

# **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)**

Lise RUFFINO<sup>1-2\*</sup> et Eric VIDAL<sup>1-3</sup>

<sup>1</sup>Université Paul Cézanne, IMEP IRD193 - CNRS6116, 13545 Aix en Provence, France

<sup>2</sup>Section of Ecology, Department of Biology, University of Turku, 20014 Turku, Finland

<sup>3</sup>IMEP IRD193 - CNRS6116, Centre IRD de Nouméa, 101 Promenade Roger Laroque, BPA5, 98848 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie

\*Contact : lisruffino@gmail.com

**Résumé.** Le climat méditerranéen évolue vers des épisodes de sécheresse de plus en plus fréquents, réduisant la disponibilité des ressources. A l'inverse, l'accroissement de certaines activités humaines fournit indirectement de nouvelles ressources aux populations introduites de rats noirs des îles du bassin méditerranéen. L'objectif de cette étude a été de déterminer le rôle joué par les ressources d'origine anthropique (dérivées des goélands leucophées et des *Carpobrotus* spp.) et les conditions environnementales (précipitations) sur le taux de croissance et la masse corporelle des rats noirs de l'île de Bagaud, Parc national de Port-Cros, France. Pour cela, 14 sessions de capture-recapture ont été conduites au cours de deux années successives présentant des conditions environnementales contrastées. Les résultats montrent que le taux de croissance des jeunes rats noirs est plus faible en absence de ressources d'origine anthropique et que les bénéfices apportés par ces ressources sont plus prononcés durant l'année présentant un fort déficit hydrique. Ainsi, la présence de goélands et des taxons *Carpobrotus* sur les îles méditerranéennes pourrait permettre de stabiliser la dynamique de population des rats noirs sur le long terme. La limitation des effectifs de goélands et l'éradication des *Carpobrotus* sont recommandées afin de limiter l'impact des rats noirs sur les écosystèmes insulaires.

**Mots-clés :** condition corporelle, îles méditerranéennes, rats introduits, ressource d'origine anthropique.

**Abstract.** Influence of resources derived by yellow-legged gulls *Larus michahellis* and iceplant *Carpobrotus* spp. on the body mass of black rats *Rattus rattus* on Bagaud Island (Port-Cros national Park, France). In the Mediterranean, climate changes towards more drought events, reducing the availability of resources. However, the increase in human activities indirectly provides new resources to introduced black rat populations on Mediterranean islands. The aim of this study was to assess the role of anthropogenic resources (driven by yellow-legged gulls and *Carpobrotus* spp.) and environmental conditions (rainfall) on the growth rate and body mass of black rats on Bagaud

Island, Port-Cros national Park, France. Fourteen capture-recapture sessions were conducted over two years with varying environmental conditions. Our results showed that the mean growth rate of young black rats was lower in the absence of anthropogenic resources and the benefits provided by these resources were more pronounced during the dry year. Therefore, the occurrence of gulls and *Carpobrotus* taxa on Mediterranean islands may help stabilize black rat population dynamics over time. The reduction of gull numbers and the eradication of *Carpobrotus* are recommended in order to limit the impacts of invasive rats on island ecosystems.

**Keywords:** body condition, introduced rats, Mediterranean islands, anthropogenic resources.

## Introduction

L'introduction d'espèces par l'Homme sur les îles représente une cause majeure de perte de biodiversité à l'échelle mondiale (Sax et Gaines, 2008 ; Berglund *et al.*, 2009). Les rongeurs du genre *Rattus* ont été introduits sur la grande majorité des archipels de la Planète et exercent un impact fort sur les communautés végétales et animales natives de ces îles (Atkinson, 1985 ; Courchamp *et al.*, 2003). Dans une perspective de gestion efficace des populations de rongeurs introduits sur les îles, il apparaît essentiel de mieux comprendre les facteurs influençant la dynamique de leurs populations et identifier ceux qui favorisent leur maintien.

La plasticité trophique des rats ainsi que leur capacité à s'adapter rapidement à des environnements changeants ont souvent été mis en avant pour expliquer leur succès d'invasion et leur maintien sur les îles (Clark, 1981 ; Towns *et al.*, 2006 ; Caut *et al.*, 2008). En absence de prédateurs sur les îles, les rats figurent souvent parmi les consommateurs de plus haut niveau trophique. Ainsi, la dynamique de leurs populations (e.g. taux de croissance des individus, reproduction, taille de population, survie) est modulée par l'abondance et la qualité des ressources (processus ascendants ou « bottom-up ») présentes dans le milieu (Ruffino, 2010 ; Russell et Ruffino, 2012). Sur les îles présentant un niveau de productivité primaire terrestre faible, l'apport d'eau douce par les précipitations joue un rôle primordial dans l'accroissement de la biomasse végétale et donc dans l'abondance des ressources disponibles pour les consommateurs herbivores (e.g. Anderson *et al.*, 2008).

