naturae

2024 • 2



L'apport de la génétique pour comprendre la colonisation de l'île Tomé (Côtes-d'Armor, France) par le Vison d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777: conséquences pour sa gestion





art. 2024 (2) — Publié le 24 janvier 2024 www.revue-naturae.fr



PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTOR: Gilles Bloch, Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / EDITOR-IN-CHIEF: Jean-Philippe Siblet

Assistante de RÉDACTION / Assistant Editor: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / SCIENTIFIC BOARD:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)

Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)

Vincent Boullet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)

Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)

Patrick De Wever (MNHN, Paris)

Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon) Éric Feunteun (MNHN, Dinard)

Romain Garrouste (MNHN, Paris) Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)

Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)

Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)

Patrick Haffner (PatriNat, Paris)

Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)

Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)

Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)

Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels - Hauts-de-France, Amiens)

Serge Muller (MNHN, Paris)

Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)

Laurent Poncet (PatriNat, Paris)

Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)

Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)

Laurent Tillon (ONF, Paris)

Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / COVER:

Vison d'Amérique, Mustela vison Schreber, 1777. Individu observé le 5 avril 2008 sur l'île Grande (île reliée au continent par un pont, commune de Pleumeur-Bodou, département des Côtes-d'Armor), à environ 12 km à vol d'oiseau de l'île Tomé. Crédit photo: Armel Deniau.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / The Museum Science Press also publish: Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France) Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40 diff.pub@mnhn.fr / https://sciencepress.mnhn.fr

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

L'apport de la génétique pour comprendre la colonisation de l'île Tomé (Côtes-d'Armor, France) par le Vison d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777: conséquences pour sa gestion

Olivier LORVELEC

Dynamique et Durabilité des Écosystèmes (DECOD), INRAE, L'Institut Agro, IFREMER, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes Cedex (France) olivier.lorvelec@inrae.fr

Stéphane RIALLIN

Conservatoire du Littoral, Port du Légué, 8 quai Gabriel Péri, F-22190 Plérin (France) s.riallin@conservatoire-du-littoral.fr

Pierre-Yves BOISSON

Dynamique et Durabilité des Écosystèmes (DECOD), INRAE, L'Institut Agro, IFREMER, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes Cedex (France) boisson.py@gmail.com

Maxime BREDIN

Association Les Îles du Ponant, 4 bis rue de l'Océan, ZA Kénéah Sud, F-56400 Plougoumelen (France) maximebredin.mb@gmail.com

Armel DENIAU

Ligue pour la Protection des Oiseaux, Réserve raturelle nationale des Sept-Îles, Station LPO de l'île Grande, F-22560 Pleumeur-Bodou (France) armel.deniau@lpo.fr

Louis DUTOUQUET

Bureau d'études HELP SARL, Saint-Sula, F-29550 Plomodiern (France) helpsarl@netcourrier.com

Stéphane GUIGUEN

Lannion-Trégor Communauté, 1 rue Monge, CS 10761, F-22307 Lannion Cedex (France) stephane.guiguen@lannion-tregor.com

Quentin LE HERVÉ

Commune de Perros-Guirec, Hôtel de Ville, F-22700 Perros-Guirec (France) quentin.le.herve@perros-guirec.com

Patricia LE QUILLIEC

Dynamique et Durabilité des Écosystèmes (DECOD), INRAE, L'Institut Agro, IFREMER, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes Cedex (France) aicirtap35@hotmail.fr

Olivier PRIMAS

Fédération départementale des Chasseurs des Côtes-d'Armor, La Prunelle, F-22192 Plérin Cedex (France) olivier.primas@fdc22.com

Pascal PROVOST

Ligue pour la Protection des Oiseaux, Réserve naturelle nationale des Sept-Îles, Station LPO de l'île Grande, F-22560 Pleumeur-Bodou (France) pascal.provost@lpo.fr

Éric J. PETIT

Dynamique et Durabilité des Écosystèmes (DECOD), INRAE, l'Institut Agro, IFREMER, 65 rue de Saint-Brieuc, F-35042 Rennes Cedex (France) eric.petit@inrae.fr

Soumis le 22 mars 2023 | Accepté le 27 juillet 2023 | Publié le 24 janvier 2024

Lorvelec O., Riallin S., Boisson P.-Y., Bredin M., Deniau A., Dutouquet L., Guiguen S., Le Hervé Q., Le Quilliec P., Primas O., Provost P. & Petit É. J. 2024. — L'apport de la génétique pour comprendre la colonisation de l'île Tomé (Côtes-d'Armor, France) par le Vison d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777: conséquences pour sa gestion. *Naturae* 2024 (2): 13-30. https://doi.org/10.5852/naturae2024a2

RÉSUMÉ

La première observation confirmée de Mustela vison Schreber, 1777, le Vison d'Amérique, sur l'île Tomé (département des Côtes-d'Armor, Bretagne, France) date de 2012. Depuis, un programme d'action intitulé «Trégor Gestion Vison », réunissant les structures locales impliquées dans les problématiques environnementales, a été mis en place pour essayer d'éradiquer l'espèce sur cette île. Ce programme a permis de collecter, entre 2014 et 2020, du matériel biologique provenant de l'île Tomé (34 échantillons) mais également du continent proche (Côtes-d'Armor, 38 échantillons). Une étude génétique a été conduite, à partir de ce matériel biologique, afin d'identifier les modalités de la colonisation de l'île Tomé. À cet effet, l'ensemble des échantillons a été génotypé à 16 marqueurs microsatellites. Les résultats montrent que l'île Tomé n'est pas isolée du continent proche, dans la mesure où au moins cinq individus sont considérés comme des immigrants. Il est donc cohérent de penser qu'il y a en moyenne un individu qui colonise l'île chaque année. La mise en évidence de plusieurs événements de colonisation indique également que la colonisation de l'île se fait naturellement et qu'il ne peut s'agir d'une introduction délibérée. Ces résultats expliquent également pourquoi, après une éradication a priori réussie en 2018, l'île a de nouveau hébergé des visons à partir de 2020. Cette étude génétique apporte des résultats pouvant aider les gestionnaires dans la mise en place d'une stratégie de limitation des effectifs de visons présents sur l'île Tomé.

MOTS CLÉS Écologie insulaire, mammifère prédateur introduit, parenté génétique, colonisation insulaire.

ABSTRACT

The contribution of genetics to understand the colonization of île Tomé (département des Côtes-d'Armor, France) by the American Mink, Mustela vison Schreber, 1777: consequences for its management. The first confirmed observation of Mustela vison Schreber, 1777, the American Mink, on île Tomé (département des Côtes-d'Armor, Brittany, France) was in 2012. Since then, an action program, named "Trégor Gestion Vison", bringing together local structures involved in environmental issues, was set up to eradicate the species on this island. This program made it possible to collect, between 2014 and 2020, biological material from île Tomé (34 samples) but also from the nearby continent (Côtes-d'Armor, 38 samples). A genetic analysis was carried out, from this biological material, in order to identify modalities of colonization of the island. For this purpose, all samples were genotyped at 16 microsatellite markers. Results clearly show that there is a network of parental interrelations on île Tomé and therefore that the species reproduces on this island. They also clearly show, through the identification of at least five immigrants, that a repetition of colonization events took place. It is consistent to think that one mink colonizes the island each year, on average. Furthermore, individuals of both sexes are capable of colonizing the island, since the five probable immigrants identified are three males and two females. The highlighting of several colonization events indicates that île Tomé is not isolated from the nearby mainland, that colonization of the island occurs naturally, and that it cannot be an introduction by man. These results also explain why, after an apparently successful eradication in 2018, the island again hosted minks from 2020. Management operations for mammals introduced to the islands are often subject to failure, due to lack of knowledge, particularly regarding modalities of colonization and recolonization. Information on invasion pathways and gene flow between continental and island populations is crucial for assessing risks and establishing effective management strategies. Our study goes in this direction. It gives to the managers of île Tomé arguments to build an action strategy. In particular, it allows the selection of biosecurity measures most likely to limit recolonization. These measures will complete the continuous ecological monitoring already in progress.

KEY WORDS
Island ecology,
introduced mammalian
predator,
genetic kinship,
island colonization.

INTRODUCTION

Conséquences des introductions DE MAMMIFÈRES CARNIVORES DANS LES ÎLES

Les flores et les faunes insulaires sont menacées par plusieurs facteurs anthropiques qui agissent souvent en synergie. Parmi ces facteurs, les invasions biologiques provoquent d'importants dysfonctionnements dans ces écosystèmes et constituent notamment la première cause des extinctions ou des disparitions locales d'espèces dans les îles (e.g., Courchamp et al. 2003; Pascal et al. 2009; Tershy et al. 2015). Dans les îles dites « océaniques » ou « vraies », qui n'ont jamais été reliées à un continent ou qui se sont séparées d'un continent il y a plusieurs millions d'années, il est constaté des extinctions d'espèces. Dans les îles dites « continentales », qui ont été reliées périodiquement à un continent lors des transgressions marines du Quaternaire, ce sont des disparitions locales d'espèces à plus larges répartitions qui se produisent. Ces dysfonctionnements liés aux invasions biologiques résultent notamment des caractéristiques des peuplements insulaires qui ont été décrites dans le cadre conceptuel de la théorie de l'équilibre dynamique (MacArthur & Wilson 1963) et de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1967). Parmi les nombreux auteurs ayant travaillé sur ces caractéristiques, parfois appelées globalement « syndrome d'insularité », nous pouvons citer d'autres précurseurs tels que MacArthur et al. (1972), Blondel (1979), Williamson (1981), Crowell (1983) ou encore Stamps & Buechner (1985). Deux caractéristiques nous semblent particulièrement importantes pour comprendre les effets produits par les invasions biologiques. D'une part, le nombre d'espèces animales et végétales est réduit dans les îles par rapport aux zones continentales proches et, d'autre part, les écosystèmes insulaires sont dysharmoniques, c'està-dire que certains groupes d'espèces (systématiques et fonctionnels) y sont absents. Ces deux caractéristiques ont des conséquences majeures dont un endémisme insulaire très élevé dans les îles océaniques et une forte sensibilité aux perturbations naturelles ou liées à l'Homme, associée à une faible résilience, dans les îles océaniques ou continentales. Ces caractéristiques prédisposent à l'extinction des espèces endémiques ou à la disparition locale des espèces autochtones, lorsqu'elles sont confrontées à des espèces introduites provenant souvent d'autres régions biogéographiques et avec lesquelles elles n'ont pas coévolué.

