* (Elapidae, Hydrophiinae) : bilan des connaissances sur sa biologie et sa distribution ; situation en Polynésie orientale. *L'Année biologique*, 4^{ème} série, 27 : 93-117.
- INEICH, I. & BLANC, C.-P. (1988). – Distribution des Reptiles terrestres en Polynésie orientale. *Atoll Res. Bull.*, 318 : 1-75.
- INEICH, I. & DE MASSARY, J.C. (1997). – Geographic distribution. *Gehyra mutilata* (Stump-Toed Gecko). French Guyana: town of Kourou. *Herpetol. Rev.*, 28: 95.
- INEICH, I. & ZUG, G.R. (1991). – Nomenclatural status of the *Emoia cyanura* (Lacertilia, Scincidae) populations in the Central Pacific. *Copeia*, 1991: 1132-1136.
- JOST, C.H. (2003). – Clipperton - Île de La Passion : une aire française du Pacifique à protéger ! Pp. 223-243, in : J.-M. Lebigue & P.-M. Decoudras (eds). *Les aires protégées insulaires et littorales tropicales*. Actes du colloque dymset, transcultures, sepanrit, Aires protégées insulaires et littorales tropicales, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, octobre 2001. Pessac, cret, Coll. Îles et Archipels, 32.
- KING, W.B. (1985). – Island birds: will the future repeat the past ? Pp. 3-15, in: P.J. Moors (ed.). *Conservation of island birds*. International Council for Bird Preservation Technical Publication, 3, Cambridge.
- KING, C.M. (ed.) (1995). – *The handbook of New Zealand mammals*. Oxford University Press, Auckland, NZ.
- KROPACH, C. (1975). – The Yellow-bellied Sea Snake, *Pelamis*, in the Eastern Pacific. Pp. 185-213, in: W.A. Dunson (ed.). *The biology of sea snake*. University Park Press, Baltimore, Maryland.
- LEVER, C. (Sir) (1994). – *Naturalized animals: the ecology of successfully introduced species*. Poyser Natural History, London.
- LEVER, C. (Sir) (2003). – *Naturalized Reptiles and Amphibians of the World*. Oxford University Press, Oxford.
- LORVELEC, O., LEVESQUE, A., BARRÉ, N., FELDMANN, P., LEBLOND, G., JAFFARD, M.-È., PASCAL, M. & PAVIS, C. (2004). – Évolution de la densité de population de l'Iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) dans la Réserve Naturelle des Îles de la Petite Terre (Guadeloupe) entre 1995 et 2002. *Rev. Ecol.(Terre et Vie)*, 59 : 331-344.
- LORVELEC, O. & PASCAL, M. (2005). – French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native birds. *Biological Invasions*, 7: 135-140.
- LORVELEC, O., PASCAL, M. & PAVIS, C. (2001). – *Inventaire et statut des Mammifères des Petites Antilles françaises (hors Chiroptères et Cétacés)*. AEVA, Rapport 27, Petit-Bourg, Guadeloupe, France.

- MARION, R. & SYLVESTRE, J.-P. (1993). – *Guide des otaries, phoques et siréniens*. Editions Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- MATISO-SMITH, E. & ROBINS, J.H. (2004). – Origins and dispersals of Pacific peoples: Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 101: 9167-9172.
- MCCOY, M. (1980). – *Reptiles of the Solomon Islands*. Wau Ecology Institute, Papua New Guinea, Handbook, 7.
- MCKEOWN, S. (1996). – *A field guide to Reptiles and Amphibians in the Hawaiian Islands*. Diamond Head Publishing Inc., Los Osos, California.
- MONTOYA, M. (2003). – Sobre la formación de una colonia de *Sula dactylatra* (Pelacaniformes: Sulidae) en la Isla del Coco, Costa Rica. *Zeledonia, Boletín de la Asociación Ornitológica de Costa Rica*, 7: 24-28.
- MONTOYA, M. & PASCAL, M. (2005). – Un demi-millénaire d'évolution de la faune de vertébrés de l'île Cocos (Costa Rica - Patrimoine Mondial). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 60 : 211-222.
- MOONEY, H.A. & CLELAND, E.E. (2001). – The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98: 5446-5451.
- MOORS, P.J. & ATKINSON, I.A.E. (1984). – Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. Pp. 667-690, in: J.P. Croxall, P.G.H. Evan & R.W. Schreiber (eds). *Status and conservation of the world's seabirds*. International Council for Bird Preservation, Technical Publications, 2, Cambridge.
