



HAL
open science

ORIGINE ET ÉVOLUTION DU RAT NOIR ET DU RAT BRUN EN EUROPE : UNE HISTOIRE DE COÉVOLUTION ?

Christiane C. Denys

► **To cite this version:**

Christiane C. Denys. ORIGINE ET ÉVOLUTION DU RAT NOIR ET DU RAT BRUN EN EUROPE : UNE HISTOIRE DE COÉVOLUTION ?. Isabelle Sidera. Evolutions: Evoluons-nous?, Presses Universitaires de Paris Nanterre, 2022, 978-2-84016-512-5. hal-03986828

HAL Id: hal-03986828

<https://hal.science/hal-03986828v1>

Submitted on 13 Feb 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ORIGINE ET ÉVOLUTION DU RAT NOIR ET DU RAT BRUN EN EUROPE : UNE HISTOIRE DE COÉVOLUTION ?

Christiane DENYS

Résumé : Que ce soit dans les zones naturelles, urbaines ou agricoles, les rats noirs (*Rattus rattus*) et bruns (*Rattus norvegicus*) semblent avoir conquis notre planète. Cette conquête, ultra-rapide à l'échelle des temps géologiques, ne peut être dissociée de l'histoire récente des sociétés humaines. Ainsi, en Europe, l'arrivée du rat noir serait synchronisée avec le développement de l'urbanisation et des épidémies de peste tandis que la domestication du rat brun a fait de lui un animal de compagnie apprécié et une espèce de laboratoire très utilisée en biologie et en médecine. La recrudescence récente des observations de rats dans les grandes villes européennes témoigne de l'exceptionnel pouvoir d'adaptation de ces espèces. Quelques articles et ouvrages ont fait le point sur l'arrivée du rat noir en Europe, tandis que les traces archéologiques du rat brun sont plus rares. Grâce aux avancées de la biologie moléculaire, plusieurs travaux ont permis de décrire les relations de parenté entre les espèces de rats, leurs origines et les phases de leur dispersion globale. Pour préciser l'évolution du rat noir et du rat brun en Europe, nous avons croisé les données de récentes études de phylogénie moléculaire, de phylogéographie concernant les rats eux-mêmes, mais également celles de leurs zoonoses. Dans le même temps, nous avons cherché à retracer l'histoire de leur arrivée et de leur dispersion en Europe à l'aide des preuves paléontologiques, archéologiques et historiques. Enfin, quelques pistes concernant leur perspective d'évolution, à la faveur du changement global, seront évoquées.

Abstract: Brown (*Rattus norvegicus*) and black (*Rattus rattus*) rats have invaded the whole planet and are able to live in natural but also anthropogenic habitats. This conquest, very rapid in terms of geological time, cannot be distinguished from the recent history of human societies. Thus in Europe the arrival of the black rat appears to be contemporaneous with urban





development and plague epidemics, while domestication of the brown rat has enabled it to become a pet as well as a laboratory animal for biology and medicine. The recent rise in the number of rats observed in large European cities confirms the extraordinary capacity of these species to adapt. A number of publications have taken stock of the arrival of the black rat in Europe, but archaeological traces of the brown rat are less common. Thanks to advances in molecular biology, recent studies have made it possible to describe the phylogenetic relationships between the two rat species, their origins and the phases of their global dispersal. In order to describe the evolution of brown and black rats through Europe, we have attempted here to cross-reference recent studies in molecular phylogenetics and phylogeography of rats and the diseases associated with them. At the same times we have tried to track the history of their arrival and dispersal in Europe by using paleontological, archaeological and historical evidence. Finally, we point to some evolutionary perspectives in the light of global change.

Mots-clés : commensalisme, rongeur, phylogéographie, zooarchéologie, coévolution.

Keywords: commensalism, rodent, phylogeography, zooarchaeology, co-evolution.

Au sein des mammifères, l'ordre des rongeurs constitue le taxon le plus abondant, car il représente plus de 40 % de la diversité mammalienne¹. Il est caractérisé par une denture réduite : deux paires d'incisives à croissance continue et douze molaires. Par leur taille relativement petite, leurs capacités limitées de dispersion, mais leur taux de reproduction élevé, les rongeurs ont conquis tous les milieux du globe et résisté aux grands changements climatiques intervenus depuis l'Éocène. C'est dans ce groupe que l'on trouve plusieurs espèces ayant profité des modifications de l'environnement offertes par l'homme et ses activités, depuis le développement des activités agricoles (révolution néolithique) et les débuts de l'urbanisation, ainsi que de l'invention de nouveaux modes de transport. Plusieurs espèces se sont ainsi adaptées aux modes de vie urbain et campagnard. On dit qu'elles sont commensales (littéralement, qu'elles mangent à notre table) (HUMEBEAMAN *et al.* 2016). En Eurasie, les trois espèces de rongeurs ayant acquis cette niche écologique appartiennent à la famille des Muridae (rats et souris).

1. Nous tenons à remercier Isabelle Sidéra et Philippe Gervais-Lambony (Maison Archéologie et Ethnologie, René-Ginouvès, Nanterre) pour l'invitation à participer au colloque « Évolutions, évoluons-nous ? » et nous avoir donné l'occasion de nous pencher sur les nombreux travaux relatifs à l'évolution des deux espèces de rats européens.





Dans nos sociétés humaines, les rats en tant que commensaux ont une place à part.

Le commensalisme fait partie des nombreuses interactions biologiques entre espèces. Dans ce type d'interaction, une seule espèce en tire bénéfice, au détriment de l'autre. Il est ainsi largement admis que le rat tire bénéfice de sa cohabitation avec l'espèce humaine. Lorsque cette relation conduit chaque espèce à un ajustement de caractères, qu'il soit comportemental, morphologique ou génétique, cette relation se transforme en co-adaptation et, dans le cas où cela se produit sur le long terme, on parle alors de coévolution.

La cohabitation entre les rats et les hommes semble être très ancienne, mais si elle est relativement bien documentée dans les archives historiques, cela semble être moins le cas dans les archives archéologiques et paléontologiques. Les avancées en matière de génomique peuvent également aider à retracer l'histoire longue de cette relation entre rats et humains. D'une manière plus générale, on peut ainsi se poser la question d'une relation éventuelle de coévolution ou de co-adaptation entre les deux espèces. Pour répondre à cette question, nous allons faire le point sur les origines des espèces de rats européens et retracer leur histoire évolutive en fonction des dernières données archéologiques et des avancées technologiques en matière d'exploration des génomes. Ensuite, nous rechercherons les effets de cette interaction induite entre les espèces de rats et l'homme.

LES ESPÈCES DE RATS D'EUROPE OCCIDENTALE

Au sein des Muridae, la tribu des Rattini est la plus diversifiée, avec 185 espèces. Le genre *Rattus* comprend 66 espèces réparties en Asie du Sud-Est et en Eurasie (DENYS *et al.* 2017), et deux espèces en Europe occidentale. Ces dernières ont été décrites au XVIII^e s : d'abord *Rattus rattus* (LINNÉE 1758), le rat noir, puis *Rattus norvegicus* (BERKENHOUT 1769), le rat brun ou surmulot. Ces deux espèces se distinguent par des caractères externes comme, entre autres, la longueur des oreilles et de la queue, la taille corporelle, ainsi que par des préférences écologiques légèrement différentes (DENYS 2017). Une phylogénie moléculaire récente montre que le rat noir et le rat brun ne sont pas proches parents. Selon Marie Pagès et ses coauteurs, *Rattus rattus* serait plus proche de *Rattus tanezumi*, *R. losea* et *R. exulans*, que de *Rattus norvegicus* (PAGÈS *et al.* 2010). Le rat brun, *R. norvegicus*, est situé dans un autre clade, en compagnie de *R. nitidus*, une autre espèce asiatique, non trouvée en Europe.



Une autre étude a montré que l'âge de la divergence du genre *Rattus* est ancien et que le centre d'origine se situe en Asie du Sud-Est, qui est également le berceau de la tribu des Rattini (ROWE *et al.* 2011). Les plus vieux fossiles attribués au genre *Rattus* ont été découverts en Thaïlande, dans des sites du Pléistocène (CHAIMANEE 1998). L'émergence du genre *Rattus* daterait du Pliocène moyen (3,5 millions d'années [Ma]), à l'époque où notre lignée humaine ne comportait encore que des Australopithèques africains. L'espèce *R. norvegicus* diverge d'un stock ancestral présent en Asie, il y a 2,8 Ma, à peu près à la même période où le genre *Homo* apparaît sur le continent africain. Enfin, le clade constitué par *R. rattus* et *R. tanezumi*, beaucoup plus récent, date d'il y a 400 000 ans (ROWE *et al.* 2011). Ainsi, la différenciation entre *Homo sapiens* et *R. rattus* est relativement contemporaine, mais n'a pas eu lieu sur les mêmes continents. La rencontre entre ces deux espèces invasives s'est faite plus tardivement, à l'occasion de leurs migrations respectives.

ORIGINE ET ÉVOLUTION DU RAT NOIR

Pour comprendre l'histoire évolutive du rat noir en Europe occidentale, nous disposons de deux outils. Tout d'abord, l'analyse phylogéographique, basée sur l'ADN mitochondrial, et l'analyse génétique des populations permettent de retracer les scénarios de dispersion dans l'espace et le temps d'une espèce donnée. Ensuite, les restes archéologiques peuvent permettre de confirmer les résultats d'analyse et de préciser ou d'invalidier les scénarios proposés.

SCÉNARIOS PHYLOGÉOGRAPHIQUES

Selon K. P. Aplin *et al.*, le rat noir se serait différencié en Inde il y a environ un million d'années, lieu d'où il aurait commencé sa diversification en six lignées géographiques distinctes, réparties en deux grands ensembles (clades A et B : APLIN *et al.* 2011). Baig *et al.* confirment que le sous-continent indien est l'aire d'origine de *R. rattus*, notamment la région du Gange et la côte orientale (BAIG *et al.* 2019). D'autres travaux moléculaires ont obtenu la même date pour l'apparition de *R. rattus* (LECOMPTE *et al.* 2008 ; ROBINS *et al.* 2008 ; ROWE *et al.* 2011). Les six lignées obtenues par Aplin *et al.* correspondent à des ensembles géographiques distincts, qui auraient commencé à se diversifier à peu près en même temps, entre 0,18 et 0,24 Ma, soit durant la dernière grande période interglaciaire (APLIN *et al.* 2011).

La lignée I est seulement présente en Inde occidentale ; la lignée II, en Inde orientale et occidentale ainsi qu'au Myanmar, nord du Laos, nord du Vietnam et sud de la Chine. La lignée III se trouve au piémont de l'Himalaya, au Pakistan et au Népal. Enfin, la lignée IV est présente dans la partie inférieure du Mékong au sud du Laos, en Thaïlande et au sud du Vietnam. Les lignées II et IV se recouvrent sur le continent asiatique, au Laos central et en Thaïlande. C'est la lignée I qui présente la distribution la plus étendue en dehors de l'Asie. Elle est présente en Europe, Amérique, Afrique, à Madagascar, en Australie et diverses îles du Pacifique. Trois de ces lignées (I–III) sont monophylétiques et représentent le clade A. Les trois autres lignées appartiennent au clade B, qui comprend une lignée de rats appartenant à une espèce non décrite provenant de Thaïlande et du Laos (lignée IV). Des rats correspondant à *R. losea* (lignée V) et des représentants des espèces sundaiques, nommées *R. tiomanicus*, *R. baluensis*, constituent la lignée VI (Java, Bornéo). Selon ces auteurs, le complexe d'espèces *Rattus rattus* comprend au moins quatre espèces valides. Les rats des lignées I à IV sont considérés comme des populations commensales, nuisibles pour l'agriculture. Seules quelques populations des lignées II et IV sont aussi trouvées dans la forêt primaire d'Asie du Sud-Est (APLIN *et al.* 2011).

