

ÉCOLOGIE D'UNE POPULATION DE RATS NOIRS *RATTUS RATTUS* A PORT-CROS (VAR) MÉTHODOLOGIE ET PREMIERS RÉSULTATS OBTENUS SUR QUADRAT

Gilles CHEYLAN * et Laurent GRANJON **

Résumé : La biologie d'une population de Rats noirs *Rattus rattus* vivant sur l'île de Port-Cros, Parc national (640 ha) situé sur la côte du Var, en Provence, a été étudiée en 1984. Un quadrat de piégeage mesurant 5 ha a été établi près du village dans un vallon boisé couvert essentiellement de l'association au *Quercetum ilicis*. Les animaux ont été capturés en mars, avril, juin et juillet, marqués et relâchés, pour estimer leurs densités et connaître leurs déplacements. Par utilisation de l'indice de Lincoln, il apparaît que la population a décliné de 10 Rats/ha au début de l'étude à 1/ha à la fin, alors que d'autres piégeages localisés dans un maquis littoral n'ont pas montré un déclin semblable. Il semble donc que la disparition des glands de chênes et des pignes de pins à la fin du printemps ait coïncidé avec une immigration des Rats vers des biotopes plus favorables. Durant l'été, la prédation sur les poussins de Puffins yelkouans *Puffinus puffinus* est devenue non négligeable.

Abstract. — The population biology of the Black Rat *Rattus rattus* was studied in Port-Cros National Park, a small (640 ha) island located off the French Mediterranean Coast. The data were obtained from a live-trap grid (5 ha) established for a mark-and-release program. The grid was live trapped for four to six day periods in March, April, June and July 1984. Since 1978, further data have been obtained at varying intervals of time. Using Lincoln and Hayne indexes designed to calculate population densities, the results show a decline from 10 Rats/ha to 1 Rat/ha during the course of the study. Further trapping located in other places did not show a similar trend. It is thus concluded that the disappearance of acorns and pine-cones, the two main resources in the area trapped, lead to an immigration of the Rat population during summer. At that time, the Rats became abundant in littoral habitats and eventually preyed on the Shearwaters *Puffinus puffinus* nesting there.

* Muséum d'Histoire Naturelle, 6, rue Espérandieu, 13100 Aix-en-Provence.

** Institut des Sciences de l'Évolution (Ecologie), U.S.T.L., place E.-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

1. INTRODUCTION

En tant que principal parasite de l'homme, le Rat noir *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) a fait l'objet d'un grand nombre d'études portant essentiellement sur son comportement et sa physiologie. Néanmoins, l'écologie des populations sauvages reste largement ignorée, bien que cette espèce ait envahi, à la suite de l'homme, la plupart des régions du monde, où elle s'est plus ou moins facilement intégrée aux biocénoses en place. C'est ainsi qu'elle est répandue dans presque toutes les îles tropicales et subtropicales, où elle pullule souvent. Cette espèce est aussi largement représentée en région méditerranéenne, où elle abonde dans la plupart des îles. Très peu de recherches ont pourtant été consacrées à ces populations, les auteurs s'étant plutôt intéressés à leur biométrie.

KAHMANN et HAEDRICH (1957), ont discuté l'habitat et la répartition de l'espèce en Corse; le régime alimentaire a été étudié en Turquie (KAHMANN et ÇAGLAR, 1970) et en Provence-Corse (CHEYLAN sous presse). FAUS et VERICAD (1981) ont présenté l'utilisation des nids dans les plantations d'orangers de la région de Valence, tandis que la reproduction a été discutée par CHEYLAN (1982). Enfin, GRANJON (1984) a donné des estimations des densités de population et des déplacements individuels en Provence et en Corse.

Le Rat noir reste donc largement méconnu dans le biome méditerranéen, bien qu'il soit largement répandu, et généralement abondant, dans tout l'étage méditerranéen, c'est-à-dire en dessous de 1 000 m d'altitude grosso-modo.

Dans le cadre d'une étude plus vaste sur l'écologie de ce Rat dans certains biotopes de Provence et de Corse, nous avons mis en place plusieurs quadrats d'étude situés en Camargue, dans les îles de Provence et en Corse, où les populations sont suivies saisonnièrement. L'étude de cette espèce nécessitant une méthodologie un peu différente de celle employée généralement pour les micromammifères, il était utile de présenter le protocole mis au point, les quadrats réalisés dans d'autres parties du monde étant presque tous situés en région tropicale. GOMEZ (1960) au Vénézuéla, STORER (1962) à Ponape, Micronésie, TAMARIN et MALECHA (1971) à Hawaï, DANIEL (1972) en Nouvelle Zélande, CLARK (1980) aux Galapagos, DELATTRE et LE LOUARN (1981) en Guadeloupe. Les premiers résultats obtenus grâce à ce protocole, et concernant en particulier la démographie et les déplacements individuels, permettent d'avoir d'ores et déjà quelques points de comparaison avec les données des régions tropicales précitées.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Le site étudié

L'île de Port-Cros, qui s'étend sur 640 ha et culmine à 198 mètres, fait partie de l'archipel des îles d'Hyères, qui comprend en outre Le Levant, Bagaud et Porquerolles, plus divers îlots. Parc national depuis 1963, les biocénoses, aussi

bien marines que terrestres, ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux. En ce qui concerne les dernières citées, M. CHEYLAN (1983) a présenté le peuplement herpétologique, tandis que les mammifères et les oiseaux ont été inventoriés par G. CHEYLAN (1984) et VIDAL (en prép.).

Deux espèces de mammifères seulement sont connues dans l'île en plus du Rat noir : le Mulot *Apodemus sylvaticus* et le Lapin *Oryctolagus cuniculus*. Le peuplement en reptiles (7 espèces) est un peu plus varié, mais la rareté en prédateurs est à noter : deux espèces de serpents, la Couleuvre de Montpellier *Malpolon monspessulanus* et la Couleuvre à échelons *Eiaphne scalaris*, ainsi qu'une espèce d'oiseau, le Hibou moyen-duc *Asio otus*, sont des prédateurs potentiels de rongeurs. Néanmoins, les nombreux Chats haretts *Felis catus* exercent sûrement une pression bien plus importante sur la population de Rats. Malheureusement, le régime alimentaire exact de ces prédateurs reste inconnu.

La végétation de l'île a été bien étudiée : les associations végétales ont été cartographiées par MOLINIER (1963) LAVAGNE et MOUTTE (1972) et ARCHILOQUE *et al.* (1977).

L'essentiel de la végétation est représenté par la forêt climacique de Chênes verts *Quercus ilex* et son stade immédiatement voisin, le maquis élevé à Bruyère *Erica arborea* et à Arbousier *Arbutus unedo*. Le paysage présente donc une grande homogénéité, les vallons étant couverts d'un perchis de 7 à 8 m de hauteur dont le sous-bois est d'une grande pauvreté floristique. Une importante couverture de Pins d'Alep *Pinus halepensis* s'étend sur toute l'île, vestige des premiers stades de recolonisation forestière des zones dégradées par l'exploitation agricole et forestière et les incendies. Néanmoins, le développement actuel du maquis limite très fortement la régénération de ce peuplement âgé qui semble condamné à disparaître sur de vastes surfaces (DEVAUX *et al.*, 1976).

La zone étudiée se trouve sur le flanc nord-est d'un vallon qui s'ouvre sur la baie principale de l'île. On y trouve les trois faciès dominants de la végétation du Parc national (Fig. 1) : la yeuseraie climacique *Quercetum ilicis* dans sa partie basse (hauteur du toit de la formation = 10 m) ; le maquis élevé à *E. arborea* et *A. unedo* à mi-flanc (hauteur du toit = 4-5 m) ; enfin, la partie haute du quadrat, près de la crête de la colline, est couverte d'un maquis assez bas représentatif de l'*Oieo-lentiscetum* climacique (hauteur du toit = 1-2 m).

