

**CONSEQUENCES DE LA PREDATION DES NIDS PAR LE RAT NOIR
SUR LA DISTRIBUTION DU MARTINET PALE (*APUS PALLIDUS*)
DANS LES BOUCHES DE BONIFACIO**

Par

Aura PENLOUP (*)

et

Jean Louis MARTIN ()**

* CEFE-CNRS, BP 5051, 34033 MONTPELLIER cedex

1. INTRODUCTION

A la suite des travaux de Lack (1948) et de MacArthur (1958), les recherches sur l'exploitation des ressources et sur la compétition inter et intraspécifique ont dominé l'étude des communautés d'oiseaux (voir Wiens, 1989). L'importance de la prédation des nids comme facteur de structuration des communautés et comme force évolutive était négligée. Pourtant des travaux récents montrent que la prédation au nid peut influencer de nombreux aspects de la biologie des oiseaux. Elle peut, en effet, exercer une forte pression sélective sur des caractères biologiques, tels que la taille de ponte (Lima, 1987) ou le nombre de pontes par saison de reproduction (Sieving, 1992). La prédation des nids semble également affecter la sélection d'habitat des espèces (Nilsson *et al.*, 1984; Kelly, 1993; Martin, 1993; Seitz & Zegers, 1993) ou leur coexistence au sein des communautés (Martin, 1988). Elle peut expliquer la répartition locale ou régionale des espèces. Les extinctions d'espèces dues à l'introduction volontaire ou involontaire de prédateurs non indigènes mettent dramatiquement en relief l'impact que peut avoir la prédation des nids. Les exemples les plus marquants sont observés sur les îles pauvres en prédateurs indigènes (ICBP, 1985; Atkinson, 1985, 1989). Ainsi, parmi les 93 extinctions d'espèces d'oiseaux insulaires enregistrées depuis 1600, 42% ont été attribuées à la prédation par des espèces introduites (King, 1985) dont un grand nombre par l'intermédiaire de la prédation au nid. Cinquante quatre pour cent de ces extinctions ont été attribuées aux rats commensaux de l'homme (rat noir *Rattus rattus*, rat surmulot *R. norvegicus* et rat polynésien *R. exulans* (King, 1985)).

En Méditerranée le rat noir a colonisé la majorité des îles et îlots (Cheylan, 1988). Il est généralement le seul mammifère non volant présent sur les îlots. Sa biologie et sa répartition sont bien étudiées (Cheylan et Granjon, 1987). Toutefois dans l'archipel des Lavezzi (Bouches de Bonifacio) Thibault *et al.* (1987) ont montré que des îlots très fortement occupés par les rats côtoient des îlots dépourvus de rat. Ils montrent également que la répartition et l'abondance du Martinet pâle (*Apus pallidus*) sont négativement corrélées à la présence du rat. Ils émettent

l'hypothèse que la prédation des nids par le rat en serait la cause. C'est cette liaison entre présence de rat et répartition du Martinet pâle que notre travail se propose de démontrer. Nous allons essayer de préciser comment la prédation des nids par le rat noir, en agissant sur la sélection des sites de nidification, influence la distribution spatiale et l'abondance des Martinets pâles à l'échelle de l'archipel et à l'échelle d'une île donnée. Pour cela nous avons employé des protocoles expérimentaux utilisant des nids artificiels garnis d'oeuf de caille et des systèmes de prise de vue automatique permettant d'identifier les prédateurs.

2. MATERIEL ET METHODES

Les îles Lavezzi

Les îles de l'archipel des Lavezzi (Réserve naturelle des Bouches-de-Bonifacio, Corse du sud, Fig. 1) sont granitiques. Le climat est méditerranéen. Les vents y sont parfois violents. La végétation dominante est la pelouse à asphodèles parsemée par endroits de genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea*) ou de passerine arbustive (*Thymelaea hirsuta*).

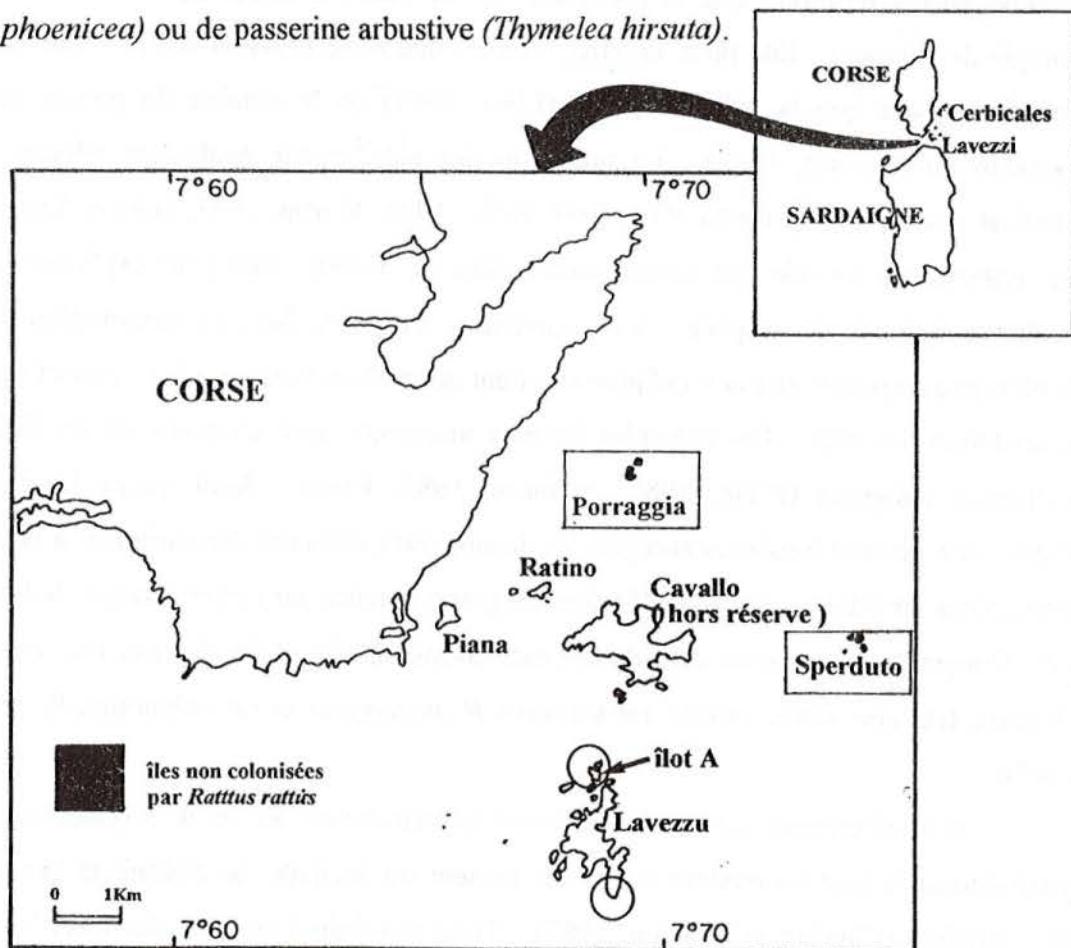


Figure 1: L'archipel des Lavezzi. Les zones étudiées sont précisées: avec rats (cerclées) ou sans rat (encadrées).