- MORRELL, B. (1832). – *A narrative of four voyages to the South sea, North and South Pacific ocean, Chinese sea, Ethiopic and Southern Atlantic ocean, Indian and Antarctic ocean from the year 1822 to 1831*. J. & J. Harper, New York.
- NIAUSSAT, P.-M. (1978). – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Travaux et Mémoires de l'Académie des Sciences d'Outre-Mer, Paris.
- NUNN, G.E. (1934). – Magellan's route in the Pacific. *The Geographical Review*, 24: 615-633.
- PASCAL, M. (1982). – Les espèces mammaliennes introduites dans l'archipel des Kerguelen (territoire des T.A.A.F.). *Comité National Français pour les Recherches Antarctiques*, 51 : 269-280.
- PASCAL, M. (1983). – L'introduction des espèces mammaliennes dans l'archipel des Kerguelen (océan Indien Sud). Impact de ces espèces exogènes sur le milieu insulaire. *CR Soc. Biogéogr.*, 59 : 257-267.
- PASCAL, M., BEAUCOURNU, J.-C. & LORVELEC, O. (2004). – An enigma: the lack of Siphonaptera on wild rats and mice on densely populated tropical islands. *Acta Parasitologica*, 49: 168-172.
- PASCAL, M. & CHAPUIS, J.-L. (2000). – Eradication de mammifères introduits en milieux insulaires : questions préalables et mise en applications. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, Suppt 7 : 85-104.
- PASCAL, M. & LORVELEC, O. (2005). – Holocene turnover of the French vertebrate fauna. *Biological Invasions*, 7: 99-106.
- PASCAL, M., LORVELEC, O., VIGNE, J.-D., KEITH, P. & CLERGEAU, P. (coord.) (2003). – *Evolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions*. INRA, CNRS, MNHN. Rapport au Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. <http://www.rennes.inra.fr/scribe/recherche/inventaire.htm>.
- PETERSON, A.P. (2004). – *Zoonomen Nomenclatural data*. <http://www.zoonomen.net/avtax/frame.html>.
- PITMAN, R.L. (1985). – The marine birds of Alijos Rocks, Mexico. *Western Birds*, 16: 81-92.
- PITMAN, R.L. (1996). – Almost atoll. *Natural History*, 105: 60-64.
- PITMAN, R.L. & JEHL, J.R.Jr (1998). – Geographic variation and reassessment of species limits in the « Masked » Boobies of the Eastern Pacific Ocean. *Wilson Bull.*, 110: 155-170.
- PRITCHARD, P.C.H. (1997). – Evolution, phylogeny, and current status. Pp. 1-28, in: P.L. Lutz & J.A. Musick (eds). *The biology of sea turtles*. C.R.C. Press Inc., Boca Raton.
- SACHET, M.-H. (1960). – Histoire de l'île Clipperton. *Cahiers du Pacifique*, 2 : 3-32.
- SACHET, M.H. (1962a). – *Monographie physique et biologique de l'île Clipperton*. Thèse de doctorat de l'Université de Montpellier, France. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco*, 40. Masson & C^{ie}, Paris.
- SACHET, M.-H. (1962b). – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Res. Bull.*, 86: i-iii, 1-115.
- SACHET, M.H. (1962c). – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proc. California Acad. Sci.*, Fourth Series, 31: 249-307.
- SACHET, M.-H. (1963). – History of Change in the Biota of Clipperton Island. Pp. 525-534, in: J.L. Gressitt (ed.). *Pacific basin biogeography – Biotic balance, a symposium*. Honolulu, Bishop Museum Press.
- SCHWANER, T.D. & INEICH, I. (1998). – *Emoia cyanura* and *E. impar* (Lacertilia, Scincidae) are partially syntopic in American Samoa. *Copeia*, 1998: 247-249.
- SHINE, C., WILLIAMS, N. & GÜNDLING, L. (2000). – *Guide pour l'élaboration d'un cadre juridique et institutionnel relatif aux espèces exotiques envahissantes*. Union mondiale pour la nature, Gland, Suisse, Cambridge et Bonn.
- SIMBERLOFF, D. (2001). – Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. *TREE*, 16: 273-274.
- SIMBERLOFF, D. (2003). – How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Cons. Biol.*, 17: 83-92.
- SMITH, H.M. & TAYLOR, E.H. (1950). – An annotated checklist and key to the Reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *US Nat. Mus. Bull.*, 199: i-v, 1-253.
