

Le régime alimentaire du rat noir *Rattus rattus* dans les îles d'Hyères analysé par la biochimie isotopique et les contenus stomacaux

Jacques CASSAING*, **Cécile DERRÉ***, **Issam MOUSSA***,
Tatiana PARGHENTANIAN*, **Hervé BOCHERENS*** et **Gilles
CHEYLAN****

* Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554, case courrier 064, Université de Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

** Muséum d'Histoire Naturelle, 6 rue Espariat, 13100 Aix-en-Provence, France

Abstract. *The diet of the Black Rat from three islands (Port-Cros, Porquerolles and Bagaud, South-East France) was studied using stomach content and stable carbon and nitrogen isotope analysis. The results show that plant matter is present in winter in 71 % to 88 % of the analysed stomachs, depending on the island. In volume, leaves (17 species) account for 33,5 % of the stomach contents, fruits (7 species) 26,7 %, and seeds 8,53 %. Two species (*Smilax aspera* and *Juniperus phoenicea*) are the more commonly ingested, both in volume and in frequency. Each stomach shows numerous items in very small amount (less than 1 % of the total volume). Thereupon *Cistus* leaves, although frequently observed (19 stomachs out of 25), make up only 0,33 % of the volume of the diet. Animal matter (Arthropods), present in 0,7 % to 11 % of the stomachs, is much less frequent, accounting for 3,4 % of the volume. Isotopic biochemistry analysis of rat hair and faeces does not show different results: on Port-Cros island, when the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures are plotted together with rat hair, it appears a mixed diet where plants and terrestrial Arthropods constitute the staple content in summer. Neither birds nor marine molluscs seem to be predated. This pattern is similar to that of Porquerolles island, although plants seem more frequently eaten there. Both types of analysis have failed to reveal a predation on seabird colonies in the islands studied.*

INTRODUCTION

Un des problèmes posés par les populations de rats insulaires (*Rattus ssp*) est le fort impact négatif qu'ils ont sur des éléments parfois endémiques du cortège faunistique et floristique. A l'inverse, d'autres éléments de ce cortège favorisent leur survie et leur succès de colonisation. Ils auraient ainsi contribué à l'extinction de mammifères, serpents, geckos, scinques, batraciens, escargots, arthropodes et bien sûr d'oiseaux (Moors et al., 1992). Le rat noir (*R. rattus*) notamment, possède un large spectre alimentaire, et semble exploiter toutes les oppor-

tunités, qu'elles soient d'origine animale ou végétale. Dans son étude à Big Green Island (Tasmanie), Norman (1970) fait état d'une diète composée aux trois-quarts de plantes, dont plus de la moitié de parties vertes, de 1 à 10% de puffins, le reste étant surtout des insectes, alors que Miller & Miller (1995) observent la proportion invertébrés / plantes inverse. Cheylan & Granjon (1985), Copson (1985), Fall *et al.* (1971) notent également une forte proportion de végétaux dans l'alimentation, les baies et les fruits pouvant dépasser 90% à eux seuls (Robitaille *et al.* 1998). Lane (1962) pour sa part, mentionne une prédation de 100% sur les jeunes oiseaux, mais trois autres prédateurs sont présents sur son site d'étude. Thibault (1987), Cheylan & Granjon (1987), Penloup *et al.* (1997) à propos de l'archipel des Lavezzi (Bouches de Bonifacio, Corse du sud), rejoignent ce dernier sur la forte pression de prédation exercée par les rats sur certaines espèces aviaires qui, selon les années et les colonies, peut atteindre 80 % des nichées sur le puffin cendré.

A Port-Cros, Vidal (1986) et Zotier (1992) ont mis en évidence une prédation, attribuée au rat noir, sur les œufs et les poussins de Puffins de Méditerranée de la colonie du Grand Peyre: 35 % d'échec des nichées en 1983, 80 % en 1984, 17 % en 1991 et 25 % en 1992 (Vidal, 1986 et Zotier, 1992), observations réalisées pour diverses espèces d'oiseaux marins et par de nombreux auteurs. Toutefois, ceux-ci avouent souvent leurs incertitudes quant à la valeur réelle de la pression de prédation (cf. p. ex. Seto & Conant, 1996), celle-ci ne pouvant être distinguée de la consommation de charogne lorsqu'on analyse les traces alimentaires.

Par ailleurs, la question de la prédation sur les œufs reste d'autant plus controversée en terme d'importance quantitative que les méthodes traditionnelles d'analyse de contenus stomacaux ne permettent pas de les identifier, du fait d'une assimilation plus ou moins complète par la digestion. D'où l'utilisation de méthodes récentes comme l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote dans les tissus du prédateur. De cette façon, Drever *et al.* (2000) ont pu montrer irréfutablement qu'un rongeur, le cricétidé *Peromyscus keeni*, pouvait se nourrir presque exclusivement d'œufs d'oiseaux marins pendant la période de nidification. Stapp (2002) puis Stapp et Polis (2003) montrent la complémentarité des méthodes : la méthode traditionnelle révèle la consommation précédant immédiatement l'observation, mais fournit plus de résolution taxonomique, tandis que les isotopes stables intègrent des mesures sur une période de temps plus longue, amortissant ainsi les variations quotidiennes. Ces méthodes peuvent se combiner avantageusement. Ainsi, les items hautement assimilables peuvent être largement sous-représentés dans la quantification à partir d'analyse de fécès ou de contenus stomacaux comme ces auteurs l'ont montré pour la part des proies littorales ou d'origine marine.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage pour l'étude des contenus stomacaux

Deux campagnes de piégeage ont été menées en hiver 2002/2003. Une campagne comprenait 3 nuits consécutives de piégeage pour les îles de Porquerolles et de Port-Cros et deux nuits consécutives pour l'île de Bagaud qui abrite une densité de rats plus importante. Les pièges – BTS; n = 64; dimensions 30x10x10 cm ont été appâtés avec quatre types d'appâts (dans le cadre d'une expérimentation non rapportée ici): des morceaux d'orange, de pomme, de poivron et de carotte. Ils ont été disposés en ligne espacés de cinq à une dizaine de mètres, appâtés en fin d'après-midi avant 18 heures puis relevés vers 21 heures, 23 heures et 7 heures le lendemain matin, afin que les rats capturés ne demeurent pas trop longtemps dans le piège en poursuivant leur digestion. Aussitôt repérés, les rats étaient sacrifiés sur le terrain par asphyxie dans un sac avec du papier absorbant imbibé d'éther. Cette méthode a été retenue pour d'ultérieures analyses isotopiques sur les carcasses, interdisant toute utilisation de produits chimiques. Compte tenu des difficultés d'accès, seul le relevé du matin pouvait être effectué à Bagaud et les pièges restaient ouverts la journée. Après chaque capture, les pièges étaient immédiatement ré-appâtés. Ces données ont été complétées par les estomacs d'individus capturés en été 2002 sur l'île de Bagaud, avec des tapettes appâtées avec du lard et de l'orange par des techniciens de l'IMEP d'Aix-en-Provence.

Echantillonnage pour les analyses isotopiques

Pour des raisons logistiques, les mêmes sites n'ont malheureusement pu être utilisés pour les analyses isotopiques. Les sites retenus et échantillonnés en juillet 2001 et mars 2002 sont la pointe du Grand Langoustier à Porquerolles pour la présence de *Carprobrotus* et la pointe du Grand-Peyre à Port-Cros où *Carpobrotus* est faiblement présent mais où les puffins sont bien représentés. Sur chaque site est disposée une ligne de 40 pièges BTS espacés de 20 m. Les pièges, appâtés avec de l'orange, sont ouverts en fin d'après-midi et relevés le matin. Le piégeage est effectué durant 2 nuits consécutives. Les poils sont prélevés sur 10 rats de chaque île, en les coupant au plus près de la peau pour obtenir des échantillons correspondant à toute la durée de croissance du poil. Certains poils seront coupés en plusieurs parties pour déterminer d'éventuelles variations saisonnières. Des fèces ont été également recueillies sur les sites et près d'animaux piégés.

Dissection et prélèvement de l'estomac

Après sacrifice, les rats ont été pesés, sexés et rapidement disséqués afin d'extraire le tube digestif. La partie digestive située entre l'œsophage et l'anus a été placée dans un pilulier contenant de l'éthanol

(Fall, 1971 ; Clark, 1982 ; Kerley, 1992) puis de retour au laboratoire, conservé au froid jusqu'au traitement (Montgomery & Montgomery, 1990). Les carcasses des rats ont été mises à tremper pendant trois jours dans de l'éthanol à 70% puis essorées et placées dans des sachets plastiques avant d'être ramenées au laboratoire et congelées.

Elaboration d'une collection de référence végétales "digérées"

Sur chaque site de piégeage, une liste des espèces végétales représentées ainsi qu'un échantillonnage des principales espèces susceptibles d'être consommées par le rat noir (d'après des données bibliographiques, abrouissement, etc.) ont été effectués au cours de l'hiver 2002/3. Une partie de ces prélèvements a servi à constituer une collection de référence végétale en ayant pris soin de différencier le stade de développement, des parties végétatives de l'espèce (graine, feuille, fruit). Dès le retour au laboratoire, chaque espèce végétale a été grossièrement broyée dans un mortier pour imiter le processus digestif puis placée dans un Eppendorf contenant de l'acide chlorhydrique pur (pH = 2) et fortement agitée. Après plusieurs heures de macération, le matériel a été rincé à l'eau distillée puis coloré pendant 1 minute avec quelques gouttes d'une solution d'hématoxyline à 1% (Williams, 1962) pour mieux distinguer les structures et donner de bon contrastes (Hansson, 1970 ; Fall *et al.*, 1971), sans colorer les structures chitinisées, ni subérinées. Rincé, l'échantillon a été étalé sur une lame pour être observé au microscope. Des prises de vues caractéristiques des 31 espèces ont été réalisées sur une plate-forme OLYMPUS DP12, puis enregistrées sur ordinateur afin d'être ultérieurement visualisées lors de la détermination des items stomacaux. Une collection de référence de 755 photos a été réalisée. L'analyse fine des formes cellulaires de l'épiderme végétal a parfois permis l'identification jusqu'à l'espèce (Williams, 1962 ; Rogers & Gorman, 1995).