Les ligneux hauts présents sur le quadrat appartiennent aux espèces suivantes (RR = très rare, R = rare, C = commun, CC = très commun) : *Juniperus phoenicea* RR, *Pinus halepensis* CC, *Quercus ilex* CC, *Q. suber* RR, *Erica arborea* CC, *Arbutus unedo* CC, *Myrtus communis* C, *Olea europea* C, *Phyllirea angustifolia* C, *Ph. latifolia* CC, *Rhamnus alaternus* R, *Pistacia lentiscus* C, *Laurus nobilis* RR, *Cistus salvaetolius* R, *Rosmarinus officinalis* C.

Il n'existe pas de station météorologique sur l'île, mais les relevés effectués sur l'île voisine du Levant, distante de 800 mètres seulement, donnent une pluviométrie annuelle moyenne de 742 mm/an (1974-1980), tandis que la température annuelle moyenne est de 15 °C. Les gelées, ainsi que les chutes de neige, sont rares. Largement habitée et cultivée depuis le Moyen-Age, l'île n'abrite plus à l'heure actuelle qu'un petit village d'une trentaine d'habitants permanents.

2.2. Le quadrat de piégeage

Situé en face du Manoir et s'étendant en longueur jusqu'au niveau de la Maison aux vaches, soit sur 400 mètres, le quadrat, mis en place en mars 1984 a une largeur d'environ 125 mètres, en direction du chemin des crêtes. Sur cette surface de 5 hectares, 96 jaions sont disposés selon une maille carrée de 25 mètres (Fig. 1).

En considérant que des animaux venant de l'extérieur du quadrat sont piégés également, il convient d'ajouter à ces 5 hectares une surface périphé-

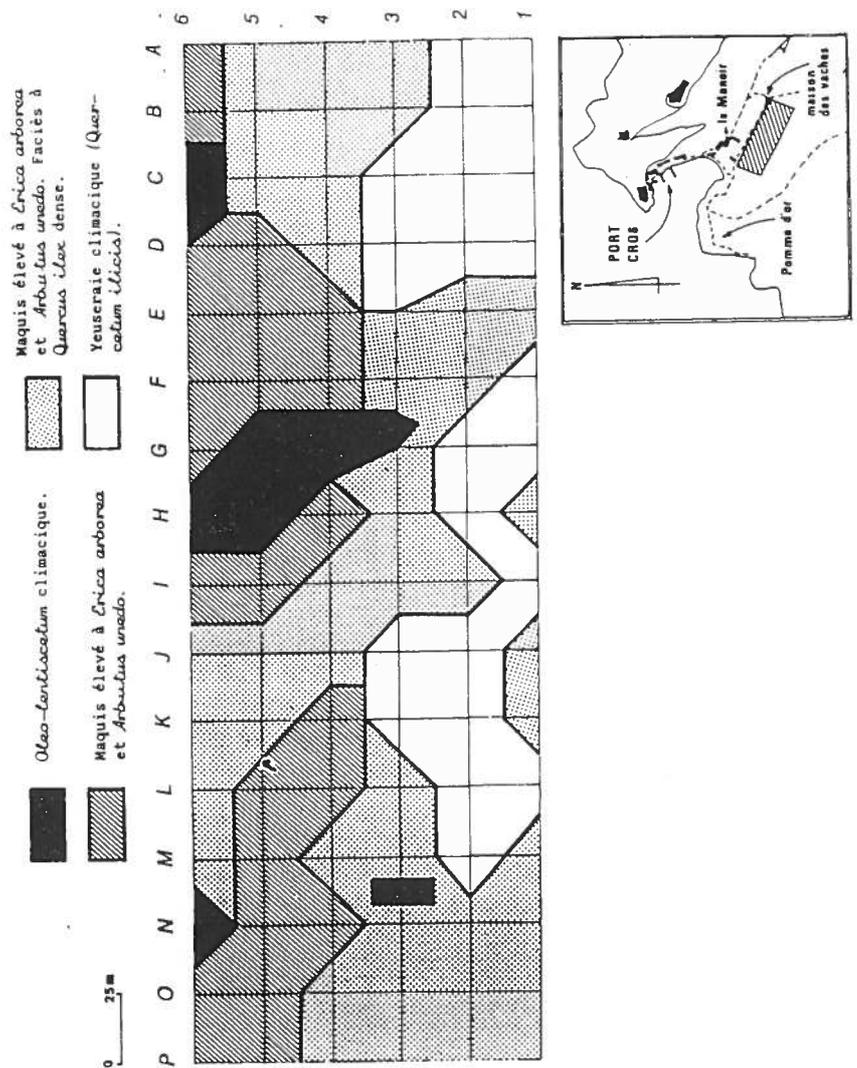


Fig. 1. — Répartition des associations végétales et des emplacements de pièges sur le quadrat de Port-Cros (Maison aux vaches).

rique que l'on fixe à l'équivalent d'une demie-distance inter-jalon en plus, ce qui porte la surface totale piégée à 6,4 hectares.

2.3. Le piégeage

a. Périodicité

Quatre séjours d'une semaine ont été effectués à Port-Cros avec, au cours de chacun, 4 à 6 nuits de piégeage (Tabl. I). En outre, quelques piégeages (68 nuits/pièges) ont été réalisés en juillet dans les falaises situées à l'ouest de l'île, et au niveau desquelles une prédation du Rat noir sur les œufs et les jeunes de Puffins yelkouans *Puffinus puffinus* avait été soupçonnée (compte pers. P. VIDAL).

TABLEAU I : Répartition du piégeage sur le quadrat

Date de séjour	Nombre de nuits	Nombre de nuits/piège
11 au 18/03	5	692
6 au 13/04	6	648
3 au 10/06	6	618
18 au 23/07	4	376
TOTAUX	21	2 334

b. Protocole

Les pièges, appâtés dans un premier temps à l'aide d'une pâte constituée d'un mélange de farine, d'eau, d'huile d'olive et de sardine, l'ont été par la suite avec des morceaux d'oranges ou de pommes. Le morphe sauvage méditerranéen de *R. Rattus* est en effet friand de fruits, comme l'indique d'ailleurs son nom : *R. rattus frugivorus*.

Habituellement, les pièges sont visités le matin et les animaux prélevés en vue des manipulations. En cas de pluie nocturne, les pièges sont relevés immédiatement afin de limiter la mortalité des animaux pris par suite d'hypothermie. Ceci n'a pas empêché une mortalité relativement forte, en particulier pendant les périodes de pluies (Tab. II), à cause des pièges utilisés ici qui ne sont, pour la plupart, pas les mieux adaptés au Rat noir.

TABLEAU II : Mortalité au piégeage du Rat noir à Port-Cros (* = pluie)

Période	Nombre de captures	Nombre de morts	% mortalité
* Mars	19	5	26,3 %
Avril	22	3	13,6 %
* Juin	9	2	22,2 %
Juillet	7	1	14,3 %
TOTAL	50	11	22,0 %

Cette mortalité importante est quatre à cinq fois plus élevée que celle obtenue dans les mêmes conditions pour les petits Muridés (Mulot, Souris) en région méditerranéenne, ce qui pose le problème du choix des pièges, choix dans lequel la taille du piège et la protection qu'il garantit aux animaux doivent entrer en ligne de compte. De plus, s'ajoute le problème de la sélectivité des animaux vis-à-vis des différents types de pièges employés.

c. Les différents types de pièges

Il est rapidement apparu que les divers modèles de pièges utilisés n'avaient pas la même efficacité, ce qui avait déjà été montré chez *Rattus norvegicus* (THOMSON, 1953).

Ayant été placés de façon aléatoire dans le quadrat lors de chaque période de capture et même redistribués différemment au cours d'une session (avril 1984), le rendement des pièges ne peut donc qu'être lié à leur « attractivité » par rapport aux animaux, et non pas à la répartition de ces derniers. Cette efficacité peut être définie par :

$$E = \frac{\text{Nombre de captures} \times 100}{\text{Nombre de nuit/piège}}$$

Le tableau III compare ainsi les efficacités des différents modèles de pièges en fonction de leurs caractéristiques (dimensions, conception).

