

Importance de la griffe de sorcière *Carpobrotus* spp. comme ressource pour les rats noirs *Rattus rattus* de l'île de Bagaud, (Parc national de Port-Cros, Var, France)

Lise RUFFINO^{1-2*}, Eric VIDAL¹⁻³

¹Université Paul Cézanne, IMBE IRD193 - CNRS6116, 13545 Aix en Provence, France

²Section of Ecology, Department of Biology, University of Turku, 20014 Turku, Finland

³IMBE, UMR CNRS7263 / IRD 237, Centre IRD de Nouméa, 101 Promenade Roger Laroque, 98848 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie

*Contact : lisruffino@gmail.com

Résumé. Le développement incessant des activités humaines entre le continent et les îles accroît la probabilité d'introduction multiple d'espèces dans un même écosystème, et favorise ainsi les interactions entre espèces introduites sur les îles. Cette étude examine l'importance des fruits de *Carpobrotus* spp., dans le régime alimentaire des rats noirs *Rattus rattus*, sur l'île de Bagaud, Parc national de Port-Cros, France. Les patrons d'utilisation des ressources par les rats noirs ont été étudiés au cours de trois saisons successives en couplant des analyses de régime alimentaire conventionnelles, de ratios isotopiques et de déplacements des individus par radio-télémetrie. Les résultats montrent que les rats noirs consomment les fruits de *Carpobrotus* durant toute l'année, principalement lorsque les conditions trophiques du maquis indigène sont peu favorables (i.e. été, hiver). Cependant, les fruits de *Carpobrotus* ne contribuent abondamment à la diète des rats qu'à une échelle spatiale très faible (à proximité de la zone à *Carpobrotus*). Bien que ces résultats suggèrent un faible potentiel de dispersion des graines de *Carpobrotus* sur de longues distances par les rats, une gestion des *Carpobrotus* et des rats noirs en parallèle est fortement recommandée afin de limiter les impacts cumulés de ces deux taxons sur les écosystèmes insulaires méditerranéens.

Mots-clés : espèces introduites, facilitation écologique, îles méditerranéennes, isotopes stables, radio-télémetrie.

Abstract. The importance of *Carpobrotus* spp. as a resource for black rats *Rattus rattus* on Bagaud Island, Port-Cros national Park, France. The intensification of human activities between islands and the mainland increases the probability of multiple species introductions in a given ecosystem and favours the interactions among introduced species on islands. This study investigates the importance of *Carpobrotus* fruits in the diet of black rats *Rattus rattus* on Bagaud Island, Port-Cros national Park, France. The patterns of resource use by rats were assessed over three consecutive seasons by coupling conventional analyses of diet, analyses of stable isotope ratios and a radio-telemetry study of rats' movements. Results showed that black rats eat *Carpobrotus* fruits all year round, mainly when the trophic conditions of the native scrubland are low (i.e. summer, winter). However, *Carpobrotus* fruits only contribute to a large part of rats' diet at a low spatial scale (in the vicinity of the *Carpobrotus*-invaded area). Even though these results suggest a low dispersal potential of *Carpobrotus* seeds over long distances by rats, the management of both

Carpobrotus spp. and black rats at the same time is recommended in order to limit the cumulative impacts of both taxa on Mediterranean island ecosystems.

Keywords: ecological facilitation, introduced species, Mediterranean islands, radiotelemetry, stable isotopes.

Introduction

Les invasions biologiques sont le fruit de la redistribution, délibérée ou non, des espèces par l'Homme au cours de ses nombreux déplacements aux quatre coins du globe (Pascal *et al.*, 2006). Sur des écosystèmes aussi fragiles que les îles, présentant une richesse spécifique élevée, un fort taux d'endémisme et des réseaux trophiques disharmoniques (i.e. absence de prédateurs), l'arrivée de nouvelles espèces représente une menace majeure pour le fonctionnement et l'intégrité de l'ensemble des écosystèmes indigènes (e.g. Courchamp *et al.*, 2003). Le développement incessant des activités humaines entre le continent et les îles accroît la probabilité d'introduction multiple d'espèces dans un même écosystème, et favorise ainsi les interactions entre espèces introduites. Plusieurs espèces introduites peuvent tisser des relations étroites entre elles jusqu'à favoriser leur introduction, leur expansion mutuelle ainsi que leur maintien sur le long terme (Courchamp *et al.*, 2003 ; Simberloff et Von Holle, 1999, 2006). Dans leur article datant de 1999, Simberloff et Von Holle décrivent le phénomène de facilitation écologique (ou « invasional meltdown ») et mettent en garde contre les méfaits résultant de l'interaction entre plusieurs espèces introduites, dont les impacts cumulés seraient plus délétères que les impacts causés séparément par chacune des espèces. Dans une perspective de gestion efficace des espèces envahissantes sur les îles, il est donc primordial de décrire la nature des interactions entre ces espèces et prédire les conséquences de leurs interactions sur le fonctionnement des écosystèmes indigènes.

Le rat noir *Rattus rattus* (Linnaeus) a été introduit par l'Homme sur plus de 80% des îles de la Planète et persiste dans des environnements aux conditions environnementales très variées (Atkinson, 1985). Ce sont des consommateurs généralistes, se nourrissant principalement de plantes (fruits, tiges, feuilles, racines, Daniel, 1973 ; Clark, 1981 ; Grant-Hoffman et Barboza, 2010), macro-arthropodes (Palmer et Pons, 1996 ; Rufaut et Gibbs, 2003 ; Towns *et al.*, 2009), reptiles (Towns *et al.*, 2003, 2007) et oiseaux (Imber, 1975 ; Blackburn *et al.*, 2004 ; Jones *et al.*, 2008). Lorsque le choix se présente, les rats noirs sélectionnent des ressources riches, comme des fruits gorgés de sucre et d'eau, des graines riches en lipides ou des œufs de reptiles ou d'oiseaux riches en protéines et lipides (Imber, 1975 ; Clark, 1981 ; Caut *et al.*, 2008a ; Jones *et al.*, 2008 ; Grant-Hoffman et Barboza, 2010). Il a souvent été proposé que la capacité des rongeurs introduits à s'adapter à des

conditions environnementales changeantes et parfois drastiques pouvait être favorisée par leur plasticité trophique élevée leur permettant de modifier leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des ressources et de privilégier les ressources abondantes et riches (e.g. Imber *et al.*, 2000 ; Towns *et al.*, 2006 ; Caut *et al.*, 2008a). Par ailleurs, les rats noirs peuvent exploiter des ressources d'origine exotique, dispersant notamment un grand nombre de graines de plantes introduites à Hawaii (Shiels 2010) ou les graines de *Carpobrotus* spp. introduit sur les îles de Méditerranée (Bourgeois *et al.*, 2005).

La grande partie des îles de Méditerranée est occupée par le rat noir depuis l'époque romaine (Ruffino *et al.*, 2009 ; Ruffino et Vidal, 2010). Le rat noir exerce un impact non négligeable sur les communautés méditerranéennes de plantes (Palmer et Pons, 2001), d'arthropodes (Palmer et Pons, 1996) et d'oiseaux terrestres et marins (Martin *et al.*, 2000). Les conditions environnementales sur les îles de Méditerranée sont caractérisées par une saison sèche prononcée durant l'été, appauvrissant la qualité des ressources disponibles durant cette saison. Il a déjà été montré que la survie des rats noirs était corrélée avec l'apport mensuel de précipitations reçues sur les îles et était réduite durant la période de sécheresse estivale en Méditerranée (Russell et Ruffino, 2011). Les îles de Méditerranée sont également envahies par des espèces de plantes exotiques (Hulme, 2004). Certaines d'entre elles comme les griffes de sorcières (*Carpobrotus* spp.) prolifèrent sur le littoral méditerranéen (Affre *et al.*, 2010) et produisent des fruits riches en eau, en sucre et en énergie durant la période estivale sèche (Vila et D'Antonio, 1998). Une meilleure compréhension de la nature des interactions entre rats noirs et *Carpobrotus* est essentielle dans le but de proposer une gestion adaptée de ces deux taxons envahissants sur les îles de Méditerranée.