Les Mammifères carnivores font partie des groupes d'espèces généralement absents des îles océaniques ainsi que des petites îles continentales, et leurs introductions sur ces îles entraînent des perturbations importantes (e.g., Brooke et al. 2018; Holmes et al. 2019; Marino et al. 2021). C'est le cas, pour ne citer qu'un exemple, de la Petite Mangouste indienne, Urva auropunctata (Hodgson, 1836), un mammifère carnivore de la famille des Herpestidés, introduit délibérément par l'Homme au xixe et au xxe siècle dans de nombreuses îles du monde, essentiellement océaniques, et notamment dans des « îles à sucre ». Selon Lorvelec et al. (2021), il est raisonnable de penser que, parmi les espèces présentes dans ces îles, celles constituant des proies étaient inadaptées face aux capacités de prédation de la Petite Mangouste indienne, ce qui a contribué à certains processus d'extinctions. C'est ainsi que, dans les îles de la Caraïbe, un lien entre les introductions de la Petite Mangouste indienne et les extinctions d'espèces de lézards de la famille des Mabuyidés, a été clairement démontré par Hedges & Conn (2012).

Dans ce cadre général, nous documentons ici les modalités de la colonisation récente d'une petite île continentale, située en Bretagne, par un mammifère carnivore de la famille des Mustélidés, le Vison d'Amérique, Mustela vison Schreber, 1777, originaire de l'Amérique du Nord.

STATUT TAXINOMIQUE ET AIRE DE RÉPARTITION INITIALE DU VISON D'AMÉRIQUE

L'espèce vison a été, pendant plus d'une décennie, retirée du genre Mustela Linnaeus, 1758 et placée dans le genre nouveau et monospécifique Neovison Baryshnikov & Abramov, 1997. Le nom Neovison vison (Schreber, 1777) a notamment été utilisé par Wozencraft (2005), Larrivière & Jennings (2009) et Reid et al. (2016). Cependant, après le travail précurseur de Dragoo & Honeycutt (1997), différentes études génétiques (e.g., Harding & Smith 2009; Law et al. 2018) ont abouti à la conclusion que les espèces vison, frenata, africana, et felipei, toutes néarctiques ou néotropicales, représentent un patrimoine phylogénétique distinct de toutes les autres espèces du genre Mustela, y compris de l'espèce néarctique nigripes. Dans ce contexte, Larrivière & Jennings (2009) ont souligné que le genre Mustela devient paraphylétique si l'on en exclut l'espèce vison, ce qui suggère que le placement de vison dans le genre séparé Neovison n'est pas correct. Conséquence de ces travaux, c'est le nom Mustela vison Schreber, 1777 qui a été retenu récemment par Burgin et al. (2020). Enfin, notons que Patterson et al. (2021) ont proposé le nom de genre ou de sous-genre Neogale Gray, 1865 pour désigner le clade constitué de vison et de trois autres espèces américaines. Reste à définir clairement si ce clade doit être considéré comme un genre (ce que préconisent Patterson et al. 2021) ou comme un sous-genre de Mustela. Dans l'attente d'une conclusion, c'est Mustela vison qui est retenu dans la version actuelle (V16.0) du référentiel taxonomique pour la France TAXREF (Gargominy et al. 2022), et nous suivons ici cette position. Wozencraft (2005), Larrivière & Jennings (2009) et Burgin et al. (2020) reconnaissent 14 sous-espèces pour *Mustela vison*, en plus de la forme nominative. Pour être complet sur les aspects taxinomiques, notons qu'une espèce proche de Mustela vison, à savoir Mustela macrodon (Prentiss, 1903), le Vison de mer, s'est éteinte vers 1860 (Hardy 1903; Mead et al. 2000).

L'aire de répartition initiale du Vison d'Amérique couvre une grande partie de l'Amérique du Nord. Les limites en sont le cercle polaire arctique au nord et le Sud-Ouest des États-Unis au sud (e.g., Reid et al. 2016). Dans cette aire de répartition initiale, le Vison d'Amérique est évalué par l'Union internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) comme une espèce à « Préoccupation mineure » (Least Concern) au regard du risque d'extinction, du fait qu'elle présente une vaste répartition et qu'elle est relativement commune (Reid et al. 2016).

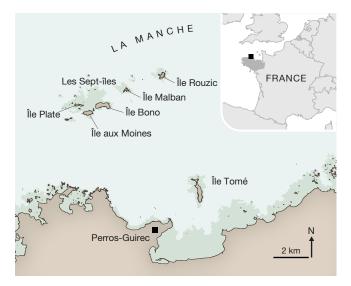


Fig. 1. — Situation géographique de l'île Tomé, des Sept-Îles et de la commune de Perros-Guirec (département des Côtes-d'Armor, Bretagne) [les estrans, jusqu'aux limites des plus basses mers, sont figurés en vert foncé; dans la carte en encart, la Bretagne est figurée en gris foncé]. Crédit: D. Fourcy, INRAE 2022.

HISTORIQUES DE L'ÉLEVAGE ET DES NATURALISATIONS DU VISON D'AMÉRIQUE DANS LE MONDE ET EN FRANCE L'élevage du Vison d'Amérique, destiné à alimenter l'industrie de la pelleterie (le commerce des fourrures), a débuté vers 1870 aux États-Unis. Par la suite, l'espèce a été délibérément introduite comme animal à fourrure dans des élevages en Russie et dans d'autres parties de l'Europe continentale, ainsi que dans les îles Britanniques et l'Islande. À la suite d'évasions et de lâchers intentionnels, l'espèce est maintenant naturalisée dans de nombreuses régions d'Europe. Des populations sauvages sont également présentes à Hokkaido (Japon), ainsi que dans le Sud de l'Argentine et du Chili (Reid *et al.* 2016). Nous n'avons pas connaissance d'études génétiques qui permettraient d'identifier les sous-espèces de *Mustela vison* à l'origine des formes d'élevage et des formes redevenues sauvages.

Léger (2003), repris dans Pascal et al. (2006), a examiné les documents disponibles et synthétisé l'histoire de l'introduction du Vison d'Amérique en France. L'élevage y a débuté en 1926. Au cours des années 1960, on assista à la création de grandes visonnières pouvant compter plusieurs dizaines de milliers de femelles reproductrices, la plupart en Bretagne, afin de disposer d'une source d'alimentation abondante constituée par les sousproduits de la mer et des abattoirs. Après la crise de la profession au milieu des années 1980, le nombre de visonnières décrut et, en 2001, il ne subsistait en France qu'une vingtaine de fermes. En France, Léger (2003) et Pascal et al. (2006) ont indiqué que les premières populations marronnes – le marronnage étant le retour à la vie sauvage d'animaux domestiques qui ont été élevés et sélectionnés (Pascal et al. 2006; Lorvelec 2015a) -, ont été signalées en Bretagne à partir des années 1970, sans que l'on sache précisément si les fondateurs de ces populations étaient des animaux échappés d'élevages ou relâchés intentionnellement (voir aussi Broyer & Érome 1984; Bifolchi & Grémillet 2015; Lorvelec 2015b). Trois grandes zones de présence, globalement en expansion, ont été définies entre 2000 et 2015 (Léger et al. 2018; ONCFS 2018). La première se situe en Bretagne, Normandie et Pays de la Loire. La deuxième concerne la moitié sud de la Nouvelle-Aquitaine, où le Vison d'Amérique se trouve en contact avec les populations reliques de *Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761), le Vison d'Europe (Camby 1990; Steinmetz et al. 2014; Bressan et al. 2019, 2022), ainsi que l'ouest de la région Occitanie. La troisième, plus récente, se situe au sud-est de la région Occitanie et se trouve en connexion avec un foyer espagnol situé en Catalogne.

HISTORIQUE DE LA COLONISATION DE L'ÎLE TOMÉ ET STRATÉGIE DE GESTION

L'île Tomé (commune de Perros-Guirec, département des Côtes-d'Armor, Bretagne, France, Fig. 1) est orientée nord – sud sur environ 1,4 km. Le trait de côte de son extrémité sud se situe à moins de deux kilomètres de celui du continent et les laisses des plus basses mers du continent et de l'île (les distances entre les estrans aux plus basses mers) sont distantes de moins d'un kilomètre (Fig. 1). Sa superficie est de 0,35 km² en projection plane. Elle présente un relief prononcé avec une altitude maximale de 64 m (Fig. 2). Les unités principales de végétation sont des groupements de falaises atlantiques, des prairies mésophiles, et des ronciers et ptéridaies.

L'île Tomé constitue un site intéressant pour l'avifaune marine. La présence de Mammifères prédateurs introduits, le Rat surmulot, Rattus norvegicus (Berkenhout, 1769), et le Vison d'Amérique, a constitué pour le premier et constitue actuellement pour le second une menace importante pour le maintien de cette biodiversité. Le Rat surmulot, dont l'époque d'introduction sur l'île n'est pas documentée, a vu sa population éradiquée en 2002 (Bredin & Dutouquet 2004; Lorvelec & Pascal 2005). Le Vison d'Amérique n'est présent sur l'île Tomé que depuis quelques années (Fig. 3), la première observation validée (par une photographie) y remontant à l'été 2012. En 2013, des observations d'indices confirmèrent la présence de l'espèce et, confrontés à la menace sur la biodiversité représentée par le Vison d'Amérique, le propriétaire de l'île Tomé (le Conservatoire du Littoral), les gestionnaires de l'île Tomé (la mairie de Perros-Guirec et Lannion-Trégor Communauté) et ceux de la Réserve naturelle nationale des Sept-Îles (la Ligue pour la Protection des Oiseaux), ainsi que la Fédération départementale des chasseurs des Côtes-d'Armor, lancèrent en 2014 un programme d'action nommé «Trégor Gestion Vison », toujours d'actualité. Il permet une collaboration efficiente des différentes structures locales impliquées dans les problématiques environnementales (voir la partie « Remerciements »). Rapidement, l'éradication de la population du Vison d'Amérique de l'île Tomé s'est imposée comme l'objectif majeur de ce programme, afin de préserver la biodiversité de l'île Tomé et de diminuer le risque d'une colonisation des Sept-Îles. Cet archipel, situé au nord-ouest de l'île Tomé, héberge une exceptionnelle avifaune marine, ce qui a conduit à son classement en Réserve naturelle nationale dès 1976. Le risque de colonisation des Sept-Îles depuis l'île Tomé s'ajoute au risque de colonisation depuis le continent, ce dernier étant plus proche des Sept-Iles que ne l'est l'île Tomé (Fig. 1). L'historique de la construction du programme



Fig. 2. — Paysage de l'île Tomé, 9 septembre 2016. Crédit photo: Stéphane Riallin.