TABLEAU III : Caractéristiques et efficacité comparées des différents types de pièges.

Type de piège	Dimension (cm)	Conception	Nuits/piège N	Capture C	Efficacité N/C
Petit Firobind neuf	8 x 7 x 28	grillage + socle bois	272	1	0,37 %
Petit Firobind usagé	"	"	1 122	26	2,31 %
Grand Firobind (usagé)	8 x 7 x 32	grillage + socle bois	590	8	1,36 %
Manufrance	8 x 8 x 25	barreaux pas de socle	192	23	11,98 %
Tomahawk	15 x 15 x 45	barreaux pas de socle	63	6	9,52 %
Nasse	15 x 20 x 55	barreaux forme hémicylindrique	90	0	0 %

Il apparaît nettement qu'à dimensions semblables, les pièges à barreaux (type Manufrance) sont nettement plus efficaces que les pièges grillagés à socle en bois (Firobind). Ces derniers présentent un aspect plus « fermés » et de plus leur socle peut éventuellement s'imprégner d'odeurs pas forcément attractives pour les Rats. Ces conclusions rejoignent celles de JACKSON et STRECKER (*in* STORER, 1962), qui observent qu'à Ponape les pièges grillagés type Tomahawk sont quatre fois plus attractifs que les pièges fermés type Shermann. Il est à noter également l'inefficacité totale des nasses à système d'entrée complexe et celle des pièges grillagés neufs, brillants et très « voyants ». Ceci est à mettre en relation avec la méfiance observée généralement chez le Rat noir envers les objets nouveaux (BARNETT, 1963; BARNETT et COWAN, 1976), mais n'a curieusement pas été observé de façon aussi nette en Corse (réserve de Scandola), où pièges grillagés neufs et usagés ont à peu près la même efficacité.

2.4. Les traitements des animaux

Une fois capturés, les animaux sont pesés, sexés, et individualisés par une marque afin de les reconnaître lors de captures ultérieures.

a. Le marquage individuel

C'est un des problèmes importants des études de terrain en écologie (TAYLOR et QUY, 1973; STONEHOUSE, 1978). L'amputation de phalanges, couramment employée chez les Rongeurs, permet des combinaisons de chiffres nombreuses. Mais il a été montré chez le mulot *Apodemus sylvaticus* que le taux de recapture des animaux est affecté par ce procédé, en particulier lorsque le nombre de phalanges coupées dépasse 4 (DUPLANTIER *et al.*, 1984 a). Tout porte à croire que chez le Rat noir, animal à mœurs partiellement arboricoles, l'amputation de phalanges est un handicap encore plus sérieux. Aussi, diverses méthodes alternatives de marquage ont elles été tentées. Elles sont résumées, ainsi que leurs avantages et inconvénients principaux, dans le tableau IV.

TABLEAU IV : Comparaison de quelques méthodes de marquage

METHODE	AVANTAGES	INCONVENIENTS
Amputation de phalanges	* Anesthésie non nécessaire	* Douleur - Stress * Handicap ultérieur * Infection possible
Marquage par colorants (acide picrique)	* Anesthésie non nécessaire * Indolore	* Nombre de combinaisons limité * Effacement - Disparition à la mue
Dépigmentation par application d'un réfrigérant (N liquide, Electrofor 12)	* Détermination à distance possible	* Nombre de combinaisons limité * Anesthésie * Problème du temps d'application
Bague numérotée à l'oreille	* Anesthésie non nécessaire * Gêne réduite pour l'animal	* Risque de perte (Tamarin et Malecha 1971)

Il est apparu finalement que le marquage à l'oreille, grâce à de petites bagues en laiton numérotées, était la solution la moins traumatisante pour les animaux et donc la moins susceptible d'influencer leur recapture. C'est cette méthode qui a donc été retenue et utilisée à partir de juillet, à Port-Cros mais également dans les autres sites étudiés (Scandola et Lavezzi en Corse, îlot du Congloué dans les îles de Marseille, Camargue).

b. Le pistage fluorescent

Cette méthode consiste à relâcher les animaux enduits d'une poudre fluorescente jaune, rose ou orange, et à suivre de nuit la trace qu'ils laissent derrière eux grâce à une lampe à Ultra-Violet 12 volts (DUPLANTIER *et al.*, 1984 b). Il est ainsi possible de localiser les terriers des animaux suivis, si ceux-ci ne grimpent pas en chemin dans un arbre et si leur trajet n'est pas trop long (jusqu'à 250 mètres environ). Ces deux inconvénients limitent l'effi-

cacité de la méthode de sorte que sur 27 Rats ainsi suivis, seuls 8 l'ont été jusqu'à leur terrier (30 %).

Alternativement, des observations nocturnes ont été réalisées sur des placettes alimentaires éclairées, afin de voir les Rats *in situ* et d'avoir une idée sur leur rythme d'activité.

2.5. Le traitement des données

A partir des données de capture-recapture, portées dans le tableau V, deux grands groupes de renseignements peuvent être tirés :

a. Renseignements démographiques

Les densités de population aux diverses périodes considérées peuvent être estimées à l'aide de plusieurs modèles prenant (indices de Lincoln et de Hayne) ou non (indice de Kono) en compte la recapture d'animaux marqués. Ces indices sont définis comme suit (THOHARI 1983) :

* Indice de Kono

$$P = \frac{n_3 - n_1 n_2}{2 n_3 - (n_1 + n_2)}$$

— n₁ = nombre de captures au temps t₁
 — n₂ = nombre de captures au temps t₂ + n₁
 — n₃ = nombre de captures au temps t₃ + n₁ + n₂

Cette méthode est applicable lorsque le calendrier de capture montre une décroissance du nombre d'animaux pris au cours du temps, ce qui peut être réalisé artificiellement en regroupant des résultats.

M. r * Indice de Lincoln

$$P = \frac{M}{r(m)}$$

— M = nombre d'animaux capturés, marqués et relâchés
 — r = nombre d'animaux recapturés
 — r (m) = nombre d'animaux recapturés marqués

Cet indice, basé sur la recapture au cours d'une session de piégeage d'animaux marqués au cours d'une session préalable, demande donc là encore de regrouper des résultats car le protocole ici employé (lâcher chaque jour) n'est pas adapté au mieux à l'utilisation de cet estimateur qui par ailleurs implique des hypothèses de départ assez contraignantes et dont certaines sont plus ou moins outrepassées...

* Indice de Hayne

$$P = \frac{wx^2}{wxy}$$

— w = nombre d'animaux marqués et non marqués capturés à chaque reprise
 — x = nombre total d'animaux différents capturés et relâchés lors des piégeages précédents
 — y = proportion d'animaux marqués capturés à chaque reprise

A priori, cette méthode est la plus indiquée puisqu'elle permet l'estimation des densités de population à partir de plus de deux ou trois échantillons.

b. Renseignements sur les déplacements

Concernant les animaux recapturés au moins une fois, la distance de recaptures successives (DRS) peut être établie en faisant la moyenne des distances linéaires entre les points de captures successives. Cette mesure, largement dépendante du protocole de piégeage, de la maille du quadrat et de la physionomie du milieu permet toutefois des comparaisons entre études similaires. Elle pourra être ici comparée aux distances terriers-point de capture révélées grâce au pistage fluorescent.