Depuis les dernières décennies, des enrichissements trophiques importants sont apparus sur les îles de Méditerranée. L'intensification des activités humaines dans le bassin méditerranéen se traduit par un apport croissant de nouvelles ressources d'origine anthropique sur les îles. Par exemple, l'installation de colonies de goélands leucophées *Larus michahellis* (Naumann) sur les îles ou l'expansion de certaines plantes exotiques succulentes sur le liseré côtier (e.g. *Carpobrotus* spp., *Opuntia* spp., *Agave* spp., Hulme, 2004) fournissent des ressources supplémentaires aux populations de rats noirs *R. rattus* (Linnaeus) résidentes. L'accroissement exponentiel des effectifs de goélands leu-

cophées au nord-est du bassin méditerranéen (Vidal *et al.*, 1998a) a contribué à modifier radicalement la composition des communautés de plantes (Vidal *et al.*, 1998b) et d'arthropodes (Orgeas *et al.*, 2003) indigènes des îles. Les secteurs colonisés par les goélands sont caractérisés par des communautés de plantes fortement enrichies en azote et phosphore, du fait de la déposition de larges quantités de guano (Vidal *et al.*, 1998b). En nichant sur les îles, les goélands apportent également déchets et autres restes d'aliments. Enfin, durant la période de reproduction des goélands, les œufs et carcasses de poussins ou d'adultes représentent des ressources de haute qualité nutritive potentiellement disponibles pour les rats noirs. Originaires d'Afrique du Sud, *Carpobrotus edulis* (Linnaeus) et *Carpobrotus affine acinaciformis* (Linnaeus) ont été introduits sur le littoral et les îles de Provence au début du XIX<sup>ème</sup> siècle comme plantes ornementales et fixatrices des dunes (Gouffé de la Cour, 1813). Leur prolifération menace gravement la flore littorale et notamment les communautés végétales à haute valeur patrimoniale (Passetti, 2009). Les taxons *Carpobrotus* produisent des fruits charnus de grande taille, riches en eau et en sucre (Bourgeois, 2002), qui sont abondamment consommés par les rats noirs durant la période estivale, lorsque les conditions trophiques sont défavorables sur les îles méditerranéennes (Bourgeois *et al.*, 2005).

L'étude a été conduite sur la réserve naturelle intégrale de l'île de Bagaud, Parc national de Port Cros, France, où rats noirs, goélands leucophées et *Carpobrotus* spp. coexistent. Une étude préliminaire conduite en 2006-2009 couplant écologies trophique et spatiale (Ruffino, 2010 ; Ruffino *et al.*, 2011) a montré que, sur l'île de Bagaud, les rats noirs exploitaient les ressources apportées par les goélands et *Carpobrotus* spp. durant toute l'année. Ruffino (2010) souligne notamment l'importance des ressources d'origine anthropique et de l'apport d'eau douce par les précipitations dans l'amélioration de certains paramètres populationnels comme la reproduction, la taille de population ou la survie des rats noirs. L'objectif de la présente étude est d'étudier le rôle joué par les ressources d'origine anthropique (i.e. goélands et *Carpobrotus*) et les conditions environnementales (i.e. précipitations) sur le taux de croissance et la masse corporelle des rats noirs.

## **Matériel et méthodes**

### **Site d'étude**

L'île de Bagaud (43°00'42 N, 6°21'45 E ; 58 ha ; 1.48 km x 0.59 km) est située dans l'archipel des îles d'Hyères, à 7.5 km de la côte provençale, en mer Méditerranée. L'île possède un substrat siliceux et l'altitude maximale s'élève à 57 m. 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. L'archipel des îles d'Hyères reçoit  $625 \pm 187$  mm d'eau en moyenne chaque année (station météorologique du Levant, située à

6 km de l'île de Bagaud, pour la période 1999-2008) et les températures moyennes mensuelles varient entre 9.5°C (janvier) et 24.4°C (août). L'étude a été conduite au cours de deux années présentant des conditions environnementales contrastées en termes de précipitations. Les précipitations annuelles reçues en 2007 et 2008 au Levant ont été égales à 403 mm et 804 mm, respectivement. L'année 2007 constitue l'année la plus sèche de la décennie 1999-2008, elle est d'ailleurs significativement inférieure à la moyenne, alors que l'année 2008 figure parmi les deux années ayant reçu les précipitations les plus élevées. Bien que figurant à l'intérieur de l'intervalle des variations de la moyenne, nous parlerons par la suite d'une année « plus humide ».