Banque de données "ressources" isotopiques

Afin de rapporter les résultats en fonction des sources disponibles dans le milieu, nous avons constitué une "banque de données" de tous les types de nourriture potentiellement mangés par le rat et ceci pour chaque milieu, car les caractéristiques abiotiques propres au milieu influencent tout l'écosystème au niveau du traçage isotopique (*cf p. ex.* Bocherens 1997, 1999; Hobson 1999). Par conséquent, nous avons effectué sur chaque site des prélèvements de différents types de ressources alimentaires:

certaines plantes et certains tissus (fruits, racine, bulbe, etc.) consommés *a priori* par le rat selon les observations de terrain et de Cheylan (1988) ;

des invertébrés choisis selon leur accessibilité pour les rats (invertébrés de la litière et du bord de mer) et les données de Cheylan (1988) ;

des plumes de goélands et éventuellement de puffins ;

des déchets ramenés des décharges par les goélands, c'est-à-dire des os de divers animaux de consommation humaine (lapin, mouton, poulet).

Protocole pour l'analyse des contenus stomacaux

La partie digestive conservée dans le pilulier a été dégelée et l'estomac ouvert pour en extraire le contenu. La paroi stomacale et son contenu sont abondamment rincés à l'eau distillée (Norman, 1970 ; Clark, 1982 ; Zubaid & Gorman, 1991), au dessus d'un tamis de maille 250 μm , afin d'ôter les fines particules et les sucs gastriques (Hansson, 1970). Le matériel a ensuite été placé dans une boîte de Pétri avec de l'eau distillée et de l'éthanol à 70% puis observé sous une loupe bino-culaire. Cette phase d'observation consiste à extraire les éléments peu représentés. Les items sont placés entre lame et lamelle pour être déterminés et comptés séparément. Lorsque la boîte de Pétri a été parcourue entièrement, elle est quadrillée en sections identiques d'une boîte à l'autre. Le matériel est bien homogénéisé afin d'en extraire une fraction (22x22mm) représentative (sous-échantillonnage) pour une identification et un comptage au microscope. Par souci de conformité, c'est la fraction située dans la section centrale de la boîte qui a systématiquement été prélevée avec une pipette, puis déposée sur une lame avec quelques gouttes d'une solution d'Hertwig (selon Baumgartner & Martin, 1939), qui permet de clarifier et de faire macérer l'épiderme végétal (Dusi, 1949), ainsi que quelques gouttes de glycérol pur pour fixer et conserver le matériel. Les fragments d'appât consommé ont été dans la mesure du possible, triés et écartés du comptage. Les estomacs vides (digestion trop avancée ou pas de repas avant la capture) sont exclus de l'analyse.

La proportion de chaque item a été calculée en considérant comme 100% la quantité totale des éléments stomacaux (Gebczynska & Myrcha, 1966) et en se référant à un facteur de fractionnement considéré de 7 pour chaque boîte de Pétri. Un type végétal semblable d'un contenu stomacal à l'autre mais ne correspondant pas aux items référencés, a été classé sous l'appellation "tissu végétal (graine ou feuille) indéterminé B" par exemple, et "Ind. Ve" quand le type végétal n'a pu être identifié. A cause des probables différentes vitesses de digestibilité (Dunnet *et al.*, 1973), des biais demeurent dans l'analyse quantitative (Stapp, 2002). Feuille, tige, fruit, écorce, racine et graine ont été considérés comme des items alimentaires distincts (Clark, 1982). De même pour les invertébrés, où insecte, larve d'insecte et myriapode ont été distingués. Les nombreux parasites stomacaux (*Mastophorus muris*) observés dans

78% des estomacs analysés seraient liés à l'ingestion d'arthropodes, hôtes naturels de nombreux parasites (Fall *et al.*, 1971 ; Robinet *et al.*, 1998).

L'analyse qualitative permet d'évaluer la diversité du bol alimentaire du rat noir en répertoriant tous les items observés. L'analyse quantitative permet d'illustrer des préférences alimentaires pour certains items particuliers.

Détermination du régime alimentaire par analyse isotopique

Principe

Deux atomes sont "isotopes" quand ils ont le même nombre de charge (protons ou électrons), mais pas le même nombre de masse (neutrons). On distingue les isotopes radio-actifs dont la décomposition spontanée donne naissance à un nouvel atome et les isotopes stables. L'abondance relative du carbone apportant une information sur la source du nutriment et celle de l'azote sur le niveau trophique, il est par conséquent intéressant d'utiliser ces deux isotopes pour l'étude du régime alimentaire. L'abondance relative des isotopes stables (^{13}C et ^{15}N ici), notée δ et exprimée en ‰, se mesure par rapport à un standard international:

$$\delta^E X = (R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad X = \text{C ou N}$$

$$E = 13 \text{ ou } 15$$

$$R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ ou } {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$$

Le standard international du carbone est un carbonate marin provenant d'un rostre de bélemnite de la formation Pee Dee (PDB) et celui de l'azote est l'azote atmosphérique (AIR). Si l'abondance relative est négative, cela signifie que l'échantillon est appauvri en isotope lourd par rapport au standard; si elle est positive, l'échantillon est enrichi. Les signatures isotopiques en carbone et en azote des organismes dépendent directement de celles de leur nourriture (DeNiro et Epstein 1978, 1981; Ambrose et Norr 1993; Bocherens 1997, 1999).

En ce qui concerne le $\delta^{13}\text{C}$, l'enrichissement de l'animal par rapport à sa nourriture est de l'ordre de 0 à 1‰ (DeNiro et Epstein 1978). Les valeurs du rapport isotopique en carbone des animaux d'un écosystème sont étroitement liées à celles des plantes à la base des réseaux trophiques (Ambrose & Norr 1993; Froment & Ambrose 1995; Bocherens 1997, 1999). En effet, en milieu terrestre, le $\delta^{13}\text{C}$ des plantes montre une répartition bimodale nette liée aux deux types de photosynthèse. On trouve ainsi les plantes dites en " C_3 ", arbres et plantes de milieux tempérés et froids, qui utilisent l'enzyme Rubisco pour fixer le dioxyde de carbone dans le cycle de Calvin et dont le $\delta^{13}\text{C}$ moyen est de $-27.1 \pm$

2.0‰ (O'Leary 1981) et les plantes en "C₄", plantes herbacées de milieux tropicaux chauds et secs, qui utilisent la phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP) avant le cycle de Calvin et dont le δ¹³C moyen est de -13.1 ± 1.2‰ (O'Leary 1981). Il existe aussi des plantes "CAM" (Crassulacean Acid Metabolism), plantes épiphytes ou succulentes telles que les Cactées, les Euphorbiacées ou les Aizoacées (comme *Carpobrotus*), qui suivent les deux types de photosynthèse en réponse aux conditions de l'environnement et dont le δ¹³C moyen se situe entre celui des "C₃" et des "C₄".

Pour le δ¹⁵N, l'enrichissement de l'animal par rapport à la nourriture est beaucoup plus important que pour le carbone, de l'ordre de 3‰ (DeNiro et Epstein 1981). On observe un enrichissement de 3 à 5‰ environ à chaque niveau trophique (DeNiro et Epstein 1981; Hobson et Clark 1992; Mizutani *et al.* 1991, 1992). Ainsi, le δ¹⁵N des herbivores est de 2 à 7‰, celui des carnivores terrestres de 7 à 12‰ et celui des vertébrés marins de 12 à 20‰. Le rapport isotopique en azote est influencé par l'aridité et l'acidité du milieu, ainsi que par un stress hydrique ou alimentaire (Hobson et Clark 1992; Ambrose 2000; Kelly 2000). Le rapport isotopique en azote varie selon les plantes, non pas en fonction de la voie de photosynthèse comme le carbone, mais selon qu'elles sont fixatrices d'azote atmosphérique ou non. Ce rapport dépend aussi des abondances des sources d'azote utilisées par les plantes, telles que l'azote organique, les nitrates ou l'ammoniaque. Il faut également noter que des conditions locales peuvent entraîner des variations importantes du δ¹⁵N des plantes à la base des chaînes alimentaires et donc un décalage de toute la chaîne alimentaire qui en dépend.

A la différence d'autres tissus tels que l'os, les plumes des oiseaux et les poils des mammifères ne sont pas remaniés et sont essentiellement composés d'une protéine pure, la kératine. Leurs valeurs isotopiques reflètent alors de façon fiable celles du régime alimentaire des animaux pendant la croissance de ces tissus (Mizutani *et al.* 1990-1992; Froment et Ambrose 1995; Hobson 1999; Hobson et Clark 1992), ce qui permet par exemple l'étude des variations saisonnières. De plus, l'analyse des plumes et des poils est une méthode non-invasive permettant d'autres études en simultané sur les mêmes animaux.

Description du système d'analyse

Les prélèvements sont d'abord passés à l'étuve pour éliminer toute trace d'eau. Avant de réaliser l'analyse isotopique, des analyses élémentaires sont nécessaires pour estimer la quantité de carbone et d'azote de chaque échantillon. Pour cela, on utilise l'analyseur élémentaire et le logiciel Callidus destiné à ce type de détermination. Chaque échantillon est pesé dans une capsule d'étain à l'aide d'une microbalance au 1mg près, l'ensemble des capsules contenant quelques centaines de

mg des prélèvements est placé dans un passeur d'échantillons (capacité : 40). Ce passeur est installé sur l'analyseur élémentaire (EA 3000, Eurovector), qui est couplé à un spectromètre de masse des rapports isotopiques (SmRI Optima117, Micromass). Les capsules sont introduites une par une dans l'analyseur pour subir une combustion, combustion ayant pour but de faire passer l'ensemble des atomes de carbone et d'azote de l'échantillon sous formes gazeuses (CO_2 et N_2), qui seront comparés à des références dans le spectromètre de masse isotopique à source gazeuse. Les deux gaz sont ensuite séparés sur une colonne de chromatographie et la quantité issue de l'échantillon est déterminée selon le principe de conductivité thermique. Ces gaz, acheminés par l'hélium, sont introduits en flux continu dans le spectromètre. Leur contenu isotopique est quantifié par comparaison avec les gaz de référence, injectés par pulses.