Dans ce contexte, cette étude examine l'importance représentée par les fruits de *Carpobrotus* dans le régime alimentaire des rats noirs, sur l'île de Bagaud, Parc national de Port-Cros. Les patrons d'utilisation des ressources par les rats noirs ont été étudiés au cours des saisons en couplant des analyses de régime alimentaire classique (i.e. études des contenus digestifs), de ratios isotopiques et de déplacements des individus par radio-téléométrie. L'analyse des contenus stomacaux et fécaux des individus permet de décrire, parfois avec grande précision, les taxons *ingérés* puis *excrtés* à l'échelle d'un bol alimentaire. Par contre, l'analyse des ratios isotopiques de carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, noté $\delta^{13}\text{C}$) et d'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, noté $\delta^{15}\text{N}$), naturellement présents dans les tissus des consommateurs, révèle la part *assimilée* de la diète sur des pas de temps croissants (e.g. jour, semaine, mois) en fonction du tissu considéré et détermine ainsi avec plus de justesse la contribution relative des proies ingérées dans la croissance et la régénération des tissus des consommateurs (e.g. Kurle, 2009). Par ailleurs, la valeur du ratio $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus d'un consommateur indique la part représentée par les

plantes C₃ (utilisant l'enzyme Rubisco pour fixer le CO₂ lors de la photosynthèse) et les plantes C₄ (utilisant l'enzyme phosphoenolpyruvate carboxylate) ou CAM (Crassulacean Acid Metabolism), comme les *Carpobrotus*, dans son régime alimentaire.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

L'île de Bagaud (43°00'42 N, 6°21'45 E ; 58 ha ; 1.48 km x 0.59 km) est une réserve intégrale située dans l'archipel des îles d'Hyères, à 7.5 km de la côte provençale, en mer Méditerranée (Fig. 1). L'île possède un substrat siliceux et l'altitude maximale s'élève à 57 m. L'archipel des îles d'Hyères reçoit 625 ± 187 mm d'eau en moyenne chaque année (station météorologique du Levant pour la période 1999-2008) et les températures moyennes mensuelles varient entre 9.5°C (janvier) et 24.4°C (août). La période estivale (juin, juillet août) est caractérisée par des précipitations totales avoisinant 38 mm (période 1999-2008). Le rat noir, seul mammifère non volant de l'île, a probablement été introduit durant la période romaine (Ruffino et Vidal, 2010) mais persiste malgré la présence très limitée d'eau douce. Le littoral de l'île de Bagaud présente plusieurs taches de *Carpobrotus edulis* (Linnaeus) et *C. affine acinaciformis* (Linnaeus), formant également des hybrides. Dans le cadre de cette étude, la partie sud-ouest de l'île a été considérée, présentant une zone de 1 500 m² envahie par un mélange d'individus aux fleurs roses-magenta et jaunes. Chaque année, les taxons *Carpobrotus* produisent des fruits de grande taille (~19 x 26 mm) correspondant en moyenne à 112 500 fruits (75 fruits/m² ; Ruffino L. non publié) ou ~2000 kg produits sur ce secteur. Les fruits deviennent matures durant la période estivale sèche (juillet-août), où ils se concentrent en eau (80%), énergie (310 kJ/100 g poids sec) et glucides (16.5%) (Bourgeois, 2002). La grande majorité de l'île est recouverte par un maquis indigène dense caractérisé par les essences suivantes : *Pinus halepensis* (Miller), *Erica arborea* (Linnaeus), *Myrtus communis* (Linnaeus), *Arbutus unedo* (Linnaeus), *Phyllirea* spp., *Pistacia lentiscus* (Linnaeus) et *Juniperus phoenicea* (Linnaeus).

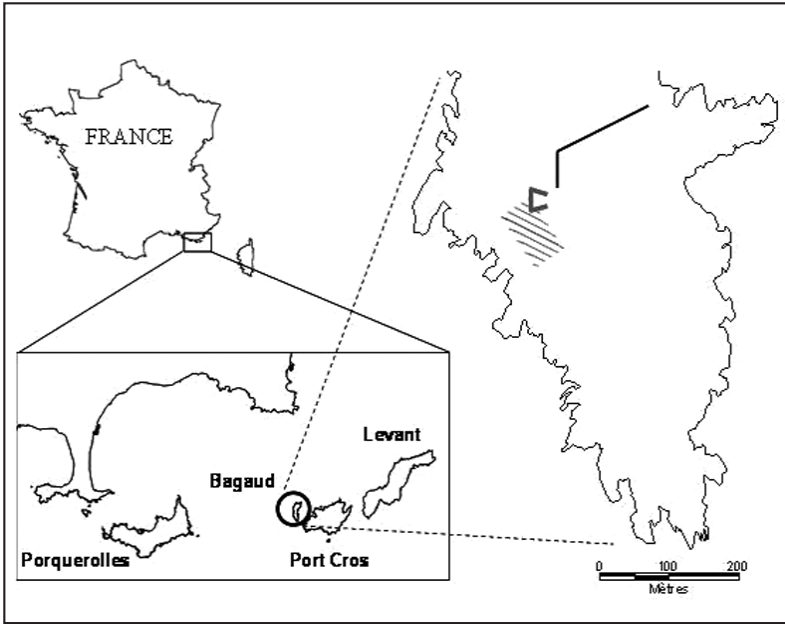


Figure 1. Localisation de l'île de Bagaud dans l'archipel des îles d'Hyères, Var, France et représentation des deux zones de piégeage de rats noirs (2006-2007) sur la partie sud de l'île. La ligne noire indique la zone de piégeage dans l'habitat Maquis. Le rectangle hachuré représente la zone de piégeage dans l'habitat *Carpobrotus*, en contrebas de la batterie sud.

Piégeage (2006-2007)

En 2006-2007, trois campagnes de piégeage de rats noirs ont été réalisées dans le but d'étudier les variations saisonnières du régime alimentaire des individus en fonction de la disponibilité des ressources du milieu. Notre but ayant été d'estimer la part représentée par la griffe de sorcière dans le régime alimentaire des rats noirs, le piégeage de rats noirs a été réalisé dans deux habitats (Fig. 1) : (i) zone envahie par *Carpobrotus* spp. (noté « habitat *Carpobrotus* ») et (ii) secteur de maquis adjacent (noté « habitat Maquis ») (Fig. 1). Le piégeage a été réalisé durant deux à trois nuits successives au cours de trois saisons : printemps (2-5 avril 2006), fin d'été (12-15 septembre 2006) et hiver (3-5 février 2007). Les pièges ont été appâtés avec du beurre de cacahuète avant le coucher du soleil, puis vérifiés deux fois dans une même nuit pour éviter la digestion rapide des proies, et fermés chaque matin. Au moment du relevé, l'état du piège a été noté (fermé avec appât, fermé sans appât, ouvert sans appât et fermé avec rat). Chaque rat piégé a été euthanasié, pesé et sexé. Les contenus digestifs (estomacs et fèces) ont été collectés pour leur analyse en laboratoire. Des échantillons de foie ont été prélevés pour l'étude des ratios isotopiques.

Etude du régime alimentaire par analyse des contenus digestifs (2006-2007)

Les contenus stomacaux et fécaux des rats ont été prélevés au cours de chaque session (avril 2006, septembre 2006, février 2007). L'observation des contenus stomacaux sous une loupe binoculaire révèle des fragments de taille plus importante que ceux révélés par l'observation au microscope des contenus fécaux et permet, suivant le degré de digestion du bol alimentaire, l'identification des proies animales et des graines ingérées. Ainsi, dans un premier temps, les contenus stomacaux ont été vidés et triés dans le but d'isoler les fragments animaux et les graines de *Carpobrotus* spp. Ensuite, pour chaque rat, les trois fèces terminales ont été prélevées du tractus digestif. Un rinçage abondant à l'eau dans un tamis de maille 250 µm a permis d'éliminer les plus petits fragments ingérés. Après homogénéisation des trois fèces dans une boîte de pétri, une fraction de chaque échantillon a été placée sur trois lames de microscope. L'identification des fragments végétaux a été réalisée jusqu'au niveau systématique le plus précis grâce à une collection de référence réalisée pour les épidermes de la plupart des plantes présentes sur l'île de Bagaud. Une moyenne de 259 ± 96 (déviations standard) items a été identifiée pour chaque rat. Pour chaque rat, un indice d'abondance relative des items consommés a été calculé. Les résultats présentés dans cette étude représentent les indices d'abondance moyens par individu pour chaque saison et habitat.