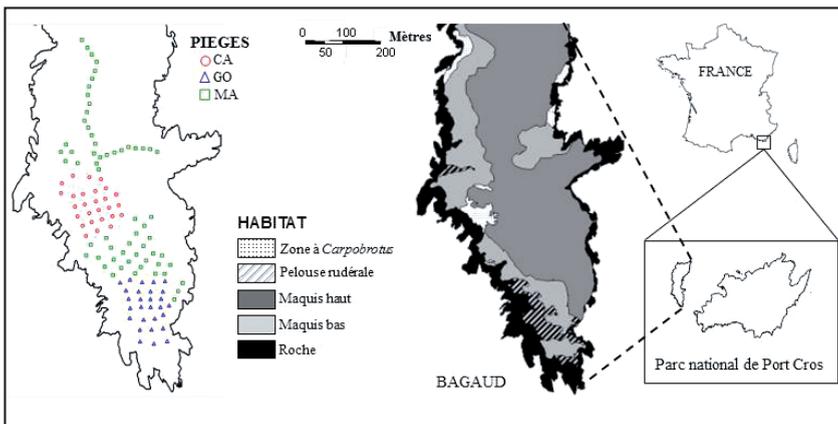
### **Description des habitats**

La partie sud-est de l'île de Bagaud est couverte par une mosaïque de trois habitats distincts en termes d'abondance et qualité des ressources présentes : deux habitats modifiés par les activités humaines et un habitat indigène. (1) La partie située à l'extrémité sud de l'île comporte une colonie de goélands leucophées établie depuis 1930 (~100 couples/ha en 2006 Duhem *et al.*, 2006). Le secteur occupé par la colonie est composé d'une pelouse rudérale enrichie en azote et caractérisée par les familles de taxons suivantes : Fabaceae, Poaceae et Juncaceae. L'influence de la colonie de goélands est maximale au printemps (mars-mai) lorsque le couvert végétal se développe et un nombre croissant d'œufs de grosse taille (~75cm<sup>3</sup>) et de poussins devient disponible pour des prédateurs ou charognards comme les rats noirs. Les analyses de régime alimentaire conduites en 2006 confirment la présence de plantes enrichies en azote, de coquilles d'œufs et de plumes de goélands dans les estomacs et fèces de rats noirs (Ruffino *et al.*, 2011). Les rats ont également été observés dérochant des restes d'aliments ou déchets apportés par les goélands pour nourrir leurs poussins. (2) La zone à *Carpobrotus* considérée pour cette étude est située sur la partie sud-est de l'île, en contrebas de la batterie sud. Un secteur de 1500 m<sup>2</sup> est colonisé par *Carpobrotus edulis* et *C. affine acinaciformis* pouvant également former des hybrides. Chaque année, les taxons *Carpobrotus* produisent des fruits de grande taille (~19 x 26 mm) correspondant en moyenne à 112 500 fruits (75 fruits/m<sup>2</sup> ; 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 énergie (310 kJ/100 g poids sec), glucides (16.5%) et eau (80%) (Bourgeois, 2002). Les fruits de *Carpobrotus* sont largement consommés par les rats noirs tout au long de l'année et les rats profitent d'une ressource enrichie en eau et en énergie durant l'été et l'hiver lorsque les ressources du maquis alentour sont moins abondantes (Ruffino *et al.*, 2011). (3) La grande majorité de l'île est recouverte par un maquis indigène dense, ne recevant pas de ressources d'origine anthropique, mais caractérisé par les essences suivantes : *Pinus halepensis*, *Erica arbo-*

rea, *Myrtus communis*, *Arbutus unedo*, *Phyllirea* spp., *Pistachia lentiscus* et *Juniperus phoenicea*.

### Piégeage des rats

Un total de 117 stations permanentes de piégeage a été mis en place sur la partie sud-est de l'île entre avril 2007 et janvier 2009, couvrant les trois habitats d'intérêt (maquis, colonie de goélands, zone à *Carpobrotus*), soit une surface totale de 4.25 ha. Chaque station de piégeage comportait un piège-cage (BTS Mécanique, France), et était espacée de la station suivante de 20 à 25 m en fonction du couvert végétal. Au cours des 22 mois de suivi, 14 sessions de capture ont été conduites à intervalles variant de 26 à 122 jours. Les pièges ont été appâtés avec du beurre de cacahuète avant le coucher de soleil, déployés pour une durée de 3 à 8 nuits consécutives en fonction des conditions météorologiques et relevés avant 9:00. Lorsque les nuits étaient froides et humides, de la paille et du coton ont été ajoutés à l'intérieur des pièges afin de fournir aux rats un matériel de protection. Chaque rat nouvellement capturé a été marqué individuellement grâce à une puce sous cutanée à identification unique (FDX-B, IER Paris, France). A chaque capture, les rats ont été sexés, pesés ( $\pm 2.5$  g) et leur maturité sexuelle a été relevée, avant de les relâcher.