La densité de reptiles est très élevée. On rencontre sur Lavezzi la couleuvre verte et jaune (*Coluber viridiflavus*), le lézard tiliguerta (*Podarcis tiliguerta*) et le phyllodactyle (*Phyllodactylus europaeus*). L'unique amphibiens présent est le discoglosse sarde (*Disco-glossus sardus*).

Dans les zones rocheuses on rencontre des oiseaux marins (Cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis*, Puffin cendré *Calonectris diomedea*, Goéland leucophée *Larus cachinnans*) et terrestres (Martinet pâle *Apus pallidus*, Pigeon biset *Colombia livia*, Merle bleu *Monticola solitarius*, Grand corbeau *Corvus corax*). On rencontre des passeraux nichant dans les milieux de végétation ouverte (Pipit rousseline *Anthus campestris*), semi-ouverte (Gobemouche gris *Muscicapa striata*) ou buissonnante (Fauvette mélanocephale *Sylvia melanocephala*).

Le rat noir est le seul mammifère non volant sauvage. Il a été introduit anciennement (2200 ans, Vigne & Valladas, sous presse). Des mammifères domestiques sont présents à Lavezzi: neuf vaches, un âne et un bouc. Ils posent un sérieux problème de gestion à la Réserve.

Le Martinet pâle

Le Martinet pâle est une espèce paléarctique méditerranéenne. En Corse, elle niche dans des villes, dans les failles des falaises maritimes et sur des îlots, de fin avril à fin juillet. La ponte (un à trois oeufs) a lieu en juin. Elle est incubée durant une vingtaine de jours (Cramp, 1985). Les sites naturels de nidification des martinets pâles sont liés au milieu rocheux où ils utilisent des failles, des trous ou des cavités (Thibault *et al.*, 1987). Le Martinet pâle est la seule espèce à nicher dans ce type de sites sur les îlots étudiés. Les effectifs, la répartition et les exigences d'habitat de cette espèce aux Lavezzi et aux Cerbicales sont bien étudiées (Thibault *et al.*, 1987).

Le protocole

Nous avons estimé l'impact de la prédation en utilisant des nids artificiels (nids en osier de 10 cm de diamètre) garnis chacun de deux œufs de caille du Japon (*Coturnix japonica*) achetés dans le commerce. Afin d'estimer l'impact de la prédation au nid sur la distribution et l'abondance des martinets nous avons choisi trois types de sites (Fig. 2). Une première série de nids artificiels a été placée à découvert. Dépourvus de toute protection particulière, ils ont servi de nids témoins mesurant l'existence d'un risque de prédation. Une deuxième série de nids est destinée à imiter les nids de martinets placés dans des failles horizontales ou des anfractuosités facilement accessibles à un rat. Nous avons utilisé pour cela des tubes de PVC d'environ 50 cm de long et de 10 cm de diamètre placés au sol au pied des rochers. Les nids étaient placés à l'intérieur du tube à au moins 25 cm de leur extrémité accessible. Les tubes étaient coincés dans

des anfractuosités ou sous des blocs de rocher de façon à ne pas pouvoir être déplacés. Un troisième type de site imitait les nids de martinets placés dans des failles difficiles d'accès par voie terrestre, et de préférence protégés par un surplomb. Ce dernier type de nid était prévu pour être difficile d'accès pour un rat. Les deux derniers types de sites étaient choisis de telle sorte qu'ils soient tous deux difficiles d'accès aux prédateurs indigènes tels que les corvidés et les goélands.

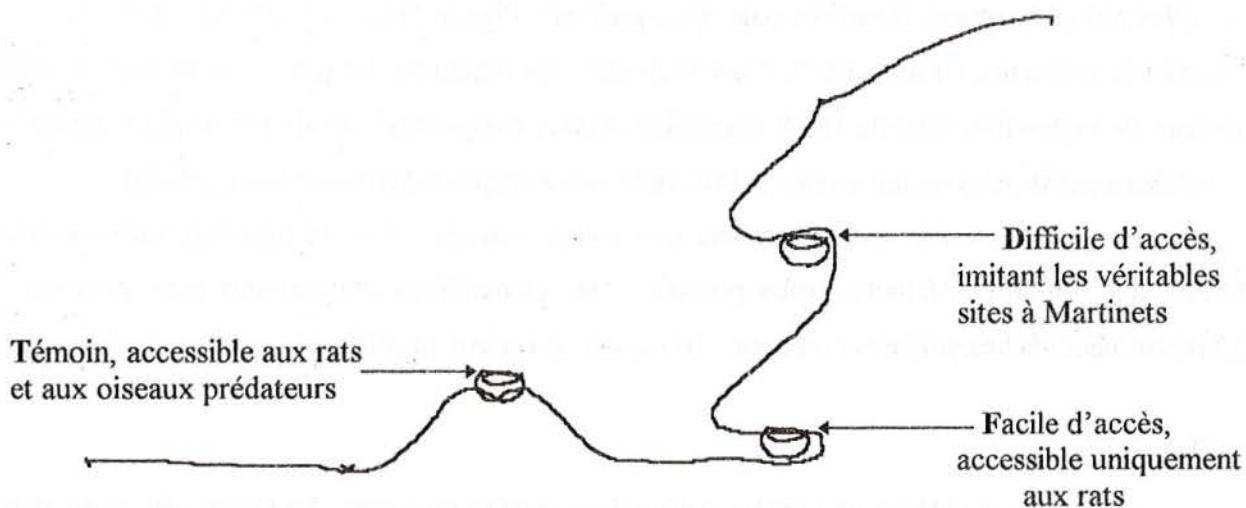


Figure 2: Représentation schématique des trois types de sites expérimentaux définis pour les nids artificiels.

Quatre localités ont été retenues. Deux sont colonisées par les rats, Lavezzi et un de ses îlots satellites, l'îlot A, et deux sont dépourvues de rat, Porragia et Sperduto seuls îlots sans rat de tout l'archipel (Fig. 1 et Tableau 1). Les trois îlots sont de taille similaire (1-2 ha). Sur Lavezzi les nids ont été installés sur une péninsule de superficie et de relief comparable à ceux des îlots.

*Tableau 1: Caractéristiques des îles étudiées (Thibault et al., 1987). * La surface d'étude sur la plus grande île, Lavezzi, est d'environ 2 hectares, comparable aux superficies des autres îlots étudiés.*

	Lavezzi	Ilot A	Porragia	Sperduto
Surface (ha)	70*	2	2	1
Altitude maximale (m)	40	18	12	19
Présence de rats	oui	oui	non	non
Nombre estimé de martinets pâles (couples)	3-4	2-4	32-37	30-35
Nombre estimé de pigeons bisets (couples)	rares	3-10	14-18	6-8

Les nids ont été disséminés sur toute la surface de ces quatre localités. Nous recherchions tout d'abord l'emplacement propice à l'installation du type de site le plus rare, c'est à dire le site imitant les failles difficiles d'accès. Nous placions ensuite les deux autres sites dans un rayon de 3-15 mètres. Le relief tourmenté des îlots ne permettait pas d'établir une distance constante entre chaque triplet de nids. Celle-ci dépassait le plus souvent 25 m. Dans un petit nombre de cas nous avons installé deux triplets côté à côté.