Etude de l'utilisation des ressources par analyses des ratios isotopiques

Afin de quantifier la part de la diète des rats noirs représentée par les fruits de *Carpobrotus* assimilée par les tissus, une analyse des ratios isotopiques de carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et d'azote ($\delta^{15}\text{N}$) contenus dans le foie des rats a été conduite. Le foie a été préférentiellement utilisé pour reconstruire l'utilisation des ressources par les rats car le taux de régénération des ratios isotopiques de ce tissu est relativement rapide, reflétant la diète assimilée au cours de la semaine précédente (Kurle, 2009). Une collecte systématique de l'ensemble des proies potentiellement utilisées par les rats noirs (plantes, insectes, reptiles, oiseaux) a été réalisée au sein des deux habitats décrits ci-dessus à l'occasion de chaque session de capture. Les échantillons de foie prélevés ont été conservés dans de l'éthanol 70% avant d'être traités. Tous les échantillons ont été séchés et broyés en fine poudre. Les analyses des ratios isotopiques ont été réalisées grâce à un spectromètre Delta V Plus (Service Central d'Analyses, CNRS Solaize, France). Les ratios isotopiques de carbone (C) et d'azote (N) ont été exprimés comme suit :

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

où $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ ou ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ correspondent à $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$ respectivement.

Le standard pour C est l'Agence Internationale pour l'Energie Atomique-Bureau National des Standards (IAEA-NBS) 21 (graphite : -28.13 ‰) et pour N l'IAEA-N1 (+0.4 ‰) et IAEA-N2 (+20.3 ‰).

Des modèles isotopiques indépendants ont été développés pour chaque habitat et saison. Seules les proies qui ont été observées dans les estomacs et fèces de rats ont été incluses dans les analyses isotopiques¹. Ces dernières ont été classées selon six catégories en fonction de leurs signatures isotopiques : *Carpobrotus* spp. (plantes C₄/CAM ; δ¹³C enrichi), Plantes C₃ (δ¹³C appauvri), Arthropodes-1 (haut niveau trophique, i.e. δ¹⁵N enrichi), Arthropodes-2 (bas niveau trophique, i.e. δ¹⁵N appauvri) (Fig. 3). La contribution relative de chaque catégorie de proies dans la part assimilée de la diète des rats noirs a été calculée au moyen de modèles multi-sources implémentés dans le package SIAR (Stable Isotope Analysis in R ; Parnell *et al.*, 2008). Comparé aux modèles multi-sources traditionnels, SIAR fournit des résultats beaucoup plus robustes dans le but de quantifier les préférences alimentaires de consommateurs généralistes (Moreno *et al.*, 2010 ; Parnell *et al.*, 2010), en intégrant toutes sources potentielles de variabilité et d'incertitude (i.e. déviations standards des signatures de consommateurs et proies, Jackson *et al.*, 2009 ; Parnell *et al.*, 2010). Les ratios isotopiques des tissus d'un consommateur ne correspondent pas strictement aux ratios isotopiques de leurs proies. Durant les processus de digestion et d'assimilation des nutriments ingérés, les éléments isotopiques des proies sont recombinaés pour former des ratios isotopiques uniques dans les tissus du consommateur (Wolf *et al.*, 2009). La différence entre les ratios isotopiques des proies et ceux du consommateur est appelée facteur de discrimination. Comme ce facteur dépend de différentes sources de variation (e.g. taxon, environnement, tissu ; Caut *et al.*, 2008b), les facteurs de discrimination (Δ¹³C et Δ¹⁵N) pour le tissu foie des rats ont été calculés en utilisant des équations de régression issues d'expérimentations en laboratoire entre les Δ¹⁵N et Δ¹³C mesurés pour le foie des rats noirs et les ratios isotopiques des proies (Caut *et al.*, 2008b). Enfin, les ratios isotopiques moyens de carbone et d'azote des foies de rats ont été comparés entre saisons et habitats grâce à des ANOVA univariées.

Suivi des déplacements par radio-téléométrie (2008)

En août 2008, un suivi des déplacements de rats noirs capturés en marge de l'habitat *Carpobrotus* a été réalisé par radio-téléométrie dans le but de déterminer si les rats privilégient cet habitat durant la période

¹ Les groupes des reptiles et oiseaux ont été exclus des analyses isotopiques. Aucune preuve de consommation de reptiles n'a été trouvée dans les contenus digestifs des rats. Même si des restes de plumes ont été trouvés dans les fèces de rats, leur détermination systématique n'a pas été possible.

estivale sèche en Méditerranée, alors que les ressources produites par le maquis indigène sont peu abondantes. Treize rats noirs adultes (9 males et 4 femelles) ont été équipés de colliers émetteurs VHF (Biotrack Ltd, Dorset, UK) de masse avoisinant 2.6% de la masse corporelle des rats (< 5% recommandé par Kenward, 2007). Le choix s'est porté sur des individus capturés à des distances croissantes (0-200 m) de la tache de *Carpobrotus* (située au niveau du secteur sud-ouest de l'île). Parmi eux, cinq individus ont été capturés et équipés dans un rayon de [0-50] m, trois dans un rayon de [60-100] m et cinq dans un rayon de [110-180] m (Tabl. 2). Les déplacements des individus ont été suivis à pieds à l'aide d'une antenne Yagi à trois éléments et d'un récepteur VHF TR4 (Telonics Inc., AZ, USA) durant un total de 21 nuits consécutives. Deux à cinq localisations par rat ont été obtenues au cours d'une nuit et une moyenne de 38 (14-54) localisations a été obtenue pour chaque rat au cours de l'étude. Chaque localisation a été obtenue par triangulation réalisée à distance à partir de trois azimuts relevés à des angles de 45° et 90°. Le temps moyen entre le premier et le troisième azimut a été généralement de 5-10 min. La précision de la mesure a été estimée en calculant la surface du triangle d'erreur obtenu après triangulation et correspond au rayon du cercle de cette même surface (Russell *et al.*, 2010). La justesse de la mesure a été estimée indépendamment à partir de 30 localisations connues. La précision et la justesse moyennes de la radio-téléométrie ont été estimées à 6.5 ± 7.1 m ($n=445$) et 13.0 ± 8.5 m ($n=30$) respectivement. Les polygones convexes maximaux (100% MCP) ont été calculés dans le but d'estimer la distance maximale de déplacement de chaque individu. Les Kernels fixes 95% (95% FK) ont été estimés dans le but de calculer la surface des domaines vitaux de chaque individu. Enfin, les Kernels fixes 50% (50% FK) ont été estimés dans le but de déterminer les centres d'activités des individus (Kenward, 2007). Pour chaque individu, le pourcentage de localisations obtenues au sein de la tache de *Carpobrotus* (i.e. zone formée de mattes, rhizomes et fruits) a été estimé en ajoutant une zone tampon équivalente à la moitié de l'erreur de justesse estimée (6.5 m) autour de chaque localisation (Russell *et al.*, 2010). 100% MCP, 95% FK et 50% FK ont été calculés avec le logiciel Ranges7 (Kenward *et al.*, 2006).

Suivi des placettes de consommation

En 2008, un suivi de la consommation des fruits de *Carpobrotus* par les rats noirs a été mis en place au moyen de 10 placettes de 1 m². Cinq placettes ont été disposées en lisière de la tache de *Carpobrotus* et cinq à l'intérieur (10-20 m de la lisière). Pour chaque placette, le nombre de fruits de *Carpobrotus* a été recensé à la fin du mois de juin (période de maturation des fruits) et chaque fruit a été marqué au moyen de fils de laine. Au cours de six sessions de fin juin à fin octobre, le nombre de fruits partiellement consommés, entièrement consommés et intacts a été compté.