**Figure 1.** Cartographie de l'île de Bagaud et zone de capture couvrant les trois habitats étudiés (CA = zone à *Carpobrotus*, GO = colonie de goélands leucophées, MA = maquis indigène).

### Taux de croissance et masse corporelle

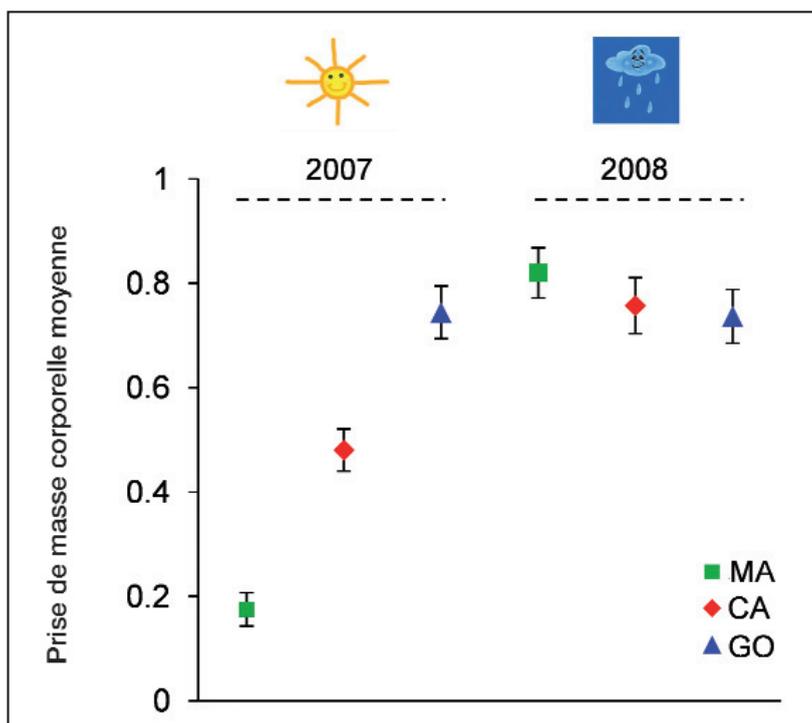
Pour chaque habitat et au cours de chaque année, un indice de condition corporelle a été relevé pour les jeunes rats de l'année. L'indice de condition corporelle considéré pour cette étude correspond aux gains et pertes moyens de masse corporelle des individus au cours des six premiers mois de leur vie. Puisque certains individus ont été capturés plusieurs fois au cours d'une même session, la masse corporelle à

la première capture a été utilisée comme masse corporelle de référence pour une session donnée. La différence de masse corporelle entre deux sessions successives a été divisée par le nombre de jours écoulés entre deux mesures et exprimée en  $\text{g.jour}^{-1}$  (Harris et MacDonald, 2007).

Les racines carrées des données de prise ou perte de poids ont été utilisées (différence de poids + constante) et la normalité de la distribution de la variable a été vérifiée. Au total, deux à cinq mesures de masse corporelle ont été prises pour chaque individu durant leurs six premiers mois de vie. Par conséquent, afin de limiter les biais de pseudoréplication des mesures pour chaque individu, des modèles linéaires mixtes ont été utilisés dans le but de tester les effets de l'habitat et de l'année sur la différence moyenne de masse corporelle des jeunes rats pour chaque sexe (les sexes ont été analysés séparément). Les facteurs Habitat et Année ont été traités comme facteurs indépendants fixes, alors que les individus ont été traités comme un facteur indépendant aléatoire (Sokal et Rolf, 1995).