La précision de l'analyse isotopique est de 0.10‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de 0.15‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Cependant, pour diminuer le taux d'erreur et augmenter la précision de l'étude, chaque échantillon subit deux fois l'analyse.

TRAITEMENT STATISTIQUE DES DONNÉES

Analyse des contenus stomacaux

Le test du Chi2 (noté test Chi2) a permis d'étudier la répartition des items du bol alimentaire pour la saison, le sexe et la cohorte. Les tests de Kolmogorov-Smirnov *one sample test*, de Lilliefors et de Shapiro-Wilk pour tester la normalité des variables quantitatives indiquent tous que nos données ne suivent pas une loi normale, ce qui a conduit à l'utilisation de tests non-paramétriques. Les test U de Mann-Whitney (noté test U) et Kolmogorov-Smirnov *two sample test* (noté test K-S) ont permis de comparer les proportions moyennes de chaque variable quantitative pour tester les effets saison, sexe et cohorte. Ces tests statistiques extraits du logiciel Statistica, ont un seuil de significativité fixé à 5%.

Analyse isotopique

Des tests de Mann-Whitney sont utilisés pour comparer les îles et pour déterminer si *Carpobrotus* est significativement différent des autres plantes. Des tests de Kruskal-Wallis permettent de comparer les médianes des valeurs isotopiques des poils entre rats d'une même île et de vérifier l'hétérogénéité des différentes parties d'un poil. Après un test de Shapiro-Wilk pour vérifier la normalité, les variances des valeurs isotopiques des poils entre îles sont comparées par un test de Fisher. Le seuil de significativité des tests utilisés est fixé à 5%.

RÉSULTATS

Contenus stomacaux

La part de nourriture d'origine végétale est toujours largement prédominante dans le bol alimentaire, quelle que soit l'île considérée (tab.1). Des exceptions restent possible, comme le rat n°3 capturé en décembre 2002 à Bagaud, avec plus de 46% de part animale, ou le rat n° 35 capturé en été 2003 à Bagaud, avec près de 30% de part animale. Dans les deux cas, il s'agit d'insectes ou de larves d'insectes. Les observations réalisées sur la population de Bagaud montrent une augmentation significative de la part animale entre l'hiver et l'été (Chi2 p = 0.0046). En revanche, le volume de végétaux ingéré n'est pas modifié, ni les différentes parties (baies, feuilles, etc.) qui le composent. D'une île à l'autre, si la part globale de nourriture d'origine végétale diffère peu, dans le détail, il y a une grande variabilité dans les proportions des différentes catégories d'items (tab.1). Par exemple, la proportion de baies, très faible à Port-Cros (mais il n'y a que deux individus pris en compte), est élevée à Porquerolles et intermédiaire à Bagaud.

Plus en détail (tab. 2), ce sont les feuilles qui présentent la plus grande variabilité en nombre d'espèces consommées (n = 17), même si en volume, seule l'immortelle, *Helichrysum stoechas*, dépasse 5% du contenu stomacal. Les feuilles de ciste (*Cistus salvaefolius*) qui représentent un faible volume moyen (à peine 0.33% du contenu stomacal) sont trouvées dans 19/25 estomacs. Viennent ensuite les baies (7 espèces différentes), dont celles de la salsepareille et du genévrier sont largement représentées en volume comme en nombre d'occurrence. En ce qui concerne la nourriture animale (tab. 3), les insectes sont les plus fréquents tant en volume qu'en nombre d'occurrence (plus de 80% des estomacs en contiennent). Les autres catégories représentent en général des volumes plus anecdotiques, même si elles peuvent parfois dépasser 10% du bol alimentaire comme les larves chez le rat n°35 capturé en été à Bagaud.

Pour de nombreux individus, un item peut à lui seul constituer plus de la moitié du bol alimentaire. L'item le plus volumineux par estomac représente en moyenne $53,55\% \pm 27,28$ du bol alimentaire en hiver et $45,20\% \pm 21,64$ en été. Ainsi les rats n°s 8 et 15, capturés à Bagaud en hiver, ont ingéré respectivement 80% de feuilles d'immortelle et plus de 95% de baies de salsepareille. Le rat n°23 de Port-Cros environ 85% de feuille de sénécion, le n° 16 de Porquerolles 90% de baie de genévrier, tout comme le rat n° 34 capturé cette fois en été à Bagaud (plus de 95%).

Les items les moins volumineux, nommés "éléments traces" car ils occupent moins de 1% du contenu stomacal, correspondent en moyenne à $0,68\% \pm 1,46$ du volume du bol alimentaire d'hiver et $0,43\% \pm 0,56$

Tableau 1 : Principales catégories d'items consommées par les rats des îles d'Hyères : Porquerolles : $n = 5$; Port-Cros : $n = 2$; Bagnaud : $n = 16$ (9 en hiver et 7 en été). Les chiffres donnés sont des pourcentages, suivis du minimum et du maximum observés. Les différentes parties des plantes sont en pourcentage du total d'items végétaux.

Catégories d'items alimentaires	Hiver			Eté								
	Porquerolles	Port-Cros	Bagnaud	Porquerolles	Port-Cros	Bagnaud						
indéterminé	17,53	0,59	51,33	11,77	7,79	15,75	18,86	0,60	95,98	6,62	1,40	24,83
animal	11,14	0,74	46,58	0,68	0,10	1,25	1,18	0,00	3,86	17,47	0,27	29,31
végétal	71,33	18,64	93,99	87,55	83,00	92,11	79,96	29,68	99,40	75,91	46,81	96,23
baies	60,08	9,00	92,51	4,12	1,79	5,43	33,21	0,02	94,42	37,37	0,00	95,37
feuilles	28,95	1,05	51,26	90,30	72,26	85,86	40,20	0,47	83,85	42,14	0,44	81,74
graines	5,80	0,00	17,50	0,27	0,00	0,48	21,70	0,00	71,32	15,44	0,00	46,28
écorce	5,17	0,00	9,89	5,13	0,51	8,47	3,32	0,00	10,28	4,14	0,36	6,53
divers végétaux	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,31	1,56	0,00	7,02	0,91	0,00	5,38

Tableau 2 – Quantité de nourriture d'origine animale (en pourcentage) consommée par le rat noir à Port-Cros, Bagaud et Porquerolles.

Élément consommé	ESPÈCES	Pourcentage moyen du contenu stomacal et écart-type	Nombre d'occurrences (/25)
Feuilles	Feuille indéterminée	10,29 ± 18,85	10
	<i>Helichrysum stoechas</i>	5,36 ± 17,32	4
	<i>Senecio sp.</i>	3,78 ± 16,76	3
	Graminées (Poacées)	2,75 ± 10,52	5
	<i>Trifolium sp.</i>	2,42 ± 7,37	6
	Papilionacées (Fabacées)	2,35 ± 6,43	5
	<i>Myrtus communis</i>	2,29 ± 8,07	3
	<i>Atriplex sp.</i>	1,65 ± 6,21	3
	<i>Ruscus aculeatus</i>	1,08 ± 5,31	1
	<i>Pinus halepensis</i>	0,51 ± 1,58	3
	<i>Cistus salvaefolius</i>	0,33 ± 0,50	19
	<i>Erica arborea</i>	0,28 ± 1,20	3
	<i>Dorycnium hirsutum</i>	0,14 ± 0,69	1
	<i>Asparagus officinalis</i>	0,10 ± 0,48	3
	<i>Frankenia hirsuta</i>	0,10 ± 0,48	2
	<i>Smilax aspera</i>	0,06 ± 0,29	1
	<i>Rosmarinus officinalis</i>	0,01 ± 0,05	1
Baies	<i>Smilax aspera</i>	10,88 ± 21,55	14
	<i>Juniperus phoenicea</i>	8,27 ± 22,94	17
	<i>Myrtus communis</i>	2,10 ± 5,42	4
	<i>Ruscus aculeatus</i>	2,03 ± 6,08	4
	<i>Rubia peregrina</i>	1,82 ± 7,52	2
	<i>Cistus salvaefolius</i>	1,23 ± 4,78	3
	<i>Pistacia lentiscus</i>	0,42 ± 2,06	1
Graines	<i>Atriplex sp.</i>	3,06 ± 13,96	3
	Enveloppe ou capsule indéterminée	1,81 ± 5,23	7
	Intérieur de graine	1,53 ± 4,89	6
	Graine indéterminée	1,31 ± 4,19	5
	<i>Carpobrotus edulis</i>	0,82 ± 2,91	6
Racines et fibres	Indéterminées	3,16 ± 3,05	23
Spores et pollens	Indéterminés	2,11 ± 7,08	11
Ecorce	Indéterminée	1,45 ± 4,07	7
Fleur	Indéterminée	0,48 ± 2,19	3
Tissu indéterminé	Indéterminé	0,17 ± 0,66	2

Tableau 3 : Quantité de nourriture d'origine animale (en pourcentage) consommée par les rats des îles d'Hyères.

Items consommés	Pourcentage moyen du contenu stomacal avec écart-type	Nombre d'occurrence (/24)
Insecte (tissu + membre)	3,36 ± 5,62	20
% animal indéterminé	0,92 ± 3,94	4
Larve insecte	0,82 ± 2,45	6
Acarien (Oribates)	0,08 ± 0,22	6
Plume d'oiseau	0,07 ± 0,17	7
Poil (<i>rattus</i>)	0,04 ± 0,08	5
Myriapode	0,00 ± 0,00	0

de celui d'été. Les éléments traces sont fréquents: 20 individus en possèdent en hiver (N = 23) et 16 en été (N = 18), avec une occurrence de 1 jusqu'à 9 par individu. Ce sont par exemple les feuilles de salsepareille et les Fabacées en hiver. Le ciste, bien que très fréquent comme l'a vu plus haut, les feuilles de romarin et de *Frankenia* sont toujours à l'état de trace et ce pour les deux saisons.