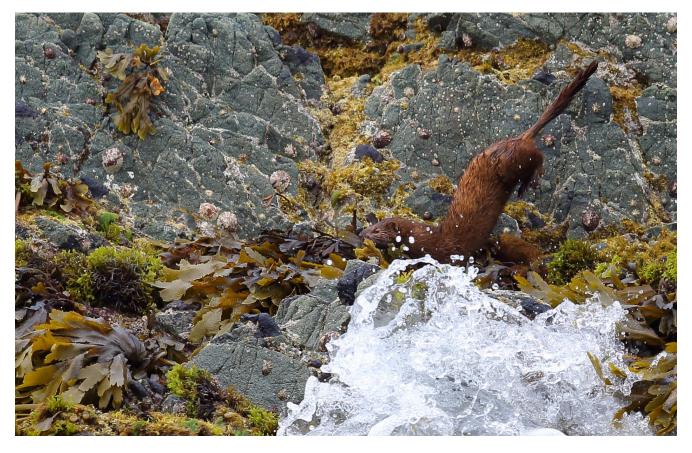


Fig. 3. — Vison d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777, sur l'estran de l'île Tomé, 12 juillet 2017. Crédit photo: Armel Deniau.

d'action et les premiers résultats de terrain, obtenus en 2014 et 2015, apparaissent déjà dans les rapports de stages et dans une affiche de l'un des auteurs de ce manuscrit (MB). Dans ce contexte, 34 individus ont été prélevés sur l'île Tomé, entre 2014 et 2020, par piégeage puis par tir. En parallèle, 38 individus ont été récupérés par piégeage sur le continent proche, dans le département des Côtes-d'Armor, entre 2015 et 2020. Ces différentes opérations ont permis la constitution d'un échantillonnage quantitativement et qualitativement suffisant pour que nous puissions réaliser une analyse génétique. Différents partenaires financiers se sont succédé pour soutenir le programme «Trégor Gestion Vison» depuis son démarrage en 2014 et les engagements financiers sont désormais programmés jusqu'en 2037 (voir la partie «Remerciements»). L'ensemble des financements correspond à un budget d'environ 143 000 € sur 24 ans (2014-2037).

ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE DU VISON D'AMÉRIQUE ET CONSÉQUENCES DES NATURALISATIONS

Une synthèse des éléments concernant la biologie et l'écologie du Vison d'Amérique peut être consultée dans Larrivière & Jennings (2009). Nous en retenons ici quelques éléments principaux. Les mâles pèsent 850 à 1805 g, les femelles, plus petites, 450 à 840 g. Chez les mâles, le poids adulte est atteint entre neuf et onze mois et la maturité sexuelle à 18 mois. Chez les femelles, le poids adulte est atteint dès le quatrième mois et la maturité sexuelle à douze mois. Les femelles réalisent une seule portée par an, comprenant de deux à dix petits avec une moyenne de cinq. Les accouplements ont lieu entre février et avril, les mises-bas entre avril et juin. Les domaines vitaux des femelles s'étendent sur huit à 20 hectares, ceux des mâles sont beaucoup plus grands, parfois jusqu'à 800 hectares. Les domaines vitaux des mâles se superposent avec ceux des femelles, mais il y a peu de chevauchement entre mâles. Yamaguchi *et al.* (2004) et Melero et al. (2017) apportent quelques informations complémentaires. Dans une même portée, les paternités multiples sont fréquentes. Les frères et sœurs demeurent sur le territoire de leur mère jusqu'à leur dispersion, nécessaire à la recherche d'un territoire, qui survient à cinq mois. Les distances de dispersion des jeunes sont en moyenne de 20 à 30 km.

Le Vison d'Amérique est une espèce principalement nocturne et inféodée aux zones aquatiques et humides tels que les rivières, les lacs, les marais ou les zones littorales (Larrivière & Jennings 2009). Ses qualités de nage remarquables, à la surface mais également sous l'eau pour rechercher de la nourriture (Larrivière & Jennings 2009), en font une espèce qualifiée de semi-aquatique (Broyer & Érome 1984). Si le Vison d'Amérique n'hésite pas à se mettre à l'eau et peut donc éventuellement coloniser par ce moyen de nouveaux territoires, il faut toutefois noter que son seul caractère anatomique qui correspond réellement à une adaptation à la vie aquatique est une petite palmure interdigitale au niveau des membres postérieurs. Cette faible spécialisation anatomique pourrait expliquer le fait qu'il demeure un prédateur de type généraliste tirant profit de ressources alimentaires aussi bien terrestres qu'aquatiques (Maizeret 1990). Que ce soit dans son aire de répartition initiale ou dans les zones d'introduction, le Vison d'Amérique peut en effet se nourrir d'une large gamme de proies, incluant des petits Mammifères, des Poissons, des Oiseaux, des œufs, des Amphibiens, des Reptiles et divers invertébrés tels que des macrocrustacés, des Mollusques, des Insectes et des vers de terre. Dans la plus grande partie de l'Amérique du Nord, il est le prédateur majeur d'*Ondatra zibethicus* (Linné, 1766), le Rat musqué (Larrivière & Jennings 2009). En Europe, European Mammals on Maps (EMMA) Committee (1999) rappelle que l'espèce est considérée comme une menace pour les colonies d'oiseaux marins, pour *Arvicola sapidus* Miller, 1908 et pour les formes amphibies d'*Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758), ainsi que pour le Vison d'Europe (*Mustela lutreola*).

Sur l'île Tomé, des conséquences importantes de la présence du Vison d'Amérique sur la biodiversité avienne ont été mises en évidence par les participants au programme «Trégor Gestion Vison ». Les rapports des suivis ornithologiques (suivis animés notamment par les auteurs de ce manuscrit appartenant à la Ligue pour la Protection des Oiseaux), indiquent qu'en 2019, il y avait onze fois moins d'Oiseaux marins nicheurs qu'en 2004 sur l'île Tomé (478 couples contre 43 couples). La baisse des effectifs de Goélands a été particulièrement frappante. C'est ainsi que, pour prendre l'exemple du Goéland argenté, Larus argentatus Pontoppidan, 1763, on dénombrait 344, 357, 402, 162, 63, 10, 2, 1 et 2 couples, respectivement en 2004, 2005, 2009, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018 et 2019. Selon Cadiou & Yésou (2006), la baisse de la disponibilité et de l'abondance des ressources alimentaires d'origine humaine (décharges et pêcheries), ainsi que les phénomènes de compétitions interspécifiques et intraspécifiques (compétition spatiale, compétition pour la nourriture et prédation), sont des facteurs à l'origine d'une diminution des effectifs de Goélands argentés ces dernières décennies dans l'archipel de Molène (département du Finistère, Bretagne, France) et plus largement en Bretagne et en France. La colonisation de zones continentales urbaines a également pu contribuer au déclin d'anciennes populations. Toutefois, dans le cas de la colonie de l'île Tomé, même si ces facteurs ont pu avoir des conséquences négatives étalées sur les dernières décennies, il nous semble cohérent de conclure que le seul facteur pouvant expliquer l'effondrement rapide, constaté entre 2009 et 2014, pour le Goéland argenté et pour d'autres espèces, est l'arrivée du Vison d'Amérique sur l'île. Le fait que, dans la période proche et en l'absence de visons, la colonie de Goélands argentés de l'île aux Moines (aux Sept-Îles) a vu son effectif augmenter, donne du poids à notre interprétation des données de l'île Tomé.

Sur l'ensemble du territoire français métropolitain, le Vison d'Amérique est listé «espèce exotique envahissante» (arrêté ministériel du 30 juillet 2010) et classé «espèce susceptible d'occasionner des dégâts» (arrêté ministériel du 2 septembre 2016). L'arrêté de 2016 autorise son piégeage toute l'année et en tout lieu, avec des restrictions possibles (Léger *et al.* 2018). Tout est pensé dans la législation afin d'éviter les confusions avec le Vison d'Europe, qui est protégé et en voie de disparition. De plus, pour des raisons sanitaires liées à l'épidémie de SARS-CoV-2, l'élevage du Vison d'Amérique a été récemment interdit en France (Loi N°2021-1539 du 30 novembre 2021).

QUESTION SCIENTIFIQUE

La question majeure qui s'est imposée aux gestionnaires est de savoir si la présence du Vison d'Amérique sur l'île Tomé, depuis au moins l'année 2012, n'est que la résultante d'un événement unique de colonisation, suivi de reproductions, ou s'il existe des probabilités pour qu'un tel événement se produise régulièrement. Dans le second cas, des questions additionnelles concernent le sexe et la taille des individus colonisateurs et leur capacité à se reproduire sur l'île. Pour tenter de répondre à ces questions, nous avons réalisé une analyse génétique de l'ensemble des individus provenant de l'île et d'individus provenant du continent proche.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

COLLECTE DU MATÉRIEL BIOLOGIQUE, NÉCROPSIES, EXTRACTION D'ADN ET GÉNOTYPAGES

Dans ce document, les noms des îles et des archipels sont ceux utilisés par l'Institut national de l'Information géographique et forestière (IGN: https://www.geoportail.gouv.fr/, dernière consultation le 12 juillet 2023) et par le Service hydrographique et océanographique de la Marine (SHOM: https:// data.shom.fr/, dernière consultation le 12 juillet 2023).

Pour tenter de répondre aux objectifs de la présente étude génétique, un total de 72 Visons d'Amérique a été prélevé sur le terrain, par piégeage (sur l'île Tomé et le continent proche) ou par tir (sur l'île Tomé), avec toutes les autorisations nécessaires (voir la partie « Remerciements »). Étant donné les capacités de dispersion de l'espèce (rappelons que les distances de dispersion des jeunes sont en moyenne de 20 à 30 km; Melero et al. 2017), le continent proche a été défini ici comme l'ensemble du département des Côtes-d'Armor (120 km d'est en ouest et 60 km, en moyenne, du sud au nord), et pas seulement restreint aux côtes de ce département. Sur ces 72 visons, 34 ont été récupérés sur l'île Tomé entre mars 2014 et septembre 2020, et 38 ont été récupérés sur le continent proche entre juin 2015 et septembre 2020 (Tableau 1), plus précisément sur les territoires de 18 communes des Côtes-d'Armor. Sur l'île Tomé, les 16 premiers individus (prélevés entre mars 2014 et août 2016) ont été piégés (utilisation de 10 pièges en 2014, 22 pièges en 2015 et jusqu'à 35 pièges en 2016); les 18 derniers (prélevés entre septembre 2016 et septembre 2020) ont été tirés (un ou deux tireurs par mission). Ces 72 visons ont été récupérés entiers et congelés (- 20°C) localement par les acteurs de terrain. Entre 2014 et 2020 (sur une durée de six ans et demi), environ 50 missions (en moyenne sept missions annuelles) ont été menées sur l'île Tomé. En moyenne quatre personnes (de deux à dix) étaient présentes lors d'une mission. L'ensemble a représenté environ 130 journées de terrain (parfois plusieurs journées consécutives avec bivouacs sur place) et environ 3000 heures de travail.