Trente nids de chacun des trois types ont été placés dans chaque localité à l'exception de Sperduto dont la superficie ne permettait que de placer 20 nids de chaque type (Fig. 3). Compte tenu de la durée d'exposition retenue (20 jours) ce nombre de 20 nids était encore supérieur au nombre minimal de 15 jugé nécessaire par Mayfield (1975) pour estimer et comparer des taux de survie.

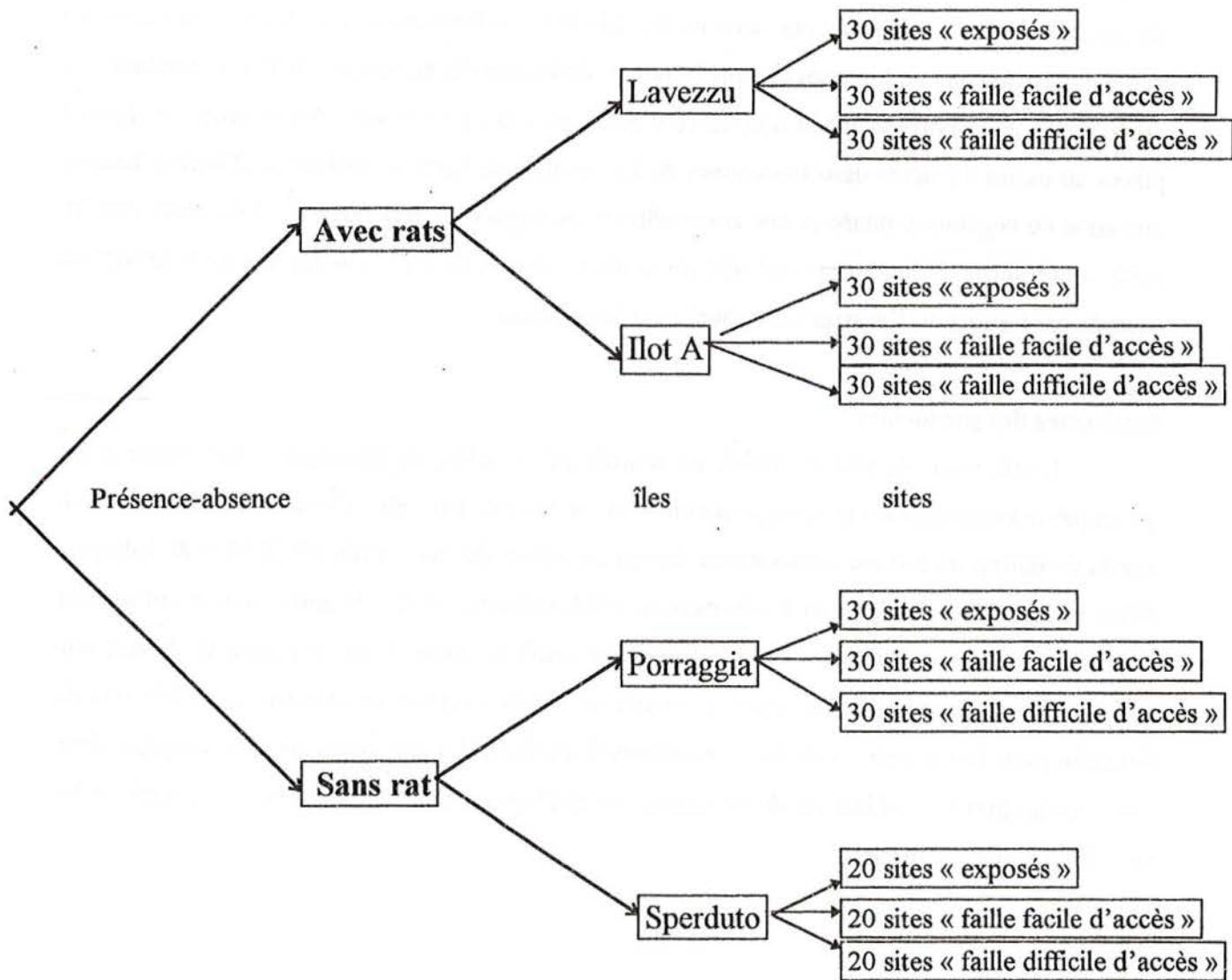


Figure 3: Protocole de disposition des nids.

Deux phases de suivis ont été réalisées. La première, de 10 jours, devait permettre aux prédateurs de s'accoutumer à cette nouvelle ressource. La deuxième phase, qui est l'expérience proprement dite, a duré 20 jours, la période d'incubation du Martinet pâle étant de 20-23 jours.

Durant la seconde phase les contrôles ont eu lieu tous les 5 jours afin d'étudier la variation de la prédation au cours du temps. Deux contrôles ont dû être décalés d'un jour du fait de tempêtes rendant impossible les sorties en bateau (jour 9 au lieu de 10 pour Sperduto, jour 16 au lieu de 15 pour l'îlot A). Les nids pour lesquels au moins un oeuf a été perturbé (rongé, emporté) sont considérés comme prédatés.

Expériences annexes

Simultanément à cette expérience, des expériences annexes ont été mises en place afin de cerner de manière plus générale l'impact de la prédation sur les populations d'oiseaux terrestres de ces îles. Nous avons placé une série de 20 nids dans les buissons et une autre au sol dans les milieux buissonnants de Lavezzi et dans le maquis de Piantarella sur la côte de Corse pendant une durée de 16 jours correspondant à la durée d'incubation des passereaux. Nous avons également placés au moins 30 œufs dans trois zones de Lavezzi: une zone de rochers et d'herbes basses, une zone de végétation dense et une zone sableuse de végétation très ouverte. Les œufs ont été posés à la tombée de la nuit et contrôlés tôt le matin, afin de ne tenir compte que de la prédation exercée par les rats et d'écartier celle causée par les oiseaux.

Pertinence des protocoles

L'utilisation de nids artificiels ne fournit qu'un indice de prédation. Cet indice n'est qu'un piètre estimateur du taux de prédation subi par les nids naturels. Certains travaux montrent que la prédation au nid est sous-estimée lorsqu'on utilise des nids artificiels (Miller & Johnson, 1978; Martin, 1987; Willebrand & Marcström, 1988; Reitsma, 1992). D'autres auteurs observent le phénomène inverse (Strang, 1980). Enfin, les œufs de cailles sont plus gros et ils ont une coquille plus résistante que les œufs de martinets. Cette coquille ne présente toutefois pas de difficulté pour le rat noir. Ces biais, constants d'un site à l'autre, pourront être négligés dans notre étude dont le seul but est de comparer des différences entre sites et non pas d'estimer les taux de prédation naturels.

Identification de prédateurs

Afin d'identifier avec certitude les prédateurs nous avons modifié le système de prise de vue électromécanique mis au point par Garner & Garner (non publié). Ce système se déclenche lorsque l'oeuf est pris dans le nid (Fig. 4). Avec l'aide de F. Chardon nous avons mis au point un encastrement amovible de l'appareil photo et la protection des fils vis à vis des rongeurs (gaines). Ceci a permis d'améliorer la fiabilité et la longévité du montage. Cinq de ces systèmes ont été utilisés sur l'île Lavezzi. Ils n'ont pas été placés sur les autres îlots car les contrôles (remettre un oeuf, réarmer, changer les piles et les pellicules) n'auraient pas pu être faits tous les jours. Ils ont été déplacés quotidiennement. Les contrôles ont été effectués matin et soir. La journée a été divisée en deux périodes: 8h-20h et 20h-8h. Quatre types de sites (sol abrité, sol exposé, rocher abrité et rocher exposé) ont été utilisés pour faire sur chacun une trentaine d'essais de jour et de nuit. Cela a permis d'obtenir des renseignements sur les lieux privilégiés de prospection des prédateurs.