Résultats

Etude du régime alimentaire par analyse des contenus digestifs

Les contenus stomacaux de 31 rats et fécaux de 62 rats ont été analysés pour les trois saisons d'étude. L'analyse du régime alimentaire montre que les rats noirs consomment une grande variété de proies, animales et végétales, dans les deux habitats d'étude au cours des saisons (Fig. 2). Le bol alimentaire est dominé par des items végétaux et le nombre moyen de taxons de plantes consommés dans un bol alimentaire pour une saison est de 9.7 ± 3.8 (4-15). La part animale, représentée en majorité par des fragments d'insectes, montre des abondances relatives faibles, égales en moyenne à 10.2 ± 4.6 (5.1-17%) pour chaque saison. Les graines de *Carpobrotus* spp. ont été observées dans la majorité des estomacs de rats issus de l'habitat *Carpobrotus* (53% en septembre et 100% en février) et représentent l'item dominant dans les fèces de rats de cet habitat pour chaque saison (Tableau I), alors que le reste du bol alimentaire est représenté par des fragments d'invertébrés, feuilles, graines et inflorescences. Les graines de *Carpobrotus* spp. sont plus abondantes dans les contenus digestifs des rats prélevés en septembre 2006 et février 2007 qu'en mai 2006 (Tableau I). Par contre, les graines de *Carpobrotus* spp. ne sont présentes qu'à faible abondance dans les estomacs et fèces de rats issus de l'habitat de maquis voisin. Dans l'habitat de maquis, le contenu digestif des rats est dominé par des graines de *Carex haleriana* (Asso), feuilles de *Vicia bengalenscis* (Linnaeus), fragments d'arthropodes et inflorescences de Poaceae en mai, par des fragments d'arthropodes, de feuilles et de fruits de *Smilax aspera* (Linnaeus) en septembre, et par des fragments de feuilles et tiges de *Rubia peregrina* (Linnaeus) et fruits de *S. aspera* en février.

Tableau I. Fréquences d'occurrence (FO) et indices d'abondance moyens (IA) des graines de *Carpobrotus* spp. dans les estomacs et fèces de rats noirs issus de l'habitat *Carpobrotus* et Maquis analysés au cours de trois saisons. La taille des échantillons est indiquée entre parenthèses.

* Les estomacs de rats datant de mai 2006 n'ont pas pu être analysés

| | CARPOBROTUS | | | MAQUIS | | |
|----------------|-------------|----------|-----------------|----------|---------|---------------|
| | ESTOMACS | FECES | IA | ESTOMACS | FECES | IA |
| | FO | FO | IA | FO | FO | IA |
| Mai 2006 | /* | 58 (12) | 28.5 ± 9.3 | /* | 27 (11) | 0.4 ± 0.4 |
| Septembre 2006 | 53 (19) | 78 (9) | 52.8 ± 13.6 | 13 (32) | 10 (10) | 0.1 ± 0.1 |
| Février 2007 | 100 (12) | 100 (10) | 57.7 ± 7.8 | 25 (12) | 30 (10) | 8.6 ± 7.7 |

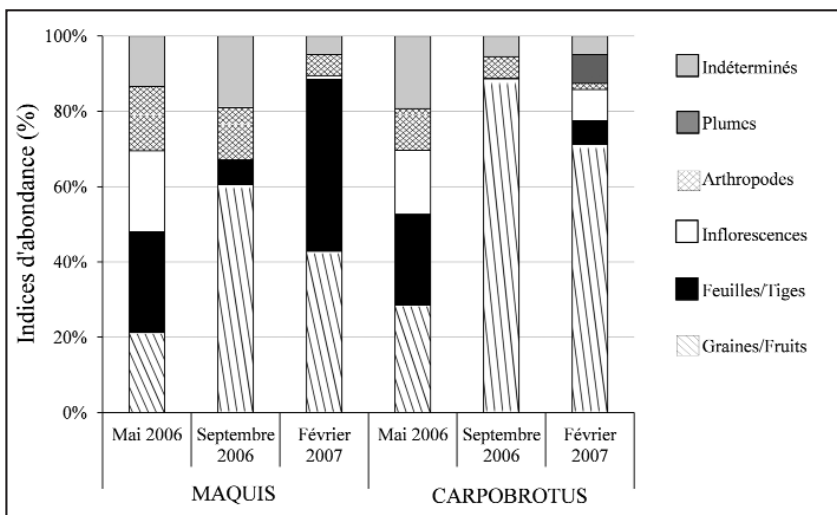


Figure 2. Indices d'abondance moyens de différents items (graines/fruits, feuilles/tiges, inflorescences, arthropodes, plumes) calculés chez les rats noirs issus des habitats *Carpobrotus* et Maquis au cours de trois saisons (2006-2007) sur l'île de Bagaud.

Etude de l'utilisation des ressources par analyses des ratios isotopiques

Pour chaque saison étudiée, les ratios isotopiques moyens des rats diffèrent significativement entre les habitats *Carpobrotus* et Maquis (Fig. 3), suggérant que les rats utilisent des ressources distinctes d'un habitat à l'autre, bien que les habitats soient spatialement très proches. Le ratio isotopique moyen d'azote $\delta^{15}\text{N}$ diffère entre habitats ($F = 98.9$; $p < 0.001$), mais aucune différence n'est notée lorsque la comparaison est effectuée entre saisons ($F = 1.9$; $p = 0.16$). Le ratio isotopique de carbone $\delta^{13}\text{C}$ diffère entre habitats ($F = 35.9$; $p < 0.001$) et saisons ($F = 6.4$; $p < 0.01$). Pour chaque saison, les ratios isotopiques moyens des rats issus de l'habitat *Carpobrotus* sont enrichis en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ par rapport à ceux des rats issus de l'habitat Maquis adjacent (Fig. 3).

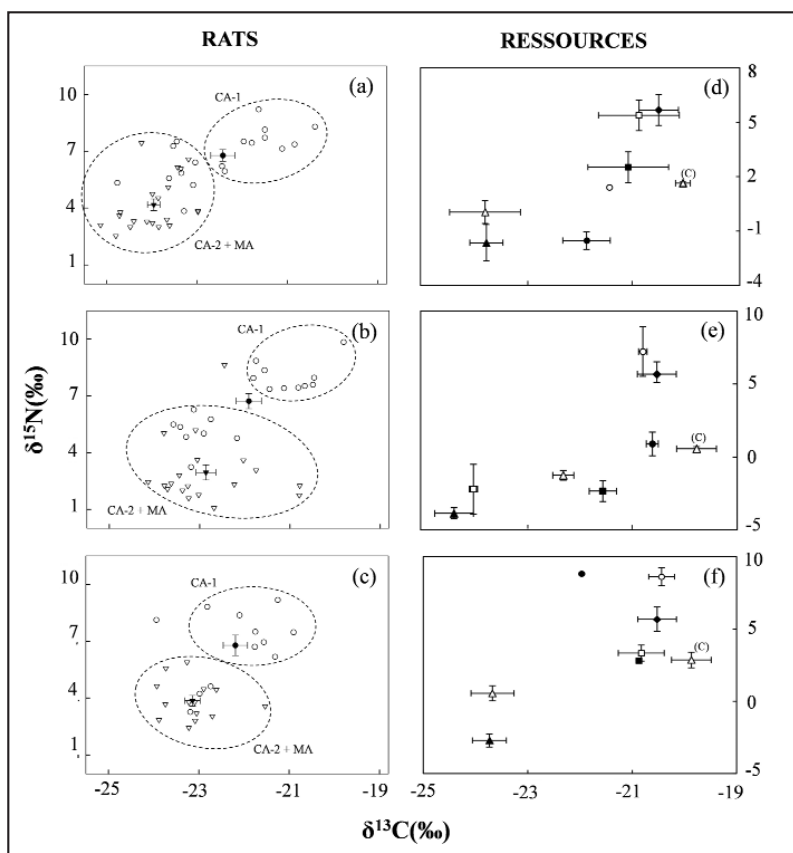


Figure 3. Signatures isotopiques moyennes (\pm erreurs standards) et individuelles des rats noirs (a : mai 2006, b : septembre 2006, c : février 2007) et leurs proies potentielles (d : mai 2006, e : septembre 2006, f : février 2007). Pour les diagrammes a, b et c, les triangles symbolisent les rats capturés dans l'habitat Maquis alors que les ronds symbolisent les rats capturés dans l'habitat *Carpobrotus* au cours des trois sessions de piégeage. Les rats ont été groupés selon trois catégories (CA-1, CA-2 et MA) en fonction de la similarité de leurs signatures isotopiques (voir la partie Résultats pour plus de détails). Pour les diagrammes d, e et f, les symboles pleins représentent les ressources de l'habitat Maquis alors que les symboles creux représentent les ressources de l'habitat *Carpobrotus*. Triangles : plantes C_3 , triangles notés (C) : *Carpobrotus* spp., carrés : arthropodes de bas niveau trophique, ronds : arthropodes de haut niveau trophique, losanges : reptiles.