Chaque animal s'est vu attribué un numéro d'ordre avant sa nécropsie. Nous avons collecté les données morphométriques externes de base: poids « plein » (avec le tube digestif et d'éventuels fœtus), longueur du corps (tête et tronc, du bout du museau à la base de la queue, animal placé sur le dos) et

longueur de la queue (sans le toupet). Nous avons ajouté la longueur du pied (du talon au bout du doigt le plus grand, sans la griffe), la longueur de l'oreille (de l'échancrure située devant l'orifice auditif jusqu'à l'extrémité du pavillon) et le poids «vide», qui permet de meilleures comparaisons en enlevant les variabilités dues au taux de remplissage du tube digestif et à la présence d'éventuels fœtus. La longueur d'un testicule des mâles a été mesurée. En revanche, les vésicules séminales ont été difficiles à observer et n'ont donc pas été mesurées. Pour les femelles, nous avons compté le nombre de fœtus et de cicatrices placentaires, et recherché les signes d'une lactation. La présence d'ectoparasites et d'endoparasites (observation superficielle) et l'appréciation macroscopique sommaire du contenu stomacal (taux de remplissage et taxons présents) ont également été enregistrées. Un prélèvement de phalanges a été réalisé pour l'étude génétique. Tous les prélèvements (phalanges, parasites, etc.) ont été préservés au frais (4°C) dans de l'éthanol à 99 %.

L'extraction de l'ADN a été réalisée à l'aide du kit NucleoSpin° 96 Tissue de Macherey-Nagel. Une quantification sur Nanodrop (Denovix®) nous a permis de vérifier la bonne qualité de l'ADN extrait, par le rapport acide nucléique / protéines (A260/280) et le rapport acide nucléique / contaminants copurifiés (A260/230). Elle nous a également permis de contrôler la quantité d'ADN extrait, par mesure de densité optique.

Pour des raisons de rapidité, les amplifications et les génotypages de l'ADN ont été sous-traités auprès de l'unité de Génétique de la conservation (université de Liège, Belgique; voir la partie « Remerciements »). Les 72 échantillons ont été génotypés à 16 marqueurs microsatellites, comme dans Figueiredo Torres (2017).

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été menées en deux étapes. La première étape a consisté à tenter de reconstituer les liens de parenté entre les individus prélevés sur l'île Tomé (construction d'un pedigree) pour essayer de dénombrer le nombre minimal d'événements de colonisations qui expliquerait la structure familiale inférée. Étant donné la taille de l'île Tomé et la pression de prélèvement (voir le nombre de pièges et de tireurs plus haut), il était cohérent de supposer qu'une très grande partie de la population avait été prélevée. Cette phase de reconstruction de liens familiaux a donc été effectuée par exclusion de parenté (Jones et al. 2010). Pour prendre en compte les possibilités d'erreur de génotypage et/ou de mutations, nous avons choisi de conserver les liens qui n'impliquaient pas plus d'une incompatibilité parentjuvénile et quatre incompatibilités dans un trio formé par les deux parents et un juvénile (Jones et al. 2010). Du fait que la population était vraisemblablement quasi-fermée et d'effectif réduit, nous avons considéré la capacité d'exclusion de parenté comme limitée par l'existence de nombreux liens de parenté difficiles à discriminer, ce qui fait que, pour un même individu, il est parfois possible de trouver plusieurs parents compatibles. Nous avons donc précisé les assignations à partir de calculs de maximum de vraisemblance (Jones *et al.* 2010). Des simulations supposant que la proportion d'indivi-

Tableau 1. — Chronologie des prélèvements, sur l'île Tomé et le continent proche, des Visons d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777, nécropsiés et intégrés à l'analyse génétique. Les individus retenus comme immigrants potentiels (1, 9, 37, 38 et 71) sont indiqués en caractères **gras**. Abréviations: **NS**, sexe non attribué au moment de la nécropsie du fait de la décomposition; **num**., numéro d'échantillon.

	Année	Nombre total	Nombre et num. mâle	Nombre et num. femelle		
Île Tomé	2014	8	1:1	7: 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8		
	2015	4	2:11,12	2: 9 , 10		
	2016	6	3: 16, 17, 34	3: 27, 28, 32		
	2017	4	1: 38	3: 35, 36, 37		
	2018	11	8: 53, 54, 55, 57, 58, 60, 61, 62	3: 52, 56, 59		
	2019	0	0	0		
	2020	1	1: 71	0		
	Total	34	16	18		
Continent	2014	0	0	0		
	2015	5	2: 15, 19	3: 13, 14, 18		
	2016	11 (10 + 1NS: 33)	10: 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 29, 30, 31	0		
	2017	13 (12 + 1NS: 51)	5: 39, 41, 44, 45, 46	7: 40, 42, 43, 47, 48, 49, 50		
	2018	6`	4: 64, 65, 66, 68	2:63,67		
	2019	2	2:69,70	0		
	2020	1	0	1:72		
	Total	38 (36 + 2)	23	13		
	Total général	72 (70 + 2)	39	31		

dus échantillonnés est de 80 % de la population totale ont permis d'établir les valeurs seuils pour associer des indices de confiance aux relations inférées. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel CERVUS (Marshall *et al.* 1998; Kalinowski *et al.* 2007, 2010).

La seconde étape a consisté à situer les échantillons de l'île Tomé par rapport à ceux du continent proche. Les individus qui ont été échantillonnés sur le continent proviennent de localités différentes du département des Côtes-d'Armor, à une échelle géographique à laquelle les populations se structurent. Le pool génétique n'est donc pas homogène à cette échelle (Bifolchi *et al.* 2010). La distribution de l'espèce est, par ailleurs, relativement continue dans l'espace à l'échelle de la Bretagne (Bifolchi & Grémillet 2015: 180, carte), ce qui rend difficile de fixer des limites géographiques à des populations en milieu continental. Nous avons donc opté pour une analyse sans *a priori* à l'échelle individuelle, à savoir une analyse en composantes principales (ACP, Jombart *et al.* 2009). Cette analyse a été réalisée avec le package *adegenet* (Jombart 2008) sous R 4.1.0 (R Core Team 2021).

RÉSULTATS

NÉCROPSIES

Les nécropsies réalisées sur les 34 Visons d'Amérique provenant de l'île Tomé indiquent la présence de 16 mâles (47 %) et 18 femelles (53 %), soit un rapport de sexe équilibré (Tableau 1). Deux femelles, toutes deux capturées en 2014, étaient gestantes. Deux autres présentaient des cicatrices placentaires bien nettes, l'une en 2016, l'autre en 2017. Ces résultats concernant les femelles apportent une indication mais sont insuffisants à eux seuls, sans l'apport de la génétique (voir la partie «Analyse de parenté au sein de l'île Tomé»), pour être certain que les Visons se reproduisent sur l'île Tomé. L'observation macroscopique des contenus

stomacaux a montré la présence d'arêtes, de peau et de chair de Poissons (dont des Gobies), d'indices de consommation de Gastéropodes, de Gammares, de Balanes et de Crabes, ainsi que des plumes et des os. La présence d'une mandibule de Crocidure musette, Crocidura russula (Hermann in Zimmermman, 1780), espèce connue de l'île Tomé (Pascal et al. 2005), a été constatée. Les données morphométriques les plus utiles, pour l'île Tomé mais aussi pour le continent proche, sont reportées dans le Tableau 2; les individus clairement immatures étant exclus de cette présentation. Ces données morphométriques s'inscrivent, pour le poids, la longueur du corps et la longueur de la queue, dans la gamme fournie par Larrivière & Jennings (2009), sauf pour les mâles de l'île Tomé qui présentent un poids moyen inférieur à la valeur minimale de cette gamme. Les données morphométriques concernant les individus retenus comme immigrants potentiels sur l'île Tomé (voir la partie «Structure génétique globale et relations entre l'île Tomé et le continent ») sont spécifiées (Tableau 2). Elles correspondent à trois mâles, l'un de taille inférieure à la moyenne (n°1), les deux autres de grande taille (n°38 et n°71), et à deux femelles, l'une de taille proche de la moyenne (nº9), l'autre de petite taille (nº37).

GÉNOTYPAGE ET POLYMORPHISME DE L'ADN

Le génotypage de l'ADN a été possible pour tous les Visons d'Amérique échantillonnés, soit 72 individus. L'ADN n'était donc pas dégradé, et ce en lien avec une mise au froid suffisamment rapide des animaux morts. Les analyses ont été réalisées en considérant les individus capturés sur l'île Tomé, d'une part, et les individus capturés sur le proche continent, d'autre part. Le Tableau 3 indique que le *locus* MLUT20 est monomorphe dans l'ensemble de l'échantillon, ce qui se traduit par une hétérozygotie attendue nulle dans chacune des deux populations considérées. Le *locus* MLUT32 est lui aussi très peu polymorphe, et monomorphe sur l'île Tomé, si bien que l'analyse conduite sur les individus de l'île

TABLEAU 2. — Données morphométriques des Visons d'Amérique, Mustela vison Schreber, 1777 (hors immatures), provenant de l'île Tomé et du continent proche. Pour l'île Tomé, les données des individus retenus comme immigrants potentiels (1, 9, 37, 38 et 71) sont spécifiées. Abréviations : σ, écart-type; LC, longueur du corps (tête et tronc, mm); LO, longueur de l'oreille (mm); LP, longueur du pied (sans la griffe, mm); LQ, longueur de la queue (sans le toupet, mm); LT, longueur du testicule (mm); m, moyenne; max., maximum; min., minimum; n, nombre d'individus; PP, poids « plein » (avec tube digestif et éventuels fœtus, g); PV, poids «vide» (sans tube digestif et éventuels fœtus, g).