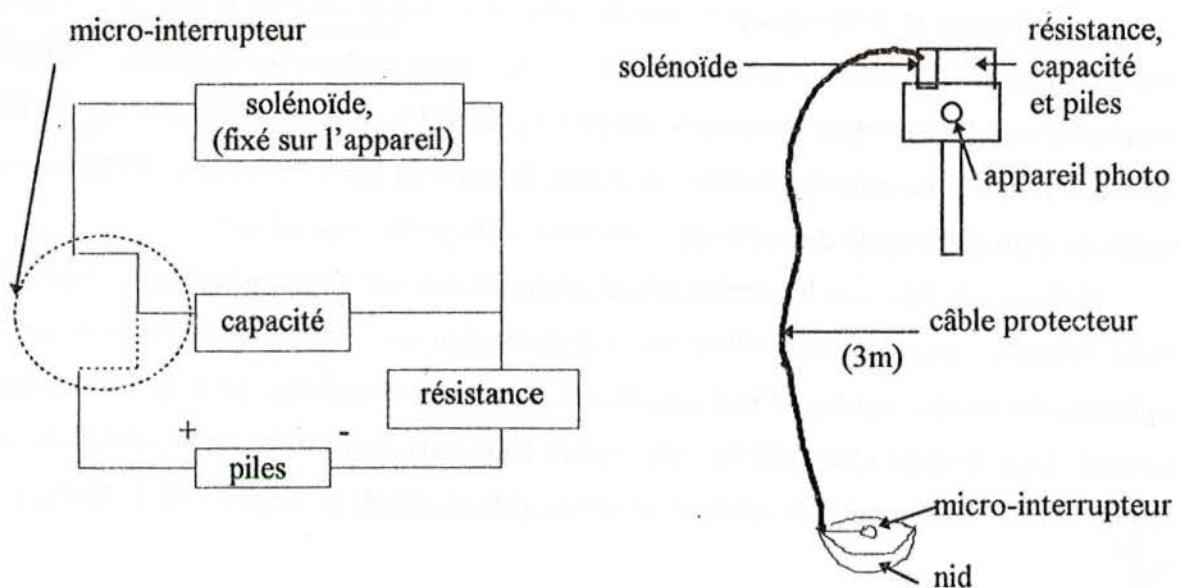


Figure 4: Schéma du montage photomécanique. Lorsque l'oeuf est prélevé le levier de l'interrupteur se relève et la capacité se décharge dans le solénoïde. Une brève impulsion électromagnétique déclenche alors l'appareil photo

Traitements des données

Les taux de survie quotidiens et survie globale - On peut estimer le taux de survie quotidien à la fin de l'expérience grâce à une chaîne binomiale implicitement utilisée par Mayfield (1961, 1975). Cette estimation est considérée comme satisfaisante (Miller & Johnson, 1978; Johnson, 1979). Pour Hensler & Nichols la survie ainsi calculée est un estimateur de maximum de vraisemblance du taux de survie, à la condition de disposer d'au moins 20 nids par catégorie, ce qui est notre cas. Ce taux de survie quotidien est égal à $1 - m$ où m est la mortalité des nids

($m = p/j$; p étant le nombre de nids prédatés, j le nombre de nid-jours, ou nombre de jours d'exposition sans préddation pour le total des nids). Sa variance, $\text{var}(s)$, est égale à $(m.s)/j$. Pour calculer j , on considère qu'un nid prédaté l'a été au milieu de l'intervalle de temps séparant chaque contrôle. Par exemple, si nous observons pour l'ensemble de l'échantillon (30 nids) qu'au premier contrôle (5ème jour) 3 nids ont été prédatés, puis 2 lors du deuxième contrôle (10ème jour) et aucun ensuite jusqu'au 20ème jour, on aura $j = 3*2,5 + 2*7,5 + 25*20 = 522,5$ nid-jours.

Les taux de survie quotidiens des nids peuvent être comparés grâce au test de Wald qui utilise une matrice de variance-covariance pour faire un test de Khi-deux (logiciel Contrast; Sauer & Williams, 1989).

Le taux de survie global S est ensuite estimé pour la durée (d) d'exposition en jours par la relation $S = s^d$. Sa variance peut être calculée (Seber, 1982): $\text{var}(s^d) = d^2 \cdot \text{var}(s) \cdot s^{2(d-1)}$

Effet des différents facteurs - Le facteur « rat » intervenant à deux niveaux emboîtés (présence ou absence et accessibilité au site de nid), nous avons un effet « split plot » dont il faudra tenir compte à l'analyse (Sokal & Rohlf, 1981). Nous analyserons également l'effet des différents facteurs (présence ou absence de rats (RAT), île (ILE), temps (TEMPS) et site (SITE)). Nous avons utilisé pour cela des modèles de survie (logiciel GLIM 3.77; Payne, 1985) qui nous permettront d'étudier le poid des différents facteurs dans la préddation d'un nid.

Si l'on considère que le nombre d'oeufs prédatés suit une fonction binômiale du nombre d'oeufs exposés, nous pouvons utiliser une transformation du taux de mortalité avec un lien complémentaire de type log-log. Cette transformation permet de travailler sur le taux de mortalité instantané. Dans le cas d'effets additifs, elle conduit à des taux de mortalités proportionnels. Elle est couramment utilisée dans les modèles de survie (Mac Cullagh & Nelder, 1983; Aitkin *et al.*, 1989).

Cette approche a un avantage par rapport à un test de type Khi-deux. Elle permet de mesurer l'importance d'un facteur en fonction des autres facteurs grâce à l'intégration progressive des facteurs pas à pas. Ce traitement statistique a déjà été utilisé pour le même type d'expérimentation (Nour *et al.*, 1993).

Pour obtenir le modèle final nous avons tout d'abord vérifié l'ajustement de nos données à celles du modèle « SITE * TEMP * ILE ». En remplaçant le facteur ILE par le facteur RAT la différence de déviance n'est pas significative ($P=12,5\%$). Nous la considérerons donc comme aléatoire. Cette différence mesure en fait l'hétérogénéité entre les îles qui servent de réplicats au facteur présence-absence de rats. L'hétérogénéité entre les îles vient enfler la variabilité résiduelle binômiale, comme ce serait le cas si l'on menait une expérience de pile ou face en tirant au hasard

entre deux pièces de probabilité différentes. Cette déviance permet d'estimer un coefficient de surdispersion: $c = \text{Déviance} / (\text{nb paramètres}) = 23,797/17 = 1,3998$ (McCullagh & Nelder, 1983). Il servira de variance résiduelle pour la suite des modèles.