Une étude plus approfondie de la diversité génétique au sein des différentes lignées montre que la majorité des haplotypes de la lignée I appartiennent à un seul *cluster* et ne diffèrent que par deux substitutions au maximum (APLIN *et al.* 2011). Ce groupe est encore appelé « cluster des rats des bateaux », car on le trouve chez des individus répartis dans toutes les zones du globe où l'introduction du rat est documentée historiquement : Afrique du Sud, Brésil, Amérique. Il inclut aussi des rats du Moyen-Orient et d'Europe. Cependant, trois événements indépendants de dispersion semblent se produire au sein de la lignée I. Un groupe est recensé à Oman, l'autre à Madagascar et le dernier dans toute l'Europe. Selon Tollenaere *et al.*, la présence d'une lignée isolée à Oman suggère soit une longue période de présence d'une population sur la péninsule arabique, soit des dispersions multiples au travers des mers arabes (TOLLENAERE *et al.* 2010). À Madagascar, ces mêmes auteurs signalent l'arrivée du rat vers 3000 BP, peut-être en même temps que les premières migrations humaines dans l'île. Toujours d'après Tollenaere *et al.*, une centaine d'individus de l'espèce *R. rattus* serait arrivée, en une fois, à Madagascar, au moyen de bateaux en provenance d'Oman. La séparation du stock ancestral daterait de dix mille ans. Ces deux clusters, Oman et Madagascar, possèdent un haplotype commun

avec les populations indiennes, qui témoigne de leurs relations de parenté directe. Les inférences démographiques confirment l'expansion récente de la population malgache, qui daterait de 4 000 ans BP (APLIN *et al.* 2011).

Le groupe « rat des bateaux » européen est caractérisé par une faible diversité génétique, qui pourrait correspondre avec une arrivée tardive, datée du Néolithique ou de l'âge du Bronze. Seule une population sud-africaine s'en distingue légèrement, et pourrait représenter un événement de dispersion direct depuis le Moyen-Orient ou l'Inde, possiblement en lien avec le commerce des Arabes. Prendergast *et al.* ont étudié et daté l'arrivée des rats au moyen de différentes méthodes, depuis l'Asie, sur la côte orientale de l'Afrique de l'Est (PRENDERGAST *et al.* 2017). Ces auteurs montrent l'arrivée du rat noir dans les villes portuaires de cette région et les îles de Zanzibar, Pemba et les Comores, entre le VII^e et le VIII^e s. AD, en même temps que celle du poulet domestique. Selon ces auteurs, l'absence de rats dans les sites continentaux contemporains ou plus anciens suggère son arrivée par voie maritime, à une période d'intensification du commerce entre l'Inde et l'Afrique. La dispersion par bateaux de la lignée I continue probablement encore par la suite, même si elle n'est pas détectée. Suzuki *et al.* ont documenté l'arrivée récente de la lignée I dans le port d'Hokkaido (Japon) (SUZUKI *et al.* 2001), dans une zone où seule la lignée II est présente (CHINEN *et al.* 2005).

Pour ce qui concerne la progression du rat noir en Méditerranée occidentale, Colangelo *et al.* ont dressé un scénario de sa dispersion (COLANGELO *et al.* 2015). Ils montrent une très faible diversité génétique des rats du pourtour méditerranéen, associée à un signal d'expansion de la population, qui correspondrait à un seul événement de dispersion depuis le Moyen-Orient ou la Méditerranée orientale. Cependant, cette colonisation unique de la Méditerranée occidentale ne semble pas compatible avec l'histoire du commerce par voie maritime de la région, notamment au regard de ce qui est observé dans la région pour un autre commensal : la souris domestique. Selon Colangelo *et al.*, il y a plusieurs explications possibles au maintien de cette faible diversité génétique des rats de Méditerranée occidentale (COLANGELO *et al.* 2015) : la compétition avec le rat brun, qui remplace le rat noir à partir du XVII^e s. ; la peste, qui pourrait avoir décimé les populations de rats noirs ; ou l'introduction d'arsenic, au XVII^e s., premier poison efficace contre les rats.



Les scénarios phylogéographiques montrent, quoi qu'il en soit, une dispersion relativement récente du rat noir depuis l'Inde vers le Moyen-Orient puis l'Europe de l'Ouest et une histoire plus compliquée en Asie.

ÉVIDENCES ARCHÉOLOGIQUES DE LA PRÉSENCE DU RAT NOIR : AUX ORIGINES DU COMMENSALISME

Les premiers fossiles attribués à *R. rattus* ont été découverts dans des sites du Pléistocène moyen de Thaïlande et de Java (MUSSEY 1984 ; GLOVER 1986). Le site de Java, daté de 1 Ma, contient deux formes, dont l'une est proche de *R. rattus*. Ce dernier ne semble pas présent dans les sites pléistocènes indiens.

Depuis cent mille ans, le rat noir a eu l'occasion de rencontrer l'espèce humaine, en Eurasie pour la lignée I, et en Asie du Sud-Est pour la lignée II. Jin *et al.* décrivent des restes de différentes espèces de rats, dont *Rattus rattus*, dans le site archéologique de Tangzigou au Yunnan (sud-ouest de la Chine, 9000-8745 BP) (JIN *et al.* 2012). Selon Baig *et al.*, l'origine du commensalisme du rat noir se situe dans la vallée de l'Indus. Le rat aurait par la suite été dispersé passivement par les navires arabes dans l'océan Indien, la mer Rouge et la Méditerranée (BAIG *et al.* 2019). Cependant, il semble que le rat noir ait disposé de plusieurs routes pour gagner l'Europe de l'Ouest, parmi lesquelles la voie terrestre, au Néolithique, ne semble pas à exclure. En effet, ce serait en Turquie au Pléistocène moyen (SANTEL et VON KOENIGSWALD 1998) et au Moyen-Orient (Pléisto-Holocène) que l'on observe les premières traces non douteuses de la présence du rat noir, autour de 15 000 BP ou un peu avant (ERVYNCK 2002 ; TCHERNOV 1984 ; 1996). Tandis qu'en Iran, Hashemi *et al.* signalent la présence de *R. rattus* dans l'abri de Gar Arjaneh (Lorestan, montagnes du Zagros) (HASHEMI *et al.* 2006). Ces restes pourraient dater du Paléolithique moyen-supérieur, mais ne sont pas situés en contexte stratigraphique. Dans un niveau ancien (0,3 Ma) de la grotte de Qesem (Israël), Smith *et al.* décrivent *Rattus cf. hasi*, comme très proche de *R. norvegicus* et *R. rattus* (SMITH *et al.* 2016). Haas (1952) identifie *R. rattus* dans la grotte d'Abu Usba au mont Carmel (Israël), dans les niveaux néolithiques. C'est au Proche Orient que se développe la sédentarité, et les débuts du commensalisme pourraient, dès lors, dater de cette période : vers 17 000-12 000 BP (TCHERNOV 1984 ; 1996 ; ERVYNCK 2002). Il n'est toutefois pas à exclure que ces rats dérivent d'une population sauvage, capturée et déposée dans les grottes par des rapaces. Gardons cependant en mémoire que le rat noir était installé au Proche-Orient pendant la transition du Pléistocène à l'Holocène (ERVYNCK 2002). Ervinck considère



ainsi que les rats commensaux les plus anciens apparaîtraient en Syrie (Tell Selenkahiye, 2 500 BC) et dans d'autres zones de Mésopotamie. Ainsi, un site plus ancien de Jordanie, Ohalo II (19 400 BP), a également révélé la présence de rats (BELMAKER *et al.* 2001). Le Tell Isa Bahriyat, en Irak, aurait lui aussi livré des restes de rats, dans des niveaux datés de 1 500 BC (BOESSNECK et ZIEGLER 1987).

Au Proche Orient, *R. rattus* semble bien installé à partir du second millénaire BC. Son développement est-il lié à l'émergence du commerce maritime entre la vallée de l'Indus et la Mésopotamie (ARMITAGE 1994 ; BAIG *et al.* 2019) ou résulte-t-il de la dispersion de plusieurs populations humaines depuis l'Inde ? Actuellement, nous ne disposons pas de preuves suffisantes pour répondre à ces questions.

DISPERSION EN EUROPE ET EN MÉDITERRANÉE DU RAT NOIR

Il existe quelques indices montrant l'arrivée précoce du rat noir en Europe, où ce dernier semble avoir été rare. Il est signalé en Slovénie du Sud-Ouest, entre 1 100 et 800 BC (TOSKAN et KRYSUFEK 2006) et en Russie, à Novgorod, dans un site daté de 1 200 à 1 400 BC (SAVINETSKY et KRYLOVICH 2011). Il n'est pas mentionné en Hongrie, à l'âge du Bronze, dans la revue des rats fossiles publiée par Kovács (2012). En revanche, en Suisse, Roguin et Studer décrivent de façon précise un humérus de rat noir provenant d'un fumier d'habitat non remanié dans le village d'Hauterive-Champveyres (canton de Neuchâtel, Suisse), daté du Bronze final (1 050-1 030 BC) (ROGUIN et STUDER 1991).

Selon McCormick, le rat noir arrive en Égypte à la période ptolémaïque (323-30 BC) (McCORMICK 2003). Il aurait traversé la Méditerranée lors de la construction d'un canal reliant le Nil à la mer Rouge, terminé sous Darius I (521-486 BC), et reconstruit deux fois par la suite (323-326 BC et 98-117 AD). Ainsi, selon cet auteur, plusieurs ports romains spécialisés dans le commerce entre l'Égypte et l'Inde auraient permis l'arrivée des rats dans cette région, aux I^{er} et II^e s. AD. En Égypte, dans le site de Quseir el-Qadim, sur la côte occidentale de la mer Rouge, une habitation romaine (I^{er} et II^e s. AD) a livré une momie de chat domestique, dont le tube digestif contenait six squelettes de rats noirs (DRIESCH et BOESSNECK 1983). Mais Boessneck signale une présence antérieure de l'animal, à Tell el Dab'a III, dans des niveaux datés de 1 600 à 1 550 BC (BOESSNECK 1976).



Le rat noir pourrait être arrivé en Espagne dès la fin de l'âge du Bronze (BOESSNECK 1969), et en Sardaigne vers 2 500 BC (SANGES et ALCOVER 1980). Ces restes demandent à être confirmés (RUFFINO et VIDAL 2010).

En Italie, une tablette étrusque montre un rat rongeur une corde de navire (RACKHAM 1979 ; McCORMICK 2003). Des squelettes de rats fossilisés ont été découverts à Pompéi (II^e s. BC et I^{er} s. AD). La villa dei Quintili, Monteporzio, Catone (Rome) et celle de Settefinestre, Grosseto, ont livré des restes de rats datés du I^{er} et du V^e s. AD. Ils auraient suivi les denrées transportées pour nourrir les grandes villes ou les armées romaines, depuis l'Égypte, *via* Alexandrie, ou depuis l'actuelle Turquie, *via* Constantinople (McCORMICK 2003). Leur identification spécifique reste cependant imprécise.

Le rat noir est attesté dans le site de Monte di Tuda, en Corse, entre 393 et 151 BC (VIGNE et VALLADAS 1996), puis en France continentale à la période gallo-romaine (VIGNE et FÉMOLANT 1991, VIGNE et AUDOIN-ROUZEAU 1992). Il est signalé, dans des couches du I^{er} et du II^e s. AD, du *fanum* de Thésée-Pouillé (Loir-et-Cher), de la *villa* de Baron Buisson Saint-Cyr, près de Senlis (Oise), du *vicus* de Vendeuil-Capy (Oise), mais également à Sierentz-Landstrasse (Haut-Rhin), Levroux (Indre) et Mirebeau (Vienne) (LEPETZ *et al.* 1993).