			Mâles				Femelles							
		PP	PV	LC	LQ	LP	LO	LT	PP	PV	LC	LQ	LP	LO
Île Tomé	n	14	13	14	14	14	14	14	11	10	11	11	11	11
	m	693	575	343	162	61	22	13	609	524	350	165	58	22
	σ	146	110	19	11	2	2	5	67	65	20	10	4	3
	min.	513	424	312	140	55	20	8	541	471	318	150	52	20
	max.	950	794	380	185	66	26	25	736	624	380	183	67	28
	nº1	606	520	336	152	62	23	15	_	_	_	_	_	_
	n∘9	_	_	_	_	_	_	_	595	486	362	150	67	22
	n∘37	_	_	_	_	_	_	_	560	475	318	162	52	21
	nº38	879	748	373	170	66	21	13	_	_	_	_	_	_
	n∘71	941	794	380	166	63	23	10	-	-	-	-	-	-
Continent	n	23	23	23	22	23	23	22	13	13	13	13	13	13
	m	1099	971	386	186	64	23	19	645	576	352	172	55	21
	σ	287	265	30	16	4	2	7	124	102	14	13	3	2
	min.	692	539	330	153	54	20	11	457	411	337	140	49	14
	max.	1680	1468	450	210	75	25	32	889	746	379	190	62	24

Tomé (assignation de parenté) a finalement pris en compte 14 marqueurs génétiques, et l'analyse de structure génétique globale a pris en compte 15 marqueurs génétiques. Globalement, le polymorphisme est plus important sur le continent que sur l'île Tomé (test de Student pour données appariées : p = 0,04; différence des moyennes: 0,088). Toutefois, cette différence est à relativiser. En effet, les individus de l'île Tomé ne concernent qu'une seule population restreinte à une île, alors que les individus du continent proviennent de localités très dispersées dans le département des Côtes-d'Armor.

Analyse de parenté au sein de l'île Tomé

Les résultats des assignations de parenté, consignés dans le Tableau 4, ont été utilisés pour construire un pedigree (Fig. 4). Ce pedigree n'a pas vocation à représenter le pedigree vrai de la population de l'île Tomé. Il illustre l'ensemble des relations qui peuvent être tissées à partir des résultats montrés dans le Tableau 4. Comme l'indiquent les ensembles d'individus reliés par des relations alternatives, il y aurait d'autres façons possibles de dessiner cette figure. L'individu nº1 permet d'illustrer les incertitudes qui entourent ces résultats d'assignation de parenté. C'est un mâle capturé en 2014 qui pourrait être le père de la femelle n°2, capturée la même année. Mais la relation inverse, dans laquelle c'est la femelle nº2 qui est la mère du mâle nº1, est également possible. De la même façon, le mâle nº1 est potentiellement le père des individus nº3 et nº8. Cependant, dans ces deux cas, il faut accepter une incompatibilité à un allèle, raison pour laquelle les relations de l'individu nº1 avec les autres individus de l'île Tomé ne reçoivent pas de support statistique (Tableau 4). Ces relations enchevêtrées manifestent la difficulté à construire un pedigree robuste avec les données obtenues : la population est petite, les individus fortement apparentés, ce qui rend très délicat de distinguer les différents types de relations qui peuvent exister entre individus. Il n'en reste pas moins que cette représentation

TABLEAU 3. - Hétérozygotie attendue des 16 microsatellites génotypés chez les Visons d'Amérique, Mustela vison Schreber, 1777, provenant de l'île Tomé et du continent proche

Locus	Continent	Île Tomé
MLUT25	0,7841	0,5022
MLUT27	0,7496	0,6346
Mvi114	0,7813	0,4946
MVI4001	0,7105	0,5036
MVIS099	0,7294	0,6430
Mvi087	0,6337	0,6480
MLUT32	0,0817	0,0000
Mvi1341	0,7169	0,6662
MLUT20	0,000	0,0000
MVIS022	0,6479	0,6199
MLUT04	0,3933	0,5045
MVIS075	0,8385	0,5186
MER41	0,6170	0,6854
MER09	0,5188	0,3939
MER22	0,5487	0,7839
MVIS072	0,7489	0,5000

est informative à plus d'un titre. Premièrement, elle montre que la très grande majorité des individus forme un réseau dense d'interrelations: hormis les individus qui ont fondé cette population, la majorité des autres sont apparemment nés sur l'île, ce qui indique clairement que l'espèce s'est reproduite sur l'île Tomé. Si ce réseau est dense, il montre toutefois des zones de moindres relations qui permettent de le diviser en trois sous-réseaux robustes. La faible résolution du pedigree ne permet pas d'identifier formellement les individus fondateurs de la population. On peut cependant remarquer que les individus nº1 et nº9 n'ont pas de parents identifiés, ou alors, pour l'individu nº1, une mère identifiée qui pourrait tout aussi bien être sa fille (les données ne permettent pas d'orienter le pedigree). Cet individu est par ailleurs le premier capturé sur l'île. Les individus nº1 et nº9 pourraient donc être parmi ceux qui ont fondé la population. Ce raisonnement pourrait être étendu à d'autres

Tableau 4. — Assignations de chaque Vison d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777, de l'île Tomé à ses parents. Les individus considérés comme de potentiels immigrants sont en **gras** dans la colonne «Individu». Abréviations: *, trio le plus probable; **, trio le plus probable, support à 80 % par rapport au second trio le plus probable; **Null*, relation de parenté non établie; 0, relation sans support statistique.

Individu	Mère	Nombre de différences avec le génot	, i	Nombre de différences avec le génotype	Nombre de différences	Confiance
		de la mère	Père	du père	au sein du trio	statistique
1	2	0	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*
2	10	0	1	0	3	**
3	8	0	11,1,34	2,1,3	3,4,3	0
4	*Null*	*Null*	11	0	*Null*	*Null*
5	6	0	16	1	2	*
6	9	0	17	1	2	*
7	9	0	17	1	2	*
8	3	0	1	1	4	0
9	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*
10	2	0	12	1	1	***
11	4	0	34	1	3	0
12	59	0	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*
16	36	0	17	0	0	***
17	27	0	16	0	2	*
27	36	1	17	0	3	0
28	27	1	34	0	2	0
32	35	0	17	1	1	**
34	36	0	11	1	1	*
35	36	0	34	0	3	0
36	35	0	16	0	0	***
37	*Null*	*Null*	58	1	*Null*	*Null*
38	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*
52	56	0	58	1	1	***
53	52	0	57	0	0	*
54	52	0	53	0	1	*
55	56	0	61	0	1	***
56	52	Ö	61	0	1	*
57	52	0	60	0	0	***
58	56	Ō	60	0	1	***
59	4,52	1,1	55,58,61	0,0,0	2,2,2	0
60	*Null*	*Null*	62	0	*Null*	*Null*
61	56	0	55	0	1	***
62	52	ĭ	60	0	1	*
71	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*	*Null*

individus, comme le nº17, le nº62, le nº35 (etc.), mais ces individus sont dans des réseaux d'interrelations denses dans lesquels ils pourraient tout aussi bien être les descendants que les ascendants d'autres individus, ce qui rend difficile d'identifier ceux qui ont la plus grande probabilité d'être les fondateurs. Deuxièmement, deux des individus échantillonnés, le nº38 et le nº71, n'entrent pas dans ce réseau d'interrelations. Ils diffèrent tous les deux à trois loci des individus dont ils sont les plus proches. Ces individus sont probablement des immigrants. Enfin, l'individu nº37 ne se raccroche qu'à un seul autre individu du réseau, avec lequel il est incompatible à un *locus*, ce qui rend cette relation très ténue. Cet individu peut aussi être rangé dans les immigrants potentiels. Notons que les groupes d'individus dont les relations s'appuient sur un support statistique (Fig. 4) contiennent des visons capturés de façon rapprochée dans le temps. C'est ainsi, par exemple, que les individus nos5, 6, 7 et 9, qui constituent un tel groupe, ont été capturés en 2014 et 2015 (Tableau 1). Ceci est cohérent avec la longévité d'un Vison d'Amérique (trois à six ans; Bifolchi & Grémillet 2015).

STRUCTURE GÉNÉTIQUE GLOBALE

ET RELATIONS ENTRE L'ÎLE TOMÉ ET LE CONTINENT

L'ACP (Fig. 5) illustre la plus grande diversité génétique qui existe sur le proche continent par rapport à l'île Tomé (voir aussi le Tableau 3). Elle montre également que les deux ensembles échantillonnés représentent des pools génétiques bien différenciés: cette différence est entièrement portée par l'axe 1 de l'ACP. L'axe 2 porte une différenciation forte sur l'île Tomé entre deux groupes d'individus, dichotomie qui recoupe l'observation de deux sous-réseaux principaux dans le pedigree: il pourrait s'agir des signatures génétiques distinctes d'individus fondateurs de cette population ayant tous les deux eu un certain succès de reproduction sur l'île.