No	Sexe	14/3	15/3	16/3	17/3	18/3	07/4	08/4	09/4	10/4	11/4	12/4	04/6	05/6	06/6	07/6	08/6	09/6	19/7	20/7	21/7	
1	♀	F4																				
2	♂	E2																				
3	♂	L6		D2				E1														
4	♂		G5					J2														
5	♂		B6				B6															
6	♂		E2																			
7	♂		E5			F6																
8	♂		C8																			
9	♂		R2																			
10	♂		N1																			
11	♂			O1			M1															HT
12	♂				E4		D4															
13	♂				Ext																	
14	♂						M6				M6											
15	♂						L2		L2													
16	♂						O1															
17	♂						H3															
18	♂						P6															
19	♂							M6														
20	♂							K5														
21	♂									P6												
22	♂									L2												
23	♂																					
24	♂																					
25	♂										O2											
26	♂										M1											
27	♂										P6											
27b	♂																					
28	♂																					
29	♂																					
30	♂																					
31	♂																					
32	♂																					
40	♂							M1														
b51	♂																					
b52	♂																					
b53	♂																					
b54	♂																					
b55	♂																					

TABLEAU V : Pourcentages de recapture intra- et inter-période

3. RESULTATS

3.1. Variations à long terme des populations

Depuis 1978, les variations d'abondance de la population de Rats de Port-Cros sont suivies sur une ligne de pièges allant du cimetière à la Palu en passant par le sentier botanique. Les animaux sont piégés avec des tapettes (N = 40 à 70 selon les années) et prélevés. Le transect est situé dans une zone de maquis littoral beaucoup plus hétérogène que la yeuseraie du vallon où se trouve le quadrat.

D'avril 1978 à août 1984, les abondances ont varié de 0,22 Rat/nuit-piège en décembre 1981 à 0,03 Rat/nuit-piège en mars 1982, soit une amplitude de 1 à 7 (Fig. 2). Le pic de décembre 1981, caractérisé par une proportion de juvéniles (longueur tête + corps < 165 mm) élevée (47 %), est suivi d'un effondrement des effectifs dès le mois de mars de l'année suivante et une reconstitution des effectifs en 1984 (0,11 Rat/nuit-piège en août), année où la prédation sur les Puffins yelkouans *Puffinus puffinus* nichant dans ce secteur a été importante (80 % d'échecs de la reproduction dus au Rat noir en 1984, contre seulement 20 % en 1983 ; VIDAL (1985).

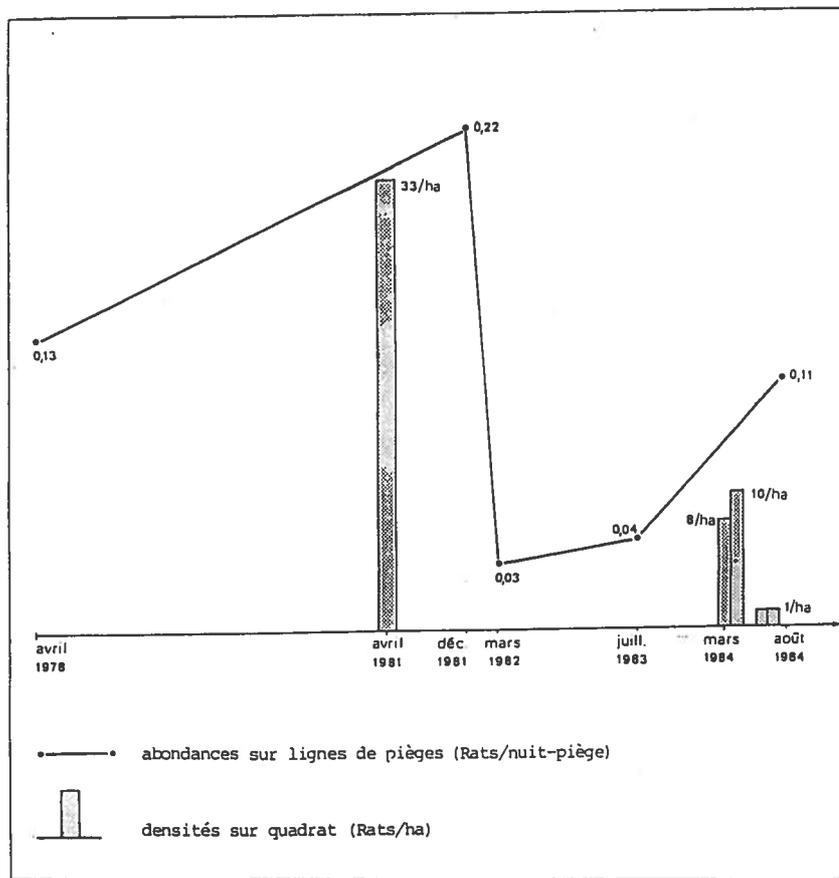


Fig. 2. — Abondances de *Rattus rattus* à Port-Cros entre 1978 et 1984.

Les densités obtenues sur quadrat confirment ces données : en avril 1981, la densité observée sur le quadrat de la Pomme d'or, contigu à celui de la Maison aux vaches, était de 33 Rats/ha, alors qu'en 1984, la densité est passée de 10 Rats/ha en avril à 1/ha en juin-juillet à la Maison aux vaches.

Incontestablement, 1981 a été une année record pour la reproduction, puisque la proportion de juvéniles observée en mars et en décembre (47 % dans les deux cas pour respectivement 42 et 32 individus) n'a jamais été égalée (20 % en avril 1978, N = 20 et 28 % en mars 1984, N = 18).

3.2. Démographie en 1984

a. Le taux de recapture

C'est une donnée de première importance dans l'optique de l'utilisation des indices d'estimation de population dont il a été fait état plus haut.

Le taux de recapture peut être envisagé comme le pourcentage d'animaux marqués et recapturés pendant une seule et même période de capture, ou bien comme la proportion d'animaux recapturés et ayant été marqués à l'une quelconque des précédentes périodes de capture.

A partir des 39 Rats vivants enregistrés sur le tableau V, les différents taux de recapture précédemment définis figurent dans le tableau VI.

TABLEAU VI : Pourcentages de recaptures intra- et inter-périodes.

		CAPTURE				TOTAL
		Mars	Avril	Juin	Juillet	
RECAPTURE	Mars	2/14=14%				2/14=14%
	Avril	5/14=36%	2/19=11%			7/28=25%
	Juin	0/14=0%	1/19=5%	3/7=43%		3/34=9%
	Juillet	1/14=7%	1/19=5%	0/7=0%	0/6=0%	1/39=3%
						11/39=28%

Tous ces chiffres montrent une grande hétérogénéité mais sont de toute façon très faibles en comparaison, d'une part des résultats trouvés habituellement chez *R. rattus* et qui avoisinent 50 % (GOMEZ, 1960, 50 % ; TOMICH, 1970, 51 % ; WEINBREN *et al.*, 1970, 57 % ; TAMARIN et MALECHA, 1971, 50 % ; DANIEL, 1972, 47 %), d'autre part des résultats que nous avons obtenus en Corse (réserve de Scandola) où le taux de recapture sur 6 mois (de janvier à juillet) atteint 68 % contre seulement 28 % ici, sur 4 mois il est vrai (de mars à juillet).

Trois explications peuvent être invoquées pour expliquer ce faible taux de recapture :

— une mortalité importante des individus, ce qui impliquerait un turnover élevé de la population ;

— une mobilité importante des animaux, qui changeraient de zone d'activité au cours du temps. Ceci serait d'autant plus facile que les limites du quadrat ne correspondent pas (sauf peut-être au niveau du chemin en dessous de la ligne 1) à des frontières naturelles pouvant constituer des obstacles aux déplacements des rats ;

— une méfiance exacerbée des animaux capturés une fois et qui éviteraient alors les pièges. Toutefois, la comparaison de la moyenne des poids de l'ensemble des Rats capturés ($\bar{x} = 173,4$ g) avec celle des Rats recapturés ($\bar{x} = 173,9$ g), montre que les gros Rats sont recapturés aussi souvent que les petits, alors qu'ils sont particulièrement à l'étroit dans les pièges utilisés.

b. Estimation des densités de populations

Les trois estimateurs employés (cf. § 2.5 a) donnent des résultats très hétérogènes (Fig. 3) : alors que dans tous les cas la formule de Kono donne des effectifs très proches des nombres de captures réelles,