Nous avons ajusté les modèles en enlevant un ou plusieurs effets à partir du modèle SITE*TEMP*RAT. Pour éviter la multiplication de tests statistiques, la qualité de chaque modèle est mesurée à l'aide du critère d'Akaike (AICM) qui favorise les modèles parcimonieux: $\text{AICM} = \text{Dev}/c + 2(\text{nb paramètres})$.

Ce critère est utilisé classiquement sous le nom de Cp de Mallows en régression multiple (Lebreton *et al.*, 1992). Des tests statistiques basés sur des différences de déviance sont réalisés sous forme de tests F après correction de la surdispersion:

$$F = ((\text{Dev}_2 - \text{Dev}_1) / (\text{df}_2 - \text{df}_1)) \cdot c$$

Les deux meilleurs modèles au sens de l'AICM sont: SITE + TEMP + RAT + SITE.RAT + TEMP.RAT et SITE + TEMP + RAT + SITE.RAT.

3. RESULTATS

Suivi de la prédation

Le travail de terrain a été mené du 6 mai au 13 juin 1994. A la fin de l'expérience le niveau global de prédation est deux fois plus important sur les îles colonisées par les rats (Tableau 2) (93 et 47% des nids respectivement). Le taux de mortalité des nids exposés sans protection est voisin de 100% (dès le 5ième jour, Fig. 5) sur toutes les îles. La prédation des sites de nids imitant les sites à Martinet pâle (failles accessibles et failles difficiles d'accès) varie entre 70 et 100% sur les îles colonisées par les rats et entre 15 et 27% sur les îles sans rats. La mortalité des sites imitant les failles faciles d'accès (tubes PVC) est égale à 100% (dès le 5ième jour, Fig. 5) sur les îles colonisées par les rats. Elle ne dépasse pas 27% sur les îles sans rats. Les sites plus difficiles d'accès résistent mieux à la prédation que les sites faciles d'accès sur les îles avec rats mais subissent malgré tout de fortes pertes. A la fin de l'expérience il en restait 10% sur Lavezzu et 30% sur l'îlot A (contre 75 et 80% sur les îles sans rat).

Comparaison des taux de survie au 20ième jour

Le taux de survie des nids non protégés (témoins) estimé pour la durée totale de l'expérience (au 20ième jour, $S = s^{20}$) est égal à zéro dans tous les cas (Fig. 5). Pour les sites imitant les failles faciles d'accès (tube PVC) le taux de survie est nul sur les îles colonisées par les rats et très élevé sur les îles non colonisées ($S= 0,72$ à Porraggia et $S=0,85$ à Sperduto). Les

sites imitant les failles difficiles d'accès ont également des taux de survie élevés sur les îles sans rats ($S=0,90$ à Porraggia et $S=0,75$ à Sperduto). Sur les îles avec rats leur taux de survie n'est que de 0,03 sur Lavezzu et de 0,21 sur l'îlot A.

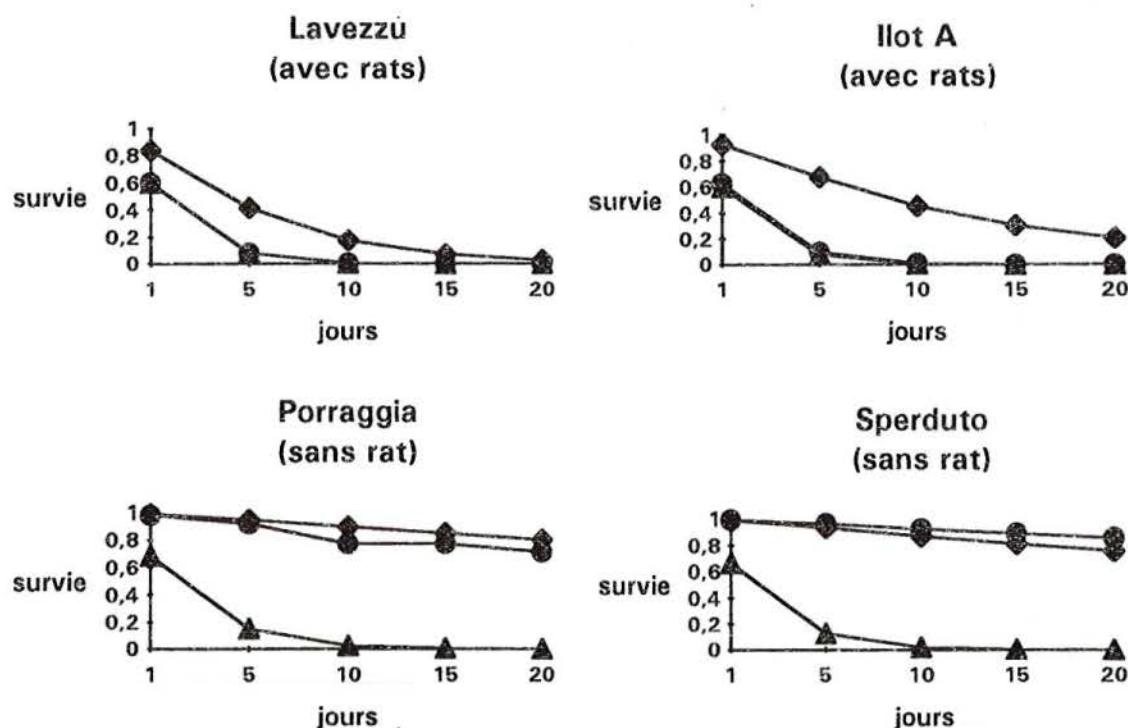


Figure 5: Taux estimés de survie des nids au cours du temps. Le taux de survie journalier (s) a été élevé à la puissance du nombre de jours écoulé depuis le début de l'expérience pour obtenir le taux de survie pour une période donnée (S). Les écarts-types n'ont pas été représentés sur les courbes par souci de lisibilité. Ils sont faibles (compris entre 0 et 0,079). Triangles = sites exposés, cercles = sites imitant les sites à martinet faciles d'accès, losanges = sites imitant les sites à martinet difficiles d'accès.

Comparaison statistique des taux de survie quotidiens

Pour les sites de nids exposés (témoins) la différence entre les taux de survie quotidien est non significative entre îles avec ou sans rat ($X^2=1,79$; $P=0,180$) (Tableau 3). Pour les sites imitant les failles faciles d'accès la différence est significative entre îles avec ou sans rat ($X^2=90,51$; $P=0,000$). Elle est non significative entre les deux îles avec rats ($X^2=0,10$; $P=0,750$) (Lavezzu et îlot A) et entre les deux îles sans rats (Porraggia et Sperduto) ($X^2=1,62$; $P=0,203$). Enfin, pour les sites imitant les failles difficiles d'accès on observe une différence significative entre les îles avec ou sans rat ($X^2=41,16$; $P=0,000$), une différence significative entre Lavezzu et l'îlot A (îles avec rats) ($X^2=6,94$; $P=0,008$) et non significative entre Porraggia et Sperduto (îles

sans rat) ($X^2=0,00$; $P=1,00$).

Tableau 3: Comparaison des taux de survies au sein des îles avec rats, au sein des îles sans rats et entre les îles avec et sans rats.