Au Moyen Âge, le site monastique de la Charité-sur-Loire (Nièvre) a livré les restes d'un rat noir daté du XI^e s. (AUDOIN-ROUZEAU 1986). On le trouve en Corse aux VI^e et VII^e s. AD (VIGNE et MARINVAL-VIGNE 1985) et dans la ville de Naples (Italie) aux V^e et VI^e s. AD (MASSETI 1995), dans les dépôts byzantins de Kalapodi, en Grèce (STANZEL 1991) et à Apamée, en Syrie du Nord (GAUTIER 1984). En Hongrie, Kovács a effectué la révision des restes attribués à *Rattus* dans différents sites d'âges variés (KOVÁCS 2012). Il confirme avec certitude la présence du rat noir dans cinq sites de la période du Sarmatien romain (III^e et IV^e s. AD), au-delà des limites de l'Empire romain, sur la rive droite du Danube. Il s'agissait d'un petit village, et les restes de rats ont été trouvés dans les poubelles de la cuisine. Ainsi, dès cette époque, les populations de rats pouvaient se maintenir en dehors des villes et des armées romaines. La cité byzantine de Caricin, en Serbie du Sud (VI^e s.), a livré onze individus attribués à *R. rattus* près d'un grenier à céréales (BARON *et al.* 2019). Les quartiers musulmans de la cité médiévale de Mertola (Baixo Alentejo), au Portugal, ont livré, près d'une maison datée de la première partie du XIII^e s., de nombreux restes attribués

à *R. rattus* (MORALES et RODRIGUEZ 1997). Enfin, dans les îles Baléares, son introduction se situerait entre 123 BC et 100 AD (REUMER 1986 ; SANDERS et REUMER 1984).

Le rat noir gagne la Grande-Bretagne au III^e s. AD, où il a été identifié à Londres (Fenchurch Street) et dans les installations romaines (YALDEN 2003). Après la période romaine, il aurait disparu d'Angleterre, avant de revenir au IX^e s., en lien, selon Armitage, avec une détérioration climatique accompagnée d'un changement de mode de vie des populations humaines (ARMITAGE 1994).

En Europe du Nord et en Allemagne, les restes de rats noirs sont peu abondants. Le rat noir est décrit à Berne (I^{er} s. AD), Manheim (II^e s. AD), Freiberg (IV^e s. AD), Linz (V^e s. AD) (DE BRUYN 1980-1981). En Norvège, l'os de rat le plus ancien date de 1 225-1 295 AD. Il provient de Bryggen, un quai de débarquement hanséatique de Bergen. Hufthammer et Walløe recensent sa présence, dès le haut Moyen Âge, essentiellement sur les sites côtiers urbains et ruraux, mais jamais en grande quantité (HUFTHAMMER et WALLØE 2013). Au Danemark, vingt-cinq os de rat noir ont été trouvés sur le site d'Haithabu, daté de 1050 AD (REICHSTEIN 1991). Au total, seulement seize restes de rats ont été trouvés au Danemark, dans des sites datés entre 1 260 et 1 600 AD (AARIS-SØRENSEN 2009), malgré le grand nombre de fouilles archéologiques de sites plus anciens, bien documentées en petits mammifères. Sur la côte orientale de la Suède, la ville viking de Birka a livré 39 os de rat noir, qui datent du début du IX^e s. (WIGH 2001). De même, il a été signalé dans un campement viking, à Kättsta, au nord de la ville médiévale d'Uppsala (GUSTAFSON *et al.* 2006). Bon nombre d'os de rat noir ont été trouvés dans les niveaux médiévaux et post-médiévaux du port de Nyköping (XII^e et XIII^e s. AD) (KRAFT 2006). Enfin, les vieilles villes de Lund et de Sigtuna, de la côte sud-ouest de la Suède, ont livré des restes de rat noir du XI^e s. (WIGH 2001). Contrairement à l'opinion d'Armitage (ARMITAGE 1994), les bateaux vikings semblent difficilement responsables de l'arrivée des rats noirs en Angleterre au IX^e s. ainsi que sur les côtes de la mer Baltique, et il faudrait envisager leur introduction par d'autres moyens et routes de transports.

Selon Hufthammer et Walløe, l'absence du rat noir dans les sites du Moyen Âge de Finlande, d'Estonie, Lettonie et Lituanie est inexplicquée, sinon par des méthodes de fouilles laissant de côté le tamisage à maille fine (HUFTHAMMER et WALLØE 2013). Il en va de même,



au nord-ouest de la Russie, où les trouvailles de rat noir sont extrêmement rares (SAVINETSKY et KRYLOVICH 2011). Les rats noirs auraient occupé la partie asiatique de la Russie à partir de la fin du XIX^e s. seulement. En revanche, les relations commerciales dans la mer Baltique auraient introduit les rats dans la région de Moscou dès le X^e et le XII^e s. (BOBROV *et al.* 2008 ; SAVINETSKY et KRYLOVICH 2011). Entre 1960 et 1980, *R. rattus* se serait installé dans la partie centrale de la Russie européenne, soit très tardivement (BOBROV *et al.* 2008 ; KHLIAP et WARSHAVSKY 2010).

DIFFUSION DU RAT NOIR ET PESTE

Le rat noir a-t-il eu un rôle dans la transmission de la peste ? La peste est une bactérie responsable des trois pandémies les plus meurtrières de notre évolution et sa dispersion semble suivre celle du rat noir. La dernière épidémie, apparue à Hong Kong en 1894, est toujours en cours dans l'océan Indien, à Madagascar et en Afrique de l'Est. Selon les épidémiologistes, le rat ne permet pas à lui seul de déclencher une épidémie de peste. Les parasites sensibles à la bactérie, les puces dont il est porteur, en sont responsables. C'est la mort des rongeurs infectés qui provoque un changement d'hôte vers l'homme. La peste peut se transmettre ensuite d'homme à homme. Des rongeurs-réservoirs de la peste, ou porteurs sains, sont impliqués dans le maintien actif de la maladie, mais les rongeurs se la transmettent essentiellement entre eux par les puces.

Une première phylogénie moléculaire du bacille de la peste (*Yersinia pestis*) montre qu'elle a dérivé récemment de *Yersinia pseudotuberculosis*, entre 20 000 et 1 500 BP. Elle est composée de trois clades, qui auraient pu chacun donner une des pandémies de peste selon Achtman *et al.* (ACHTMAN *et al.* 1999). Cependant, une phylogénie moléculaire plus récente propose une diversification à partir d'un *cluster* asiatique, vers 6 000 BP, et un schéma de diffusion plus complexe, avec huit lignées de *Y. pestis*, difficilement compatible avec les trois pandémies historiques (ACHTMAN *et al.* 2004). Des techniques immunologiques et de détection de l'ADN de *Y. pestis*, récemment mises au point, permettent de suivre la dispersion de la maladie et son évolution dans les restes archéologiques humains. Ainsi, la peste est bien apparue avant l'Antiquité. Elle est confirmée depuis la fin du Néolithique, en Europe de l'Est et du Nord, conformément aux datations prédites pour son apparition, par rapport à l'horloge moléculaire. Des travaux récents portant sur la détection

moléculaire de la bactérie dans des sépultures humaines montrent que la divergence de *Y. pestis* daterait d'environ 5700 BP (RASMUNSEN *et al.* 2015 ; RASCOVAN *et al.* 2019). Les différentes mutations auraient entraîné une diversification au cours du temps, et à chaque épidémie correspondrait sa propre lignée (RASCOVAN *et al.* 2019). Andrades-Valtueña *et al.* ont détecté *Y. pestis* dans une sépulture datant de 4700 ans BP en Russie (ANDRADES-VALTUEÑA *et al.* 2017), et ceci a été reconfirmé récemment sur de nouveaux restes trouvés en Russie, Estonie, Croatie et Lituanie (SPYROU *et al.* 2018). Selon ces auteurs, *Y. pestis* entre en Europe pendant une migration humaine autour de 4800 BP, persiste en Europe et retourne en Eurasie centrale. La présence ancienne de cette maladie en Europe pourrait avoir joué un rôle dans la succession de populations humaines ayant un caractère génétique différent, possédant des résistances et arborant des niveaux différents d'immunité contre cette maladie. Ainsi, le développement des lignées de peste pourrait avoir provoqué le déclin des populations humaines au Néolithique (RASCOVAN *et al.* 2019). Le rôle du rat noir dans ces premières épidémies n'est pas clair, mais les données archéologiques existantes suggèrent qu'il est absent ou très rare en Eurasie, avant le 1^{er} s. AD. Il ne peut donc pas, à ces périodes, avoir été actif dans la transmission de la maladie. Les populations steppiques humaines, porteuses de la peste, pourraient avoir été en contact avec des hôtes primaires sauvages réservoirs (STENSETH *et al.* 2006). Selon ces auteurs, suite à des conditions climatiques favorables aux gerbilles, hôtes des puces portant la peste, une séquence de sécheresse aurait décimé les rongeurs et provoqué la migration de la puce porteuse de maladie vers les animaux domestiques et les humains, environ douze à quinze ans avant le début des premières épidémies de peste. Nous n'avons aucune donnée relative à la transmission de la maladie entre des rongeurs sauvages et le rat noir, faute de restes subfossiles analysés.

Il est traditionnellement admis qu'à partir du haut Moyen Âge, les populations de rats noirs auraient été bien installées en Europe, puisque 90 % des sites archéologiques de cette époque ont livré des restes de cet animal (AUDOIN-ROUZEAU et VIGNE 1994). Il pourrait donc bien avoir joué un rôle dans les deux plus grandes épidémies enregistrées par les historiens : la peste dite justinienne (542-767 AD) et la peste noire (1347-1350) (AUDOIN-ROUZEAU et VIGNE 1997 ; ACHTMAN *et al.* 1999). Actuellement, certains auteurs pensent que le rat n'est pas nécessairement le responsable de la dispersion de cette maladie, mais qu'il en a plutôt été la première victime. Ainsi, dans une revue bibliographique de tout le matériel



archéozoologique italien, Salvadori signale deux périodes de concentration de rats issus d'espèces imprécises (SALVADORI 2019) : la première, aux IV^e et VI^e s. ; la seconde, aux XIII^e et XIV^e s. Selon cet auteur, ces concentrations correspondent aux pestes justiniennes et à la mort noire. Toutefois, la diminution des populations de rats dans les sites italiens, entre les VII^e et XII^e s., tendrait à prouver que les rats, au contact de la puce porteuse de la bactérie de la peste, auraient été décimés. Ils ne joueraient donc pas le rôle de réservoir dans la transmission de la maladie. Selon Hufthammer et Walløe, la peste était, à cette période, transmise d'humain à humain, *via* une puce, sans la contribution des rats noirs (HUFTHAMMER et WALLØE 2013). Les populations de rats étaient alors trop peu nombreuses, et restreintes géographiquement aux villes côtières, pour avoir été responsables des foyers de peste des zones rurales en Norvège. D'autres espèces de rongeurs pouvaient aussi jouer le rôle d'hôtes intermédiaires, comme actuellement en Iran et en Afrique de l'Est (BALTAZARD et SEYDIAN 1960 ; STENSETH *et al.* 2006).

La rencontre entre le bacille de la peste et le rat noir pourrait donc avoir eu lieu tardivement, et il n'est pas du tout certain que le rat noir soit responsable de la transmission de la première épidémie de peste, au IV^e s., ni de la peste noire au XIV^e s. (HUFTHAMMER et WALLØE 2013), *a contrario* de la dernière pandémie, démarrée en 1894 à Hong Kong et Canton, et, depuis, toujours active.