Si la structure du bol alimentaire, avec un ou deux éléments majoritaires et une série parfois importante d'éléments traces concerne quasiment tous les individus, en revanche, chacun d'entre eux possède une composition particulière d'items dans son propre régime alimentaire. Par exemple en hiver, l'individu n°1 qui a sept items dans son bol alimentaire et l'individu n°23 qui a également sept items dans son contenu stomacal, n'ont que l'item ... "racine, rhizome et fibre indéterminés" en commun. L'individu n°3 a un bol alimentaire composé de 26% d'insectes et larves d'insectes, 22% de baie de petit houx *Ruscus aculeatus*, 20% de tissu animal indéterminé, 17% de graines diverses, 8% de baie de genévrier et 4% de racines. Le n° 13 a 31% de feuilles et 4% de graines d'arroche (*Atriplex* sp.), 20% de baies et 1.5% de feuilles de salsepareille, 5% de graines diverses, 2% de tissu animal dont 0.6% d'insectes et larves d'insectes. Le n° 5 a 71% de graines d'arroche, 24% de feuilles indéterminées, de nombreux éléments traces dont 0.05% de plumes. Il en résulte globalement une forte diversité alimentaire dont l'amplitude pour les deux saisons atteint 38 items distincts. En hiver, le bol alimentaire se compose de 32 items différents et de 30 en été, dont 24 sont communs aux deux saisons. Par estomac, le nombre d'items distincts identifiés varie de 3 à 13 en hiver et de 5 à 15 en été, avec un nombre moyen de 8 items (8,13 en hiver et 8,06 en été ; test t, p = 0,929). Les proportions moyennes de l'ensemble des items alimentaires diffèrent significativement entre saisons, entre sexes et entre cohortes (test Chi2, p < 0,05). Mais lorsqu'on compare les proportions moyennes par item entre saisons, entre sexes et entre cohortes, le résultat n'apparaît significatif que dans quelques cas et pour un ou deux items seulement : dans la plupart des cas, il s'agit de graines ou de baies, mais

également de feuilles. Dans ce dernier cas, il y a parallèlement consommation de graines et de feuilles, comme pour *Atriplex* sp. et *Carpobrotus* sp. consommées en hiver.

Analyses isotopiques

La végétation, source alimentaire principale des rats, diffère très significativement en carbone $\delta^{13}\text{C}$ entre l'île de Porquerolles et celle de Port-Cros ($U=169.5$, $P = 0.003$). La différence est également vraie pour l'azote, avec $U = 83.50$, $p = 0.041$. A noter qu'on observe une différence significative du $\delta^{13}\text{C}$ entre *Carpobrotus* et les autres plantes sur Porquerolles (Mann-Whitney: $U=16.5$, $P<0.01$), mais pas pour le $\delta^{15}\text{N}$ (Mann-Whitney: $U=6.0$, n.s.).

En revanche, les valeurs des invertébrés ne suivent pas la tendance présentée par la végétation. Les résultats des analyses les séparent en deux catégories selon que leur régime alimentaire soit carnivore ou végétarien : en effet, la comparaison indique à Porquerolles : $U = 0.00$, $p = 0.033$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ comme pour le $\delta^{15}\text{N}$; à Port-Cros, $U = 0.00$, $p = 0.0001$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $U = 27.00$, $p = 0.0477$ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Ils ont donc été testés séparément : les invertébrés carnivores diffèrent d'une île à l'autre par l'abondance relative de l'azote ($U = 4.00$, $p = 0.042$) mais non par celle du carbone ($U = 11.00$, $p = 0.396$), alors que les invertébrés végétariens, contrairement à ce qu'on pourrait attendre des résultats obtenus pour la végétation, ne diffèrent ni par l'azote ($U = 18.00$, $p = 0.705$) ni par le carbone ($U = 10.00$, $p = 0.166$).

Pour ce qui concerne les rats (poils), il n'y a aucune différence d'une île à l'autre, ce qui n'est pas surprenant étant donné l'importante variation individuelle (cf ci-après) : $U = 36.00$, $p = 0.290$ pour le $\delta^{15}\text{N}$ comme pour le $\delta^{13}\text{C}$. En ce qui concerne les fèces, les valeurs obtenues se répartissent de manière identique à celles des poils, avec un fort décalage de 3 ou 4 points, pour le carbone comme l'azote, vers des valeurs plus négatives (tab.4).

Nous avons analysé plus en détail les valeurs isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des rats pour comparer les îles entre elles, les variations inter-individuelles sur une même île et les variations intra-individuelles (fig.1). Les variances des valeurs isotopiques des poils de rats suivent une distribution normale (Shapiro-Wilk, sur Port-Cros, $\delta^{13}\text{C}$: $W = 0.98$, n.s.; $\delta^{15}\text{N}$: $W = 0.93$, n.s.; sur Porquerolles, $\delta^{13}\text{C}$: $W = 0.90$, n.s.; $\delta^{15}\text{N}$: $W = 0.97$, n.s.). Un test de Fisher permet alors la comparaison des variances entre les deux îles. Aucune différence significative n'est révélée pour le $\delta^{13}\text{C}$ ($F = 1.00$, n.s.), comme pour le $\delta^{15}\text{N}$ ($F = 1.55$, n.s.). En revanche, les variations isotopiques inter-individuelles sont significativement différentes sur chacune des îles, pour le $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal-Wallis, Port-Cros: $H = 19.97$, $P < 0.05$; Porquerolles: $H = 20.91$, $P < 0.05$) et pour le $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis, Port-Cros: $H = 25.67$, $P < 0.05$; Porquerolles: $H = 27.08$, $P < 0.05$). Quant aux

Tableau 4 : Valeurs isotopiques (moyennes±SEM, exprimées en ‰) des échantillons prélevés : poils et fèces de rat, et sources alimentaires potentielles.

Nature des échantillons	Porquerolles		Port-Cros	
	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N
Rats : poils	-21.12±0.80	2.84±1.34	-21.65±0.94	3.62±0.96
Rats : fèces	-25.25±0.74	-1,18±1.26	-24,68±1.00	0,88±0.88
végétation	-23.69±1.73	-3.37±1.72	-26.15±2.90	-2.23±1.15
<i>Carpobrotus</i>	-25,43±0.70	-2,55±0.06	-	-
<i>autres plantes</i>	-23,30±1.66	-3,50±1.83	-	-
invertébrés carnivores	-23.74	3.47	-25.33±1.12	3.40±0.46
invertébrés végétariens	-23.25±1.51	-0.83±2.11	-23.77±1.56	0.72±3.64
Plumes				
Goelands	-22.00	9.45	-16.79±0.75	9.61±1.42
Puffins	-	-	-16.65±0.57	11.87±1.33
Œuf				
Goeland	-22.57±0.61	8.37±0.8	-	-
Puffins	-	-	-18.87±0.06	8.53±0.09

variations intra-individuelles, une analyse des différentes parties des poils (base, milieu, extrémité) a été réalisée pour 3 des 10 rats sur Port-Cros et pour 5 des 10 rats sur Porquerolles. Cette comparaison ne montre aucune différence significative ni pour le δ¹³C (Kruskal-Wallis, Port-Cros: $H = 1.28$, n.s.; Porquerolles: $H = 4.88$, n.s.), ni pour le δ¹⁵N (Kruskal-Wallis, Port-Cros: $H = 5.42$, n.s.; Porquerolles: $H=0.78$, n.s.).

Lorsqu'on dispose sur un même graphique les signatures isotopiques en δ¹³C et δ¹⁵N avec celles de leurs proies potentielles (fig. 3 et 4), l'origine isotopique des items apparaît bien. Si on admet un enrichissement de 3 à 5 ‰, il apparaît que les rats puisent majoritairement leurs nutriments protéiques de la végétation et des insectes : par rapport à la végétation, le décalage est de 6.21‰ à Porquerolles et de 5.85‰ à Port-Cros (tab. 4). Ces chiffres, qui dépassent légèrement un enrichissement de 5‰, pourraient s'expliquer par les apports même faibles des invertébrés. Ils sont par contre nettement éloignés des autres sources, comme les mollusques ou les oiseaux marins, puffins et goélands, même s'ils peuvent bénéficier des apports de ces derniers, en tous cas pour l'échantillon de Port-Cros. Pour ce qui concerne le carbone (tab. 4), l'enrichissement est de 2.57‰ à Porquerolles et 4.5‰ à Port-Cros par rapport à la végétation, assez nettement supérieur aux 0 à 1‰ attendus.