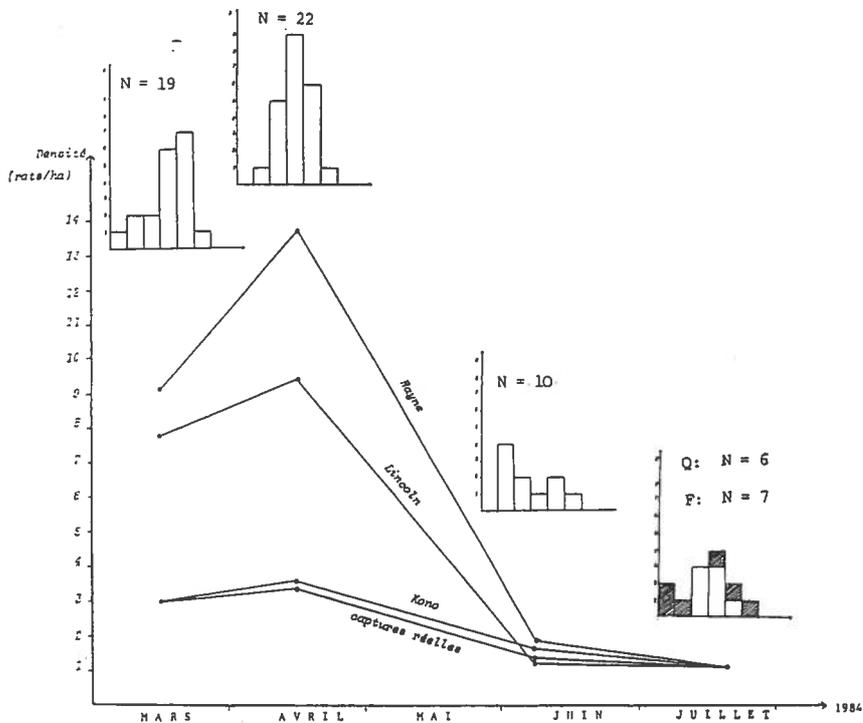


Fig. 3. — Estimations des densités de *Rattus rattus* sur quadrat à Port-Cros en 1984. Les histogrammes donnent pour chaque période de piégeage les classes d'âges des Rats capturés. Extrêmes : 0 à 300 g, classes de 50 g. Q : Quadrat ; F : Falaises du Grand Peyre (colonie de *Puttinus puttinus* piégée seulement en juillet : histogrammes hachurés).

les indices de Lincoln et de Hayne vont jusqu'à quadrupler ces valeurs (avril, Hayne). Ceci est lié au faible taux de recapture, ce qui montre l'influence du « schéma de capture » sur les estimations de populations. Si l'indice de Kono sous-estime les effectifs réels, ce qui est vraisemblable puisqu'en général des animaux non encore marqués étaient capturés jusqu'au dernier jour d'une session de piégeage, ceux de Lincoln et de Hayne les surestiment certainement, du moins en mars et en avril, périodes de densités de population relativement élevées.

Ce qui apparaît toutefois constant est le schéma démographique réalisé : la densité de population est élevée au tout début du printemps (mars, avril), résultat probable d'une reproduction de fin d'automne et de début d'hiver. La diminution nette de la population pendant le printemps amène à des densités très faibles, inférieures à deux animaux par hectare. La reproduction continue cependant durant cette période, mais elle ne compense pas la baisse de densité observée, dont les causes doivent être multiples avec en particulier la diminution des ressources disponibles (fruits, plantes, eau...) et l'augmentation de la prédation, même si celle-ci est réduite à Port-Cros par rapport au continent (Couleuvres qui sortent de leur sommeil hivernal, chats harets).

Corrélativement, les quelques piégeages effectués dans les falaises à l'ouest de l'île en juillet laissent penser que les densités de populations y étaient alors plus importantes qu'à la même époque sur le quadrat (6 captures pour 60 nuits/piège soit une abondance relative de 8,8 %, dont 50 % de juvéniles contre 7 captures pour 376 nuits/piège soit 1,9 % dont 0 % de juvéniles). Les conditions locales paraissent donc déterminantes et les populations de Rats noirs s'y ajusteraient assez rapidement...

La reproduction semble ne cesser totalement qu'en plein été (Fig. 3) et le pic automnal de densité supposé correspondrait à ce qui se passe en Corse (Réserve de Scandola), où les densités de population maximales sont rencontrées en hiver (janvier), avec une forte proportion d'animaux de moins de deux mois (GRANJON, 1984).

3.3. Répartition des animaux sur le quadrat

La répartition des captures de Rats noirs, figurée en même temps que celle des Mulots (Fig. 4), ne paraît pas aléatoire : 30 captures sur 59, soit plus de la moitié, sont localisées sur le quart est du quadrat. Testée par rapport à la répartition de la végétation en quatre grands ensembles phytosociologiques (§ 2.1 et Fig. 1), cette répartition ne montre cependant pas de tendance particulière (Tabl. VII).

En fait, le milieu est relativement homogène quant à sa physionomie ; seule la zone d'*Oleo-lentiscetum* climacique, réduite sur le quadrat, se démarque nettement par sa diversité et son recouvrement très forts.

La distribution observée doit donc être liée plutôt à un ensemble de facteurs explicatifs plus « fins » parmi lesquels la disponibilité en ressources, et en particulier en glands de Chênes verts joue sans doute un rôle important.

TABLEAU VII : Répartition des captures en fonction de celle de la végétation à Port-Cros ($X^2 = 2,9$ NS).

- Zone 1 : Oléo-lentiscetum climacique (8,3 %).
- Zone 2 : Maquis à *E. arborea* et *A. unedo* (24 %).
- Zone 3 : *Idem* avec *Q. ilex* dense (44,8 %).
- Zone 4 : Yeuseraie climacique (22,9 %).

ZONE	1	2	3	4	Total
Nb capt. obs.	4	18	28	9	59
Nb capt. théor.	4,9	14,1	26,4	13,5	59

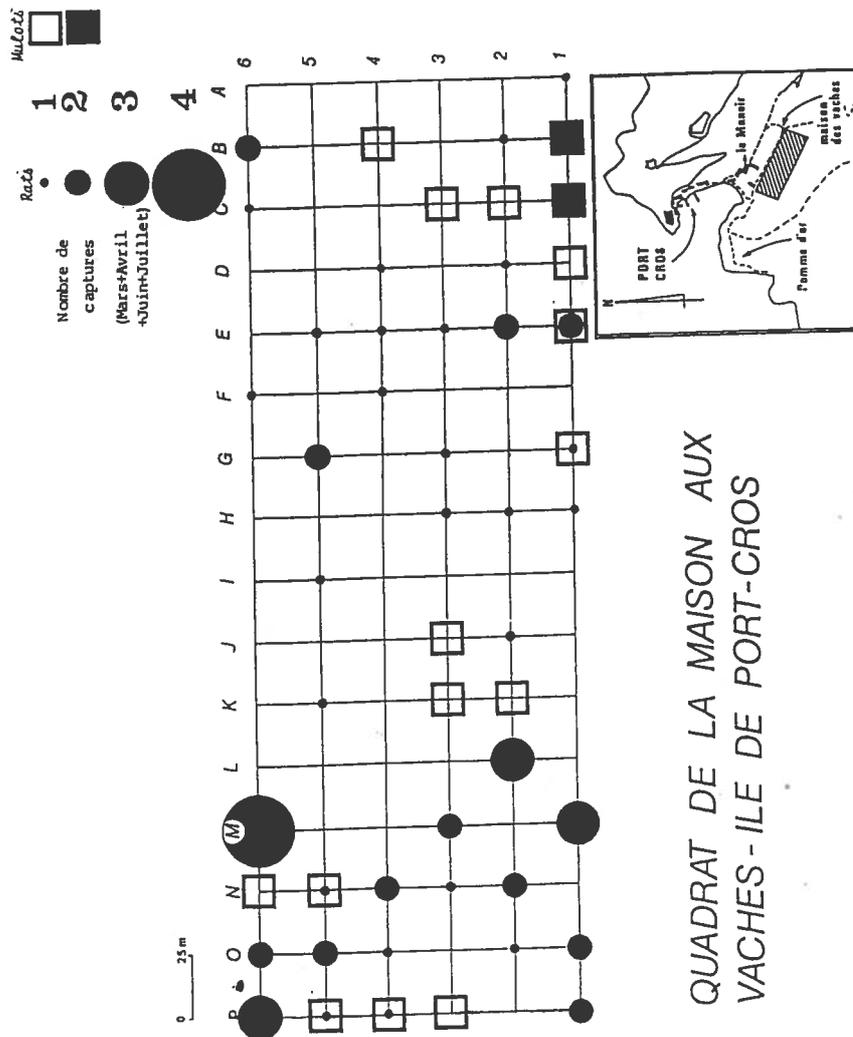


Fig. 4. — Répartitions comparées des captures de Rats et de Mulots *Apodemus sylvaticus* à Port-Cros.