Site de nid	Avec rats	Avec et sans rats	Sans rats
	Lavezzi-Ilot A	Lav.,I.A-Por.,Sper	Poraggia-Sperduto
Nids exposés	n.s.	n.s.	n.s.
Faillle faciles d'accès	n.s.	***	n.s.
Faillle difficile d'accès	**	***	n.s.

Effets des différents facteurs

Les résultats confirment l'effet significatif de la présence de rats sur la mortalité des nids ($P < 0,1\%$). Le type de site de nid a également un effet significatif ($P < 0,1\%$). Les sites ayant subi le plus de prédation sont les sites témoins (non protégés), puis ceux imitant les failles faciles d'accès (tubes PVC), enfin ceux imitant les failles difficiles d'accès. En l'absence de rat, les sites imitant les failles faciles d'accès (tubes PVC) subissent une prédation statistiquement équivalente à celle des sites imitant les failles difficiles d'accès.

La prédation décroît significativement ($P < 0,1\%$) au cours du temps. Cette relation est moins marquée sur les îles avec rats. Les interactions significatives sont celles entre rat et site ($0,1\% < P < 1\%$) et celles entre temps et rat ($1\% < P < 5\%$).

Identification des prédateurs

Cent quarante photographies ont été prises dont 43 de jour et 97 de nuit (Tableau 4). Quatre vingt dix sept des 140 photos prises (70%) ont pu être interprétées (Tableau 4). Les causes d'échecs sont les suivantes: buée matinale, embruns, animal masqué par la végétation. Deux types de prédateurs ont été photographiés, le rat noir (77 photographies) et le grand corbeau (20 photographies) (Tableau 5). Les rats ont été photographiés surtout la nuit. Ils exploitent alors tous les types de sites avec une préférence pour les rochers abrités (Tableau 5). Les 9 rats photographiés de jour l'ont été uniquement à l'abri des rochers. Les corbeaux ont surtout été photographiés dans les sites exposés, au sol et le jour. Les corbeaux photographiés pendant la période « nocturne » l'ont en fait été à l'aube ou au crépuscule. En résumé, nous avons observé une prédominance de la prédation par les rats. Elle est nocturne et affecte tous les

types de sites. La prédateur par les corbeaux est moins importante, elle est diurne et affecte surtout les sites exposés au sol.

Tableau 4: Les différents sites de prise de vue.

Site	Sol exposé		Sol abrité		Rocher exposé		Rocher abrité		Total
	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit	
nombre d'essais	37	34	24	24	29	29	40	34	251
nombre de photos prises	13	20	6	20	9	25	15	32	140
photos interprétées	10	15	1	11	2	19	12	27	97

Tableau 5: Prédateurs identifiés dans différents sites.

	Jour		Nuit	
	Rat	Corbeau	Rat	Corbeau
Sol abrité	0	1	11	0
Sol exposé	0	10	13	2
Rocher abrité	9	3	26	1
Rocher exposé	0	2	18	1
Total	9	16	68	4

Des indices indirects tels que fèces, coquilles rayées et brisées permettent aussi d'identifier des prédateurs probables ou certains. Ces indices désignent presque exclusivement le rat sur Lavezzi pour les nids appartenant aux sites imitant les nids de martinets. Sur les îles sans rat les quelques prédatations observées dans ces types de sites suggèrent souvent la prédateur par des oiseaux (coquilles percées) de taille suffisamment modeste pour pénétrer dans les anfractuosités de rocher.

Expériences annexes: taux de prédateur dans les milieux buissonnants et ouverts

Sur 20 nids placés au sol dans les milieux buissonnant des Lavezzi, 7 (35%) ont été prédatés au bout de 16 jours. Pour les nids placés dans les buissons, 9 (45%) ont été prédatés au bout de 16 jours. Dans le maquis de Piantarella seuls trois nids placés au sol (15%) avaient été touchés. Tous les nids placés dans les buissons avaient survécu au bout de 16 jours. A titre de comparaison une expérience similaire dans une garrigue continentale aboutissait à un taux de

prédatation de 15 % (3/20) pour les nids placés au sol et de 10% (2/20) pour les nids placés dans les buissons (Rodolphe Gaudin comm. pers.).

Parmi les trois zones garnies de transects d'au moins 30 oeufs, la zone la plus rocheuse et la zone la plus riche en strate herbacée ont vu respectivement 37% et 28% des oeufs prédatés tandis qu'aucun oeuf de la zone la plus sableuse n'a été prélevé bien que cette zone sableuse soit utilisée par les rats, comme en témoignent les trous laissés lors de la consommation de bulbes de romulée.

4. DISCUSSION

Impact des rats sur la distribution, l'abondance et la sélection d'habitat des martinets

Nos résultats indiquent que la présence de rats modifie effectivement le risque de prédatation pour les sites de nidification installés dans des failles, que celles-ci soient classées accessibles ou non. Les pertes sont totales pour les failles faciles d'accès. Pour ce type de sites l'impact des rats est foudroyant puisque la quasi totalité des nids sont prédatés dès le 5ième jour de l'expérience. Les sites imitant les failles difficiles d'accès résistent mieux et plus longtemps mais seule une minorité de sites très bien protégés survivent jusqu'à la fin de l'expérience. Ces résultats rappellent les conclusions d'une étude sur les martinets en milieu urbain où seuls les sites ayant les plus petits trous permettent au martinet d'être à l'abri de la prédatation (Colombo & Galeotti, 1993).

En l'absence de rats, les sites faciles et difficiles d'accès sont équivalents du point de vue du risque de la prédatation. Ils survivent en majorité jusqu'à la fin de l'expérience alors que les sites exposés sont prédatés à 100%. La nidification dans des failles protège donc efficacement les martinets de la prédatation en l'absence de rats.

Nos résultats confirment l'hypothèse que la présence de rats limite la distribution et l'abondance des Martinets pâles dans l'archipel des Lavezzi. La présence de rats sur une île donnée réduit les sites de nidification possibles aux failles dont l'accès est extrêmement difficile par voie terrestre. Ceci est bien illustré sur Lavezzu, où le seul lieu de nidification utilisé par les martinets est une faille très profonde, située à 4 mètres de haut dans un surplomb. Elle abrite 3-4 couples. A l'autre extrême, sur Porraggia et Sperduto on trouve parmi les sites occupés (32-37 et 30-35 couples respectivement) des nids situés à hauteur d'homme dans des anfractuosités peu profondes (photos). La pression de prédatation exercée par les rats avait également été suggérée pour expliquer la répartition différentielle du Pigeon biset dans les îles étudiées (Thibault *et al.*, 1987 a, Tableau 1).

En plus d'une exposition plus ou moins élevée à la prédation, le choix d'un site de nidification donné par un couple de Martinet pâle a d'autres conséquences sur les chances de survie de la ponte. Les sites très abrités au fond des failles en surplomb ont des amplitudes thermiques moindres et protègent mieux les poussins des fortes températures lors des étés très chauds. Par contre, en cas d'épisode pluvieux les chances de survie de ces pontes sont faibles, car ces failles constituent les chemins d'écoulement privilégiés des eaux de pluie, entraînant la perte des pontes et la mort des poussins par noyade ou hypothermie (Vincent Bretagnolle, com. pers.). Les failles et anfractuosités horizontales sont moins sensibles à ce genre d'accident. Elles sont par contre plus exposées aux fortes températures, du fait de l'absence de surplomb, et à la prédation. Dans une île dépourvue de rats l'ensemble du spectre de sites de nids est disponible pour les martinets. La qualité d'un site donné va varier d'une année sur l'autre en fonction des conditions climatiques et on peut penser que la productivité de la colonie dans son ensemble en est peu affectée. Sur les îles colonisées par les rats, seule une fraction des sites de nids reste disponible. C'est ce qui est très certainement la cause de la très petite taille populations observées sur ces îles. Les sites utilisables auront tous tendance à être de bonne qualité lors des étés chauds et secs et de mauvaise qualité lors des étés pluvieux. La productivité de la population fluctuera en fonction des conditions climatiques. La présence de rats modifie donc profondément les contraintes liées au choix des sites de nidification du martinet pâle.