La représentation graphique des ratios isotopiques individuels révèle pour chaque saison trois catégories d'individus : (i) les individus capturés dans l'habitat Maquis (noté « MA » dans la Fig. 3), (ii) les individus capturés dans l'habitat *Carpobrotus* mais présentant une signature isotopique proche des individus issus de l'habitat Maquis (noté « CA-2 »), (iii) les individus capturés dans l'habitat *Carpobrotus* et présentant une signature isotopique significativement différente des individus issus de Maquis (noté « CA-1 »). Ainsi, des modèles multi-sources SIAR ont été développés pour chacune de ces trois catégories d'individus. Les résultats des modèles montrent que la part assimilée

représentée par les fruits de *Carpobrotus* diverge entre individus notés CA-1, d'une part, et ceux notés CA-2 et MA, d'autre part. Pour chaque saison, la contribution relative des fruits de *Carpobrotus* est plus importante pour CA-1 que pour CA-2 et MA ; cette différence est accrue en septembre (Fig. 4). Par contre, pour les trois saisons étudiées, les proportions relatives des différentes catégories de proies sont similaires entre rats issus de CA-2 et de MA. Chez ces individus, les ressources assimilées sont largement dominées par les plantes C₃ tandis que la part relative moyenne représentée par les arthropodes (groupes 1 et 2 combinés) varie de 27 à 50% (Fig. 4).

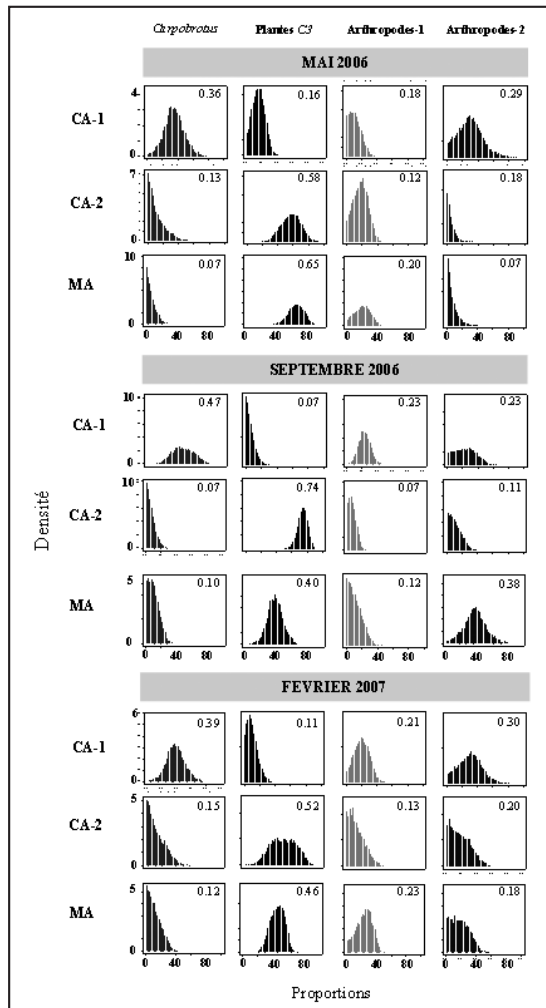


Figure 4. Contributions relatives des quatre proies principales retrouvées dans les fèces et estomacs de rats noirs au cours des trois saisons d'étude. Arthropodes-1 : arthropodes de haut niveau trophique, Arthropodes-2 : arthropodes de bas niveau trophique. CA-1, CA-2 et MA font référence aux trois groupes de rats échantillonnés et décrits dans la partie Résultats. Pour chaque diagramme, la moyenne est indiquée.

Suivi des déplacements par radio-téléométrie (2008)

Sur les 13 individus équipés de collier émetteur, deux mâles (rats n°506 et 866) et une femelle (rat n°949) sont morts au cours de l'étude. Ces individus n'ont donc pas été pris en compte pour le calcul des domaines vitaux du fait d'un faible nombre de localisations (14-23) prises par individu. Par ailleurs, aucune triangulation n'a été possible pour la femelle n°850 qui a occupé une zone inaccessible à pieds dans le maquis pendant les 21 nuits de suivi. Cependant, sa position a été vérifiée régulièrement ($n = 40$) pour s'assurer qu'elle ne se déplaçait pas vers la zone à *Carpobrotus*. La largeur moyenne (\pm déviation standard) des domaines vitaux révélée par l'estimation des 100% MCP est de $133 \text{ m} \pm 51$ (Tabl. II). Les mâles ont des domaines vitaux légèrement plus grands que les femelles (mâles : 100% MCP = $1.06 \text{ ha} \pm 0.59$, 95% Kernel = $0.89 \text{ ha} \pm 0.60$, $n = 7$; femelles : 100% MCP = $0.77 \text{ ha} \pm 0.05$, 95% Kernel = $0.76 \text{ ha} \pm 0.02$, $n = 2$). Après 21 nuits de suivi, seulement trois individus ont été localisés dans la tache de *Carpobrotus*, formée de mattes et rhizomes. Les localisations obtenues dans la tache de *Carpobrotus* représentent en moyenne 7% (1.8%-16.9%) des localisations totales obtenues pour ces trois individus (Tableau II). Le rat n°898 a été localisé à plusieurs reprises ($n = 9$) à l'intérieur de la tache de *Carpobrotus* sous des buissons d'*Erica arborea* et *Pistacia lentiscus*. Ce même rat a été également observé à $>25 \text{ m}$ à l'intérieur de la tache, consommant des fruits. Les centres d'activité ne chevauchent pas la tache de *Carpobrotus* (Fig. 5). Les rats capturés à $\geq 40 \text{ m}$ de la tache de *Carpobrotus* n'ont jamais été localisés dans cette même tache.

Tableau II. Tailles des domaines vitaux estimés par les 100% MCPs et 95% Kernels, distances maximales parcourues (grand diamètre des 100% MCPs) par les rats, et pourcentage de localisations enregistrées dans la tache de *Carpobrotus* sur l'île de Bagaud en août 2008.

¹ Individus morts au cours de l'étude

² Aucune triangulation n'a pu être faite pour le rat n°850

| Sexe | Animal | Masse corporelle (g) | Distance de capture (m) | n localisations | n nuits | 100% MCP (ha) | 95% Kernel (ha) | Grand diamètre 100% MCP (m) | Occupation <i>Carpobrotus</i> (%) |
|-------|------------------|----------------------|-------------------------|-------------------|-----------|---------------|-----------------|-----------------------------|-----------------------------------|
| Mâles | 745 | 165 | 60 | 41 | 11 | 0.58 | 0.39 | 114.8 | 0 |
| | 520 | 300 | 35 | 44 | 13 | 1.15 | 1.11 | 218.2 | 0 |
| | 898 | 240 | 45 | 49 | 17 | 2.10 | 1.91 | 198.8 | 0 |
| | 780 | 185 | 35 | 52 | 16 | 1.52 | 1.21 | 170.4 | 1.8 |
| | 866 | 290 | 35 | 54 | 17 | 0.55 | 0.29 | 122.4 | 16.9 |
| | 678 | 300 | 20 | 27 | 16 | 0.98 | 1.02 | 164.0 | 2.4 |
| | 663 | 260 | 180 | 47 | 15 | 0.51 | 0.33 | 103.8 | 0 |
| | 506 ¹ | 257 | 150 | 14 | 6 | / | / | 185.1 | 0 |
| | 966 ¹ | 200 | 150 | 20 | 14 | / | / | 50.3 | 0 |
| | Femelles | 949 ¹ | 180 | 100 | 23 | 10 | / | / | 79.3 |
| 850 | | 240 | 120 | 40 ² | | / | / | | |
| 632 | | 205 | 100 | 41 | 13 | 0.74 | 0.77 | 110.4 | 0 |
| 811 | | 235 | 120 | 43 | 13 | 0.81 | 0.75 | 128.4 | 0 |