On remarque que quelques individus échantillonnés sur Tomé sont plus proches des individus du proche continent: c'est flagrant pour l'individu n°71, et dans une moindre mesure pour les individus n°38, 1, 37, 2, 5 et 8. On retrouve dans cette liste des individus qui avaient déjà été identifiés comme potentiellement immigrants du fait de leur position dans le pedigree: il s'agit notamment des individus n°571, 38, 37 et 1. L'affinité génétique de l'individu n°1 pour le

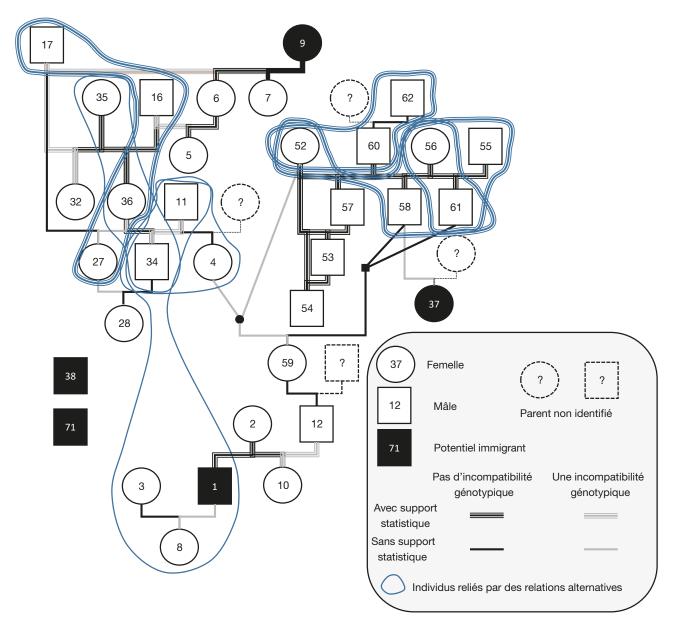


Fig. 4. - Pedigree réalisé à partir des assignations de parenté sur l'île Tomé et identification d'individus ayant potentiellement immigré du proche continent. «Pas d'incompatibilité génotypique » signifie que le lien de parenté considéré est placé entre deux individus dont les génotypes sont compatibles à tous les locus; «Une incompatibilité génotypique» signifie que le lien de parenté considéré est placé entre deux individus dont les génotypes sont incompatibles à un locus; «Avec support statistique» signifie que le lien de parenté reçoit un support statistique d'au moins 80 % par rapport aux autres liens possibles; «Sans support statistique» signifie que le lien de parenté est établi sans support statistique (voir Tableau 4 pour les explications complètes sur le support statistique).

proche continent ne plaide pas pour une forte contribution à la population insulaire. Cela est peut-être le résultat de son élimination dès le mois de mars 2014. Ce n'est pas le cas de l'individu n°9, une femelle pour laquelle nous n'avons pas retrouvé de parents mais qui est génétiquement fortement affine avec l'un des deux groupes, ce qui est cohérent avec sa place dans le pedigree. Cet individu a toutes les caractéristiques d'une femelle fondatrice qui a eu des descendants sur l'île. De par leur affinité génétique pour le proche continent, en plus de leur absence ou faiblesse de lien avec les autres individus dans le pedigree, il apparait par ailleurs très probable que les individus nº38 et nº71 ont été piégés sur l'île à leur arrivée et avant d'avoir pu s'y reproduire. L'individu nº71 est génétiquement proche des individus nºs18, 68 et 70 du continent. Ceux-ci ont été piégés dans des communes qui se trouvent très loin du littoral, ce qui n'est pas forcément étonnant dans cette espèce chez laquelle les distances de dispersion des jeunes sont en moyenne de 20 à 30 km (Melero et al. 2017). De plus, l'individu nº71 est le seul vison récupéré en 2020, après deux ans sans contact (Tableau 1, voir aussi la partie « Discussion »). Il y a peu de chance qu'il soit passé inaperçu pendant tout ce temps, ce qui est un autre élément plaidant en faveur de son statut d'immigrant.

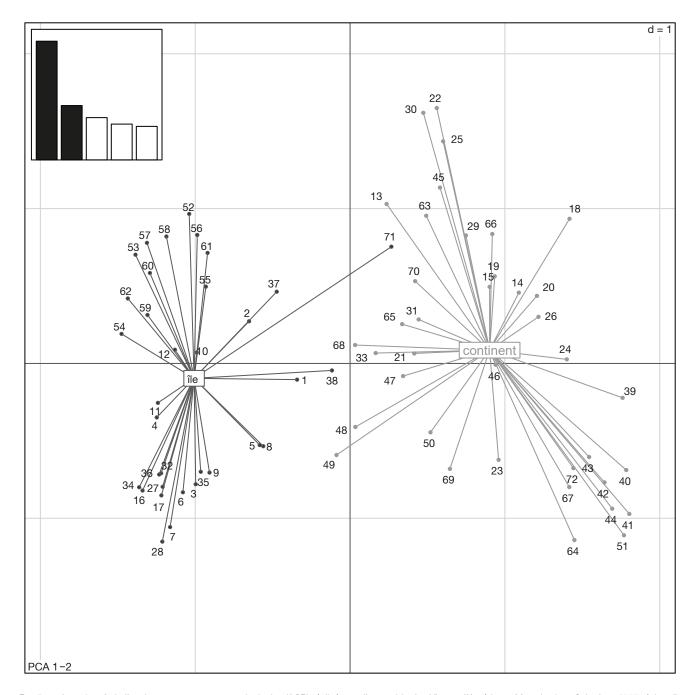


Fig. 5. — Axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur l'ensemble des Visons d'Amérique, *Mustela vison* Schreber, 1777, échantilonnés. L'histogramme, en haut à gauche, montre les valeurs propres des cinq premiers axes; les barres pleines de l'histogramme indiquent que seuls les deux premiers axes sont significatifs.

DISCUSSION

ÉPOQUE D'ARRIVÉE DU VISON D'AMÉRIQUE SUR L'ÎLE TOMÉ La question de l'époque d'arrivée du Vison d'Amérique sur l'île Tomé se pose. Le premier signalement confirmé par une photographie date de l'été 2012. Nous avons connaissance de la mention d'un Vison sur l'estran, remontant à une date imprécise peu avant 2010 (probablement 2008 ou 2009). Toutefois, quelle que soit la qualité de l'observateur, cette mention ne peut être validée, faute de photographie associée. Toujours est-il que l'absence de signalement (autre que celui

non confirmé évoqué plus haut) entre 1997, date d'acquisition de l'île Tomé par le Conservatoire du Littoral, et 2009, et ce malgré les nombreuses opérations de terrain menées sur l'île (dont l'éradication du Rat surmulot en 2002, qui a mobilisé plusieurs dizaines de personnes, puis le contrôle du succès de l'éradication et les suivis ornithologiques post-éradication), ainsi que le bon état de la colonie de Goélands argentés en 2009, nous conduit à formuler l'hypothèse d'une absence de Vison sur l'île au moins jusqu'à la fin des années 2000. La colonisation de l'île Tomé par le carnivore a donc vraisemblablement eu lieu à la fin des années 2000 ou au début des

années 2010. Si cette colonisation a peut-être été le fait, les premières années, d'un ou plusieurs individus sans qu'il y ait reproduction, une population s'était déjà constituée en 2014, comme le prouve la capture de huit individus cette annéelà. Nous ne pouvons pas être plus précis car il y a eu peu de suivis écologiques de 2010 à 2013 sur l'île Tomé.

Sexe et taille des Visons d'Amérique de l'île Tomé Comment expliquer le poids et la taille réduits des mâles de l'île Tomé? Ce constat est sans rapport avec les événements de colonisation puisque la plupart des individus prélevés sur l'île Tomé y sont nés. L'explication la plus probable est que, du fait de l'ampleur du piégeage puis de la destruction à tir, un certain nombre d'individus, en particulier des mâles, ont été tués alors que leur croissance n'était pas encore terminée. Le fait que, dans notre échantillonnage, les mâles de l'île Tomé soient plus légers et plus petits que ceux du continent proche, donne du poids à cette seconde hypothèse, même si une analyse de l'âge des individus prélevés sur l'île Tomé à l'avenir serait utile pour la vérifier. Le fait que le poids et la taille des femelles ne soit pas plus réduit sur l'île Tomé que sur le continent n'est pas expliqué en l'état des connaissances.

REPRODUCTION LOCALE MAIS NON ISOLEMENT DES VISONS D'AMÉRIQUE DE L'ÎLE TOMÉ

Tenant compte des caractéristiques propres à notre échantillonnage, nous avons choisi un traitement statistique des données génétiques pour essayer de dénombrer au mieux le nombre minimal d'événements de colonisations sur l'île Tomé pendant une période de six ans et demi, allant de mars 2014 à septembre 2020. Sur cette période, un total de 34 Visons d'Amérique a été récupéré sur l'île Tomé pour servir à l'étude génétique. Notons qu'un autre vison, tué sur l'île Tomé en 2014, n'avait pas pu être récupéré. La tentative d'éradication de cette population pouvait être considérée comme potentiellement réussie en 2018 puisqu'aucun individu, aucune empreinte, aucune épreinte et aucun charnier n'avaient été observés sur l'île les quatre derniers mois de 2018 et en 2019, et ce malgré un fort investissement des acteurs de terrain. Pourtant, après deux ans sans contact, un vison mâle a de nouveau été prélevé sur l'île en septembre 2020. Par la suite, alors que notre analyse était terminée, trois mâles ont été tués sur l'île en 2021, des indices de présence ont été constatés dans plusieurs secteurs de l'île au cours de six missions en 2022 (aucune capture) et deux individus (un mâle et une femelle) ont été tués en 2023. Toutes ces données indiquent l'échec de la tentative d'éradication et, probablement, l'impossibilité qu'il y aura à la réaliser dans l'avenir.

Une étude génétique préliminaire avait été conduite en 2014 par l'unité de Génétique de la conservation (université de Liège, Belgique), à partir de quatre échantillons provenant de l'île Tomé, fournis par l'INRA. Le rapport d'étude indiquait que les résultats allaient dans le sens d'une colonisation de l'île par plusieurs individus indépendants et non pas par une seule femelle gestante. La même équipe compléta l'analyse en juin 2016, avec quatorze individus de l'île Tomé (incluant les quatre premiers) et neuf individus du continent proche,

tous fournis par l'INRA. Le rapport d'étude indiquait que la diversité génétique (richesse allélique) observée tendait à montrer, de nouveau, que plusieurs individus indépendants avaient colonisé l'île, malgré le fait que les animaux étudiés présentaient un degré de parenté important. Un rapport de Master (Figueiredo Torres 2017), utilisant ces données et les comparant à un large échantillon continental s'étendant sur toute la France, suggérait une origine bretonne de la population insulaire, précisant que ce n'était pas une surprise. L'auteur ajoutait que les animaux de l'île Tomé montraient une richesse allélique faible par rapport à ceux du continent et que cela n'était pas non plus une surprise, dans la mesure où l'île avait probablement été colonisée par un nombre restreint d'individus. Nous pensons que le faible effectif ayant servi aux analyses ne pouvait permettre d'aller au-delà de ces interprétations restreintes.