ORIGINE ET ÉVOLUTION DU RAT BRUN

Contrairement au rat noir, le rat brun semble posséder une résistance au bacille de la peste. On dit souvent que le rat brun a chassé et supplanté le rat noir brutalement. Il n'y a cependant aucune preuve d'agressivité entre ces deux formes, qui ont des niches écologiques très différentes. Ainsi les deux espèces s'évitent, car le rat brun est un animal terrestre, très bon nageur et aimant le milieu aquatique, tandis que le rat noir est arboricole. Ce dernier peut fréquenter les toits de chaume, les combles et les greniers. Dans la nature, il fréquente les zones forestières. En revanche, le rat brun vit principalement dans les parties basses et humides des habitations, comme les caves, les entrepôts et les égouts. Ainsi, on peut le trouver dans les exploitations agricoles (granges, étables) ou en plein air, le long des bords de mer (digues), les estuaires, les berges des canaux, rivières, lacs, étangs et installations portuaires (DENYS 2017). Il a été montré que l'invasion d'un territoire de rats noirs par des rats bruns, beaucoup plus gros, force les rats noirs



à quitter leur nid, à se réfugier en hauteur et à ne plus bénéficier de nourriture au sol. Le rat brun est ainsi susceptible d'éradiquer complètement le rat noir de certains lieux (FENG et HIMSWORTH 2014). Il semblerait donc que, dans nos grandes villes contemporaines, on ne trouve plus que le rat brun ou rat d'égout, le rat noir étant relégué aux banlieues ou aux espaces verts. Le rat noir vit, à l'état sauvage, dans les maquis du Sud de la France. On pense qu'à Paris et en région parisienne, les deux espèces cohabitent, mais que les populations de rats bruns dominent en abondance et sont moins discrètes (DENYS 2017). Nous allons tenter de retracer le parcours évolutif du rat brun vers l'Europe à l'aide des données moléculaires et paléontologiques.

SCÉNARIOS PHYLOGÉOGRAPHIQUES

Les premières analyses moléculaires utilisant l'ADN mitochondrial confirment l'ancienneté de l'espèce, une forte diversité haplotypique et une forte structuration géographique. L'origine du rat brun serait située soit en Chine du Sud ou centrale, soit en Chine du Nord et en Mongolie, où cette espèce serait apparue vers 1,33 Ma, tandis que des lignées différentes et plus tardives se rencontrent sur tous les continents (LACK *et al.* 2013 ; SONG *et al.* 2014). Les rats bruns européens sont proches des clades chinois et pourraient avoir été dispersés grâce au commerce de la route de la soie au Moyen Âge.

L'étude génomique des rats bruns, à l'échelle globale, montre l'existence de dix clades structurés géographiquement et confirme les travaux précédents concernant l'existence de plusieurs voies de dispersion de l'espèce depuis la Chine du Nord (PUCKETT *et al.* 2016). Le clade 1, le plus ancien, regroupe des individus vivant en Chine, Russie et Amérique du Nord-Ouest ; les clades 2, 3, et 5 comprennent des individus d'Asie du Sud-Est, et le clade 3 est présent en Europe. Le clade 4 est trouvé dans des rats de l'ouest de l'Amérique du Nord, tandis que les surmulots européens se retrouvent dans trois clades divergents (3, 8, 10). Les clades 6 et 9 sont caractérisés par un haplotype observé seulement en Chine. Le clade 8 est rencontré en Europe, à l'ouest de l'Amérique du Nord et en Amérique du Sud. Ce clade est proche du clade 7, observé en Russie et en Thaïlande. La diversité des clades du nord de la Chine est interprétée comme représentative de la structure géographique de l'aire ancestrale du rat brun, avant sa dispersion liée aux activités anthropiques (PUCKETT *et al.* 2016). Selon Puckett *et al.*, on assiste à deux expansions indépendantes vers l'est (PUCKETT *et al.* 2016) : la première, de l'est de la Russie vers les îles Aléoutiennes ; la seconde,

de l'Asie vers l'Amérique de l'Ouest *via* des localités côtières du Pacifique. Ces événements ne sont pas bien datés. Les arbres moléculaires indiquent une divergence de ces deux expansions avant celle d'un *cluster* non asiatique. Les données historiques attestent la présence de rats bruns dans les îles Aléoutiennes, lors du commerce des fourrures par les Russes vers 1780 (BLACK 1983), alors que ces derniers sont supposés entrer en Europe vers 1500 AD (ARMITAGE 1993). La dispersion vers l'ouest semble avoir été rapide. Les trois clades mitochondriaux observés en Europe sont d'origines différentes : le clade 3 provient d'Asie du Sud-Est, et le clade 8, de Russie orientale. Le clade 10 est un clade européen dérivé. Ainsi, l'Europe pourrait avoir été colonisée à trois reprises, de manière indépendante, selon des voies inconnues. Pour Puckett *et al.*, les individus du clade 10 seraient arrivés par la Méditerranée, tout comme le rat noir (PUCKETT *et al.* 2016). Leur dispersion par bateaux, depuis l'Europe de l'Ouest vers certaines colonies (Australie, Nouvelle-Zélande, Canada, Afrique, Amérique du Nord et du Sud), aurait eu lieu entre 1600 et 1800 AD. Pour ces mêmes auteurs, les populations européennes peuvent être divisées en deux *clusters* évolutifs : le *cluster* occidental, qui rassemble la France, l'Espagne et les îles Britanniques, et le *cluster* septentrional, la Norvège et les pays baltes. Pour calibrer leur arbre moléculaire, Puckett *et al.* utilisent une date d'arrivée en Europe située autour de 1480 AD (PUCKETT *et al.* 2016). Ils confirment la rapidité de l'expansion en Europe, qu'ils situent entre 1464 et 1512 AD, l'origine asiatique des populations européennes de rats, et leur arrivée, d'abord en Europe de l'Ouest, puis en Europe du Nord. Ces résultats s'inscrivent en faux avec les hypothèses d'une dispersion *via* les routes de la soie. En effet, ces dernières, allant du centre de la Chine vers la Perse, ont été établies vers 105 BC, et les marchandises ne sont arrivées à Rome qu'à partir de 46 BC (voir références dans ARMITAGE 1994). En outre, les distances limitées couvertes par les caravanes, l'aridité et le manque d'eau des régions traversées pourraient avoir contingenté les populations de rat brun qui, même s'il avait réussi à survivre dans quelques-unes des cités, pourrait avoir disparu en même temps que ces dernières se sont effondrées. L'expansion rapide du rat brun pourrait alors avoir été favorisée par d'autres facteurs, comme le développement du commerce maritime, la construction du Transsibérien et les mouvements de populations humaines depuis le Nord de la Chine, à certaines périodes climatiquement favorables.



ÉVIDENCES ARCHÉOLOGIQUES ET HISTORIQUES : AUX ORIGINES DU COMMENSALISME

Les données historiques indiquent que la colonisation de l'Europe par les rats bruns aurait commencé vers 1480 AD, celle de l'Amérique du Nord, vers 1750-1775, et des îles Aléoutiennes, vers 1780. Ce scénario contraste avec celui de la biologie moléculaire, et on ne peut exclure un passage beaucoup plus ancien des rats bruns *via* le détroit de Behring. En provenance d'Asie du Sud-Est, les rats auraient pu embarquer sur des bateaux traversant l'océan Indien, la mer Rouge et le golfe Persique. Bien qu'établi vers 200 BC, le commerce maritime a connu une intensification à partir de 1 400-1 500 AD (voir références dans ARMITAGE 1994).

Le naturaliste suisse Konrad Gesner a dessiné un rat supposé être un rat brun dans son livre *Historiae animalium* (1551). Cette illustration a été commentée par plusieurs auteurs. Armitage y voit un rat noir, d'après la description du pelage (ARMITAGE 1994). Pour Masseti, cela pourrait également représenter un rat noir (MASSETI 1995), bien que Gesner mentionne aussi des rats albinos, ayant plus de chances d'être des rats bruns. Cependant, le dessin de Gesner indique les caractéristiques du rat brun, comme de petites oreilles et une queue courte, et semblerait signifier que l'auteur avait bien observé des rats bruns dans la ville de Zurich (Suisse) au XVI^e s. Il existe des restes archéologiques de rats bruns européens, antérieurs à 1480 AD. Ainsi, selon Nadachowski, cette espèce est trouvée en Pologne (NADACHOWSKI 1989), dans le site Holocène final de Duzej Sowi (ou Du a Sowa) (BOCHENSKI *et al.* 1983). Lopez-Garcia *et al.* la signalent dans l'abri sous roche du Vallone Inferno en Sicile, datée de 669 à 828 AD (LOPEZ-GARCIA *et al.* 2013). D'autres données signalent son apparition aux XII^e et IX^e s., en Italie. Au Portugal, il est mentionné dans un site musulman du XIII^e s. (MORALES et RODRIGUEZ 1997). En France, les témoins de la présence ancienne du rat brun dans les sites archéologiques sont rares et demandent à être confirmés. Ainsi, d'après la base I2AF de l'INPN (CALLOU 2005), il existerait des restes de *R. norvegicus* dans un site mal daté (âge du Bronze/Hallstat/temps modernes), à Biarritz, dans deux sites de plein air du haut Moyen Âge (Ravannes Écuellenes en Seine-et-Marne ; Fondettes en Indre-et-Loire) et dans le *castrum* d'Andone (Charente). *R. norvegicus* a également été signalé dans un habitat médiéval, du IX^e au XIII^e s., près de Salzgitter en Allemagne du Nord (KÖNIG 2007). Il a été identifié dans des sites archéologiques de Toscane (Italie) datés



du XIV^e s. AD (CLARKE *et al.* 1989). *R. norvegicus* aurait envahi la partie européenne de la Russie, au XVII^e s. (BOBROV *et al.* 2008 ; KHLYAP *et al.* 2012). Il atteint les côtes de la mer d'Okhotsk et Chukotka, ainsi que les steppes d'Asie centrale, l'Ouzbékistan et le Kazakhstan à la fin du XX^e s. (BOBROV *et al.* 2008 ; KHLYAP et WARSHAVSKY 2010).

Vigne et Villie décrivent des restes de *Rattus norvegicus* provenant du galion français *Ça ira*, ayant coulé au large des côtes corses au XVIII^e s. (VIGNE et VILLIE 1995). Buffon, dans son *Histoire naturelle*, décrit un rat aux petites oreilles et à la queue courte sans le nommer, ce qui attesterait la présence de *R. norvegicus* à Paris en 1650 (BUFFON 1760). Il lui donna le nom de « surmulot », en raison de sa ressemblance avec le mulot, qu'il surpasse néanmoins de beaucoup en taille. Pallas, en 1805, nous apprend que les surmulots arrivèrent, en 1727, par grande quantité à Astrakhan, en Russie du Sud. Ils venaient du désert de l'Ouest et avaient traversé la Volga. Buffon rapporte que l'on constata pour la première fois leur présence dans les châteaux de Chantilly, Marly et Versailles, en France, où ils se firent remarquer par leurs dégâts. En définitive, c'est John Berkenhout, naturaliste anglais, qui lui donne son nom d'espèce *Mus norvegicus* (*Norway rat*) en 1769, pensant que ce rat était arrivé en Angleterre *via* des navires norvégiens. En tout cas, il y a peu de preuves pour soutenir l'idée que les rats bruns soient venus en Europe de l'Ouest par la péninsule norvégienne, et peu de rapports décrivant le remplacement de la population de rats noirs par les rats bruns, plus grands et agressifs, dans toute l'Europe (KRINKE 2000).