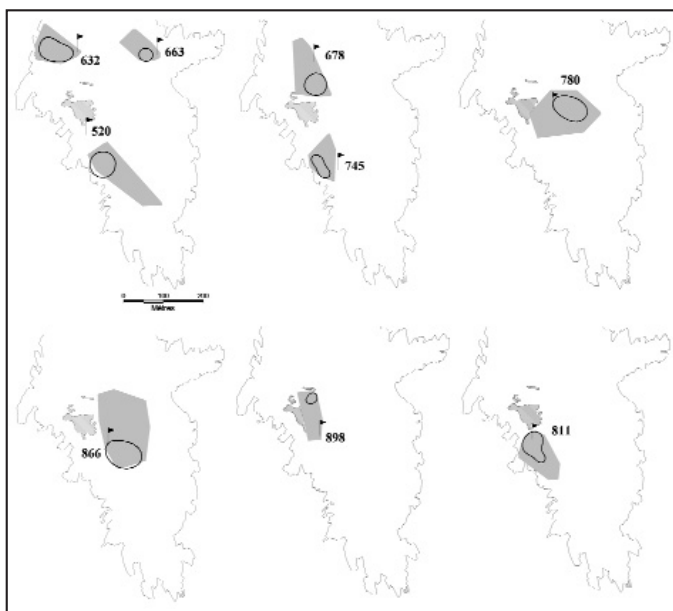


Figure 5. Polygones maximaux convexes (100% MCPs ; polygones gris) et centres d'activités (Kernels 50% ; cercles noirs) des neuf rats noirs suivis par radio-télémetrie sur la partie sud de l'île de Bagaud. Les symboles « drapeaux » représentent l'emplacement où les rats ont été équipés de colliers émetteurs. La tache de *Carpobrotus* est représentée par un polygone hachuré.

Suivi des placettes de consommation

Le taux de consommation des fruits de *Carpobrotus* par les rats diffère nettement entre les placettes situées en lisière de la tache et celles situées à l'intérieur (Fig. 6). En lisière, la consommation des fruits de *Carpobrotus* augmente progressivement de fin juin à mi-août pour atteindre un taux cumulé de 51% de fruits consommés. De mi-août à mi-octobre, les fruits sont toujours consommés, mais dans une moindre mesure.

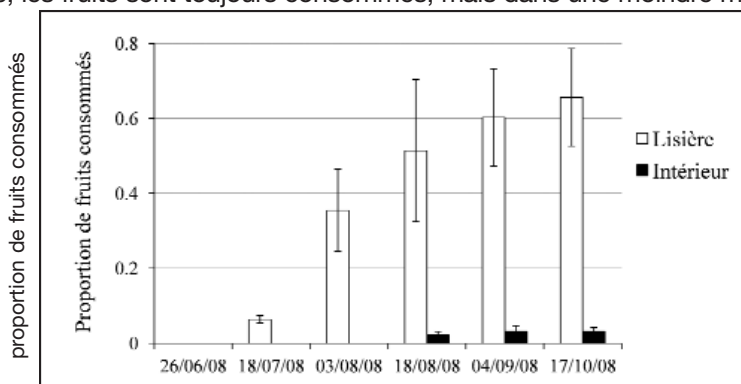


Figure 6. Proportion moyenne (+ erreurs standards) de fruits de *Carpobrotus* consommés en lisière et à l'intérieur de la tache de *Carpobrotus* située dans la partie sud-ouest de l'île de Bagaud.

Discussion

Cette étude confirme l'utilisation de la ressource *Carpobrotus*, taxon exotique à fort potentiel envahissant sur les îles de Méditerranée, par les rats noirs de l'île de Bagaud, comme cela a été précédemment montré par Cheylan (1988), Bourgeois *et al.* (2005) et Cassaing *et al.* (2005) sur l'archipel des îles d'Hyères. De manière attendue, les rats noirs consomment largement les fruits de *Carpobrotus* durant l'été, lorsque les conditions environnementales sont particulièrement sèches et les ressources locales fournies par le maquis indigène moins abondantes (Cheylan, 1988). Cependant, la consommation des fruits de *Carpobrotus* ne se limite pas à la saison estivale sèche et les rats noirs semblent tirer profit de cette ressource de manière importante durant l'hiver (pauvre en ressources) ainsi qu'au printemps, mais dans une moindre mesure. Avec la saison sèche estivale, les fruits de *Carpobrotus* se dessèchent rapidement et, dès l'arrivée de l'automne, leur contenu en eau, très riche en été, décline de manière drastique (L. Ruffino, non publié). Cependant, Bourgeois (2002) mit en évidence l'existence de deux pics de consommation des fruits sur l'île de Bagaud (juillet-août et octobre-novembre) et il a été observé que les pluies automnales et hivernales pouvaient contribuer à réhydrater les fruits et faciliter ainsi leur consommation par les rats lorsque les ressources présentes dans le maquis indigène sont globalement peu abondantes (Bourgeois, 2002). Des zones de concentration de restes de péricarpe séché et grignoté ont également été observées en marge de la tache de *Carpobrotus* en automne et en hiver (L. Ruffino, obs. pers.). Au cours de l'hiver, les fruits sont encore gorgés de mucilage riche en sucre et le péricarpe d'apparence très sec et coriace ne semble pas résister au grignotage par les rats. L'ensemble de ces résultats et observations semble ainsi fortement suggérer la contribution importante des fruits de *Carpobrotus* dans le régime alimentaire des rats noirs de l'île de Bagaud durant toute l'année.

De manière plutôt surprenante, la consommation des fruits de *Carpobrotus* semble être très localisée et ne concerner que les individus résidents de la zone envahie par *Carpobrotus* ou occupant la zone de lisière avec l'habitat de maquis. En effet, les analyses de contenus digestifs et de ratios isotopiques confirment que la ressource *Carpobrotus* ne contribue que très peu à la diète des rats issus de l'habitat de maquis adjacent. Par ailleurs, les analyses isotopiques ont permis d'isoler deux groupes d'individus utilisant la ressource *Carpobrotus*. Alors que le régime alimentaire de certains individus, probablement résidents, repose majoritairement sur la consommation des fruits de *Carpobrotus* durant toute l'année, d'autres individus, probablement en déplacement et issus de la zone de lisière avec le maquis, consomment les fruits en quantité beaucoup plus faible. Ce constat est appuyé par les résultats de radio-téléométrie montrant qu'aucun des

individus capturés à plus de 40 m de la tache de *Carpobrotus* n'a été localisé dans cette tache, bien que les distances maximales de déplacement enregistrées peuvent dépasser 200 m. Une étude de capture-marquage-recapture conduite en parallèle en 2007-2009 durant 22 mois a également mis en évidence de faibles probabilités de déplacements des rats entre habitats adjacents (Ruffino *et al.*, 2011; Russell et Ruffino, 2011). Il a déjà été montré que des espèces présentant un régime alimentaire généraliste à l'échelle de la population regroupent en réalité des individus présentant une amplitude de régime alimentaire plus étroite (Bolnick *et al.*, 2007 ; Brooke McEachern *et al.*, 2006 ; Quevedo *et al.*, 2009). Le rétrécissement de l'amplitude de la niche alimentaire des individus pourrait limiter la compétition intra-spécifique en réduisant la probabilité de chevauchement des domaines vitaux (Bolnick *et al.*, 2007) et a déjà été observée dans des habitats hétérogènes chez des individus montrant une forte territorialité (Angerbjorn *et al.*, 1994 ; Urton et Hobson, 2005). Ainsi, l'existence d'une stratégie de défense du territoire envers des conspécifiques non familiers par l'intermédiaire d'un marquage olfactif ou des comportements agonistiques pourrait expliquer l'accès privilégié des fruits de *Carpobrotus* aux individus résidents et/ou dominants, comme cela a déjà été montré chez certains rongeurs (Spencer et Cameron, 1983 ; Gray *et al.*, 2002 ; Jensen *et al.*, 2005).