Notre étude génétique a fait appel à nettement plus d'individus: 34 de l'île Tomé, dont ceux utilisés précédemment par Figueiredo Torres (2017), et 38 du continent proche. Notons que le jeu de données n'a pas été élargi aux jeux de données déjà existants, pour les raisons qui suivent. En ce qui concerne Bifolchi et al. (2010), les marqueurs génétiques utilisés ne sont pas les mêmes. En ce qui concerne Figueiredo Torres (2017), le jeu de données n'est pas publié et donc non encore accessible. Cette limitation n'a pas eu d'incidence sur l'interprétation des résultats. Notre étude montre clairement qu'il existe un réseau d'interrelations parentales qui prouve que l'espèce se reproduit sur l'île Tomé. Elle montre également clairement, du fait de l'identification d'individus colonisateurs et de différents lots d'individus sans liens de parenté, que la situation sur l'île Tomé est liée à la répétition d'événements de colonisation, événements qui apparaissent en petit nombre mais régulièrement. Nos résultats indiquent, plus précisément, que cinq individus, pour le moins, peuvent être considérés comme des immigrants. Au vu de ces résultats, il est cohérent de penser qu'il y a en moyenne un individu qui colonise l'île Tomé chaque année. Notons, par ailleurs, que des individus des deux sexes sont apparemment capables de coloniser l'île, puisque les cinq immigrants probables identifiés (jusqu'en 2020) sont au nombre de trois mâles et de deux femelles. La traversée par les deux sexes, qui rend possible la reproduction sur l'île, et la mise en évidence de plusieurs événements de colonisation, indiquent qu'il est improbable que nous soyons confrontés à une introduction délibérée ou à la conséquence de l'arrivée d'une unique femelle gestante. Au contraire, nous pensons que l'île Tomé n'est pas isolée du proche continent et que la colonisation de l'île se fait naturellement. Il faut également en conclure que la distance réduite entre le continent et l'île Tomé (moins de deux kilomètres entre les traits de côte et moins d'un kilomètre entre les estrans aux plus basses mers; Fig. 1) permet à l'espèce d'atteindre l'île à la nage. Cette dernière conclusion ne semble pas irréaliste puisque, selon Ratcliffe et al. (2008), l'espèce est capable de nager jusqu'à des îles éloignées d'au moins deux kilomètres du rivage de départ, et jusqu'à des îles situées encore plus au large, pour peu qu'elles soient reliées au point de départ par une chaîne d'îlots. Ces auteurs ajoutent que des individus peuvent exceptionnellement nager d'une

traite sur des distances un peu plus grandes, ce qui explique la colonisation de l'île de Sanda, située à deux kilomètres et demi du sud-ouest de l'Écosse, par un unique individu. Enfin, nos résultats expliquent également pourquoi, après une éradication *a priori* réussie en 2018, l'île a de nouveau hébergé des visons en 2020, 2021, 2022 et 2023.

Pourquoi l'île Tomé n'a-t-elle pas été colonisée avant la fin des années 2000 ou le début des années 2010? Il est possible que la densité de Visons sur le littoral du Trégor (le pays de Bretagne proche de l'île Tomé) ait atteint un niveau important à la fin des années 2000, ayant pour conséquences des phénomènes nouveaux de dispersion et d'exploration, allant jusqu'à la traversée du bras de mer séparant le continent de l'île Tomé. Mais cela demeure une hypothèse dans la mesure où aucune estimation d'abondance n'est disponible à notre connaissance pour le continent proche. Le sexage et les données morphométriques des cinq individus retenus comme immigrants potentiels ne permettent pas d'orienter vers un sexe (femelle versus mâle) ou un stade (juvénile de petite taille versus adulte de grande taille). Ces données ne permettent donc pas d'associer la colonisation de l'île Tomé à des juvéniles en phase de dispersion et de recherche de territoire, plutôt qu'à des adultes présentant un comportement exploratoire. Nous pouvons seulement rappeler que le Vison d'Amérique est un exemple représentatif d'une espèce très mobile (Melero et al. 2017). Par ailleurs, nous ne savons pas si les traversées ont été accidentelles (animal piégé par la marée montante sur l'estran) ou délibérées. Toujours est-il que les densités atteintes sur l'île Tomé apparaissent maximales, au regard des densités (un à huit par km²) et des tailles de domaines vitaux fournies par Larrivière & Jennings (2009). C'est surtout le cas en 2018, année au cours de laquelle les onze individus prélevés en juillet et août (huit mâles et trois femelles) ont dû se partager les 0,35 km² (en projection plane) de l'île (l'estran n'étant pas comptabilisé), ce qui indique une densité théorique de plus de 30 individus au km². En Bretagne, un autre cas de colonisation d'une île par le Vison d'Amérique concerne l'île aux Dames, située en baie de Morlaix (département du Finistère, France). L'île aux Dames fait partie de la Réserve ornithologique des îlots de la baie de Morlaix. Jacob & Capoulade (2010) ont indiqué que cette réserve héberge la dernière colonie pérenne de Sterne de Dougall, Sterna dougallii Montagu, 1813 de France métropolitaine, et que le Vison d'Amérique représente, depuis le début des années 1990, la menace majeure qui pèse sur cette colonie, le premier cas de prédation ayant été constaté en 1991. La colonisation récurrente par les visons est facilitée par la présence de plusieurs petits îlots situés entre les rivages est et ouest de la baie de Morlaix, et l'île aux Dames. De ce fait, les Visons n'ont pas à nager plus de 300 m d'une traite à marée basse pour se rendre sur l'île. La même hypothèse que pour l'île Tomé peut être formulée pour l'île aux Dames, à savoir que les premiers signalements de visons (au début des années 1990, soit 20 ans plus tôt que sur l'île Tomé) sont peut-être liés au dépassement d'un seuil de densité (dont la valeur nous est inconnue) sur le continent proche.

Enseignements pour la gestion du Vison d'Amérique sur l'île Tomé

Cette analyse permet d'apporter aux gestionnaires des données très utiles. Si les événements de colonisation se poursuivent, ce qui semble inévitable dans les années à venir, la tentative d'éradication sera compromise car elle est impossible sur le continent. En revanche, il demeurera toujours nécessaire d'éliminer chaque année les visons repérés, de façon à limiter au mieux le nombre d'individus présents sur l'île. Cette tactique devrait permettre de réduire la prédation sur les Oiseaux, dont nous avons rappelé le déclin draconien après 2009. Elle devrait également permettre de réduire le risque de colonisation de l'archipel des Sept-Îles, à partir de l'île Tomé (le risque de colonisation depuis l'île Tomé s'ajoutant au risque de colonisation depuis le continent). Comme l'indique la Figure 1, les distances minimales séparant les estrans de basse mer du continent et de l'archipel (quatre kilomètres pour aller à l'île aux Moines depuis Trégastel ou Perros-Guirec), ou ceux de l'île Tomé et de l'archipel (5,7 kilomètres pour aller à l'île Bono) semblent, a priori, trop importantes pour un vison si l'on se réfère au valeurs données par Ratcliffe et al. (2008). Toutefois, nous préférons ne pas conclure sur ce point du fait de deux événements survenus aux Sept-Îles au cours de ces dix dernières années. Premièrement, l'observation de plusieurs cadavres de Goélands sur l'île Bono en 2014 laissait penser que ces derniers avaient été tués par un Mammifère prédateur pouvant être un Vison, l'alternative (moins probable d'après l'aspect des cadavres) étant l'action d'un rapace. Une recherche de traces d'ADN de Vison d'Amérique sur l'un des cadavres d'oiseaux fut demandée à une société privée. Le rapport d'étude, sans être conclusif, indiqua que l'analyse n'avait pas permis de détecter des traces de vison. Aucun cadavre de ce type ne fut trouvé après cette alerte. Deuxièmement, une vidéo prise sur l'île aux Moines le 4 août 2021 y indique la présence d'un Mustélidé foncé (ayant l'allure d'un vison ou, éventuellement, d'un furet putoisé) en train de prospecter le sud de l'île. Cependant, les actions prises dès la remontée du signalement aux équipes de suivi, soit à l'automne 2021 et à l'hiver 2022 (prospections à vue et pièges photographiques), n'ont pas permis de capturer ou d'observer un individu, ni sur l'île aux Moines, ni sur les îles Plate et Bono, proches. De plus, aucun indice de présence n'a été constaté en 2022 pendant la période de reproduction des Oiseaux. Finalement, il n'y a eu aucune observation d'individu ou d'indice de présence depuis août 2021. Les Sept-Îles constituent un archipel d'une importance considérable pour la reproduction de onze espèces d'Oiseaux marins et si la présence d'un Vison d'Amérique est avérée dans l'avenir sur l'île aux Moines, ou sur les îles du même estran (île Bono, île aux Rats, île Plate), tout devra être mis en œuvre pour éliminer le ou les individus présents le plus rapidement possible, avant qu'une population ne se constitue.

Une opération d'éradication du Vison d'Amérique de beaucoup plus grande ampleur a lieu dans l'archipel des Hébrides extérieures (Écosse, Royaume-Uni) où l'espèce a été introduite dans la nature dans les années 1960 (MacLeod 2010; MacLeod *et al.* 2019). Il s'agit d'un archipel d'une superficie de 3050 km², comprenant des centaines d'îles. La complexité

géographique se poursuit à l'intérieur des terres avec plus de 7500 lacs d'eau douce qui permettent au Vison d'Amérique d'atteindre des densités rarement rencontrées ailleurs d'après MacLeod et al. (2019). La méthodologie développée dans le cadre du Hebridean Mink Project, porté par le Scottish Natural Heritage, intègre plusieurs techniques (recherche d'indices, pièges non vulnérants, pièges létaux, caméras, chiens de détection, systèmes d'alerte à distance). Elle a permis, entre 2001 et 2018, la capture de 2198 Visons, dont seulement deux au cours des 18 derniers mois du projet. En 2018, l'éradication n'était pas encore totalement acquise mais, si elle le devient, elle représentera la plus grande éradication de Mammifères, au niveau mondial, utilisant uniquement des techniques de piégeage. MacLeod et al. (2019) soulignent qu'il s'agit d'un projet d'éradication très efficace et que les leçons apprises peuvent être utiles pour d'autres programmes de contrôle. Notons que d'autres projets d'éradications ambitieux peuvent apporter une aide à la réflexion méthodologique pour l'île Tomé, comme par exemple les éradications réussies du Rat musqué, Ondatra zibethicus (Linné, 1766), en Grande-Bretagne et du Ragondin, Myocastor coypus (Molina, 1782), dans l'Est-Anglie (Angleterre, Gosling & Baker 1989; Baker 2006). Enfin l'expérience acquise par Biosecurity for Life, au Royaume-Uni, pour la détection des Mammifères introduits sur des îles hébergeant des colonies d'Oiseaux marins, peut également être d'une aide appréciable.