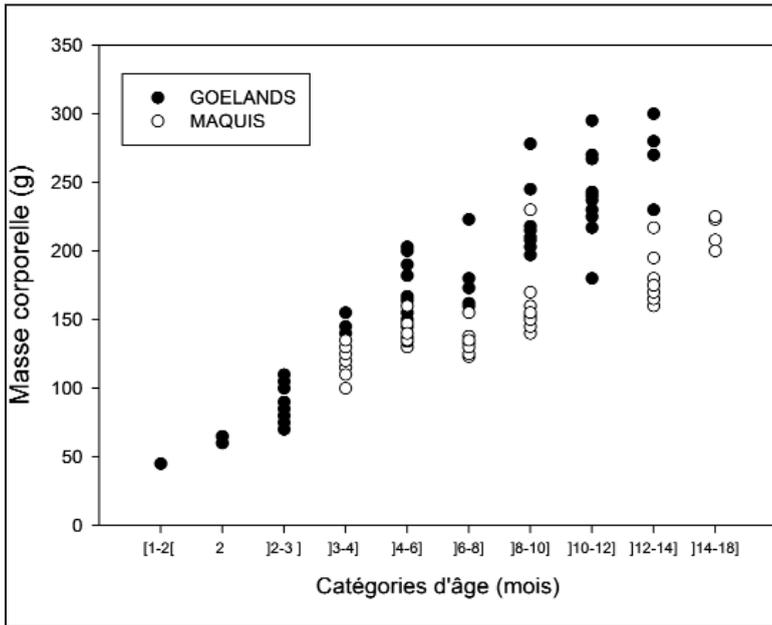
## Résultats

La reproduction des rats noirs est principalement saisonnière sur l'île de Bagaud (Ruffino, 2010). L'ensemble des jeunes rats considérés pour cette étude est issu des cohortes de printemps/été, pour les deux années 2007 et 2008. Les résultats des modèles linéaires mixtes ont révélé un effet significatif de l'Habitat, de l'Année et de l'interaction Habitat\*Année sur le changement de masse corporelle des jeunes rats, à la fois pour les mâles et femelles. Durant l'année sèche 2007, la prise de poids moyenne par jour (sexes confondus) a été significativement plus élevée chez les jeunes rats occupant la colonie de goélands (Fig. 2). Au contraire, les jeunes rats occupant l'habitat de maquis ont grossi moins rapidement, perdu du poids durant l'automne et l'hiver, et une partie significative d'entre eux n'a plus été recapturée au cours des sessions successives, suggérant un taux de mortalité important des jeunes rats en hiver dans l'habitat de maquis. Par contre, au cours de l'année suivante 2008, plus humide, aucune différence de taux de croissance n'a été mesurée entre les trois habitats. Les jeunes rats issus de l'habitat de maquis ont grossi significativement plus vite en 2008 qu'en 2007 pour atteindre un taux de croissance similaire à celui des rats issus de la colonie de goélands. Pour tous les habitats combinés, les jeunes mâles ont grossi plus vite en 2008 ( $0.86 \text{ g.jour}^{-1} \pm 0.32 \text{ DS}$ ) qu'en 2007 ( $0.53 \text{ g.jour}^{-1} \pm 0.41 \text{ DS}$ ) comparés aux jeunes femelles (2008 :  $0.70 \text{ g.jour}^{-1} \pm 0.37 \text{ DS}$  ; 2007 :  $0.50 \text{ g.jour}^{-1} \pm 0.36 \text{ DS}$ ).



**Figure 2.** Comparaison du taux de croissance (exprimé par la prise de masse corporelle moyenne g.jour<sup>-1</sup>) des jeunes rats durant les six premiers mois de vie entre deux années consécutives (2007 : année sèche ; 2008 : année plus humide) dans trois habitats (MA = maquis indigène ; CA = zone à *Carpobrotus* ; GO = colonie de goélands leucophées).

Comme une différence importante de taux de croissance a été observée entre les jeunes rats issus de la colonie de goélands et ceux du maquis durant l'année 2007, nous avons comparé l'évolution moyenne de la masse corporelle des rats résidents de ces deux habitats en fonction de leur âge. Au cours de 14 sessions de piégeage, les plus jeunes rats capturés pesaient 25-45 g. L'âge des jeunes rats a été estimé à l'aide de données répertoriées dans la littérature pour le rat noir. Selon Faugier et Pascal (2006), l'âge des jeunes rats noirs pesant 30-40 g a été estimé à trois semaines, alors que l'âge de ceux pesant 70-80 g a été estimé à 8 semaines. En se basant sur ces relations âge-masse corporelle, l'âge relatif des individus a été estimé en prenant en compte le temps séparant deux captures successives. Agés de 8-10 mois, la masse corporelle moyenne des rats issus de la colonie de goélands était de 215.4 g ( $DS = 28.8$  ; max = 278 g), alors que les individus de même âge issus de l'habitat de maquis pesaient en moyenne 159.4 g ( $DS = 23.4$  ; max = 230 g). A 12-14 mois, les rats issus de la colonie de goélands ont atteint des masses corporelles plus élevées ( $270.0 \pm 29.4$  g) que les rats issus de l'habitat de maquis ( $175.6 \pm 17.0$  g ; Fig. 3).