Tout comme le rat noir, le rat brun peut présenter un danger pour la santé humaine, car il est porteur de virus comme, entre autres, l'hantavirus Séoul, l'hépatite E ou la leptospirose (KOSOY *et al.* 2015). Ainsi, les rats bruns du parc public des Chanteraines, en région parisienne, se sont révélés porteurs d'un grand nombre de parasites et de virus (DESVARSLARRIVE *et al.* 2017 ; 2019). Ajoutons que si le rat noir est plutôt mal vu en raison des zoonoses qu'il transporte, le rat brun a pu être domestiqué.

EFFETS DE LA DOMESTICATION DU RAT BRUN

Le rat brun a payé un lourd tribut à la science en devenant un animal modèle de laboratoire pour la recherche biomédicale. Les premières lignées de laboratoire ont été établies à la fin du XVIII^e et au début du XIX^e s., en Amérique et en Europe. Les animaux ont été sélectionnés pour leurs caractéristiques génétiques, leur docilité, leur capacité de reproduction et de soins maternels.



Puckett *et al.* ont effectué une analyse comparée du génome nucléaire de 29 souches de rats de laboratoire et de 326 lignées de rats sauvages du monde entier, recherchant leurs correspondances avec les clusters génétiques sauvages (PUCKETT *et al.* 2018). Ils trouvent une grande variation génétique chez les rats domestiques, qui ont plus d'affinités avec les rats sauvages d'Europe de l'Ouest et d'Amérique du Nord. Ainsi, la plupart des rats de laboratoire seraient issus de la colonie de rat Wistar, isolée en Amérique du Nord en 1906 à partir d'un stock de l'université de Chicago. Un seul événement de domestication aurait eu lieu selon ces auteurs. La grande diversité mitochondriale des rats collectés à l'origine pour l'élevage aurait été fixée par la domestication. Les récents progrès en matière de manipulation génétique permettent maintenant de créer de nouvelles souches possédant cette diversité ou une diversité inédite (PUCKETT *et al.* 2018).

QUEL FUTUR POUR LE RAT NOIR ET LE RAT BRUN ?

Le rat noir et le rat brun ont des histoires évolutives différentes, mais ils ont en commun le commensalisme avec l'homme. Cette évolution a été très rapide, et on peut se poser la question d'une coévolution en marche, qui implique à la fois des changements génétiques et comportementaux. En se projetant vers le futur, on peut également se demander quels seront les impacts du changement climatique et de l'urbanisation massive sur cette coévolution.

MODIFICATIONS GÉNÉTIQUES ET COMPORTEMENTALES

Le développement urbain accéléré semble offrir de nouvelles opportunités pour le rat. De plus, la lutte chimique contre ce dernier pose de nombreux problèmes, dont l'apparition de nouvelles mutations génétiques. Plus préoccupante est la prévalence de rats bruns urbains résistants aux anticoagulants, apparue depuis les premiers traitements, en 1950, accompagnée de l'apparition d'une mutation sur le gène codant pour l'enzyme 2,3-époxyde réductase de la vitamine K (*Vkor*), située sur le chromosome 1 (ROST *et al.* 2009 ; DESVARS-LARRIVE *et al.* 2017). D'autres résistances aux antibiotiques combattant *E. coli* dans l'intestin des rats bruns ou la présence de staphylocoques dorés résistants aux traitements ont été décelées (GUENTHER *et al.* 2012 ; HIMSWORTH *et al.* 2013 ; 2015 ; DESVARS-LARRIVE *et al.* 2017 ; 2019). Ce type de résistance a été observé également chez les rats noirs (LITERAK *et al.* 2009 ; GOULOIS *et al.* 2016).



À Paris, on assiste depuis 2003 à la recrudescence des observations de rats dans la journée, ce qui fait dire, sans preuves, que les rats sont plus abondants qu'ils ne l'étaient – on parle même de prolifération –, alors qu'ils y sont présents depuis au moins le XIV^e s. (DENYS 2017). Ce phénomène se traduit par une modification de la perception de cet animal. La mairie de Paris a pris des mesures de dératisation, qui ne laissent personne indifférent. Certaines mesures, comme des poubelles adaptées ou le nettoyage des squares, ne sont pas trop contestées. En revanche, les pièges vulnérants ou létaux sont mal perçus par certains citoyens, qui perçoivent les rats comme une composante de la biodiversité parisienne à préserver (DENYS 2017). Pour d'autres publics au contraire, ces mesures ne sont pas assez efficaces pour lutter contre les infestations massives. Après des siècles de combat contre les rats, le « capital sympathie » pour cet animal semble s'être développé, notamment parce qu'il est devenu un animal de compagnie réputé affectueux et fidèle (DRYEF 2015).

A contrario, à la campagne, les deux espèces de rats sont qualifiées de « pestes », car elles peuvent causer de gros dégâts aux cultures et aux réserves de grains, dévorer les œufs dans les poulaillers ou les petits dans les élevages. Elles représentent de redoutables compétiteurs pour l'humain, dans les villes et les campagnes – un rat consomme 10 % de son poids par jour (CAPIZZI *et al.* 2014). Dans les îles, les rats sont connus pour détruire les œufs et parfois aussi les poussins d'oiseaux endémiques rares (HOBSON *et al.* 1999). Ces dommages ont déclenché de nombreuses campagnes d'éradication délicates à mener (MEEK *et al.* 2011). Hulme-Beaman *et al.* ont révisé la notion de commensalisme et décrit de nouvelles catégories (HULME-BEAMAN *et al.* 2016). Ainsi, le rat brun et le rat noir ne sont pas complètement anthropodépendants, car ils peuvent subsister par eux-mêmes sans consommer la nourriture fabriquée par l'Homme. Ainsi, selon la classification proposée par Hulme-Beaman *et al.*, les rats bruns et noirs sont plutôt commensaux stricts en milieu urbain et anthropophiles dans les agro-écosystèmes, même s'ils consomment régulièrement des ressources anthropogéniques (HULME-BEAMAN *et al.* 2016). De plus, entre le milieu urbain et le milieu naturel, les deux espèces changent de comportement et la superficie de leur territoire augmente (FENG et HIMSWORTH 2014). Elles sont capables de s'adapter à l'environnement ; leur mode de reproduction, par paternités multiples, permet de maintenir la diversité génétique au sein des clans sociaux. Ceci pourrait expliquer qu'ils résistent aussi bien à la bétonisation qu'à l'urbanisation massive. Certains auteurs ont montré





que le rat noir est plus apte à coloniser les centres-villes, avec une haute densité d'immeubles, que le rat brun. Celui-ci reste au sol et creuse des terriers dans des terres meubles : parcs, jardins et friches industrielles (FENG et HIMSWORTH 2014). Même si la construction d'autoroutes et de voies rapides constituent de véritables barrières à la dispersion des rongeurs, le fait qu'ils vivent en clans sociaux et qu'une femelle gestante porte des embryons provenant de différents mâles (polygynandrie) permet aux rongeurs de conserver une bonne variabilité génétique et d'éviter la consanguinité et l'extinction. De plus, certaines espèces de rats vivant sous les tropiques peuvent atteindre des tailles considérables (jusqu'à 3 kg) en raison de la forte disponibilité alimentaire qu'offrent ces milieux. Cet accroissement de la taille peut être très rapide (quelques milliers d'années) et témoigne de leur capacité d'adaptation rapide à leur environnement (VIGNE *et al.* 1993). Une augmentation des ressources alimentaires générées par des populations humaines, plus abondantes en ville, pourraient favoriser la compétition entre les deux espèces et profiter à la plus grande des deux, le rat brun.

CHANGEMENT CLIMATIQUE ET MODIFICATIONS ÉVOLUTIVES

L'augmentation des températures sur le globe terrestre, de plus de 4 à 5 °C d'ici 2050, pourrait-elle provoquer des modifications comportementales chez les deux espèces de rats ? Tout d'abord, le rat noir est plus abondant dans les régions côtières et les tropiques que le rat brun, qui préfère le climat tempéré. Rappelons que le rat noir vit toujours à l'état sauvage en région méditerranéenne (QUÉRÉ et LE LOUARN 2011). L'expansion vers le nord de son habitat, conséquence éventuelle du réchauffement climatique, pourrait favoriser son retour et sa reconquête des milieux anthropisés au détriment du rat brun.

Il n'existe pas de réelle comparaison entre les stratégies de reproduction des deux espèces de rats européens, mais elles sont très similaires. Les rats sont des rongeurs sociaux : ils vivent en clans, structurés de manière à défendre une zone particulière, au sein d'une grande colonie pouvant accueillir une centaine d'individus, qui, elle-même, est défendue par tous. En général, les clans sont composés de cinq à vingt individus, mâles, femelles et jeunes. Il existe une hiérarchie au sein de chaque clan, avec des individus dominants. Les rats peuvent se reproduire toute l'année en théorie, avec cependant une légère pause en hiver – jusqu'à six gestations par an et des portées de six à quinze bébés (FENG et HIMSWORTH 2014). Le réchauffement du climat





ne pourra qu'intensifier la fréquence de reproduction, surtout si les hivers deviennent plus doux.

CONCLUSION

Le rat noir et le rat brun ont conquis le monde entier, en 100 000 ans, depuis l'Inde et la Chine, et suivant plusieurs grandes vagues en lien avec les migrations et les activités humaines. La rencontre entre le rat et l'homme moderne se serait produite au Proche-Orient ou en Méditerranée, au Néolithique, autour de 15 000-10 000 BP. La dispersion du rat s'est accélérée *via* les mouvements des populations nomades des steppes d'Asie centrale, le développement des cités, puis du commerce maritime. Le rat noir serait arrivé le premier en Europe occidentale, vers 1000 BP, et se serait implanté partout, suivant les conquêtes de l'armée romaine. Le parcours du rat brun est un peu moins connu. Il est attesté en Europe occidentale dès le haut Moyen Âge, mais semble être plus abondant à partir du xv^e s. Il supprime le rat noir en Europe du Nord et centrale, dans toutes les grandes villes, mais des populations de rats noirs subsistent à l'état sauvage en région méditerranéenne (QUÉRÉ et LE LOUARN 2011).

De nouveaux travaux n'incriminent plus directement le rat noir comme vecteur des premières grandes épidémies de peste et soulignent le rôle du changement climatique ou l'importance de rongeurs sauvages dans le maintien et la transmission de cette zoonose. En revanche, les rats noirs du clade « rat des bateaux » semblent bien avoir été impliqués dans la troisième pandémie. Des changements génétiques récents sont apparus dans les populations de rats, avec une résistance aux rodenticides et aux antibiotiques. Le rat brun, initialement perçu comme nuisible et porteur de maladies, à exterminer, devient une composante acceptée de notre biodiversité urbaine et un nouvel animal de compagnie.

L'évolution future des rats urbains d'Europe pourra prendre de multiples directions. Des changements de morphologie sont envisageables, tel un changement de couleur de pelage, par exemple – effet connu chez certains rongeurs diurnes de la même famille –, ou une augmentation de taille, tels certains Muridae pesant jusqu'à 3 kg. Ce type d'évolution de la taille peut être très rapide, notamment dans les îles (VIGNE *et al.* 1993). L'augmentation de la population humaine des grandes villes génère des ressources alimentaires supplémentaires pour les rats bruns, qui en profitent et sont plus visibles. De plus, par leur reproduction et leur mode de vie



social, les populations conservent une diversité génétique suffisante pour subsister en milieu isolé. La bétonisation des centres-villes et l'élaboration de hautes tours d'habitation pourraient cependant avantager le rat noir, bon grimpeur et capable de faire des nids artificiels en hauteur, en même temps qu'engendrer la recrudescence de certaines maladies ou l'émergence de nouveaux virus. Enfin, le réchauffement climatique pourrait encore favoriser le rat noir, mieux adapté à la vie tropicale, et permettre une nouvelle expansion de cette espèce dans les zones rurales.