- SNODGRASS, R.E. & HELLER, E. (1902). – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XI. The birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proc. Washington Acad. Sci.*, 4: 501-520.
- STAGER, K.E. (1959). – Expedition to Clipperton Island. *Los Angeles County Museum Quarterly*, 15: 13-14.

- STAGER, K.E. (1964). – The birds of Clipperton Island, Eastern Pacific. *Condor*, 66: 357-371.
- TAXIT, R.G.E. (1981a). – *Mission Clipperton 1980. Le milieu marin: rapport préliminaire*. Rapport 1/OCEAN, Institut de Médecine Tropicale du Service de Santé des Armées, Marseille.
- TAXIT, R.G.E. (1981b). – *Mission Clipperton 1980. Le milieu terrestre*. Rapport 2/OCEAN, Institut de Médecine Tropicale du Service de Santé des Armées, Marseille.
- TAXIT, R.G.E. (1981c). – *Mission Clipperton 1980. Les oiseaux*. Rapport 3/OCEAN, Institut de Médecine Tropicale du Service de Santé des Armées, Marseille.
- TAXIT, R.G.E. (1981d). – La biologie de Clipperton ou les conséquences du déséquilibre d'un écosystème sur les problèmes de survie. *Médecine tropicale*, 41 : 671-674.
- TAXIT, R.G.E. & EHRHARDT, J.-P. (1981). – Précarité de l'écosystème lagunaire de Clipperton. *Revue Internationale d'Océanographie médicale*, 63-64 : 49-63.
- THIBAUT, J.-C. (1988). – Les oiseaux de l'île de Clipperton. Pp. 81-85, in : J.-C. Thibault & I. Guyot (eds). *Livre rouge des oiseaux menacés des régions françaises d'Outre-Mer*. Editions CIPO.
- TOWNS, D.R. & BROOME, K.G. (2003). – From small Maria to massive Campbell: forty years of rat eradications from New Zealand islands. *New Zealand J. Zool.*, 30: 377-398.
- TOWNS, D.R., DAUGHERTY, C.H. & CREE, A. (2001). – Raising the prospects for a forgotten fauna: a review of 10 years of conservation effort for New Zealand reptiles. *Biol. Cons.*, 99: 3-16.
- TOWNS, D.R. & FERREIRA, S.M. (2001). – Conservation of New Zealand lizards (Lacertilia: Scincidae) by translocation of small populations. *Biol. Cons.*, 98: 211-222.
- TOWNS, D.R., PARRISH, G.R. & WESTBROOKE, I. (2003). – Inferring vulnerability to introduced predators without experimental demonstration: Case study of Suter's Skink in New Zealand. *Cons. Biol.*, 17: 1361-1371.
- UETZ, P., ETZOLD, T. & CHENNA, R. (eds) (2003). – *The European Molecular Biology Laboratory (E.M.L.B.) Reptile Database*: <http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/LivingReptiles.html>. Systematics Working Group of the German Herpetological Society (DGHT). Version du 20 juin 2003.
- VAN DENBURGH, J. & SLEVIN, J.R. (1914). – Reptiles and Amphibians of the islands of the West Coast of North America. *Proc. California Acad. Sci.*, Fourth Series, 4: 129-152.
- VIGNE, J.-D. (1999). – The large « true » Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna ? Recent data and new reflections. Pp. 295-322, in: N. Benecke (ed.). *The Holocene history of the European vertebrate fauna. Modern aspects of research*. Berlin, G. Archäologie in Eurasien, 6. Deutsches Archäologisches Institut, Eurasien-Abteilung, Berlin.
- VITOUSEK, P. M., MOONEY, H.A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J.M. (1997). – Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499.
- VOGEL, P., COSSON, J.-F. & LOPEZ JURANDO, F. (2003). – Taxonomic status and origin of the shrews (Soricidae) from the Canary islands inferred from a mtDNA comparison with European *Crocidura* species. *Mol. Phyl. Evol.*, 27: 271-282.
- WHITE, J.P., CLARK, G. & BEDFORD, S. (2000). – Distribution, present and past of *Rattus praetor* in the Pacific and its implications. *Pacific Science*, 54: 105-117.
- WILLIAMSON, M. (1996). – *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (eds) (1993). – *Mammals species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- ZUG, G.R. (1991). – The lizards of Fiji: Natural history and systematics. *Bishop Mus. Bull. Zool.*, 2: i-xii, 1-136.