**Figure 3.** Evolution de la masse corporelle des rats issus de l'habitat indigène de maquis et de la colonie de goélands leucophées en fonction de leur âge. Les individus considérés correspondent aux rats résidents (capturés au moins deux fois dans le même habitat).

## Discussion

La présente étude conduite sur l'île de Bagaud a montré que le taux de croissance des jeunes rats noirs était corrélé à la présence de ressources d'origine anthropique (dérivées des goélands leucophées et de *Carpobrotus*) et que les bénéfices apportés par ces ressources étaient plus prononcés durant l'année présentant un fort déficit hydrique. En 2007, les jeunes rats ont grossi 4 à 2.6 fois plus vite dans la colonie de goélands et la zone à *Carpobrotus*, respectivement, que dans l'habitat de maquis indigène. Les jeunes rats issus de l'habitat de maquis semblent avoir fortement souffert de l'été chaud et sec et de l'hiver pauvre en ressources et la chute de masse corporelle pour certains a sans doute été fatale durant l'hiver 2007. Lorsque les populations de rongeurs sont limitées par les ressources, la prise de poids des individus est contrôlée par l'abondance et la qualité des ressources (Banks et Dickman, 2000 ; Eifler *et al.*, 2003 ; Harris *et al.*, 2007). Cependant, l'effet de l'apport de ressources enrichies sur les populations de consommateurs terrestres est d'autant plus important lorsque le gradient de productivité entre les compartiments donneur et receveur est prononcé, suggérant un effet plus accru sur les îles présentant une productivité primaire faible. Cela a été notamment largement docu-

menté sur les îles arides du détroit de Californie (Anderson *et al.*, 2008) mais aussi sur la côte Péruvienne hyper aride (Catenazzi et Donnelly, 2007) où l'apport de ressources d'origine marine (via les oiseaux marins et les algues) joue un rôle primordial dans la dynamique des populations d'arthropodes et de vertébrés résidentes. Sur des systèmes aussi peu productifs, la biomasse végétale et les populations d'herbivores ne pourraient pas être maintenues aux niveaux observés sans l'apport de ressources d'origine allochtone enrichies en nutriments (Polis *et al.*, 1997). Nos résultats appuient donc l'idée que l'apport de ressources supplémentaires par les goélands et les *Carpobrotus* sur l'île de Bagaud serait essentiel pour maintenir, chez les rats noirs, une condition corporelle de bonne qualité lorsque les conditions environnementales sont sèches et les ressources du maquis indigènes relativement plus pauvres.

Un taux de croissance plus rapide chez les jeunes individus pourrait traduire une stratégie d'investissement accéléré de l'énergie dans la reproduction : les jeunes individus atteindraient la maturité sexuelle plus rapidement et maximiseraient ainsi leur effort reproducteur avant l'arrivée des saisons froides et pauvres en ressources (Eifler *et al.*, 2003). Cependant, cette hypothèse ne peut pas être validée sur l'île de Bagaud puisque la reproduction semble être saisonnière en Méditerranée (principalement au printemps ; Cheylan, 1988 ; Ruffino, 2010) et aucune observation de rats se reproduisant durant les premiers mois de leur vie n'a été faite. Une hypothèse plus probable serait que l'énergie dérivée des ressources enrichies serait investie majoritairement dans la condition corporelle, permettant ainsi de faire face aux saisons froides et pauvres en ressources. Par ailleurs, les rats s'alimentant dans la colonie de goélands ont fréquemment atteint des masses corporelles supérieures à 300 g (Annexe 1) après une année de vie. Des masses corporelles aussi importantes ne sont pas si communes pour les rats noirs, mais ont déjà été observées sur d'autres systèmes insulaires colonisés par des oiseaux marins, et reflètent probablement l'exploitation de ressources riches en protéines (œufs, carcasses, restes d'aliments). Une masse corporelle plus importante pourrait favoriser la dominance sociale et les comportements agonistiques envers les individus conspécifiques non familiers, et par conséquent une protection plus efficace du territoire (Spencer et Cameron, 2003) et probablement une capacité d'impact supérieure sur les proies indigènes.

Au cours de l'année plus humide 2008, le taux de croissance moyen des jeunes rats issus de l'habitat de maquis a augmenté de manière importante pour atteindre un niveau similaire à celui des rats issus des habitats non indigènes. Ce résultat semble suggérer que les rats issus du maquis ont exprimé une meilleure condition corporelle en 2008 qu'en 2007, laquelle est probablement liée à des ressources plus

abondantes durant l'année 2008 plus humide. Une forte corrélation entre l'apport d'eau douce par les précipitations et l'effort de reproduction, la taille de population et la survie des rats noirs a déjà été montrée sur l'île de Bagaud (Ruffino, 2010 ; Russell et Ruffino, 2012). Par ailleurs, dans les écosystèmes arides continentaux (Clark, 1981 ; Madsen et Shine, 1999 ; Ernest *et al.*, 2000) et insulaires (Stapp et Polis, 2003), l'arrivée massive d'eau douce est connue pour générer un accroissement de la productivité primaire terrestre et moduler la dynamique de population des petits mammifères herbivores. Le résultat de la présente étude montre ainsi que les conditions environnementales peuvent également affecter le taux de croissance des jeunes rats noirs, et souligne le fort potentiel des populations de rats noirs à s'adapter aux changements des conditions trophiques en Méditerranée.