Il est difficile de prédire l'évolution future des modifications comportementales des deux espèces de rat européen et de leur reproduction respective, car très peu de travaux ont appréhendé les questions des différences de structures sociales et comportementales entre les deux espèces en ville. Par ailleurs, aucune étude comparative n'a été réalisée, que ce soit en laboratoire ou en milieu rural.

Prochainement, les deux espèces de rats d'Europe devront peut-être résister à un ou plusieurs envahisseur(s) potentiel(s). Ainsi, *Rattus tanezumi*, l'espèce sœur de *Rattus rattus*, est un commensal originaire d'Asie. Elle a été signalée pour la première fois en 2011, dans le port de Durban en Afrique du Sud, ainsi qu'en Californie et en Floride en 2012 (BASTOS *et al.* 2011). En cas d'invasion, des modifications génétiques importantes entre les trois espèces, par introgression et hybridation, pourraient se faire jour (LACK *et al.* 2012). D'autres espèces commensales, du genre *Rattus* du Sud-Est asiatique, pourraient également faire leur apparition en Europe, en lien avec l'intensification des relations commerciales entre ces continents.

La cohabitation entre l'humain et les deux espèces de rats en Europe peut être qualifiée de « mouvementée », car elle résulte de plusieurs épisodes migratoires où les populations de rats ont suivi les populations humaines, véhiculant des zoonoses, qui les ont affectées. Le développement des interactions entre l'homme et les deux espèces de rongeurs implique des conséquences génétiques (mutations de résistance aux pesticides chez les rats) et comportementales (diurnalité et acceptation du rat brun par l'homme), qui correspondent à la définition, évoquée plus haut en introduction, de la coévolution entre les espèces.



BIBLIOGRAPHIE

- AARIS-SØRENSEN K., « Diversity and Dynamics of the Mammalian Fauna in Denmark Throughout the Last Glacial-Interglacial Cycle, 115-0 kyr BP », in *Fossils Strata*, 57, 2009, p. 1-59.
- ACHTMAN M., ZURTH K., MORELLI G., TORREA G., GUIYOULE A. et CARNIEL E., « *Yersinia pestis*, the Cause of Plague, Is a Recently Emerged Clone of *Yersinia pseudotuberculosis* », in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 1999, p. 14043-14048.
- ACHTMAN M., MORELLI G., ZHU P., WIRTH T., DIEHL I., KUSECEK B., VOGLER A. J., WAGNER D. M., ALLENDER C. J., EASTERDAY W. R., CHENAL-FRANCISQUE V., WORSHAM P., THOMSON N. R., PARKHILL J., LINDLER L. E., CARNIEL E. et KEIM P., « Microevolution and History of the Plague Bacillus, *Yersinia pestis* », in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 2004, p. 17837-17842.
- ANDRADES-VALTUEÑA A., MITTNIK A., KEY F. M., HAAK W., ALLMÄE R., BELINSKIJ A., DAUBARAS M., FELDMAN M., JANKAUSKAS R., JANKOVIC I., MASSY K., NOVAK M., PFRENGLE S., REINHOLD S., SLAUS M., SPYROU M. A., SZECSENYI-NAGY A., TÖRV M., HANSEN S., BOS K. I., STOCKHAMMER P. W., HERBIG A. et KRAUSE J., « The Stone Age Plague and Its Persistence in Eurasia », in *Current Biology*, 27, 2017, p. 3683-3691.
- APLIN K. P., SUZUKI H., CHINEN A. A., CHESSEY R. T., TEN HAVE J., DONNELLAN S. C., AUSTIN J., FROST A., GONZALEZ J. P., HERBRETEAU V., CATZEFLIS F., SOUBRIER J., FANG Y-P., ROBINS J., MATISOO-SMITH J., BASTOS A. D. S., MARYANTO I., SINAGA M. H., DENYS C., VAN DEN BUSSCHE R. A., CONROY C., ROWE K. et COOPER A., « Multiple Geographic Origins of Commensalism and Complex Dispersal History of Black Rats », in *Plos One*, 6, 2011, e26357, en ligne : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026357>.
- ARMITAGE P., « Commensal Rats in the New World, 1492-1992 », in *Biologist*, 40, 1993, p. 174-178.
- ARMITAGE P., « Unwelcome Companions: Ancient Rats Revisited », in *Antiquity*, 68, 1994, p. 231-240.
- AUDOIN-ROUZEAU F., *Ossements animaux du Moyen Âge au monastère de la Charité-sur-Loire*, Paris, Publications de la Sorbonne, 1986.
- AUDOIN-ROUZEAU F. et VIGNE J.-D., « La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*) », in *Revue de Paléobiologie*, 13, 1994, p. 125-145.
- AUDOIN-ROUZEAU F. et VIGNE J.-D., « Le rat noir (*Rattus rattus*) en Europe antique et médiévale : les voies du commerce et l'expansion de la peste », in *Anthropozoologica*, « Proceedings of the 7th ICAZ Conference », M. KOKABI et J. WAHL (dir.), 25-26, 1997, p. 399-404.
- BAIG M., KHAN S., EAGER H., ATKULWAR A. et SEARLE J. B., « Phylogeography of the Black Rat *Rattus rattus* in India and the Implications for its Dispersal History in Eurasia », in *Biological Invasions*, 21, 2019, p. 417-433, en ligne : doi.org/10.1007/s10530-018-1830-0.



BALTAZARD B. et SEYDIAN M., « Enquête sur les conditions de la peste au Moyen-Orient », in *Bulletin de l'Organisation mondiale de la santé*, 23, 1960, p. 157-167.

BARON H., REUTER A. E. et MARKOVIC N., « Rethinking Ruralization in Terms of Resilience: Subsistence Strategies in Sixth-Century Caricin Grad in the Light of Plant and Animal Bone Finds », in *Quaternary International*, 499, 2019, p. 112-128.

BASTOS A. D., NAIR D., TAYLOR P. J., BRETTSCHEIDER H., KIRSTEN F., MOSTERT M. E., VON MALTITZ E., LAMB J. M., VAN HOOFT P., BELMAIN S. R., CONTRAFATTO G., DOWNS S. et CHIMIMBA C. T., « Genetic Monitoring Detects an Overlooked Cryptic Species and Reveals the Diversity and Distribution of Three Invasive *Rattus* Congeners in South Africa », in *BMC Genetics*, 12, 2011, p. 26.

BELMAKER M., NADEL D. et TCHERNOV E., « Micromammal Taphonomy in the Site of Ohalo II (19 ky., Jordan Valley) », in *Archaeofauna*, 10, 2001, p. 125-135.

BLACK L., « Record of Maritime Disasters in Russian America, Part One: 1741-1799 », in *Proceedings of Alaska Maritime Archaeology Workshop, Sea Grant Report*, 83(9), 1983, Fairbanks, University of Alaska, p. 43-58 (multigraphié).

BOBROV V. V., WARSHAWSKII A. A. et KHLIAP L. A., *Alien Species of Mammals in Ecosystems of Russia*, Moscou, KMK Scientific Press Ltd., 2008, p. 1-232 [en russe].

BOCHEŃSKI Z., MEYNARSKI M., NADACHOWSKI A., STWORZEWICZ E. et WOŁOSZYN B. W., « Górnoholocińska fauna z Jaskini Dużej Sowy (doniesienie wstępne) », in *Przegląd Zoologiczny*, 27, 1983, p. 437-456.

BOESSNECK J., « Die Knochenfunde vom Cerro del Real bei Galera (Prov. Granada) », in *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, Munich, Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin, 1969, p. 1-42.

BOESSNECK J., *Tell el-Dab'a III-Die Tierknochenfunde 1966-1969*, Vienne, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (coll. Untersuchungen der Zweigstelle Kairo des Österreichischen Archäologischen Institutes; Denkschriften der Gesamtakademie/Österreichische Akademie der Wissenschaften), 1976.

BOESSNECK J. et ZIEGLER R., « Tierknochenfunde III. Serie 1983-1984 », in *Isin—Isan Bahriyat II: die Ergebnisse der Ausgrabungen 1983-1984*, B. HROUDA (dir.), Munich, Verlag Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Philosophisch-historische Klasse Abhandlungen Neue Folge, 94, 1987, p. 138-150.

BRUYN T. de, *Huistrat (Rattus rattus) en Bruine Rat (Rattus norvegicus) in Archeozoologische Context*, Gand, université de Gand, Faculté des sciences, 1980-1981.

BUFFON G. L. L., *L'Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi*, t. 8, Paris, Imprimerie royale, 1760, p. 206-218.

CALLOU C., *Inventaires archéozoologiques et archéobotaniques de France (I2AF), Inventaire national du Patrimoine naturel*, 2005, en ligne : inpn.mnhn.fr/accueil/recherche-de-donnees/archeo.



CAPIZZI D., BERTOLINO S. et MORTELLITI A., « Rating the Rat: Global Patterns and Research Priorities in Impacts and Management of Rodent Pests », in *Mammal Review*, 44, 2014, p. 148-162.

CHAIMANEE Y., « Plio-Pleistocene Rodents of Thailand », in *Thailandese Studies of Biodiversity*, 3, 1998, p. 1-303.

CHINEN A. A., SUZUKI H., APLIN K. P., TSUCHIYA K. et SUZUKI S., « Preliminary Genetic Characterization of Two Lineages of Black Rats (*Rattus rattus* sensu lato) in Japan, With Evidence for Introgression at Several Localities », in *Genes Genetics and Systematics*, 80, 2005, p. 367-375.

CLARKE G., COSTANTINI L., FINETTI A., GIORGI J., JONES D., REESE S., SUTHERLAND S. et WHITEHOUSE D., « The Food Refuse of an Affluent Urban Household in the Late Fourteenth Century: Faunal and Botanical Remains From the Palazzo Vitelleschi Tarquinia (Viterbo) », in *Papers of the British School at Rome*, 57, 1989, p. 201-321.

COLANGELO P., ABIADH A., ALOISE G., CAPIZZI D., VASA E., ANNESI F. et CASTIGLIA R., « Mitochondrial Phylogeography of the Black Rat *Rattus rattus* in India Supports a Single Invasion of the Western Mediterranean Basin », in *Biological Invasions*, 17, 2015, p. 1859-1868.

DENYS C., « En direct des espèces : qui est vraiment le rat brun, ce petit mammifère citadin ? », in *The Conversation*, 2 nov. 2017, en ligne : theconversation.com/en-direct-des-especes-qui-est-vraiment-le-rat-brun-ce-petit-mammifere-citadin-85052.

DENYS C., TAYLOR P. J. et APLIN K. P., « Family Muridae (True Mice and Rats, Gerbils and Relatives) », in *Handbook of the Mammals of the World*, D. E. WILSON, T. E. LACHER JR. et R. A. MITTERMEIER (dir.), 7(2), Barcelone, Lynx Ediciones, 2017, p. 536-597.

DESVARIS-LARRIVE A., PASCAL M., GASQUI P., COSSON J. F., BENOÎT E., LATTARD V., CRESPIN L., LORVELEC O., PISANU B., TEYNIÉ A., VAYSSIER-TAUSSAT M., BONNET S., MARIANNEAU P., LACÔTE S., BOURHY P., BERNY P., PAVIO N., LE PODER S., GILOT-FROMONT E., JOURDAIN E., HAMMED A., FOUREL I., CHIKH F. et VOURCH'H G., « Population Genetics, Community of Parasites, and Resistance to Rodenticides in an Urban Brown Rat (*Rattus norvegicus*) Population », in *PLoS One*, 12(9), 2017, en ligne : doi.org/10.1371/journal.pone.0184015.