Impact de l'abondance des rats

Les très fortes densités de rats observées sur ces petites îles aggravent leur impact même si ces densités fluctuent d'une année sur l'autre. La densité estimée est de 19.6 individus/ha sur Lavezzi et de 21/ ha sur l'îlot A, ce qui est très supérieur aux valeurs estimées en Corse et sur le continent (Cheylan & Granjon, 1987). Bien que la prédation d'oeufs et de poussins semble marginale dans le régime alimentaire du Rat noir dans les îlots de Provence et de Corse (73 à 99% du contenu stomacal est constitué de matière végétale, Cheylan, 1985) les fortes densités atteintes localement par les rats suffisent à expliquer localement l'échec presque complet de la reproduction de certains oiseaux (par exemple le Puffin cendré *Calonectris diomedea* et le Puffin Yelkouan *Puffinus puffinus*, Thibault, sous presse). Ces fortes densités sont accentuées en mai-juin par une période de reproduction de *R. rattus* plus courte et plus synchronisée sur les petites îles que sur des îles plus grandes (Cheylan & Granjon, 1987). La période d'incubation du Martinet pâle tout comme celle des Puffins coïncide avec ce pic de plus forte densité dont les conséquences sont encore aggravées par une diminution de la production végétale (Thibault, sous presse). Une relation entre baisse des ressources végétales et apprentissage de la recherche de

pontes ou de poussins par les rats a d'ailleurs été suggérée par Atkinson (1985). Enfin, dans le cas du Martinet pâle comme dans celui des puffins, l'impact des rats est encore aggravé par le fait que ces derniers se rencontrent surtout dans les zones rocheuses, sous les blocs de granite où ces espèces nichent.

Les résultats très préliminaires obtenus dans les milieux buissonnants à Lavezzu, en Corse et en France continentale sont cohérents avec l'hypothèse d'un rôle aggravant de la densité des rats. Le taux de prédation observé est au moins deux à trois fois supérieur sur Lavezzu qu'en Corse. Ils sont faibles et comparables en Corse et sur le Continent.

L'impact des autres prédateurs

L'impact des grands corbeaux ne concerne pratiquement que la prédation sur les sites exposés (Tableau 5). Les autres sites sont suffisamment protégés par les petites cavités rocheuses ou les tubes PVC. L'absence de photographie de prédation par les Goélands leucophés *Larus cachinnans* est surprenante. Ces oiseaux sont présents partout et connus comme prédateurs de nids (Cramp & Simmons, 1982, Jones, 1986). La Corneille mantelée (*Corvus corone*), qui niche en Corse, est un autre prédateur potentiel des nids exposés. Sur les îles sans rats les corvidés et les goélands sont, malgré l'absence de preuve formelle, soupçonnés pour expliquer les forts taux de prédation des sites de type exposé.

Les moyens de contrôle

La lutte contre le rat noir n'est pas aisée (Berdoy & Smith, 1993). Il présente une résistance particulière par apprentissage (néophobie, comportement d'échantillonnage de la nourriture, apprentissage social de l'aversion) et par défense physiologique (sélection des individus résistants). On doit donc utiliser conjointement plusieurs méthodes de piégeage et plusieurs types de poisons puis répéter l'opération les années suivantes si l'on veut aboutir à une éradication. Le contrôle, qui consiste à baisser les effectifs des rats pour rendre leur pression de prédation « supportable », est plus facilement réalisable (ICBP, 1985) mais ses effets sont éphémères.

Une expérience d'éradication a été faite à Toro (Cerbicales) où le rat aurait été introduit entre 1986 et 1988 (Thibault, 1992). Ce groupe d'îles a une superficie de 2,6 hectares et se situe à 3,9 km de l'îlot le plus proche. Il accueille plus de 250 couples de martinets pâles. L'empoisonnement a été fait avec du coumatetralyl placé dans des tubes de PVC. Pour l'instant il semble que ce soit là un succès, mais une recolonisation n'est pas impossible car l'accostage n'est pas réglementé sur Toro.

Une telle éradication paraît plus difficile à Lavezzi en raison de son relief et de sa superficie, plus importants qu'à Toro. La faible distance entre Lavezzi et les îlots voisins (l'îlot A se trouve à quelques dizaines de mètres) permet de plus une recolonisation rapide de l'île par les rats. Le contrôle de la population mené pendant l'élevage des jeunes puffins depuis 1989 (Daycard & Thibault, 1990) est plus facile et ses résultats ont déjà été mesurés.

Si l'on souhaite conserver les populations de martinets pâles, il est impératif de préserver les îles de l'archipel dépourvues de rat, Porragia et Sperduto, de l'intrusion de tout prédateur. L'interdiction d'accostage sur la Réserve des Lavezzi est une bonne mesure préventive.

Remerciements: Nous tenons à remercier le Parc Naturel Régional de Corse et la Réserve Naturelle des Lavezzi pour l'aide financière et logistique apportée à ce projet. Le personnel de la Réserve des Lavezzi n'a pas ménagé ses efforts pour faciliter notre travail. Jean-Pierre Ribeyre a pris grand soin de notre sécurité. Jean-Claude Thibault est efficacement intervenu à tous les stades de l'étude. Vincent Bretagnolle, Corinne Rabouam, François Chardon, Lindley et Shoan Garner et Rodolphe Gaudin ont apporté leur contribution à un moment ou à un autre. Thomas Martin, Jean-Dominique Lebreton et Paul Isenmann ont apportés leur aide lors de l'analyse des résultats.

BIBLIOGRAPHIE

- AITKIN M., D. ANDERSON, B. FRANCIS & J. HINDE 1988. Statistical modelling in GLIM. Clarendon, Oxford, England.
- ANDREN H., ANGELSTAM P., LINDSTRÖM E. & WIDEN P. 1985. Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: an experiment. *Oikos*, 45: 273-277.
- ATKINSON I. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on islands avifaunas. ICBP Techn. Publ. 3: 35-81.
- ATKINSON I. 1989. Introduced animals and extinctions. Conservation for the twenty-first century. Oxford University Press. Chap. 7: 54-79.
- BERDOY M. & P. SMITH 1993. Arms race and rat race: adaptations against poisoning in the brown rat. *Rev. Ecol. (Terre vie)* 48: 213-228.
- CHEYLAN G. 1985. La prédation exercée par le Rat noir *Rattus rattus* sur les oiseaux de mer nicheurs dans les îles méditerranéennes. Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse. Annales du CROP, 2: 27-29.
- CHEYLAN G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bull. Ecol.* 19: 417-426.
- CHEYLAN G. & L. GRANJON 1987. Ecologie du rat noir à Lavezzi (Corse du sud): abondances, déplacements et reproduction. *Trav. sci. Parc rég. Rés. nat. Corse* 12: 71-91.