## Conclusion et perspectives de gestion

La présence de goélands leucophées et de *Carpobrotus* sur les îles de Méditerranée semble jouer un rôle important dans la dynamique de populations de rats noirs introduits. Lorsque les conditions environnementales sont sèches, l'apport de ressources d'origine anthropique et de haute qualité nutritive pourrait permettre d'améliorer la condition corporelle des rats et ainsi stabiliser les populations au fil des générations et assurer leur maintien sur le long terme. Dans une perspective d'évolution annoncée des conditions environnementales vers des épisodes de sécheresse plus extrêmes et fréquents en Méditerranée, ce scénario est important à considérer pour la gestion efficace des populations de rats noirs. Face à ce constat, la limitation des effectifs de goélands leucophées et l'éradication des *Carpobrotus* sont fortement recommandées pour limiter les impacts causés par les rats noirs sur les écosystèmes insulaires.

**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 IMEP pour leur aide sur le terrain. 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

- ANDERSON W.B., WAIT D.A., STAPP P. 2008. - Resources from another place and time : responses to pulses in a spatially subsidized system. *Ecology*, 89: 660-670.
- 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.
- BANKS P.B., DICKMAN C.R. 2000. - Effects of winter food supplementation on reproduction, body mass, and numbers of small mammals in montane Australia. *Can. J. Zoo.*, 78: 1775-1783.

- BERGLAND H., JAREMO J., BENGTTSSON G. 2009. - Endemism predicts intrinsic vulnerability to nonindigenous species on islands. *Am. Nat.*, 174: 94-101.
- BOURGEOIS 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.
- BOURGEOIS K., SUEHS C.M., VIDAL E., MDEDAIL F. 2005. - Invasional meltdown potential: facilitations between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience*, 12: 248-256.
- CATENAZZI A., DONNELLI M.A. 2007 - The *Ulva* connection: Marine algae subsidize terrestrial predators in coastal Peru. *Oikos*, 116: 75-86.
- CAUT S., ANGULO E., COURCHAMP F. 2008. - Diet shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *J. Appl. Ecol.*, 45: 428- 437.
- CHEYLAN G. 1988. - Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bull. Ecol.*, 19 : 417-426.
- CLARK D.A. 1981. - Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos. *Biotropica*, 13: 182-194.
- COURCHAMP F., CHAPUIS J.L., PASCAL M. 2003. - Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, 78: 347-383.
- DUHEM C., VIDAL E., SADOUL N. 2006.- Programme de recherche sur les populations de Goélands leucophées des îles d'Hyères. Rapport final au Parc national de Port-Cros.
- EIFLER M.A., SLADE N.A., DOONAN T.J. 2003. - The effect of supplemented food on the growth rates of neonatal, young, and adult cotton rats (*Sigmodon hispidus*) in north-eastern Kansas, USA. *Acta Oecol.*, 24: 187-193.
- ERNEST S.K.M., BROWN J.H., PARMENTER R.R. 2000. - Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*, 88 : 470-482.
- FAUGIER C., PASCAL M. 2006. - Insectivores et rongeurs de France: le rat noir *Rattus rattus* Linné 1758. *Arvicola*, 17 : 42-53.
- GOUFFE DE LA COUR M. 1813. - Mémoire sur les végétaux exotiques qui peuvent être naturalisés dans les départements méridionaux de la France, suivi de la liste des plantes rares qui ont fleuri et de celles qui ont fructifié dans divers jardins de Marseille principalement dans le jardin de botanique et de naturalisation de cette ville. *Mémoire de l'Académie de Marseille*, 11 : 149-259.
- HARRIS D.B., MACDONALD D.W. 2007. - Interference competition between introduced black rats and endemic Galapagos rice rats. *Ecology*, 88: 2330-2344.
- MADSEN T., SHINE R. 1999. - Impacts of temporal variation on apparent competition and coexistence in open ecosystems. *Austral J. Ecol.*, 24: 80-89.
- ORGEAS J., VIDAL E., PONEL P. 2003. - Colonial seabirds change beetle assemblages on a Mediterranean island. *Ecoscience*, 10: 38-44.
- POLIS G.A., ANDERSON W.B., HOLT R.D. 1997. - Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28: 289-316.
- RUFFINO L. 2010. - *Ecologie, dynamique de population, comportement et impact d'un rongeur introduit Rattus rattus sur les îles de Méditerranée*. Thèse Doct. 3<sup>ème</sup> cycle, Université Aix-Marseille 3, FR., 1-248.
- RUFFINO L., VIDAL E. 2011. - Early colonization of Mediterranean islands by *Rattus rattus*: a review of zoo-archeological data. *Biol. Invasions*, 12: 2389-2394.