L'estimation des Kernels est utilisée pour décrire les patrons d'occupation de l'espace par les individus, alors que l'estimation des MCPs permet de comparer les tailles de domaines vitaux avec celles mentionnées dans d'autres études. Notre étude révèle une taille moyenne de domaine vitaux de 0.99 ha, similaire aux estimations calculées pour le rat noir dans les écosystèmes forestiers de Nouvelle-Zélande (0.54 ha, Hickson *et al.*, 1986 ; 1.07 ha, Hooker et Innes, 1995 ; 0.86 ha, Dowding et Murphy, 1996) et de Californie (0.61 ha, Whisson *et al.*, 2007). Les distances maximales parcourues (104-218 m) sur l'île de Bagaud sont également en accord avec les résultats des précédentes études. La taille des domaines vitaux peut varier entre sexes, notamment au cours de la période de reproduction pendant laquelle les distances parcourues par les mâles s'accroissent dans le but de trouver de nouveaux partenaires, alors que les femelles réduisent leurs domaines vitaux et investissent leur énergie dans la gestation (Dowding et Murphy, 1996 ; Hooker et Innes, 2005). Malheureusement, le petit nombre de femelles étudiées durant notre étude (3 femelles dont une est morte au cours de l'étude) ne nous permet pas de comparer de manière correcte la taille des domaines vitaux entre sexes. Il a souvent été suggéré que le pourcentage de recouvrement entre individus des domaines vitaux estimés par MCPs puisse révéler le degré de territorialité au sein d'une population (Kenward, 2006). Cependant, considérant le fait que les MCPs traitent l'ensemble de l'espace comme étant occupé de manière équivalente par un même individu, il apparaîtrait judicieux au contraire de ne

prendre en compte que les surfaces de recouvrement entre centres d'activités (estimés par les 50% Kernels), où les individus passent la plus grande partie de leur temps. Par exemple, Hooker et Innes (2005) montrent que les MCPs de deux individus peuvent se chevaucher alors que leurs centres d'activités sont clairement exclusifs. Par contre, bien que, dans notre étude, les centres d'activité des rats étudiés ne se chevauchent pas, il apparaît difficile de déduire un degré de territorialité à partir d'un sous-échantillon de la population étudiée, ignorant la présence d'autres individus occupant l'espace étudié.

Les analyses de contenus digestifs et de ratios isotopiques confirment le comportement alimentaire généraliste des rats noirs introduits sur les îles et leur capacité, en tant qu'espèce, à exploiter un large spectre de ressources² et occuper des habitats de qualité variable (Clark, 1981 ; Cheylan, 1988 ; Cassaing *et al.*, 2005 ; Harper *et al.*, 2005 ; Towns *et al.*, 2006 ; Caut *et al.*, 2008 a). Sur l'île de Bagaud, au sein de chaque habitat, les rats sélectionnent différentes ressources (animales ou végétales, parties végétatives ou reproductrices des plantes) à travers les saisons, probablement en relation avec leur phénologie, abondance et valeur nutritionnelle comme le suggère Cheylan (1988) sur les îles de Méditerranée ou Clark (1981) et Grant-Hoffman and Barboza (2010) sur les îles des Galapagos et en Nouvelle-Zélande, respectivement. Cependant, à l'échelle de l'individu, la plasticité trophique semble être plus restreinte et les individus ne se déplacent que très peu d'un habitat adjacent à l'autre pour exploiter les ressources qui deviennent abondantes et riches au fil des saisons (Ruffino *et al.*, 2011 ; Russell et Ruffino, 2011). La capacité des rats introduits à changer de régime alimentaire pour bénéficier saisonnièrement de ressources plus abondantes a souvent été proposée pour expliquer leur succès d'invasion sur les îles de la Planète et leurs impacts très variés depuis les zones arctiques aux zones tropicales (e.g. Caut *et al.*, 2008 a). Les patrons spatio-temporels d'exploitation des ressources par les rats sont sous l'étroite influence d'une multiplicité de facteurs comme la densité locale de population, les interactions intra-spécifiques, les conditions environnementales et l'attractivité des ressources.

Conclusion et implications pour la gestion des populations envahissantes

Malgré la présence de *Carpobrotus* sur l'île de Bagaud depuis plusieurs décennies, il semblerait que sa dynamique d'expansion soit stable depuis une dizaine d'année (F. Médail, comm. pers). Cela pourrait

² Ruffino *et al.* 2011 présentent dans le Tab. 1 le détail de l'analyse des contenus fécaux des rats noirs considérés pour cette étude (i.e. fréquences d'occurrence et indices d'abondance moyens pour chaque item consommé).

être expliqué par la présence d'une végétation dense couvrant la grande partie de l'île et qui pourrait constituer un frein à l'expansion des taxons *Carpobrotus*, comparativement aux zones sableuses du continent (Affre *et al.*, 2010). Par ailleurs, l'utilisation des fruits par un nombre d'individus relativement restreint à l'échelle de la population de rats suggère un potentiel de dispersion des graines limité sur l'île de Bagaud. Cependant, les distances maximales de déplacements des rats ainsi que les distances maximales de dispersion des graines (Bourgeois *et al.*, 2005) pouvant atteindre jusqu'à 100-200 m sur l'île de Bagaud, le potentiel de facilitation de la dispersion des graines de *Carpobrotus* sur des distances nettement plus grandes que celles rendues possibles par reproduction végétative de la plante représente une menace pour la biodiversité insulaire des îles Méditerranéennes, notamment celles où le couvert végétal est peu dense.

Cette étude a permis de mettre en évidence l'importance des fruits de *Carpobrotus* dans le régime alimentaire des rats noirs de l'île de Bagaud tout au long de l'année. Cette ressource d'origine exotique est principalement consommée par les rats noirs lorsque les conditions trophiques du maquis indigène sont moins favorables (été et hiver). Il a déjà été montré que la présence des fruits de *Carpobrotus* pouvait améliorer le taux de croissance des jeunes rats et probablement leur condition corporelle par rapport aux individus issus du maquis indigène, qui n'ont pas accès à cette ressource (Ruffino, 2010 ; Ruffino et Vidal, 2012). Ainsi, il est possible que la présence des *Carpobrotus* sur les îles Méditerranéennes contribue à stabiliser la dynamique de population des rats noirs et favorise leur maintien sur le long terme. Une gestion des *Carpobrotus* et des rats noirs en parallèle est fortement recommandée afin de limiter les impacts cumulés de ces deux taxons sur les écosystèmes insulaires méditerranéens.

Remerciements. Nous souhaitons vivement remercier l'ensemble du personnel du Parc national de Port-Cros pour avoir permis l'accès à la Réserve intégrale de Bagaud en 2006-2009, pour leur accueil agréable et leur aide précieuse en terme de logistique. Nous remercions également le personnel étudiant de l'Université Paul Cézanne et IMBE pour leur aide sur le terrain ainsi que Benoît Pisanu et Jean-Louis Chapuis du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris pour leur aide et conseils avisés sur les analyses des contenus digestifs. Cette étude a fait partie du programme de recherches « ALIENS », financé par l'Agence Nationale pour la Recherche. LR a été financée par une bourse doctorale accordée par l'Ecole Doctorale des Sciences de l'Environnement. La traduction du résumé en anglais a été effectuée par LR.

Références

- AFFRE L., SUEHS C.M., CHARPENTIER S., VILA M., BRUNDU G., LAMBON P., TRAVESET A., HULME P.E. 2010. - Consistency in the habitat degree of invasion for three invasive plant species across Mediterranean islands. *Biol. Invasions*, 12: 2537-2548.
- ANGERBJORN A., HERSTEINSSON P., LIDEN K., NELSON E. 1994. - Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*)-an analysis of stable isotopes. *Oecologia*, 99: 226-232.