DESVARIS-LARRIVE A., RUPPITSCH W., LEPUSCHITZ S., SZOSTAK M. P., SPERGSER J., FESSLER A.T., SCHWARZ S., MONECKE S., EHRICHT R., WALZER C. et LONCARIC I., « Urban Brown Rats (*Rattus norvegicus*) as Possible Source of Multidrug-Resistant Enterobacteriaceae and Meticillin-Resistant *Staphylococcus* sp. », in *Eurosurveillance*, 24(32), 2019, en ligne : www.eurosurveillance.org/content/10.2807/1560-7917.ES.2019.24.32.1900149.

DRYEF Z., *Dans les murs*, Paris, Éditions Don Quichotte/Éditions du Seuil, 2015.

ERVYNCK A., « Sedentism or Urbanism? On the Origin of the Commensal Black Rat (*Rattus rattus*) », in *Bones and the Man. Studies in Honour of Don Brothwell*, K. DOBNEY et T. O'CONNOR (dir.), Oxford, Oxbow Books, 2002, p. 95-109.

FENG A. Y. T. et HIMSWORTH C. G., « The Secret Life of the City Rat: a Review of the Ecology of Urban Norway and Black Rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*) », in *Urban Ecosystems*, 17, 2014, p. 149-162, en ligne : doi.org/10.1007/s11252-013-0305-4.

GAUTIER A., « La faune de quelques maisons d'Apamée », in *Apamée de Syrie. Bilan des recherches archéologiques 1973-1979*, J. BALTY (dir.), Bruxelles, Centre belge de recherches archéologiques à Apamée de Syrie, 1984, p. 305-337.

GESNER K., *Historiae Animalium*, Zurich, Froschauer, 1551.

GLOVER T., *Archaeology in Eastern Timor, 1966-1967*, Canberra, Dept Prehistory Research Pacific Studies, Australian National University, 1986.

GOULOUS J., CHAPUZET A., LAMBERT V., CHATRON N., TCHERTANOV L., LEGROS L., BENOÎT E. et LATTARD V., « Evidence of a Target Resistance to Antivitamin K Rodenticides in the Roof Rat *Rattus rattus*: Identification and Characterisation of a Novel Y25F Mutation in the Vkorc1 Gene », in *Pest Management Science*, 72(3), 2016, p. 544-550, en ligne : doi: 10.1002/ps.4020.

GUENTHER S., BETHE A., FRUTH A., SEMMLER T., ULRICH R. G. et WIELER L. H., « Frequent Combination of Antimicrobial Multiresistance and Extraintestinal Pathogeni city, in *Escherichia coli* Isolates from Urban Rats (*Rattus norvegicus*) in Berlin, Germany », in *PLoS One*, 7(11), 2012, en ligne : doi.org/10.1371/journal.pone.0050331.

GUSTAFSON M., LEIVAS I. D., MATTSSON Ö. et OLSSON R., « Kättsta e Boplatser Och Gravar under 2000 år », Avdelningen för arkeologiska undersökningar, Uppsala, Upplandsmuseet, 2006, p. 1-275.

HAAS G., « The Fauna of Layer B of the Abu Usba Cave », in *The Abu Usba Cave, Israel Exploration Journal*, 2(1), M. STEKELIS et G. HAAS (dir.), 1952, p. 35-47.

HASHEMI N., DARVISH J., MASHKOUR M. et BIGLARI F., « Rodents and Lagomorphs Remains from Late Pleistocene and Early Holocene Caves and Rockshelter Sites in the Zagros Region », in *Iranian Journal of Animal Biosystematics*, 2(1), 2006, p. 25-33.

HIMSWORTH C. G., PARSONS K. L., JARDINE C. et PATRICK D. M., « Rats, Cities, People, and Pathogens: a Systematic Review and Narrative Synthesis of Literature Regarding the Ecology of Rat-Associated Zoonoses in Urban Centers », in *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 13, 2013, p. 349-359, en ligne : doi.org/10.1089/vbz.2012.1195.

HIMSWORTH C. G., ZABEK E., DESRUISSEAU A., PARMLEY E. J., REID-SMITH R. et JARDINE C. M., « Prevalence and Characteristics of *Escherichia coli* and *Salmonella* sp. in the Feces of Wild Urban Norway and Black Rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*) from an Inner-City Neighborhood of Vancouver, Canada », in *Journal of Wildlife Diseases*, 51(3), 2015, p. 589-600, en ligne : doi.org/10.7589/2014-09-242.

HOBSON K. A., DREVER M. C. et KAISER G. W., « Norway Rats as Predators of Burrow-Nesting Seabirds: Insights from Stable Isotope Analyses », in *Journal of Wildlife Management*, 63, 1999, p. 14-25, en ligne : doi.org/10.2307/3802483.

HUFTHAMMER A. K. et WALLØE L., « Rats Cannot Have Been Intermediate Hosts for *Yersinia pestis* During Medieval Plague Epidemics in Northern Europe », in *Journal of Archaeological Science*, 40, 2013, p. 1752-1759, en ligne : doi.org/10.1016/j.jas.2012.12.007.

HULME-BEAMAN A., DOBNEY K., CUCCHI T. et SEARLE J. B., « An Ecological and Evolutionary Framework for Commensalism in Anthropogenic Environments », in *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 2016, p. 633-645, en ligne : doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.001.

JIN J. H., JABLONSKI N. G., FLYNN L. J., CHAPLIN G., XUEPING J., ZHICAI L., XIAOXUE S. et GUIHUA L., « Micromammals from an Early Holocene Archaeological Site in Southwest China: Paleoenvironmental and Taphonomic Perspectives », in *Quaternary International*, 281, 2012, p. 58-65.

KHLYAP L. A. et WARSHAVSKY A. A., « Synanthropic and Agrophilic Rodents as Invasive Alien Mammals », in *Russian Journal of Biological Invasions*, 1, 2010, p. 301-312.

KHLYAP L., GLASS G. et KOSOY M., « Rodents in Urban Ecosystems of Russia and the USA », in *Rodents: Habitat, Pathology and Environmental Impact*, A. TRIUNVERI et D. SCALISE (dir.), New York, Nova Science Publishers, 2012, p. 1-21.

KÖNIG S., « The Medieval Settlement of Klein Freden Near Salzgitter from the 9th-13th Century. Settlement-Manor-Horse Husbandry », in *Materialhefte zur Ur- und Frühgeschichte Niedersachsens*, 36, Rahden, Verlag Marie Leidorf, 2007, p. 1-243.

KOSOY M., KHLYAP L., COSSON J. F. et MORAND S., « Aboriginal and Invasive Rats of Genus *Rattus* as Hosts of Infectious Agents », in *Vector-Borne And Zoonotic Diseases*, 15, 2015, p. 1-12, en ligne : doi.org/10.1089/vbz.2014.1629.

KOVÁCS Z. S., « Dispersal History of an Invasive Rodent in Hungary – Subfossil Finds of *Rattus rattus* », in *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 58(4), 2012, p. 379-394.

KRAFT A. Å., « Nyköpingshus RAÄ 231 och RAÄ 64 i Nyköping, Södermanland. Osteologisk rapport », in *Forskningsundersökning Nyköpingshus. Medeltid och Nyare Tid, Sörmlands museum*, B. PETTERSON (dir.), Arkeologiska meddeland, 2006, p. 61-73.

KRINKE G. J., « History, Strain and Models », in *The Laboratory Rat (Handbook of Experimental Animals)*, G. R. BULLOCK et T. BUNTON (dir.), Cambridge, Academic Press, 2000, p. 3-16.

LACK J. B., GREENE D. U., CONROY C. J., HAMILTON M. J., BRAUN J. K., MARES M. A. et VAN DEN BUSSCHE R. A., « Invasion Facilitates Hybridization With Introgression in the *Rattus rattus* Species Complex », in *Molecular Ecology*, 21, 2012, p. 3545-3561.

LACK J. B., HAMILTON M. J., BRAUN J. K., MARES M. A. et VAN DEN BUSSCHE R. A., « Comparative Phylogeography of Invasive *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* in the U.S. Reveals Distinct Colonization Histories and Dispersal », in *Biological Invasions*, 15, 2013, p. 1067-1087.

LECOMPTE E., APLIN K., DENYS C., CATZEFLIS F.M., CHADES M. et CHEVRET P., « Phylogeny and Biogeography of African Murinae Based on Mitochondrial and Nuclear Gene Sequences, With a New Tribal Classification of the Subfamily », in *BMC Evolutionary Biology*, 8, 2008, p. 199, en ligne : doi.org/10.1186/1471-2148-8-199.

LEPETZ S., AUDOIN-ROUZEAU F. et VIGNE J.-D., « Nouvelles observations du rat noir (*Rattus rattus*) dans la moitié nord de la France à la période gallo-romaine », in *Revue archéologique de Picardie*, 3-4, 1993, p. 173-177, en ligne : doi.org/10.3406/pica.1993.1676.

LITERAK I., DOLEJSKA M., CIZEK A., DJIGO C .A. T., KONECNY A. et KOUBEK P., « Reservoirs of Antibiotic-Resistant Enterobacteriaceae Among Animals Sympatric to Humans in Senegal: Extended-Spectrum Beta-lactamases In Bacteria In A Black Rat (*Rattus rattus*) », in *African Journal of Microbiology Research*, 3(11), 2009, p. 751-754.

LOPEZ-GARCIA J.M., BLAIN H.-A., PAGANO E., OLLE A., VERGES J. M. et FORGIA V., « The Small Mammals (Insectivores, Bats and Rodents) from the Holocene of the Archeological Site of Vallone Inferno (Scillato, Lower Imera Valley, Northwestern Sicily) », in *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 119(2), 2013, p. 229-244.

MASSETI M., « Current Knowledge About the Early Occurrence of the Black Rat, *Rattus rattus* L., 1758 (Muridae, Rodentia), on the Italian Mainland and Islands », in *Atti del I. Convegno Nazionale di Archeozoologia. Rovigo-Accademia dei Concordi*, Padoue, Padusa Quaderni, 1995, p. 349-357.

MCCORMICK M., « Rats, Communications, and Plague: Towards an Ecological History », in *Journal of Interdisciplinary History*, 34, 2003, p. 1-25.

MEEK P. D., HAWKSBY R. J., ARDLER A., HUDSON M. et TUCKEY K. D., « Eradication of Black Rats *Rattus rattus* L. from Bowen Island, Jervis Bay NSW », in *Australian Zoologist*, 35, 2011, p. 560-568.

MORALES A. et RODRIGUEZ J., « Black Rats (*Rattus rattus*) from Medieval Mertola (Baixo Alentejo, Portugal) », in *Journal of Zoology*, 241, 1997, p. 623-642.

MUSSER G. G., « Identities of Subfossil Rats from Caves in Southwestern Sulawesi », in *Modern Quaternary Research in Southeast Asia*, 8, 1984, p. 61-94.

NADACHOWSKI A., « Origin and History of the Present Rodent Fauna in Poland Based on Fossil Evidence », in *Acta Theriologica*, 34(2), 1989, p. 37-53.

PAGÈS M., CHAVAL Y., HERBRETEAU V., WAENGSOETHORN S., COSSON J.-F., HUGOT J.-P., MORAND S. et MICHAUX J., « Revisiting the Taxonomy of the Rattini Tribe: a Phylogeny-Based Delimitation of Species Boundaries », in *BMC Evolutionary Biology*, 10, 2010, p. 184, en ligne : doi.org/10.1186/1471-2148-10-184.

PALLAS P. S., *Voyages entrepris dans les gouvernements méridionaux de l'Empire de Russie dans les années 1793-1794*, vol. 1, Paris, Deterville [éd. fr., traduit de l'allemand], 1805, p. 1-372.