DISCUSSION

Les deux types d'analyses présentés ici confirment l'importance des ressources végétales dans la diète du rat noir insulaire. De plus, celui-ci s'attaque à toutes les parties des plantes, aux baies (qui peuvent être consommées mûres ou immatures : Delgado, 2000 ; Fall *et al.*, 1971), aux graines, aussi bien qu'aux rhizomes, aux feuilles ou aux écorces, ce qui lui permet de présenter un spectre alimentaire bien plus

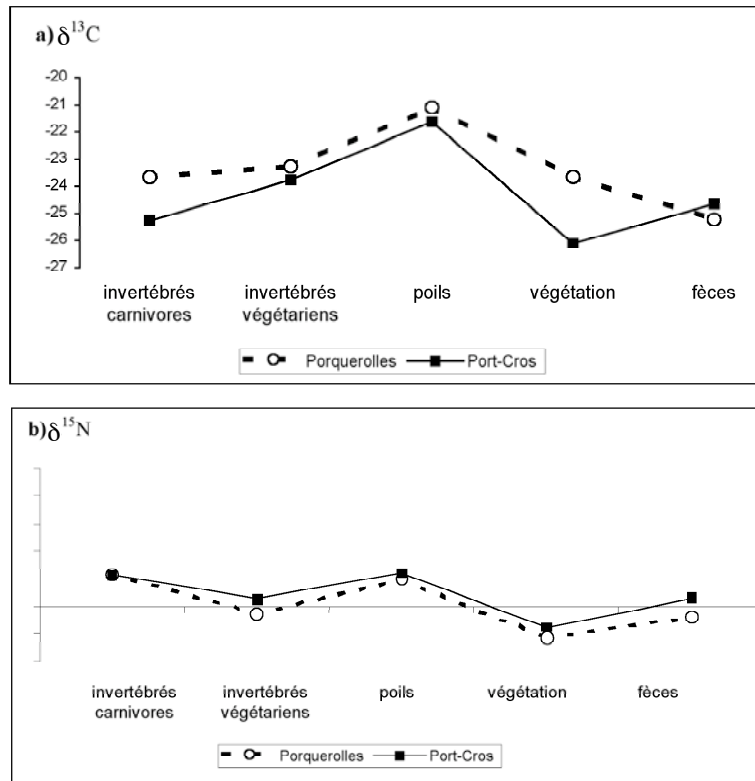


Figure 1 a et b : Valeurs isotopiques en carbone (Fig.a) et en azote (Fig.b) exprimées en ‰ des invertébrés, des poils et fèces de rats et de la végétation, sur Porquerolles et Port-Cros.

large (Fall *et al.*, 1971) que celui d'autres rongeurs des îles méditerranéennes (Granjon & Cheylan, 1990). La catégorie "feuille" représente dans la présente étude le plus gros volume du bol alimentaire (volume moyen de 40,5% pour les deux saisons) suivie par les catégories "baie" (27%) et "graine" (12%) (tab. 1). On retrouve ces résultats chez de nombreux auteurs : Norman (1970) obtient 57,7% de feuilles parmi les 77,2% de la part végétale du bol alimentaire moyen de 254 contenus stomacaux de rat noir en Tasmanie. Parmi les espèces végétales consommées, l'auteur a identifié *Trifolium sp.* (Fabacées) et *Senecio sp.* (Astéracées), similairement à nos résultats. En Nouvelle-Calédonie, la part de graines et de fruits représente 91,6% du bol alimentaire du rat noir dont l'amplitude se trouve réduite (bien que les variétés de fruits et de graines puissent être diverses) (Robinet *et al.*, 1998). Dans une étude sur 76 contenus stomacaux de rats noirs piégés sur cinq îles de Méditerranée, Cheylan (1988) obtient une part végétale comparable à nos données (73 à 99 %), composée principalement d'Astéracées, de Brassicacées et de Fabacées. Cet auteur soutient que les plantes halo-

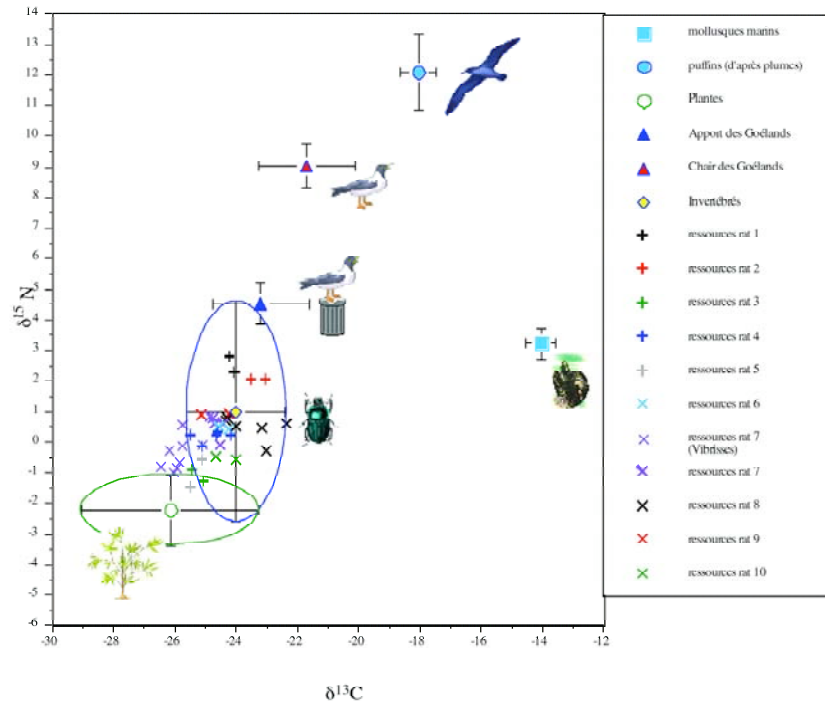


Figure 2 : Valeurs isotopiques en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), exprimées en % des sources alimentaires (moyennes \pm SEM) et des poils de rats en ($n = 10$), prélevés sur l'île de Port-Cros.

philes et nitrophiles sont peu appréciées du rat noir ; or nous avons identifié dans son alimentation des espèces nitrophiles comme *Atriplex sp.* (Chénopodiacées), parfois en quantité importante.

Les résultats des analyses isotopiques mettent en évidence une différence significative en $\delta^{13}\text{C}$ de la végétation entre l'île de Porquerolles ($\delta^{13}\text{C}$ moyen de -23.69‰) et celle de Port-Cros ($\delta^{13}\text{C}$ moyen de -26.15‰). Or, le rapport isotopique en carbone permet de distinguer les plantes en "C₃", en "C₄" et les "CAM" qui fonctionnent selon l'un ou l'autre des types de photosynthèse en réponse aux conditions de l'environnement (Ambrose & Norr 1993; Froment & Ambrose 1995; Bocherens 1997, 1999). En outre, les plantes en "C₃" présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ moins négatives en condition de stress hydrique qu'en condition d'humidité importante (Tieszen 1991; Heaton 1999). Dans les écosystèmes méditerranéens, ce sont les plantes en "C₃" qui prédominent. Cependant, on trouve également des Euphorbiacées ou des Aizoacées, tel que *Carpobrotus*, qui sont des plantes "CAM", fonctionnant selon le type "C₄" en été. Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen étant de $-27.1 \pm 2.0\text{‰}$ pour les "C₃" et

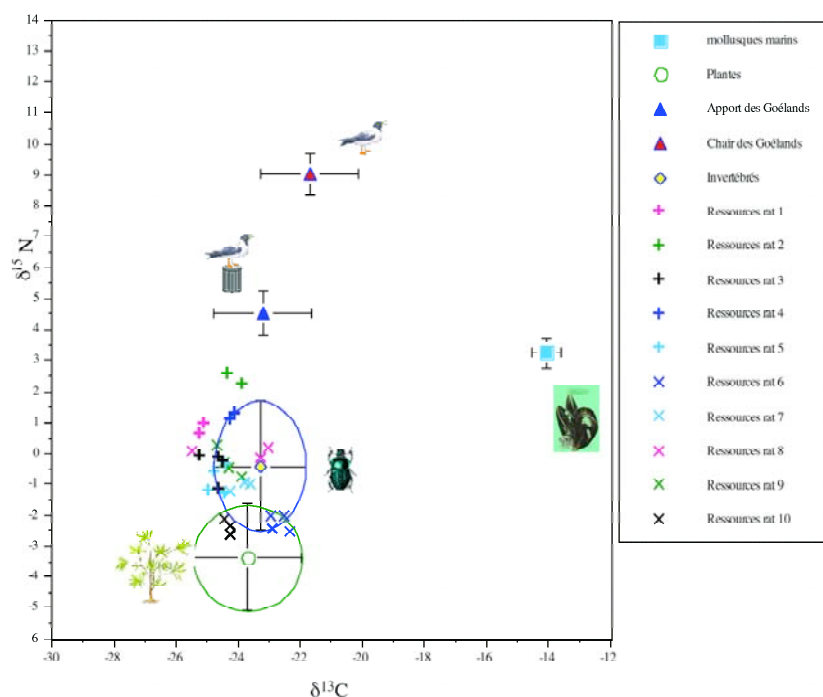


Figure 3 : Valeurs isotopiques en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), exprimées en ‰ des sources alimentaires (moyennes \pm SEM) et des poils de rats en ($n = 10$), prélevés sur l'île de Porquerolles.

de $-13.1 \pm 1.2\text{‰}$ pour les "C₄" (O'Leary 1981), la forte densité de *Carpobrotus* sur le site du Grand Langoustier provoquerait l'augmentation de la valeur moyenne du $\delta^{13}\text{C}$ déterminée pour un ensemble de plantes prélevées sur ce site. Cette hypothèse est renforcée par le fait que *Carpobrotus* présente un $\delta^{13}\text{C}$ significativement différent des autres plantes sur cette île. Cependant, nous avons effectué les prélèvements de *Carpobrotus* en hiver et au début du printemps. A cette période, il ne fait pas encore suffisamment chaud et sec pour que cette plante "CAM" fonctionne en type "C₄".

En comparant les rapports isotopiques en carbone entre les îles de Port-Cros et Porquerolles, nous avons montré que les rats ne suivent pas exactement la même tendance que celle de la végétation. En effet, la différence entre les deux îles pour le $\delta^{13}\text{C}$ des poils est significative, mais plus faible que celle de la végétation. Pour les invertébrés, la différence entre les îles pour le $\delta^{13}\text{C}$ n'est pas significative, ce qui peut s'expliquer par le fait que les invertébrés, en majorité végétariens pour ceux prélevés, sont considérés comme premiers consommateurs dans la chaîne alimentaire. Cela signifie que les plantes n'apportent pas la majorité de la fraction protéique dans l'alimentation des rats.

Les valeurs isotopiques en carbone des fèces sont inférieures à celles des poils. Ce décalage peut s'expliquer simplement par le fait que les fèces contiennent les résidus de nourriture non digérée, c'est-à-dire principalement la lignine des végétaux qui est appauvrie en ^{13}C (Van Bergen & Poole 2002). Si on occulte ce décalage, l'analyse isotopique des fèces amène aux mêmes conclusions quant à la part de chacun des items alimentaires dans la diète des rats des sites étudiés.