La répartition des deux Muridés de l'île (*R. rattus* et *A. sylvaticus*) montre (Fig. 4) une assez nette complémentarité des distributions spatiales : on peut penser que dans cet habitat à sous-bois assez pauvre, où les deux espèces exploitent les glands de Chêne vert, le Mulot est limité par le Rat et ne s'établit, avec de faibles densités, que là où ce dernier est moins abondant.

3.4. Les déplacements

a. D'après les captures-recaptures

La moyenne des distances entre les points de captures successives des animaux repris au moins une fois s'établit à 43 m environ ($N = 14$), ce qui constitue donc la DRS à Port-Cros. Quoiqu'un peu faible, cette valeur est du même ordre de grandeur que celles trouvées d'une part par SPENCER et DAVIS (1950), à Hawaï dans une zone semi-montagneuse buissonnante (DRS = 65 m, maille de 33 m), et d'autre part TAMARIN et MALECHA (1971) toujours à Hawaï mais dans une région forestière (DRS = 55 m, maille de 8 m).

Il apparaît également très nettement que les mâles se déplacent plus que les femelles (60 m contre 24 m, $U = 8$, $p < 0,05$), ce qui est conforme à ce que trouve DANIEL (1972) en Nouvelle-Zélande avec des DRS de 55 m et 39 m respectivement pour les mâles et les femelles, mais est l'inverse de ce que trouvent TAMARIN et MALECHA (1971). Cette différence peut à la fois être due à une sédentarité des femelles liée à leur activité pré- ou post-reproductrice, et à une recherche de partenaires et de territoires plus active de la part des mâles, ce que montre TAYLOR (1978) chez *Rattus norvegicus* par radio-tracking.

b. D'après les pistages fluorescents

La moyenne des trajets de retour au terrier depuis le point de capture (Fig. 5) s'établit à 52 m environ ($N = 9$), ce qui est du même ordre de grandeur que la DRS trouvée plus haut (43 m).

Ces trajets, plus ou moins directs, ne semblent pas aléatoires : ils suivent la plupart du temps des arêtes rocheuses, des troncs d'arbres abattus et en une occasion deux traces fluorescentes se sont rejointes sur une dizaine de mètres ceci allant dans le sens d'un marquage, certainement olfactif des chemins suivis par les Rats. Il est à noter qu'une bonne partie des trajets peuvent être arboricoles, ce qui montre une utilisation effective des trois dimensions de l'espace.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les densités de Rats observées à Port-Cros en 1984 s'inscrivent bien dans les variations observées dans les autres régions du monde (Tabl. VIII) ainsi que dans les îles de Provence et de Corse, tout en restant dans des valeurs relativement basses (Tabl. IX). En effet nous avons enregistré dans d'autres îles, au cours de la même année des

TABLEAU VIII : Densités comparées de *Rattus rattus* dans différents milieux insulaires tropicaux et tempérés (N.Z)

MILIEU	DENSITES EXTREMES	AUTEURS
Forêt ombrophile (île Zorro, Vénézuéla)	1,5 à 6,2 Rats/ha	Gomez (1960)
Forêt (Hawaï)	6-7 à 30 Rats/ha	Tamarin, Malecha (1971)
Forêt (Nouvelle-Zélande)	0,7 à 3,7 Rats/ha	Daniel (1972)
Buissons. Forêt (Galapagos)	0,2 à 18,9 Rats/ha	Clark (1980)
Mangrove lacustre (Gua-deloupe)	5 à 18 Rats/ha	Delattre et Le Louarn (1981)

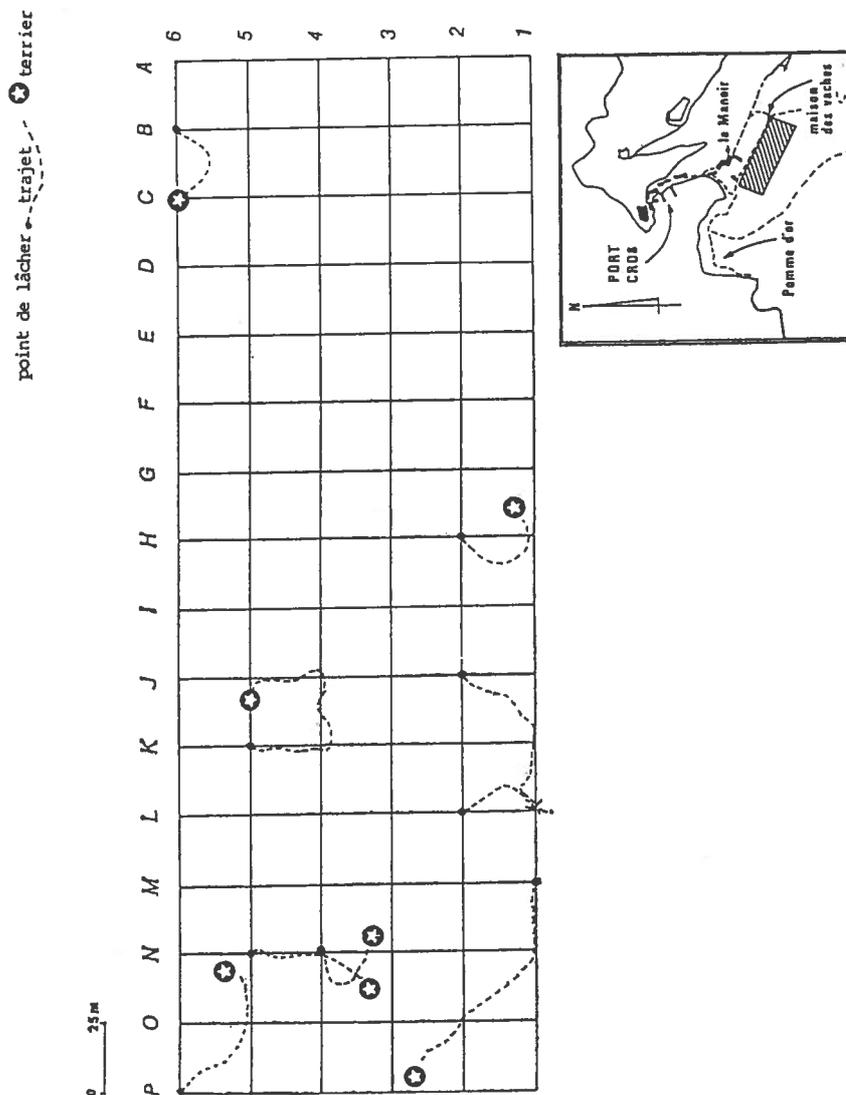


Fig. 5. — Localisation de quelques terriers de Rats sur le quadrat de Port-Cros (Maison aux vaches) localisés par pistage fluorescent.

TABLEAU IX : Densités de *Rattus rattus* dans diverses îles méditerranéennes. D'après Cheylan et Granjon, inédit.

- * Plus 17 Rats prélevés en juillet.
- ** Plus 14 Rats prélevés en juillet.
- *** La population totale de ces îlots est connue soit par dératisation totale (D) c'est-à-dire un piégeage intensif jusqu'à l'arrêt de capture, soit par marquage des individus, la population étant estimée par l'indice de Lincoln (L). E : extrapolation.