- ATKINSON I.A.E. 1985. - The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *ICPB Tech. Publ.*, 3: 35-81.
- BLACKBURN T.M., CASSEY P., DUNCAN R.P., EVANS K.L., GASTON K.J. 2004. - Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science*, 305: 1955-1958.
- BOLNICK D.L., SVANBÄCK R., ARAUJO M.S., PERSSON L. 2007. - Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104: 10075-10079.
- BOURGOIS K. 2002. - Analyse du rôle des vertébrés dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen. Manuscrit de DEA Biosciences de l'Environnement, Chimie, Santé, Univ. Aix-Marseille 3, FR., 1-38.
- BOURGOIS K., SUEHS C.M., VIDAL E., MEDAIL F. 2005. - Invasional meltdown potential: facilitations between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience*, 12: 248-256.
- BROOKE McEACHERN M., EAGLES-SMITH C.A., EFFERSON C.M., VAN VUREN D.H. 2006. - Evidence for local specialization in a generalist mammalian herbivore, *Neotoma fuscipes*. *Oikos*, 113: 440-448.
- CASSAING J., DERRE C., MOUSSA I., PARGHENTANIAN T., BOCHERENS H., CHEYLAN G. 2005. - Le régime alimentaire du rat noir *Rattus rattus* dans les îles d'Hyères analysé par la biochimie isotopique et les contenus stomacaux. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr., 21: 89-115.
- CAUT S., ANGULO E., COURCHAMP F. 2008 a. - Diet shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *J. Appl. Ecol.*, 45: 428-437.
- CAUT S., ANGULO E., COURCHAMP F. 2008 b. - Discrimination factors (D15N and D13C) in an omnivorous consumers; effect of diet isotopic ratios. *Funct. Ecol.*, 22: 255-263.
- CHEYLAN G. 1988. - Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bull. Ecol.*, 19: 417-426.
- CLARCK D.A. 1981. - Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos islands. *Biotropica*, 13: 182-184.
- COURCHAMP F., CHAPUIS J.-L., PASCAL M. 2003. - Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, 78: 347-383.
- DANIEL M.J. 1973. - Seasonal diet of the ship rat (*Rattus rattus*) in lowland forest in New Zealand. *Proc. New Zeal. Ecol. Soc.*, 20: 21-30.
- DOWDING J.E., MURPHY E.C. 1994. Ecology of ship rats (*Rattus rattus*) in a Kauri forest (*Agathis australis*) in Northland, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.*, 18: 19-28.
- GRANT-HOFFMAN M.N., BARBOZA P.S. 2010. - Herbivory in invasive rats: criteria for food selection. *Biol. Invasions*, 12: 805-825.
- GRAY S.J., JENSEN S.P., HURST J.L. 2002. - Effects of resource distribution on activity and territory defence in house mice, *Mus domesticus*. *Anim. Behav.*, 63: 531-539.
- HICKSON R E., MOLLER H., GARRICK A.S. 1986. - Poisoning rats on Stewart Island. *New Zeal. J. Ecol.*, 9: 111-121.
- HOOKER S., INNES J. 1995. - Ranging behaviour of forest-dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. *New Zeal. J. Ecol.*, 22: 291-304.
- HULME P.E. 2004. - Invasions, islands and impacts: a Mediterranean perspective. *Island Ecology*. J.M FERNANDEZ PALCIOS. ed, Asociación Española de Ecología Terrestre, La Laguna, Spain: 337-361.
- IMBER F.I. 1975. - The murine rodents *Rattus rattus*, *exulans* and *norvegicus* as avian predators. *Atoll Res. Bull.*, 182: 1-13.
- IMBER M., HARRISON M., HARRISON J. 2000. - Interactions between petrels, rats and rabbits on Whale Island, and effects of rat and rabbit eradication. *New Zeal. J. Ecol.*, 24: 153-160.

- JACKSON A.L., INGER R., BEARHOP S., PARNELL A. 2009. - Erroneous behaviour of MixSIR, a recently published Bayesian isotope mixing model: a discussion of Moore & Semmens (2008). *Ecol. Lett.*, 12: E1-E5.
- JENSEN S.P., GRAY S.J., HURST J.L. 2005. -Excluding neighbours from territories: effects of habitat structure and resource distribution. *Anim. Behav.*, 79: 785-795.
- JONES T.W. 1989. - Dispersal distance and the range of nightly movements in Merriam's Kangaroo rats. *J. Mammal.*, 70: 27-34.
- KENWARD R.E. 2007. - A manual for wildlife radio tagging. Academic Press, London
- KENWARD R.E., SOUTH A.B., WALLS S.S. 2006. - Ranges7. Online manual. Anatrack Ltd, Wareham.
- KURLE C.M. 2009. - Interpreting temporal variation in omnivore foraging ecology via stable isotope modeling. *Funct. Ecol.*, 23: 733-744.
- MARTIN J.L., THIBAUT J.C., BRETIGNOLLE V. 2000. - Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: consequences of an ancient introduction. *Conserv. Biol.*, 14: 1452-1466.
- MORENO R., JOVER L., MUNILLA I., VELANDO A., SANPERA C. 2010. - A three isotope approach to disentangling the diet of a generalist consumer: the yellow-legged gull in northwest Spain. *Mar. Biol.*, 157: 545-553.
- PALMER M., PONS G.X. 1996. - Diversity in western Mediterranean islets: effects of rat presence on a beetle guild. *Acta Oecol.*, 17: 297-305.
- PALMER M., PONS G.X. 2001. - Predicting rat presence on small islands. *Ecography*, 24: 121-126.
- PARNELL A.C., RINGER R., BEARHOP S., JACKSON A.L. 2010. - Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*, 5: e967.
- PALSCAL M., LORVELEC O., VIGNE J.-D. 2006. - *Invasions biologiques et extinctions: 11 000 ans d'histoire des Vertébrés en France*. Coédition Belin-Quæ, Paris.
- QUEVEDO M., SVANBÄCK R., EKLO P. 2009. - Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, 90: 2263-2274.
- RUFFINO L., BOURGEOIS K., VIDAL E., DUHEM C., PARACUELLOS M., ESCRIBANO F., SPOSIMO P., BACCETTI N., PASCAL M., ORO D. 2009. Invasive rats and seabirds: a review after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol. Invasions*, 11: 1631-1651.
- RUFFINO L., VIDAL E. 2010. - Early colonization of the Mediterranean Basin by the ship rat *Rattus rattus*: a review of zooarcheological data. *Biol. Invasions*, 12: 2389-2394.
- RUFFINO L., VIDAL E. 2012. Influence des ressources apportées par les goélands leucophées *Larus michahellis* et les griffes de sorcières *Carpobrotus* spp. sur la masse corporelle des rats noirs *Rattus rattus* de l'île de Bagaud, Parc national de port-cros, France. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr., 26: 195-206
- RUSSELL J.C., McMORLAND A.J.C, MACKAY J.W.B. 2010. - Exploratory behaviour of colonizing rats in novel environments. *Anim. Behav.*, 79: 159-164.
- RUSSELL J.C., RUFFINO L. 2011. - The influence of spatio-temporal resource fluctuations on insular rat population dynamics. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio*. Online First. DOI: 10.1088/rspb/2011.1121
- RUFAUT C.G., GIBBS G.W. 2003. - Response of a tree weta population (*Hemideina crasidens*) after eradication of the polynesian rat from a New Zealand Island. *Restor. Ecol.*, 11: 13-19.
- SIMBERLOFF D. 2006. - Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecol. Lett.*, 9: 912-919.
- SIMBERLOFF D., VON HOLLE B. 1999. - Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions*, 1: 21-32.

- SPENCER S.R., CAMERON G.R. 1983. - Behavioural dominance and its relationship to habitat patch utilization by the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13: 27-36.
- 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. *Conserv. Biol.*, 17: 1361-1371.
- TOWNS D., ATKINSON I.A.E., DAUGHERTY C.H. 2006. - Have the harmful effects of rats been exaggerated? *Biol. Invasions*, 4: 863-891.
- TOWNS D., PARRISH G., TYRRELL C.L., USSHER G.T., CREE A., NEWMAN D.G., WHIT-TAKER T.H., WESTBROOKE I. 2007. - Responses of tuatara (*Sphenodon punctatus*) to removal of introduced pacific rats from islands conservation biology. *Conserv. Biol.*, 21: 1021-1031.
- TOWNS D.R., WARDLE D.A., MULDER C.P.H., YEATES G.W., FITZGERALD B.M., PARRISH G.R., BELLINGHAM P.J., BONNER K.I. 2009. - Predation of seabirds by invasive rats: multiple indirect consequences for invertebrate communities. *Oikos*, 118 : 420-430.
- URTON E.J.M., HOBSON K.A. 2005. - Intrapopulation variation in gray wolf isotope (d15N and d13C) profiles: implications for the ecology of individuals. *Oecologia*, 145 : 317-326.
- VILÀ M., D'ANTONIO C.M. 1998. - Fruit choice and seed dispersal of invasive vs noninvasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology*, 53: 1053-1060.
- WHISSON D.A., QUINN J.H., COLLINS K.C. 2007. - Home range and movements of roof rats (*Rattus rattus*) in an old-growth riparian forest, California. *J. Mamm.*, 88: 589-594.
- WOLF N., CARLETON S.A., MARTINEZ DEL RIO C. 2009. - Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Funct. Ecol.*, 23: 17-26.