Dans notre étude, l'étendue du régime alimentaire du rat noir se compose au minimum de 38 items alimentaires, dont 24 sont communs en hiver et en été. Cette amplitude n'apparaît pas rare, Drever (1997) par exemple trouve un résultat similaire (34 items) pour des rats surmulots d'une île canadienne. Avec une telle amplitude alimentaire, un individu a le choix du type et du nombre d'éléments à consommer, item unique ou en combinaison avec d'autres. Chez *Rattus rattus*, ce nombre varie de 3 à 15 selon la saison, avec une moyenne de 8 items par bol alimentaire ; Clark (1982) obtient une diversité comparable aux îles Galápagos. Conformément aux observations de cet auteur, aucun estomac analysé dans notre étude ne contenait qu'un seul ou deux items, bien que de nombreux items parmi ceux consommés aient été capables, seuls, de rassasier l'individu (Clark, 1982). Chez le surmulot, Drever (1997) obtient un nombre moyen d'items plus faible (2,3) compris entre 1 et 6, pour lequel 22 des estomacs analysés ne contenaient qu'un seul item. Certains items alimentaires entrent plus souvent dans le repas du rat noir, pouvant traduire un " choix alimentaire " (apport nutritionnel de l'item selon les besoins énergétiques de l'individu, selon le sexe, stade de développement et état reproductif d'une femelle : Clark, 1982) ou simplement reflétant l'abondance et la disponibilité saisonnière de la ressource (Fall *et al.*, 1971), comme cela semble être le cas dans notre étude. La présence saisonnière de certaines parties, comme les fruits ou graines, peut l'amener à consommer des feuilles sur la même plante. L'effet saison est en effet significatif pour quelques ressources seulement, dont la fréquence et quantité consommée varient entre l'hiver et l'été. Cette variation saisonnière du bol alimentaire est plus marquée chez *Rattus rattus* sur les îles Macquarie en Subantarctique (Copson, 1986). Zubaid & Gorman (1991) montrent cette variabilité alimentaire saisonnière pour le mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus*, en Ecosse et Wolff *et al.* (1985) pour deux espèces de souris sylvestres, *Peromyscus sp.*, aux Etats-Unis.

En ce qui concerne la variabilité interindividuelle, notre étude isotopique montre que la variance moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ des poils des rats est importante sur Porquerolles et Port-Cros. Sur Port-Cros, on pourrait peut-être rattacher ce phénomène à la forte variance moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ des invertébrés. Les facteurs abiotiques de chaque île peuvent également avoir une certaine influence. L'impact des goélands aurait aussi tendance à homogénéiser les valeurs isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ et donc à en

réduire la variance. Par ailleurs, nous avons montré que les rats ont des rapports isotopiques en carbone et en azote significativement différents sur une même île, ce qui suppose des régimes alimentaires variés à l'intérieur de la population. Notre étude apporte donc la preuve d'une certaine variabilité phénotypique de nature comportementale au sein des populations insulaires de rats, à la base du succès adaptatif de cette espèce.

Par contre, nous n'avons pu mettre en évidence à partir des isotopes l'existence de variations saisonnières du régime alimentaire des rats étudiés. En effet, les variations des valeurs isotopiques de différentes parties du poil chez un même rat ne sont pas significatives. Les conditions des analyses isotopiques devraient sans doute être mieux définies, puisque des variations saisonnières existent (Drummond 1960, Norman 1970). En outre, nous avons évalué en première approche la croissance des poils en rasant une partie du pelage d'un rat. Cette croissance est d'environ 2mm par mois, mais la technique doit être améliorée (par exemple, coloration des poils à l'eau oxygénée) ou modifiée (coupe aux ciseaux, arrachage, etc.). Elle doit également être répétée sur d'autres rats (mâles, femelles, jeunes, sub-adultes, adultes) pour savoir si la croissance varie avec l'âge des animaux.

La variabilité de la diète du rat noir est mise en évidence par l'analyse des contenus stomacaux avec la présence de 15 familles au minimum et 19 espèces végétales consommées, ce qui représente près de 21% des espèces recensées sur l'île de Bagaud par exemple (sans comptabiliser les 79 espèces rares et très rares de l'île). La variabilité individuelle élevée reflète l'utilisation de ressources locales (Granjon & Cheylan, 1990) parmi lesquelles beaucoup d'espèces végétales disponibles dans l'habitat ne sont jamais consommées par le rat noir (Clark, 1982). Cette proportion apparaît plus faible que celle obtenue par Cheylan (1988) pour 17 îlots de Méditerranée (45% à 50%) où il aurait identifié près d'une cinquantaine d'espèces dans les contenus stomacaux de *Rattus rattus*. Ceci s'explique par la comparaison entre plusieurs îlots dont la diversité floristique peut varier grandement ; or comme le rat noir consomme les ressources locales, l'absence de certaines espèces végétales sur un îlot entraîne inévitablement une prédation sur d'autres espèces, habituellement pas ou peu consommées lorsque les ressources alimentaires suffisent à rassasier la population de rongeur (en termes qualitatif et quantitatif).

Malgré la forte variabilité inter-individuelle du bol alimentaire, tant du point de vue qualitatif que quantitatif et quelle que soit la saison, *Rattus rattus* présente la même structure alimentaire stéréotypée dans tous les milieux, avec un ou deux aliments principaux et une série d'items secondaires (éléments traces : Clark, 1982). Dans un repas, l'élément prédominant peut atteindre ou dépasser en volume la moitié du bol

alimentaire. D'autres items, en proportions moins volumineuses, permettent au rat noir de maximiser sa diversité alimentaire en s'assurant de couvrir sa demande (immédiate et ultérieure) énergétique quotidienne. Il "reste" alors un volume d'environ 20% dans notre étude pour diversifier la prise alimentaire avec d'autres items, végétaux ou non, comme par exemple les champignons (Norman, 1970 ; Clark, 1982 ; Wolff *et al.*, 1985, Stallman *et al.*, 2002). Ces "éléments traces", de 1 à 9 par estomac, se trouvent chez près de 90% des individus. A noter que certaines plantes consommées en faible quantité ont été utilisées par l'homme dans la pharmacopée traditionnelle, ce qui pourrait expliquer leur très faible mais quasi-constante présence. De nombreux parasites externes, ingérés lors du toilettage ou stomacaux (comme *Mastophorus muris*) observés dans 78% des estomacs analysés et qui seraient liés à l'ingestion d'arthropodes, hôtes naturels de nombreux parasites (Fall *et al.*, 1971 ; Robinet *et al.*, 1998), justifieraient des actions dépuratives. Pour Clark (1982), une hypothèse à retenir est le "test prudent d'aliments nouveaux", qui donnerait la possibilité permanente de découvrir un item permettant de remplacer une source importante venant à disparaître.

Parmi les items consommés, certains présentent une teneur hydrique supérieure à 70%, tels que les feuilles de *Carpobrotus* sp. qui contiennent près de 80% d'eau (89,8% d'eau, tableau VI ; 77,9% Bourgeois, 2002) et qui représente le quart du volume de feuilles consommées. Cheylan (1988) révèle une consommation représentant environ 20% du régime alimentaire de cette espèce activement recherchée toute l'année, qui lui fournit l'eau nécessaire à sa survie (D'Antonio, 1993 ; Bourgeois, 2002). Toutefois, bien que l'eau libre soit rare sur les îles méditerranéennes étudiées, *Rattus rattus* possède la faculté de se dispenser d'eau libre, ce qui lui confère un avantage certain en milieu insulaire par rapport aux autres mammifères inféodés à l'eau. La teneur hydrique des espèces consommées ne semble pas constituer le seul critère de choix d'un aliment, comme le montrent les valeurs élevées obtenues pour des espèces végétales non identifiées dans les contenus stomacaux d'hiver et d'été et la fréquente consommation de baies de genévriers qui ne contiennent que 25,3% d'eau. D'autres paramètres tels que la valeur énergétique ou encore la toxicité doivent entrer en compte dans ce choix alimentaire, hormis l'accessibilité et l'abondance de la ressource. Par ailleurs, la part indéterminée de tissu végétal demeure assez importante (10% en moyenne) et cache sans doute des espèces végétales supplémentaires à ajouter à l'amplitude du bol alimentaire.

Parmi les espèces végétales identifiées dans le bol alimentaire de *Rattus rattus*, figurent *Atriplex* sp., classée comme " espèce introduite " à Port-Cros par le Parc National, ainsi que *Senecio* sp. considérée " espèce potentiellement envahissante " et *Carpobrotus* sp. qualifiée " d'espèce envahissante à forte dynamique d'expansion, menaçant l'équilibre de la flore et des habitats qu'elle colonise " (D'Onofrio & Crouzet,

2003). En consommant ces espèces invasives, dont le taux de germination peut s'en trouver nettement favorisé (Bourgeois, 2002), le rat noir participe à leur expansion (Courchamp *et al.*, sous presse). Bourgeois (2002) a montré que les fèces de rat noir incluait des graines de *Carpobrotus* sp. plus de 100 m au-delà des zones de *Carpobrotus* sp.. Par ailleurs, Palmer & Pons (2001) ont montré que la composition floristique était significativement corrélée avec l'occurrence du rongeur sur une île (favorisée si absence du rat et inversement). De plus, l'émergence d'une faune et d'une flore non-endémiques, serait partiellement imputable aux oiseaux marins tel que le goéland qui cause sur ces îles un enrichissement du milieu, amenant à un remplacement des espèces locales protégées par des espèces ubiquistes (Médail, 1996 ; Vidal *et al.*, 1998a, 1998b ; Courchamp *et al.*, sous presse).

Concernant cette fois la part animale des estomacs analysés, certains contenaient des poils de *Rattus rattus* (< 1%) et des plumes de duvet d'oiseaux marins (< 1%). Dans un estomac d'été, la présence de touffes de poils encore fixés à l'épiderme suggère la consommation de chair pouvant provenir d'un individu mort naturellement ou dans un piège (tapette en été), sans exclure une prédation (cannibalisme : Norman, 1970). Dans une analyse de 100 fèces prélevés sur une zone de nidification, McDonald *et al.* (1997) en ont trouvé deux qui révélaient l'ingestion de plumes d'espèce non identifiée.