Ile	Département	surface		date	nombre de rats capturés		Population totale de l'île ***
		piégée ha	île ha		rats	rats/ha	
Lavezzi îlot D	Corse sud	0,3	0,3	7/84	5	17	5 D
Lavezzi îlot C	Corse sud	0,5	0,5	7/84	5	10	5 D
Ratonnière	Var	0,5	0,5	6/84	5	10	5 D
Lavezzi îlot E	Corse sud	1,5	1,5	7/84	3	2	3 D
Lavezzi îlot B	Corse sud	1,5	1,5	10/84	19*	36	54 L
Lavezzi îlot A	Corse sud	1,8	1,8	10/84	22**	20	36 L
Grd Congloué	B.-du-Rhône	2,0	2,0	9/84	71	55	106 L
Longue	Var	2,0	2,0	6/84	10	5	10 D
Petit Langoustier	Var	2,5	2,5	11/83	25	10	25 D
Lavezzi zone 8	Corse sud	4,4	69	7/84	61	20	100 - 1000 E
Port-Cros	Var	6,4	640	3/84	18	8	1000 - 10.000 E
—	—	—	—	4/84	22	10	
—	—	—	—	6/84	9	1	
—	—	—	—	7/84	7	1	
Elbo	Haute-Corse	3,0	8680	1/84	35	14	
—	—	3,8	—	4/84	18	11	
—	—	—	—	7/84	6	3	

densités jusqu'à cinq fois supérieures et il semble que ces îlots se caractérisent par des densités souvent remarquables, dépassant généralement 10 Rats/ha.

Par ailleurs, alors que l'on observe aussi bien à Port-Cros qu'en Corse une baisse régulière d'abondance au cours de l'année, correspondant à l'arrêt de la reproduction, les densités ne semblent pas subir de baisse sensible dans les îlots étudiés, qui conservent en été et en automne des densités aussi élevées qu'au printemps. Il est donc probable que des ajustements démographiques permettent à ces populations micro-insulaires d'être plus stables que celles des grandes îles.

Corrélativement, les populations des grandes îles (surface > 60 ha) semblent fluctuer de manière importante au cours des années : à Port-Cros, la densité a baissé de sept fois entre 1981 et 1984, culminant à 33 Rats/ha en avril 1981 (fig. 3), tandis qu'à Lavezzi, où 1984 a été une année exceptionnelle, la dernière pullulation date de 1980 (THIBAUT comm. pers.). Les fluctuations de densité sont aussi connues aux Baléares (ALCOVER, 1979).

La cause des variations observées est loin d'être claire, de nombreuses espèces de Rongeurs étant concernées à travers le monde par des fluctuations similaires. Il n'est pas exclu que des parasitoses participent à ces variations, les Rats de Corse et de Port-Cros étant souvent infestés de vers Trématodes (FONS, comm. pers.). Mais on peut penser que d'une part les interactions interspécifiques (en Corse en particulier où les peuplements sont moins appauvris que dans les îles de taille inférieure comme Port-Cros), d'autre part la disponibilité en ressources représentent des facteurs susceptibles d'expliquer les variations d'effectifs observées. Ainsi, à Port-Cros, treize contenus stomacaux de Rats prélevés en mars, juillet et décembre 1981 à 1983 dans un vallon contigu au quadrat ont montré que les végétaux représentent, en volume, 71 % du régime alimentaire au printemps, pour tomber en été à seulement 2,5 %, les Invertébrés composant alors 97 % de l'alimentation (Tabl. X).

TABLEAU X : Régime alimentaire du Rat noir dans la yeuseraie de Port-Cros. Volume moyen des divers aliments dans les estomacs.

Mois	% de volume de l'estomac				
	N estomac	Végétaux	Arthropodes	Gastéropodes	Oiseaux
Mars	4	71,3	12,3	5	11,3
Juillet	4	2,5	97,3	—	0,3
Décembre	5	34	62	—	4

Ces résultats s'accordent avec les observations réalisées sur la végétation du quadrat, où le sous-bois est particulièrement pauvre en Composées et Papilionacées, qui forment en général la base de l'alimentation de l'espèce dans les îles de Provence et en Corse (CHEYLAN, sous presse). Compte tenu de la faible diversité spécifique des ligneux hauts du quadrat, où *Pinus halepensis* et *Quercus ilex* dominent très largement, on peut penser que l'importance des végétaux dans le régime en hiver et au printemps est le reflet d'une alimentation végétale axée principalement sur les graines de Pins et les glands de Chênes, dont la fructification se place à cette époque.

En effet, sur treize placettes réparties sur tout le quadrat, 88 % des pignes et 54,5 % des glands ont été mangés par les Rats en cette saison (Tabl. XI). De ce fait, le taux de germination des glands est extrêmement faible et n'atteint que 2,2 % (24/1106), compte tenu de l'importance du parasitisme par les larves d'insectes, de ceux qui avortent et de ceux qui pourrissent sans germer.

Au contraire, les populations des îlots apparaissent plus stables, bien que nous n'ayons que peu de données pour en juger : au Grand Congloué, FERNANDEZ (1982) a rencontré, en août 1981, 6 Rats en une heure en pleine journée ; en 1983, nous avons capturé en juillet 17 individus en une nuit avec 10 pièges seulement relevés plusieurs fois dans la nuit, tandis qu'en septembre 1984, nous estimons la population de l'île à 106 individus (sur 2 ha). Depuis au moins quatre ans, tout laisse à penser que la population du Grand Congloué se maintient à un niveau élevé.

TABLEAU XI : Prédation par le Rat noir sur les pignes de Pins et les glands de Chênes sur le quadrat de la Maison aux vaches, Port-Cros, en mars-avril 1984.

- * Pignes prélevées par le Rat et mangées sur une plate-forme d'alimentation.
- ** Pignes mangées sur place.

N. placettes (50 x 50 cm)	<i>P. halepensis</i> N. pignes	mangées tout autour *	mangées sur un côté **	intactes
13	232	127 (55 %)	76 (33 %)	29 (12 %)

N. placettes (25 x 25 cm)	<i>Q. ilex</i> N glands	mangés	parasités insectes	intacts
13	1106	603 (54,5 %)	327 (29,5 %)	176 (16 %)

De même, sur l'îlot de Gargalo (30 ha env.), réserve naturelle de Scandola, Haute-Corse, les abondances de Rats sont restées relativement constantes au cours des trois dernières années (Tabl. XII), les densités étant de l'ordre de 20 Rats/ha (GRANJON, 1984).

TABLEAU XII : Abondances de Rats par nuit-piège sur l'île de Gargalo

Date	6/82	6/83	4/84	7/84	10/84
N pièges (ligne)	67	76	75	72	80
Abondance (N Rats/n-p)	0,12	0,12	0,07	0,14	0,16

Ces observations sont donc conformes aux données rassemblées par GLIWICZ (1980) sur des populations confinées de Microtinés, qui montrent que dans les petites îles, ces animaux atteignent des densités plus élevées et fluctuent moins que sur le continent.

L'augmentation de densité et la stabilité des populations de Rats vivant dans les îlots représenteraient donc des adaptations leur permettant de diminuer les risques d'extinction, qui sont sans doute élevés lorsque l'effectif total est compris entre 10 et 100 individus, comme c'est le cas dans les îlots de moins de 2,5 ha. Ces deux caractéristiques démographiques pourraient être facilitées par un élargissement de la niche alimentaire de l'espèce, ainsi que par une répartition spatiale et temporelle des activités plus large également, avec acquisition d'un mode de vie plus terrestre, mais également plus diurne que sur le continent et dans les grandes îles.

En revanche, en dessous d'une surface de un ha environ, il est douteux que les quelques individus qui survivent sur ces rochers minuscules puissent se maintenir longtemps sans une immigration régulière, dont l'existence a été démontrée.