- RUFFINO L., RUSSELL J.C., PISANU B., CAUT S., VIDAL E. 2011. - Low individual-level diet plasticity in an island invasive generalist forager. *Pop. Ecol.*, 53: 535-548.
- RUSSELL J.C., RUFFINO L. 2012. - 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
- PASSETTI A., VIDAL E., MEDAIL F. 2009. Restauration écologique de la réserve de l'île de Bagaud. Etude de faisabilité préalable à l'éradication des griffes de sorcière (*Carpobrotus* spp). Manuscrit de Master 2 Sciences de l'Environnement, Univ. Aix-Marseille 3, FR., 1-107.
- SAX D.F., GAINES S.D. 2008. - Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 11490-11497.
- SOKAL R.R., ROLF F.J. 1995. - *Biometry*. W.H. FREEMAN and Company, New York, 887pp.
- 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.
- STAPP P., POLIS G.A. 2003. - Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos*, 102: 111-123.
- TOWNS D.R., ATKINSON I.A.E., DAUGHERTY C.H. 2006. - Have the harmful effects of rats been exaggerated? *Biol. Invasions*, 4: 863-891.
- VIDAL E., MEDAIL F., TATONI T. 1998 a. - Is the yellow-legged gull a superabundant bird species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodivers. Conserv.*, 7: 1013-1026.
- VIDAL E., MEDAIL F., TATONI T., ROCHE P., VIDAL P. 1998 b. - Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of South-East France). *Biol. Conserv.*, 84: 235-243.

**Annexe 1.** Masse corporelle (MC) moyenne (+ erreur standard ES) des rats noirs capturés dans les trois habitats d'études sur l'île de Bagaud durant les 14 sessions de capture-recapture organisées entre avril 2007 et janvier 2009. Pour chaque session, la proportion des rats capturés pesant plus de 250 g est indiquée.

Année	Mois	GOELANDS				CARPOBROTUS				MAQUIS						
		N	MC (g)	ES	Max	>250	N	MC (g)	ES	Max	>250	N	ES	Max	>250	
2007	AVRIL	23	264.5	9.1	310	0.65	21	207.9	10.4	275	0.05	16	216.7	12.0	295	0.19
	MAI	6	262.5	24.7	295	0.50	8	183.8	8.7	210	0.00	2	230.0	0.0	230	0.00
	JUIN	30	231.7	13.8	315	0.10	14	218.2	14.1	300	0.29	8	214.4	10.1	260	0.13
	JUILLET	33	177.2	7.5	225	0.00	12	216.7	15.3	270	0.08	10	225.5	15.4	320	0.20
	AOUT	17	196.5	9.2	230	0.00	11	196.7	13.7	200	0.00	26	203.3	7.8	280	0.08
	OCTOBRE	15	190.8	5.4	220	0.00	13	200.4	9.0	227	0.00	25	186.1	6.5	230	0.00
2008	DECEMBRE	15	232.9	11.8	283	0.20	12	188.7	7.7	238	0.00	16	186.7	6.0	228	0.00
	JANVIER	19	245.0	7.6	295	0.47	16	206.3	6.7	242	0.00	19	198.9	8.7	280	0.05
	AVRIL	14	256.9	12.3	300	0.50	8	227.6	15.3	270	0.13	20	207.3	6.5	250	0.05
	JUIN	19	253.4	22.0	307	0.26	10	226.7	42.1	310	0.10	16	248.1	13.6	305	0.38
	JUILLET	53	205.9	9.9	275	0.04	18	240.2	21.7	300	0.06	37	231.1	8.2	290	0.11
	AOUT	32	195.4	8.3	290	0.03	10	205.0	20.6	246	0.00	33	216.0	10.7	263	0.06
2009	OCTOBRE	16	188.3	8.5	235	0.00	13	207.9	13.1	270	0.15	26	197.7	11.4	273	0.08
	JANVIER	35	234.5	13.7	300	0.26	37	204.0	11.7	255	0.03	46	211.2	5.3	270	0.02