Sur l'île de Port-Cros, Cheylan & Granjon (1985) indiquent dans une étude réalisée sur 13 individus, que le régime alimentaire du rat noir était composé de 71,3% de végétaux, 12,3% d'arthropodes, 5% de gastéropodes et 11,3% d'"oiseaux" au printemps (N = 4) ; 2,5% de végétaux, 97,3% d'arthropodes et 0,3% d'"oiseaux" en été (N = 4) et 34,0% de végétaux, 62,0% d'arthropodes et 4,0% d'"oiseaux" en hiver (N = 5). Les faibles effectifs, avec la forte variabilité inter-individuelle mise en évidence dans notre étude peuvent expliquer les grandes différences avec nos résultats. Notre étude ne nous permet pas de conclure à la prédation sur un oiseau marin simplement d'après l'observation de plumes dans un contenu stomacal. Norman (1970) repère dans certains estomacs des plumes de *Puffinus tenuirostris* pouvant provenir de poussins morts et ne considère pas le rat noir comme un prédateur actif d'oiseaux. En 1988, Cheylan obtient une proportion de 5% de vertébrés en été (oiseaux, 8 cas et mammifères, 1 cas) d'après les contenus stomacaux de 13 individus, sans préciser la nature de ces fragments d'origine animale. Le rat serait responsable de l'extinction (partielle ou totale) de nombreuses espèces d'oiseaux et de petits mammifères comme des chauve-souris (Fellers, 2000 ; Thorsen *et al.*, 2000) ou des reptiles (Moors *et al.*, 1992). Son impact apparaît le plus documenté sur l'avifaune marine, surtout les œufs et les juvéniles (Atkinson, 1985 ; Seto & Conant, 1996 ; Penloup *et al.*, 1997 ; Robinet *et al.*, 1998 ; Hobson *et al.*, 1999 ; Stapp, 2002) ; néanmoins, force est de constater que nombre

des arguments avancés ne permettent pas d'affirmer ces propos (McDonald *et al.*, 1997). De même, alors que Lockley (in McDonald *et al.*, 1997) implique le rat noir dans le déclin des puffins sur des îles écossaises, Brooke (1972) conteste cette relation.

Les analyses isotopiques de Hobson *et al.* (1999) et Stapp (2002) peuvent difficilement certifier que les fortes signatures isotopiques en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) retrouvées chez des rats noirs d'une colonie du bord de mer, par rapport à celles d'individus occupant l'intérieur des terres, correspondent à l'ingestion d'oiseaux marins. En effet, les rongeurs du bord de mer consomment les végétaux qui accumulent l'azote des déjections d'oiseaux marins, les ressources marines (crustacés, etc.) naturellement plus riche en carbone et en azote que les plantes et invertébrés de l'intérieur des terres, sans oublier les restes de repas d'origine marine que ces oiseaux rapportent sur les îles. De fait, la prédation sur des oiseaux marins n'est en général que rarement observée directement comme l'ont constaté Martin *et al.* (2000) et les études sont au mieux basées sur la présence de plumes ou d'os dans les fécès (McDonald *et al.*, 1997). Ainsi, Key *et al.* (1998), ne peuvent affirmer que les plumes retrouvées dans 42 à 68% des fécès de rat résultent d'une prédation, mais suggèrent plutôt un comportement charognard sur les oiseaux tués par les goélands. De plus, le manque d'élément animal (chair, os) retrouvé dans les contenus stomacaux n'autorise pas l'identification d'œuf ni d'oiseau (Robinet *et al.*, 1998). Toutefois, Hobson *et al.* (1999) et Stapp (2002) soulignent que l'analyse des estomacs et des fécès pourrait sous-estimer la consommation d'œufs et de juvéniles dont la digestibilité des tissus est rapide et le volume ingéré souvent faible.

Les figures 3 et 4 présentées ici montre que la végétation et les invertébrés pourraient globalement expliquer à eux-seuls la totalité du régime alimentaire de ces rongeurs sur ces îles. Néanmoins, il faut tenir compte du décalage en ^{15}N de tous les items qui fausse l'interprétation de la part de chacun dans l'alimentation. Le diagramme de Port-Cros suggère un rôle des apports des goélands dans l'alimentation des rats, comme le confirme une étude réalisée parallèlement sur l'archipel de Riou (Cassaing *et al.*, en prép.). Par contre, la part des mollusques marins et des puffins semble négligeable. Notre étude remet donc en cause l'existence d'une prédation régulière de l'ensemble de la population de rats sur les puffins. Cette conclusion est toutefois à nuancer, puisque les analyses isotopiques n'ont été réalisées que sur 10 rats de chaque île. La prédation, si elle existe, pourrait être le fait de quelques individus vivant près du site de nidification des oiseaux, et non de la population entière avec déplacements des animaux lorsque la ressource devient disponible (ponte et élevage des jeunes), comme l'ont montré Drever *et al.* (2000) pour une population de souris *Peromyscus keeni* d'une île canadienne, grâce à des analyses isotopiques. Il s'agirait plu-

tôt alors d'une consommation de cadavres ou d'œufs abandonnés, puisque comme l'a montré Norman (1970), le rat éviterait les puffins adultes, agressifs envers lui.

Les oiseaux marins peuvent constituer une source de nourriture supplémentaire et occasionnelle pendant la période de reproduction pour les individus vivant à proximité de l'aire de nidification, mais n'apparaissent pas comme une ressource principale (McDonald *et al.*, 1997), d'autant plus que bien souvent le rat noir évite d'approcher ces sites de nidification où il se fait agresser par les adultes (obs. pers. pour des goélands sur l'île de Riou, au sud-est de Marseille) de taille plus imposante (Moors *et al.*, 1992). Fleet (1972) aurait montré une intensification marquée de la prédation du rat sur une espèce aviaire lors des mauvaises saisons où la disponibilité des ressources alimentaires pour les rats était insuffisante (Moors *et al.*, 1992). Par ailleurs, son impact sur l'avifaune semblerait dépendre de la taille de l'île où il est présent (impact négligeable sur les grandes îles) et/ou de la nature du sol (impact plus important sur substrat rocheux acide ou neutre : Martin *et al.*, 2000). La connaissance précise de l'impact du rat noir des îles méditerranéennes sur des espèces protégées comme le puffin de Méditerranée, nécessiterait une étude plus poussée avec preuves visuelles à l'appui, au printemps dès la période de reproduction.

En dehors de la consommation directe, le seul dérangement causé par la circulation des rats à proximité des sites de nidification peut être la cause de déclin d'une espèce aviaire, en particulier celles qui nichent en hauteur, dans les arbres ou sur les falaises (Moors *et al.*, 1992). Ainsi, Penloup *et al.* (1997) montrent expérimentalement l'influence du rat noir sur la réduction ou l'extinction de populations insulaires du martinet pâle *Apus pallidus* aux îles Lavezzi. D'autres études ont révélé que la compétition par exploitation, du fait du grand nombre de parties de plantes consommées par les rats, et la compétition pour l'acquisition d'abri ou de site de nidification, ont également nuit à certaines espèces insulaires (Moors *et al.*, 1992).

Toutefois, même lorsqu'il affecte des communautés insulaires, le rat n'est pas la seule cause de déséquilibre de l'écosystème. L'impact causé par les espèces invasives se complexifie en effet lorsque plusieurs espèces interagissent entre elles (Zavaleta *et al.*, 2001). Fréquemment, ces interférences spécifiques forment un réseau stable d'inter-dépendances (Martin *et al.*, 2000) où la suppression d'un seul chaînon peut induire le déséquilibre complet du système, causant de lourdes conséquences sur les éléments les plus sensibles, les espèces autochtones (Courchamp *et al.*, sous presse).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été possible grâce aux financements apportés par le Parc National de Port-Cros (contrats d'étude 01 016 du 16/08/2001 et n° 02 017 du 21/08/2002). Les auteurs tiennent à remercier le personnel du parc national pour son aide apportée sur le terrain, notamment N. Crouzet, P. Vandenbrouck, P. D'Onofrio ainsi que le personnel administratif, notamment R.A. Viviani.

RÉFÉRENCES

- AMBROSE, S.T. & NORR, L. 1993. - Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. In: *Prehistoric Human bone, Archeology at the molecular level* (Ed. par J. B. Lambert & G. Grupe), pp1-33.
- AMBROSE, S.T. 2000. - Controlled diet and climate experiments on nitrogen isotope ratios of rats. In: *Biogeochemical Approaches to Paleodietary Analysis* (Ed. par S. T. Ambrose & M. A. Katzenberg), pp.243-259. New-York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- ATKINSON, I. A. E. 1985. - The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *Conservation of Island Birds* (Ed. By P.J. Moors), 3, 35-81. ICBP Publication, Cambridge, UK.
- BAUMGARTNER, L. L. & MARTIN, A. C. 1939. - Plant histology as an aid in squirrel food-habit studies. *Journal of Wildlife Management*, 3, 266-268.
- BOCHERENS, H. 1997. - Signatures isotopiques dans le collagène des os anciens. *Compte-rendus de la Société de Biologie*, 191, 493-510.
- BOCHERENS, H. 1999. - Isotopes stables et reconstitution du régime alimentaire des hominidés fossiles: une revue. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 11, 261-287.
- BOURGEOIS, K. 2002. - Analyse du rôle des Vertébrés dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus* ssp. (Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen. Rapport de DEA 2002, Université d'Aix – Marseille III.
- BROOKE, M. DE L. 1972. - The Puffin population of the Shiant Islands. *Bird Study*, 19, 1-6.
- CHEYLAN, G. & GRANJON, L. 1985. - Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var) - Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Scientific Reports, Port-Cros National Park*, 11, 109-130.
- CHEYLAN, G. & GRANJON, L. 1987. - Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Lavezzi (Corse du sud) : Abondances, Déplacements et reproduction. *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Nationales de Corse* 12 : 71-91.
- CHEYLAN, G. 1988. - Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin Ecologie*, 19, 417-426.
- CLARK, D. A. 1982. - Foraging behaviour of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*) : meal, structure, sampling, and diet breadth. *Ecology*, 63, 763-772.
- COPSON, G. R. 1986. - The diet of the introduced rodents *Mus musculus* L. and *Rattus rattus* L. on Subantarctic Macquarie Island. *Australian Wildlife Resources*, 13, 441-445.

- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J.-L. & PASCAL, M. - Mammal Invaders on Islands : Impact, Control and Control impact. *Biological Reviews*, sous presse.
- D'ANTONIO, C. M. 1993. - Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*, 74, 83-95.
- DELGADO GARCIA, J. D. 2000. - Selection and treatment of fleshy fruits by the Ship Rat (*Rattus rattus* L.) in the Canarian laurel forest. *Mammalia*, 64, 11-18.
- DENIRO, M. J. & EPSTEIN, S. 1978. - Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45, 495-506.
- DENIRO, M. J. & EPSTEIN, S. 1981. - Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45, 341-351.
- D'ONOFRIO, P. & CROUZET, N. 2003. - Végétaux introduits sur l'île de Port-Cros. Rapport du Parc National de Port-Cros.
- DREVER, M. C. 1997. - Ecology and eradication of Norway rats on Langara Island, Queen Charlotte Islands. Thesis, Simon Fraser University, Burnaby, Canada.
- DREVER, M. C., BLIGHT, L. K., HOBSON, K. A. & BERTRAM, D. F. 2000. - Predation on seabird eggs by Keen's mice (*Peromyscus keeni*) using stable isotopes to decipher the diet of a terrestrial omnivore on a remote offshore island. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 2010-2018.
- DRUMMOND, D. C. 1960. - The food of *Rattus norvegicus* Berk. in an area of sea wall, saltmarsh and mudflat. *Journal of Animal Ecology*, 29, 341-347.
- DUNNET, G. M., HARVIE, A. E. & SMIT, T. J. 1973. - Estimating the proportions of various leaves in the diet of the opossum, *Trichosurus vulpecula* Kerr, by faecal analysis. *Journal of Applied Ecology*, 10, 737-745.
- DUSI, J. L. 1949. - Methods for the determination of food habits by plant microtechniques and histology and their application to cottontail rabbit food habits. *Journal of Wildlife Management*, 13, 295-298.
- FALL, M. W., MEDINA, A. B. & JACKSON, W. B. 1971. - Feeding patterns of *Rattus rattus* and *Rattus exulans* on Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Journal of Mammalogy*, 52, 69-76.
- FELLERS, G. M. 2000. - Predation on *Corynorhinus townsendii* by *Rattus rattus*. *The Southwestern Naturalist*, 45, 1-4.
- FLEET, R. R. 1972. - Nesting success of the Red-tailed Tropicbird on Kure Atoll. *Auk*, 89, 651-659.
- FROMENT, A. & AMBROSE, S. H. 1995. - Analyses tissulaires isotopiques et reconstruction du régime alimentaire en milieu tropical: implications pour l'archéologie. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 7, 79-98.
- GEBCZYNSKA, Z. & MYRCHA, A. 1966. - The method of quantitative determining of the food composition of rodents. *Acta theoriologica Bialowieza*, 11, 385-390.
- GRANJON, L. & CHEYLAN, G. 1990. - Adaptations comportementales des rats noirs *Rattus rattus* des îles ouest-méditerranéennes. *Vie Milieu*, 40, 189-195.
- HANSSON, L. 1970. - Methods of morphological diet micro-analysis in rodents. *Oikos*, 21, 255-266.
- HOBSON, K. A. & CLARK, R. G. 1992. - Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *The Condor*, 94, 189-197.
- HOBSON, K. A. 1999. - Stable-carbon and nitrogen isotope ratios of songbird feathers grown in two terrestrial biomes: implications for evaluating trophic relationships and breeding origins. *The Condor*, 101, 799-805.

- HOBSON, K. A., DREVER, M. C & KAISER, G. W. 1999. - Norway rats as predators of burrow-nesting seabirds: insights from stable isotope analyses. *Journal of Wildlife Management*, 63, 14-25.
- KELLY, J. F. 2000. - Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1-27.
- KERLEY, G. I. H. 1992. - Trophic status of small mammals in the semi-arid Karoo, South Africa. *Journal of Zoology*, 226, 563-572.
- KEY, G., FIELDING, A. H., GOULDING, M. J., HOLM, R. S. & STEVENS-WOODS, B. - 1998. Ship rats *Rattus rattus* on the Shiant Islands, Hebrides, Scotland. *Journal of Zoology*, 245, 228-233.
- LANE, S.G. 1962. - A progress survey of breeding shearwaters on Lion Island faunal Reserve. *Emu*, 62, 202-304.
- MARTIN, J.-L., THIBAUT, J.-C. & BRETAGNOLLE, V. 2000. - Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology*, 14, 1452-1466.
- MCDONALD, R. A., HUTCHINGS, M. R. & KEELING, J. G. M. 1997. - The status of Ship Rats *Rattus rattus* on the Shiant Islands, outer Hebrides, Scotland. *Biological Conservation*, 82, 113-117.
- MÉDAIL, F. 1996. - Flore et végétation des îlots satellites du Parc National de Port-Cros. Rapport du Parc National de Port-Cros.
- MILLER, C. J. & MILLER, T. K. 1995. - Population dynamics and diet of rodents on Rangitoto Island, New Zealand, including the effect of a 1080 poison operation. *New Zealand Journal of Ecology*, 19, 19-27.
- MIZUTANI, H., FUKUDA, M., KABAYA, Y. & WADA, E. 1990. - Carbon isotope ratio of feathers reveals feeding behavior of cormorants. *The Auk*, 107, 400-437.
- MIZUTANI, H., KABAYA, Y. & WADA, E. 1991. - Nitrogen and carbon isotope compositions relate linearly in cormorant tissues and its diet. *Isotopenpraxis*, 27, 166-168.
- MIZUTANI, H., FUKUDA, M. & KABAYA, Y. 1992. - ¹³C and ¹⁵N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology*, 73, 1391-1395.
- MONTGOMERY, S.S.J. & MONTGOMERY, W.I. 1990. - Intra-population variation in the diet of the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Journal of Zoology*, 222, 641-651.
- MOORS, P. J., ATKINSON, I. A. E. & SHERLEY, G. H. 1992. - Reducing the rat threat to island birds. *Bird Conservation International*, 2, 93-114.
- NORMAN, F. I. 1970. - Food preferences of an insular population of *Rattus rattus*. *Journal of Zoology*, 162, 493-503.
- O'LEARY, M. H. 1981. - Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 20, 553-567.
- PALMER, M. & PONS, G. X. 2001. - Predicting rat presence on small islands. *Ecography*, 24, 121-126.
- PENLOUP, A., MARTIN, J.-L., GORY, G., BRUNSTEIN, D. & BRETAGNOLLE, V. 1997. - Distribution and breeding success of pallid swifts, *Apus pallidus*, on Mediterranean islands : nest predation by the roof rat, *Rattus rattus*, and nest site quality. *Oikos*, 80, 78-88.
- ROBINET, O., CRAIG, J. L. & CHARDONNET, L. 1998. - Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. *Biological Conservation*, 86, 223-232.

- ROGERS, L. M. & GORMAN, M. L. 1995. - The diet of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* on set-aside land. *Journal of Zoology London*, 235, 77-83.
- SETO, N. W. H. & CONANT, S. 1996. - The effects of rat (*Rattus rattus*) predation on the reproductive success of the Bonin Petrel (*Pterodroma hypoleuca*) on Midway Atoll. *Journal of the Colonial Waterbird Society*, 19, 171-185.
- STALLMAN, E. L. & G., H. W. 2002. - Selective foraging and food distribution of high-elevation yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Journal of Mammalogy*, 83, 576-584.
- STAPP, P. 2002. - Stable isotopes reveal evidence of predation by ship rats on seabirds on the Shiant Islands, Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 39, 831-840.
- STAPP, P. & POLIS, G. A. 2003. - Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia*, 134, 496-504.
- THORSEN, M., SHORTEN, R., LUCKING, R. & LUCKING, V. 2000. - Norway rats (*Rattus norvegicus*) on Frégate Island, Seychelles : the invasion, subsequent eradication attempts and implications for the island's fauna. *Biological Conservation*, 96, 133-138.
- TIESZEN, L. L. 1991. - Natural variations in the carbon isotope values of plants: implications for archaeology, ecology, and paleoecology. *Journal of Archaeological Science*, 18, 227-248.
- TIESZEN, L. L., BOUTTON, T. W., TESDAHL, K. G. & SLADE, N. A. 1983. - Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57, 32-37.
- VAN BERGEN, P. F. & POOLE, I. 2002. - Stable isotopes of wood: a clue to palaeoclimate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 182, 31-45.
- VIDAL, P. (1986). - Premières observations sur la biologie de la reproduction du puffin des anglais yelkouan *Puffinus puffinus yelkouan* sur les îles d'Hyères. Pp 58-62 in : *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse* ; Annales du CROP n° 2, Aix en Provence, 88 pages.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F., TATONI, T., ROCHE, P. & VIDAL, P. 1998b. - Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of south-east France). *Biological conservation*, 84, 235-243.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F., TATONI, T., VIDAL, P. & ROCHE, P. 1998a. - Functional analysis of the newly established plants induced by nesting gulls on Riou archipelago (Marseille, France). *Acta Oecologica*, 19, 241-250.
- WILLIAMS, O. 1962. - A technique for studying microtine food habit. *Journal of Mammalogy*, 43, 365-368.
- WOLFF, J. O., DUESER, R. D. & BERRY, K. S. 1985. - Food habits of sympatric *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy*, 66, 795-798.
- ZAVALETA, E. S., HOBBS, R. J. & MOONEY, H. A. 2001. - Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 454-459.
- ZOTIER, R. (1992). - *Biogéographie des oiseaux marins de Méditerranée et écologie d'un Procellariiforme endémique: le puffin de Méditerranée*. Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 168 pp + annexes.
- ZUBAID, A. & GORMAN, M. L. 1991. - The diet of the wood mice *Apodemus sylvaticus* living in a sand dune habitat in North-East Scotland. *Journal of Zoology, London*, 225, 227-232