ADDENDUM

Lors d'un piégeage effectué du 7 au 10 décembre 1984 sur le quadrat, seulement 4 individus, tous différents, ont pu être capturés. De même, un piégeage en ligne à la pointe du Grand Peyre (80 nuits-pièges) n'a permis de capturer que deux Rats. Ces données montrent que la baisse de densité observée en juin-juillet s'est poursuivie, et que la reproduction a été quasiment nulle durant l'automne 1984.

REMERCIEMENTS

Les recherches ont été financées par divers contrats d'études passés avec le Parc national, que nous tenons à remercier ici. Le travail de terrain a été rendu possible par l'aide des agents du Parc présents sur l'île. Enfin, nous sommes reconnaissants à Henri Crosset d'avoir bien voulu relire une première version du manuscrit.

ANNEXE

Adresses des fournisseurs de matériel utilisé.

— Marques numérotées : CHEVILLOT Identification, site de la Viscose, Z.I. Saint-Antoine, Montplaisir, 81000 Albi.

— Pièges grillagés : FIROBIND Frères, 43, avenue Clemenceau, 25000 Besançon.

— Pièges pliants : Live Trap Company, Post Office box 323, Tomahawk, Wisconsin 54487 U.S.A.

— Poudres fluorescentes : Compagnie Française des Pigments, Anciens Ets A. de Laborderie, 96, rue V.-Hugo, 94200 Ivry-sur-Seine.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOVER J.A., 1979. — *Els mamífers de les Balears*. Moll éd., Ciutat de Mallorca, 1-192.
- ARCHILOQUE A., DEVAUX J.-P., LAVAGNE A., MOUTTE P., 1977. — Carte phytosociologique de Hyères- Porquerolles au 1/50 000°. *Biol. Ecol. Médit., Fr.*, 4 : 147-238 vol. spéc.
- BARNETT S.A., 1963. — *The Rat : a study in behaviour*. Methuen et C°, Londres 1-288.
- BARNETT S.A., COWAN P.E., 1976. — Activity, curiosity, exploration and fear; an ethological study. *Interdiscipl. Sci. Rev.*, 1 : 43-£2.
- CHEYLAN M., 1983. — Statut actuel des reptiles et amphibiens de l'archipel des îles d'Hyères (Var, sud-est de la France). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros, Fr.*, 9 : 35-51.
- CHEYLAN G., 1982. — *Les adaptations écologiques et morphologiques de Rattus rattus à divers environnements insulaires méditerranéens : étude d'un cas d'évolution rapide*. D.E.A. U.S.T.L. Montpellier : 1-66.
- CHEYLAN G., 1984. — Les mammifères des îles provençales. *Trav. sci. Parc nat. Port-Cros, Fr.*, 10 : 13-25.
- CHEYLAN G., sous presse. — Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). In : *Premier Coll. Int. Vertébrés terrestres et dulçaquicoles des îles méditerranéennes*,

Parc nat. rég. Corse éd.

- CLARK D.B., 1980. — Population ecology of *Rattus rattus* across a desert-montane forest gradient in the Galapagos islands. *Ecology*, 61 : 1422-1433.
- DANIEL H.J., 1972. — Bionimics of the Ship Rat *Rattus r. rattus* in a New Zealand indigenous forest. *N. Z. J. Sci.*, 15 : 313-341.
- DELATTRE P., LE LOUARN H., 1981. — Dynamique des populations de Rat noir *Rattus rattus* en mangrove lacustre. *Mammalia*, 45 : 275-288.
- DEVAUX J.-P., LE BOURHIS M., MOUTTE P., 1976. — Structures et croissances comparées de quelques peuplements de Pins d'Alep dans l'île de Port-Cros (Parc national). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros, Fr.*, 2 : 131-166.
- DUPLANTIER J.-M., ORSINI P., THOHARI M., CASSAING J., CROSET H., 1984 a. — Echantillonnage des populations de Muridés : influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. *Mammalia*, 48 : 129-141.
- DUPLANTIER J.-M., CASSAING J., ORSINI P., CROSET H., 1984 b. — Utilisation de poudres fluorescentes pour l'analyse des déplacements des petits Rongeurs dans la nature. *Mammalia*, 48 : 293-298.
- FAUS F.V., VERICAD J.R., 1981. — Sobre nidos aéreos de Rata negra *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), en el naranjal saguntino (Valencia). *Mediterranea*, 5 : 67-96.
- FERNANDEZ O., 1982. — L'avifaune du Grand Congloué 58 ans après la première prospection par H. Heim de Balsac. *Alauda*, 50 : 149-150.
- GLIWICZ J., 1980. — Island populations of Rodents. Their organization and functioning. *Biological Review*, 55 : 109-138.
- GOMEZ J.C., 1960. — Correlation of a population of Roof Rats in Venezuela with seasonal changes in habitat. *Am. Midland Nat.*, 63 : 177-193.
- GRANJON L., 1984. — *Ecologie comparée de populations insulaires de Rats noirs Rattus rattus Linné, 1758, en région méditerranéenne*. D.E.A., U.S.T.L. Montpellier : 1-53.
- KAHMANN H., HAEDRICH B., 1957. — Eine Untersuchung an *Rattus rattus* Linnaeus, 1758, auf der Insel Korsika. *Zoologischer Anzeiger*, 158 : 233-257.
- KAHMANN H., ÇAGLAR M., 1970. — Die Pflanzenkost der Hausratte *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) im Mittelmeergebiet. *Säugetierkunde Mitteilungen*, 18 : 45-52.
- LAVAGNE A., MOUTTE P., 1972. — *La végétation de l'île de Port-Cros*. Parc nation. Port-Cros éd.
- MOLINIER R., 1963. — La flore et la végétation de l'île de Port-Cros. *Terre Vie*, 17 : 449-454.
- SPENCER H.J., DAVIS E.D., 1950. — Movements and survival of Rats in Hawaii. *J. Mammal.*, 31 : 154-157.
- STORER T.I., éd. 1962. — *Pacific island Rat ecology*. Bishop Museum bull. 225, Honolulu, Hawaii : 1-274.
- STONEHOUSE B., 1978. — *Animal marking : recognition marking of animals in research*. Mac Millan press Ltd, Londres : 1-257.
- TAMARIN R.H., MALECHA S.R., 1972. — Reproductive parameters in *Rattus rattus* and *Rattus exulans* of Hawaii, 1968 to 1970. *J. Mammal.*, 53 : 513-528.
- TAYLOR K.D., QUY R.S., 1973. — Marking system for the study of Rat movements. *Mammal Review*, 3 : 30-34.

- TAYLOR K.D., 1978. — Range of movement and activity of Common Rats *Rattus norvegicus* on agricultural land. *J. Appl. Ecol.*, 15 : 663-677.
- THOHARI M., 1983. — *Méthodes d'étude des populations naturelles de Muridés*. Thèse troisième cycle, U.S.T.L., Montpellier : 1-276.
- THOMSON H.V., 1953. — Experimental live trapping of Rats with observations on their behaviour. *Br. J. Anim. Behav.*, 1 : 96-111.
- TOMICH P.Q., 1970. — Movement patterns of field Rodents in Hawaii. *Pacific Sciences*, 24 : 195-234.
- VIDAL P., 1984. — Premières observations sur la biologie de la reproduction du Puffin des Anglais yelkouan *Puffinus puffinus yelkouan* sur les îles d'Hyères (France). In : *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse*. Annales du C.R.O.P. 2, Aix-en-Provence.
- VIDAL P., 1985. — Premières observations sur la biologie de la reproduction *Rech. Ornithol. Provence*.
- WEINBREN M.P., WEINBREN B.M., JACKSON W.B., VILLELA J.B., 1970. — Studies of the Roof Rat *Rattus rattus* in the El Verde forest, p. 169-181, in Odum H. et Pigeon R.F. éd. *A tropical rain forest : a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. U.S. Atomic Energy Commission, Washington D.C.

Accepté le 5 janvier 1985