PRENDERGAST M. E., BUCKLEY M., EAGER H., CROWTHER A., LEBRASSEUR O., FRANTZ L., HULME-BEAMAN A., HUTTERER R., VAN NEER W., DOUKA K., DENYS C., QUINTANA MORALES E. M., VEALL M.-A., SCHÜNEMANN V. J., REITER E., HELM R., HORTON M., SHIPTON C., MWEBI O., WYNNE-JONES S., FLEISHER J., RADIMILAHY C., WRIGHT H., DOBNEY K., SEARLE J. B., KRAUSE J., LARSON G. et BOIVIN N. L., « Reconstructing Asian Faunal Introduction to Eastern Africa from Multi-Proxy Biomolecular and Archaeological Datasets », in *PLoS One*, 12(8), 2017, en ligne : doi.org/10.1371/journal.pone.0182565.

PUCKETT E. E., PARK J., COMBS M., BLUM M. J., BRYANT J. E., CACCONE A., COSTA F., DEINUM E. E., ESTHER A., HIMSWORTH, C. G., KEIGHTLEY P. D., KO A., LUNDKVIST A., MCELHINNEY L. M., MORAND S., ROBINS J., RUSSELL, J., STRAND T. M., SUAREZ O., YON L. et MUNSHI-SOUTH J., « Global Population Divergence and Admixture of the Brown Rat *Rattus norvegicus* », in *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 283(1841), 2016, en ligne : doi.org/10.1098/rspb.2016.1762.

PUCKETT E. E., MICCI-SMITH O. et MUNSHI-SOUTH J., « Genomic Analyses Identify Multiple Asian Origins and Deeply Diverged Mitochondrial Clades in Inbred Brown Rats (*Rattus norvegicus*) », in *Evolutionary Applications*, 11, 2018, p. 718-726, en ligne : doi.org/10.1111/eva.12572.

QUÉRÉ J.-P. et LE LOUARN H., *Les Rongeurs de France. Faunistique et biologie*, 3^e édition revue et augmentée, Versailles, Quae, 2011.

RACKHAM J., « *Rattus rattus*: the Introduction of the Black Rat into Britain », in *Antiquity*, 53, 1979, p. 112-120.

RASCOVAN N., SJÖGREN K.-G., KRISTIANSEN K., NIELSEN R., WILLERSLEV E., DESNUES C. et RASMUSSEN S., « Emergence and Spread of Basal Lineages of *Yersinia pestis* During the Neolithic Decline », in *Cell*, 176(1-2), 2019, p. 295-305.

RASMUSSEN S., ALLENTOFT M. E., NIELSEN K., ORLANDO L., SIKORA M., SJOGREN K. G., PEDERSEN AG, SCHUBERT M., VAN DAM A., KAPEL C. M., NIELSEN H. B., BRUNAK S., AVETISYAN P., EPIMAKHOV A., KHALYAPIN M. V., GNUNI A., KRIISKA A., LASAK I., METSPALU M., MOISEYEV V., GROMOV A., POKUTTA D., SAAG L., VARUL L., YEPISKOPOSYAN L., SICHERITZ-PONTÉN T., FOLEY R. A., LAHR M. M., NIELSEN R., KRISTIANSEN K. et WILLERSLEV E., « Early Divergent Strains of *Yersinia Pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago », in *Cell*, 163(3), 2015, p. 571-582, en ligne : 10.1016/j.cell.2015.10.009.

REICHSTEIN H., « Die Wildlebenden Säugtiere von Haithabu, Neumünster », in *Report of the Indian Plague Commission, 1901*, Londres, His Majesty's Stationery Office, 1991, p. 106-115.

REUMER J. W. F., « Note on the Spread of the Black Rat, *Rattus rattus* », in *Mammalia*, 50(1), 1986, p. 118-119.

ROBINS J. H., MAC LENACHAN P. A., PHILLIPS M. J., CRAIG L., ROSS H. A. et MATISOO-SMITH E., « Dating of Divergences within the *Rattus* Genus Phylogeny Using Whole Mitochondrial Genomes », in *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 2008, p. 460-466.

ROGUIN (DE) L. et STUDER J., « Le rat noir à l'âge du Bronze final », in *Revue de Paléobiologie*, 10(1), 1991, p. 79-83.

ROST S., PELZ H. J., MENZEL S., MACNICOLL A. D., LEÓN V., SONG K. J., JÄKEL T., OLDENBURG J. et MÜLLER C. R., « Novel Mutations in the VKORC1 Gene of Wild Rats and Mice – a Response to 50 Years of Selection Pressure by Warfarin? », in *BMC Genetics*, 10(4), 2009, en ligne : doi.org/10.1186/1471-2156-10-4.

ROWE K. C., APLIN K. P., BAVERSTOCK P. R. et MORITZ C., « Recent and Rapid Speciation with Limited Morphological Disparity in the Genus *Rattus* », in *Systematic Biology*, 60, 2011, p. 188-203.

RUFFINO L. et VIDAL E., « Early Colonization of Mediterranean Islands by *Rattus rattus*: a Review of Zooarcheological Data », in *Biological Invasions*, 12, 2010, p. 2389-2394.

SALVADORI F., « The Transition from Late Antiquity to Early Middle Ages in Italy. A Zooarchaeological Perspective », in *Quaternary International*, 499, 2019, p. 35-48.

SANGES M. et ALCOVER J. A., « Noticia sobre la microfauna vertebrada holocènica de la Grotta Su Guanu o Gonagosula (Oliena, Sardenya) », in *Endins*, 7, 1980, p. 57-62.

SANTEL W. et VON KOENIGSWALD W., « Preliminary Report on the Middle Pleistocene Small Mammal Fauna from Yarimburgaz Cave in Turkish Thrace », in *Eiszeitalter & Gegenwart*, 48, 1998, p. 162-169.

SAUNDERS E. A. C. et REUMER J. W. E., « The Influence of Prehistoric and Roman Migrations on the Vertebrate Fauna of Menorca (Spain) », Oxford, BAR Publishing « British Archaeological Report International Series », 229, 1984, p. 119-144.

SAVINETSKY A. B. et KRYLOVICH O. A., « On the History of the Spread of the Black Rat (*Rattus rattus* L., 1758) in Northwestern Russia », in *Biology Bulletin*, 38(2), 2011, p. 203-207.

SMITH K. T., MAUL L. C., FLEMMING F., BARKAI R. et GOPHER A., « The Microvertebrates of Qesem Cave: A Comparison of the Two Concentrations », in *Quaternary International*, 398, 2016, p. 233-245.

SONG Y., LAN Z. et KOHN M. H., « Mitochondrial DNA Phylogeography of the Norway Rat », in *PLoS One*, 9(2), 2014, e88425, en ligne ; doi.org/10.1371/journal.pone.0088425.

SPYROU M. A., TUKHBATOVA R. I., WANG C.-C., ANDRADES-VALTUEÑA A., LANKAPALLI A. K., KONDRASHIN V. V., TSYBIN V. A., KHOKHLOV A., KÜHNERT D., HERBIG A., BOS K. I. et KRAUSE J., « Analysis of 3800-Year-Old *Yersinia Pestis* Genomes Suggests Bronze Age Origin for Bubonic Plague », in *Nature Communications*, 9(1), 2018, p. 2234, en ligne : 10.1038/s41467-018-04550-9.

STANZEL M., *Die Tierreste aus dem Artemis-/Apollon-Heiligtum bei Kalapodi in Bootien Griechenland*, thèse non publiée, université de Munich, 1991.

STENSETH N. C., SAMIA N. I., VILJUGREIN H., KAUSRUD K. L., BEGON M., DAVIS S., LEIRS H., DUBYANSKIY, V. M., ESPER J., AGEYEV, V. S., KLASSOVSKIY N. L., POLE S. B. et KUNG-SIK CHAN, « Plague Dynamics Are Driven by Climate Variation », in *Proceedings of the National Academy of Science*, 103(35), 2006, en ligne : doi.org/10.1073/pnas.0602447103.

SUZUKI S., YONEKAWA H., TSUCHIYA K., TSUTAMUNE T., FUJIKAWA K. et UCHIDA Y., « Oceanina-Type Black Rat (*Rattus rattus*) Found in Port Otaru of Hokkaido, Japan », in *Medical Entomology and Zoology*, 52, 2001, p. 1-7.

TCHERNOV E., « Commensal Animals and Human Sedentism in the Middle East », in *Animals and Archaeology 3, Early Herders and Their Flocks*, J. CLUTTON-BROCK et C. GRIGSON (dir.), Oxford, BAR Publishing, « British Archaeological Report International Series », 202, 1984, p. 92-115.

TCHERNOV E., « Rodent Faunas, Chronostratigraphy and Paleobiogeography of the Southern Levant During the Quaternary », in *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39(1), 1996, p. 513-530.

TOLLENAERE C., BROUAT C., DUPLANTIER J.-M., RAHALISON L., RAHELINIRINA S., PASCAL M., MONE H., MOUAHID G., LEIRS H. et COSSON J.-F., « Phylogeography of the Introduced Species *Rattus rattus* in the Western Indian Ocean, With Special Emphasis on the Colonization History of Madagascar », in *Journal of Biogeography*, 37, 2010, p. 398-410.

TOSKAN B. et KRISTUFEK B., « Noteworthy Rodent Records from the Upper Pleistocene and Holocene of Slovenia », in *Mammalia*, 70(2), 2006, p. 98-105.

VIGNE J.-D. et MARINVAL-VIGNE C., « Le rat en Corse au VI^e siècle après J.-C. », in *Mammalia*, 49(1), 1985, p. 138-139.

VIGNE J.-D. et FÉMOLANT J.-M., « Premières observations de la présence du rat noir (*Rattus rattus*) en France septentrionale à la période gallo-romaine (Picardie, I^{er} s. après J.-C.) », in *Mammalia*, 55(2), 1991, p. 319-321.

VIGNE J.-D. et AUDOIN-ROUZEAU F., « La colonisation de l'Europe occidentale par le rat noir. Contraintes méthodologiques, appel à collaborations », in *Les Nouvelles de l'archéologie*, 47, 1992, p. 42-44.

VIGNE J.-D., CHEYLAN G., GRANJON L., AUFRAY J.-C., « Évolution ostéométrique de *Rattus rattus* et de *Mus musculus domesticus* sur de petites îles : comparaison de populations médiévales et actuelles des îles Lavezzi (Corse) et de Corse », in *Mammalia*, 57(1), 1993, p. 85-98.

VIGNE J.-D. et VILLIE P., « Une preuve archéologique du transport d'animaux par bateau : le crâne de Rat surmulot (*Rattus norvegicus*) de l'épave du "Ça Ira" (Saint-Florent, Haute Corse-fin du XVIII^e siècle) », in *L'Homme méditerranéen, Mélanges offerts à Gabriel Camp*, R. CHENORKIAN et G. CAMPS (dir.), Aix-en-Provence, Publications de l'université d'Aix-en-Provence, 1995, p. 411-416.



VIGNE J.-D. et VALLADAS H., « Small Mammal Fossil Assemblages as Indicators of Environmental Change in Northern Corsica During the Last 2,500 Years », in *Journal of Archaeological Science*, 23, 1996, p. 199-215.

VON DEN DRIESCH A. et BOESSNECK J., « A Roman Cat Skeleton from Quseir on the Red Sea Coast », in *Journal of Archaeological Science*, 10, 1983, p. 205-212.

WIGH B., « Animal Husbandry in the Viking Age Town of Birka and its Hinterland », in *Birka Studies*, 1, 2001, Stockholm.

YALDEN D. W., « Mammals in Britain. An Historical Perspective », in *British Wildlife*, 14, 2003, p. 243-251.