- COLOMBO A. & P. GALEOTTI 1993. Nest-hole selection as defence measure in breeding swifts (*Apus apus*). *Avocetta* 17: 1-6.
- CRAMP S. (ed) 1985. The Birds of the Western Palearctic, Oxford University Press, Oxford. Vol. IV: 670-676.
- CRAMP S. & K.E.L. SIMMONS (eds) 1982. The Birds of the Western Palearctic, Oxford University Press, Oxford. Vol. II: 815-837.
- CUOCCO, M. & MALACARNE, G., 1987. Distribution and nest-hole selection in the breeding Pallid Swift. *Avocetta* 11: 57-61.
- DAYCARD, L. & THIBAULT, J.-C., 1990. Gestion de la colonie de puffins cendrés *Calonectris diomedea* de l'île Lavezzi (Corse): une expérience de dératisation. *Trav. sci. Parc rég. Rés. nat. Corse, Fr.* 28: 55-71.
- GRANJON L. & G. CHEYLAN 1988. Mécanismes de coexistence dans une guilde de muridés insulaires (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L. et *Mus musculus* Rutty) en Corse: conséquences évolutives. *Z. Säugetierkunde* 53: 301-316.
- HENSLER G.L. & J.D. NICHOLS 1981. The Mayfield method of estimating nesting success : a model, estimators and simulation analysis. *Wilson Bulletin* 93 : 42-53.
- ICBP 1985. Conservation of island birds. Case studies for the management of threatened island species. ICBP Technical Publication n°3. P.J. Moors ed. ICBP, Cambridge.
- JOHNSON D.H. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *The Auk* 96: 651-661.
- JONES M.J. 1986. Breeding synchrony of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* on Salvagem Grande. *Ibis* 128: 423-426.
- KELLY J.P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky flycatchers in Limber Pine-Juniper woodland. *The Condor* 95 : 83-93.
- KING W. B. 1985. Island birds: will the future repeat the past? ICBP Technical Publication 3: 3-15. P.J. Moors ed. ICBP, Cambridge.
- LACK D. 1948. The significance of clutch size. Part 3. Some interspecific comparisons. *Ibis* 90: 25-45.
- LEBRETON J.-D., K.P. BURNHAM, J. CLOBERT & D.R. ANDERSON 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62(1): 67-118.
- LIMA S.L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68(4): 1062-1070.
- LOISELLE B.A. & W.G. HOPPES 1985. Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85 : 93-95.
- MACARTHUR R. 1958. Population ecology of some warblers in northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- MAC CULAGH P. & J.A. NELDER 1983. Generalized linear models. Chapman and Hall, NY, USA.

- MARTIN J.-L., J. BROWN, L. WIDMER-CARSON, A. HARFENIST, K. HEISE & S. MERCIER
 1994. Preliminary results on the impact of introduced mammals on the vegetation and land birds of old growth forests in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). Laskeek Bay Conservation Society Annual Scientific Report.
- MARTIN T.E. 1987. Artificial nest experiments : effects of nest appearance and types of predators. *Condor* 89 : 925-928.
- MARTIN T.E. 1988. Processes organizing open-nesting bird assemblages : competition or nest predation ? *Evolutionary Ecology* 2 : 37-50.
- MARTIN T.E. 1993. Nest predation, nest sites, and birds : new perspectives on old patterns. *BioScience* 43 : 523-532
- MAYFIELD H.F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255-261.
- MAYFIELD H.F. 1975. Suggestion for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87 : 456-466.
- MOORS P.J. 1985. Eradication campaigns against *Rattus norvegicus* on the Noises Islands, New Zealand, using brodifacoum and 1080. ICBP Technical Publication 3: 143-153.
- MOORS P.J., I.A.E. ATKINSON & G.H. SHERLEY 1992. Reducing the rat threat to island birds. *Bird Conservation International* 2: 93-114.
- NILSSON 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.
- NILSSON S.G., C. BJÖRKMAN, P. FORSLUND & G. HOGLUND 1985. Egg predation in forest bird communities: islands and mainland. *Oecologia* 66: 511-515.
- NOUR N., E. MATTHYSEN & A.A. DHONDT 1993. Artificial nest predation and habitat fragmentation : different trends in bird and mammal predators. *Ecography* 16 : 111-116.
- PAYNE C.D. (ed) 1985. The GLIM system. Release 3.77. Manual. NAG, Oxford and Royal Statistical Society, Londres.
- REITSMA L. 1992. Is nest predation density dependent? A test using artificial nests. *Can J. Zool.* 70: 2498-2500.
- ROPER J.J. 1992. Nest predation experiments with quail eggs: too much to swallow? *Oikos* 65: 528-530.
- SAUER & WILLIAMS 1989. Generalized Procedures for Testing Hypotheses about Survival or Recovery Rates. *J. Wild. Manage.* 53: 137-142.
- SEBER G.A.F. 1982. Estimation of animal abundance. Charles Griffin & Co Ltd, London. 654 p.
- SEITZ L.C. & D.A. ZEGERS 1993. An experimental study of nest predation in adjacent deciduous, coniferous and successional habitats. *The Condor* 95 : 297-304.
- SIEVING K.E. 1992. Nest predation and differential extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology* 73(6): 2310-2328.
- STORAAS T. 1988. A comparison of losses in artificial and naturally occurring Capercaille nests. *J. Wildlife Management* 52: 123-126.

- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF 1981. Biometry: the principles and the practise of statistics in biological research . W.H. Freeman and Co., New-York.
- TAYLOR R.H. & B.W. 1993. Rats eradicated from rugged Breaksea Island (170 Ha), New Zealand. Biological Conservation 65: 191-198.
- THIBAULT J.-C. 1992. Eradication of the brown rat from the Toro islets (Corsica): remarks about an unwanted colonizer. Avocetta 16: 114-117.
- THIBAULT J.-C. (sous presse). Effect of predation by the ship rat on the breeding success of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* in Corsica. Marine Ornithology .
- THIBAULT J.-C., D. BRUNSTEIN, E. PASQUET & I. GUYOT, 1987. La reproduction du martin pâle (*Apus pallidus*, Shelley) sur des îlots satellites de la Corse: ses relations avec les facteurs climatiques. Rev. Ecol. (Terre Vie) 42: 277-296.
- THIBAULT J.-C., M. DELAUGERRE, G. CHEYLAN, I. GUYOT & R. MINICONI, 1987. Les vertébrés terrestres non domestiques des îles Lavezzi. Bull. Soc. Lin. Lyon. 90p.
- VIGNE J.-D. & G. CHEYLAN 1989. Ile Lavezzu: compte-rendu des travaux archéologiques dans la chapelle de Santa Maria.. Trav. sci. Parc nat. reg. Res. nat. Corse, Fr. 24: 35-81.
- WIENS J.A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. 1, Cambridge University Press, Cambridge.
- WILLEBRAND T. & V. MARCSTRÖM 1988. On the danger of using dummy nests to study nest predation. Auk 105 : 378-379.