Plusieurs auteurs ont rappelé que les îles sont théoriquement des sanctuaires naturels pour la biodiversité mais que les espèces envahissantes y sont actuellement la principale menace (e.g., Pichlmueller et al. 2020; Burgess et al. 2021). Ces auteurs soulignent que, dans le cas des introductions de Mammifères en particulier, les opérations de gestion mises en place dans les systèmes insulaires font souvent l'objet d'échecs, du fait de lacunes dans les connaissances, notamment en ce qui concerne les modalités de colonisation et de recolonisation. Ils insistent sur le fait que les analyses génétiques aident à identifier les voies d'invasions et à révéler les flux de gènes entre populations continentales et insulaires. Ces informations sont cruciales pour évaluer les risques et établir des stratégies de gestion performantes. Notre étude va dans ce sens. Elle donne aux gestionnaires de l'île Tomé des arguments pour construire une stratégie d'action. Elle permet notamment la sélection des mesures de biosécurité les plus à même de limiter les recolonisations, la mesure la plus efficace restant l'interception ciblée des éventuels arrivants sur l'île par le piégeage. Des mesures complémentaires visant à agir sur la population continentale, par exemple par une limitation de la densité de population sur le littoral avoisinant, sont à considérer avec circonspection étant donné les efforts à déployer, les effets de compensation démographique qui se mettent en place et les capacités de dispersion de l'espèce (Melero et al. 2015, 2018). Ces mesures compléteront la veille écologique continue déjà en cours, avec notamment une recherche à vue des individus et des indices de présence (empreintes, épreintes et cadavres de proies), l'utilisation de dispositifs automatiques de photographies, ainsi que le suivi d'indicateurs biologiques (dynamique des

proies potentielles). L'élaboration d'une stratégie raisonnée est également susceptible de réduire les coûts et les moyens humains importants afférents à des programmes tels que «Trégor Gestion Vison», en permettant de sélectionner les mesures les plus efficaces, ce qui s'inscrit dans une politique de conservation durable (e.g., Bodey et al. 2022). L'utilisation de pièges photographiques, permettant de limiter le temps passé sur l'île, va dans ce sens. Les problématiques liées au Vison d'Amérique sur l'île Tomé et aux Sept-Îles sont tout à fait comparables et les mesures de veille et de gestion futures pour ces deux systèmes insulaires pourront être déployées de façon coordonnée par les différents gestionnaires, habitués à travailler ensemble depuis longtemps. Cette coordination sera facilitée par le fait que l'île Tomé est intégrée dans le nouveau périmètre de la Réserve naturelle nationale des Sept-Îles (Décret n°2023 - 640 du 19 juillet 2023). Par ailleurs, des échanges avec les gestionnaires d'autres sites insulaires bretons confrontés au Vison d'Amérique, comme c'est le cas à l'île aux Dames, sont à développer. Enfin, plus globalement, des échanges au niveau national ou international sur le Vison d'Amérique ou sur d'autres espèces exotiques envahissantes, ne pourront qu'enrichir la réflexion.

CONCLUSION

Le Vison d'Amérique est présent sur l'île Tomé depuis la fin des années 2000 ou le début des années 2010. Notre étude génétique montre que l'île Tomé n'est pas isolée du continent proche, dans la mesure où plusieurs événements de colonisation ont été mis en évidence entre 2014 et 2020. Elle apporte des résultats susceptibles d'aider les gestionnaires dans la mise en place d'une stratégie de limitation des effectifs, adaptée à la situation de l'île Tomé, où une éradication pérenne paraît désormais improbable. Il sera nécessaire de prélever et de préserver systématiquement de l'ADN sur les prochains Visons d'Amérique qui seront prélevés sur l'île Tomé (et aux Sept-Îles si la présence de l'espèce devait y être constatée dans le futur), de façon à mieux cerner la fréquence de ces événements de colonisation et à aider les gestionnaires à améliorer encore, si besoin, la stratégie de lutte contre le prédateur.

Remerciements

L'analyse génétique des Visons d'Amérique provenant de l'île Tomé et du continent proche a pu être réalisée par l'Institut national de la Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE), plus précisément par l'unité mixte de recherche Dynamique et durabilité des écosystèmes: de la source à l'océan (UMR DECOD) grâce à un financement (contrat de recherche « Convention nº2020CV09 ») octroyé par le Conservatoire du Littoral. Grâce à ce financement, l'INRAE a réalisé les nécropsies et les extractions d'ADN, puis a sous-traité les amplifications et les génotypages de l'ADN auprès de l'unité de Génétique de la conservation (université de Liège, Belgique). Pour finir, l'INRAE a réalisé les analyses statistiques.

Les opérations de terrain ont été menées dans le cadre du programme d'action nommé « Trégor Gestion Vison » (TGV), qui a démarré en 2014 et qui est toujours d'actualité. Elles ont été soutenues financièrement par le Conservatoire du Littoral, la mairie de Perros-Guirec, Lannion-Trégor Communauté, la Fédération départementale des chasseurs des Côtes-d'Armor, la Réserve naturelle nationale des Sept-Îles et la Ligue pour la Protection des Oiseaux, la Fondation du Patrimoine (2014), la Fondation d'entreprise Total (2015-2016) et Ailes marines (2017-2037, dans le cadre des mesures compensatoires à un champ éolien en mer).

Il serait trop compliqué de citer nommément toutes les personnes qui ont participé, sur le terrain ou en tant qu'organisateurs, aux collectes du matériel biologique (visons entiers) utilisé pour notre étude, dans le cadre du programme TGV. Nous remercions toutes ces personnes mais nous ne pouvons mentionner ici que les structures. Ce sont le Conservatoire du Littoral (propriétaire de l'île Tomé et maître d'ouvrage du programme TGV), la Fédération départementale des Chasseurs des Côtes-d'Armor, la Ligue pour la Protection des Oiseaux, la Société HELP SARL, la mairie de Perros-Guirec (gestionnaire de l'île Tomé), Lannion-Trégor Communauté (coordonnateur de gestion pour les sites du Conservatoire du Littoral et opérateur Natura 2000). Armor Navigation a apporté son appui pour la logistique maritime. La Direction départementale des territoires et de la mer des Côtes-d'Armor a délivré tous les arrêtés d'autorisation nécessaires pour la destruction à tir des visons. Scottish Natural Heritage a échangé des informations sur les techniques de piégeage avec les gestionnaires de l'île Tomé en 2014 et 2015. L'INRAE (auparavant l'INRA) a été inclus dans le programme TGV dès son démarrage. L'institut a apporté son expertise pour les aspects techniques et scientifiques.

Quant aux collectes de matériel biologique (visons entiers) sur le proche continent, elles ont été réalisées par des piégeurs habilités, entre 2015 et 2020, en lien avec la Fédération départementale des chasseurs des Côtes-d'Armor. Nous remercions également ces piégeurs pour leur apport à la réalisation de notre étude.

Nous remercions Damien Fourcy (INRAE, UMR DECOD) qui a réalisé la cartographie illustrant cet article.

Enfin, nous remercions les relecteurs, Patrick Haffner et Yoann Bressan, pour leur examen précis et approfondi du manuscrit et pour les corrections pertinentes qu'ils ont préconisées.

RÉFÉRENCES

- BAKER S. 2006. The eradication of coypus (*Myocastor coypus*) from Britain: the elements required for a successful campaign, *in* KOIKE F., CLOUT M. N., KAWAMICHI M., DE POORTER M. & IWATSUKI K. (éds), *Assessment and Control of Biological Invasion Risks*. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto; The International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland: 142-147.
- BIFOLCHI A. & GRÉMILLET X. 2015. Vison d'Amérique. *Mustela vison, in* SIMONNET F. (éd.), *Atlas des mammifères de Bretagne. Groupe mammalogique breton, Sizun (Finistère)*. Éditions Locus Solus, Lopérec (Finistère): 180-181.
- BIFOLCHI A., PICARD D., LEMAIRE C., CORMIER J. P. & PAGANO A. 2010. Evidence of admixture between differentiated genetic

- pools at a regional scale in an invasive carnivore. *Conservation Genetics* 11: 1-9. https://doi.org/10.1007/s10592-008-9780-1
- BLONDEL J. 1979. Biogéographie et écologie: synthèse sur la structure, la dynamique et l'évolution des peuplements de vertébrés terrestres. Éditions Masson (Collection d'Écologie; 15), Paris, i-x, 1-173.
- BODEY T. W., ANGULO E., BANG A., BELLARD C., FANTLE-LEPC-ZYK J., LENZNER B., TURBELIN A., WATARI Y. & COURCHAMP F. 2022. Economic costs of protecting islands from invasive alien species. *Conservation Biology* 37 (2): e14034. https://doi.org/10.1111/cobi.14034
- BREDIN D. & DUTOUQUET L. 2004. Protocole d'éradication du rat surmulot sur l'île de Tomé (Bretagne). *Espaces naturels* 8: 28-30.
- Bressan Y., Fayet M., Bellanger C., Perrault A., Pons J. B., Pons N., Laoué E. & Beaubert R. 2019. The European mink in France. Current knowledge and conservation strategy, in Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa (éd.), 33rd European Mustelid Colloquium, Lisbon, 8-11 October 2019. Book of Abstracts, Lisboa: 44. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.23319.80802
- Bressan Y., Fayet M., Bellanger C., Charbonnier E., Penalva R., Ruys T., Fournier-Chambrillon C., Dupuy M., Isère-Laoué E. & Fournier P. 2022. Where are mink? Distribution of the European and American mink in France, *in* Vincent Wildlife Trust (éd.), *34th European Mustelid Colloquium, online conference, 14-16 September 2022.* Book of Abstracts, Ledbury: 48.
- BROOKE M. DE L., BONNAUD E., DILLEY B. J., FLINT E. N., HOLMES N. D., JONES H. P., PROVOST P., ROCAMORA G., RYAN P. G., SURMAN C. & BUXTON R. T. 2018. Seabird population changes following mammal eradications on islands. *Animal Conservation* 21 (1): 3-12. https://doi.org/10.1111/acv.12344
- BROYER J. & ÉROME G. 1984. Le vison d'Europe *Mustela lutreola* et le Vison d'Amérique *Mustela vison, in* FAYARD A. (éd.), *Atlas des mammifères sauvages de France*. Société française pour l'Étude et la Protection des Mammifères (SFEPM), Paris: 130-131.
- BURGESS B. T., IRVINE R. L., HOWALD G. R. & RUSSELLO M. A. 2021. The promise of genetics and genomics for improving invasive mammal management on islands. Frontiers in Ecology and Evolution (Section: Population, Community, and Ecosystem Dynamics) 9: 704809. https://doi.org/10.3389/fevo.2021.704809
- Burgin C. J., Wilson D. E., Mittermeier R. A., Rylands A. B., Lacher T. E. & Sechrest W. 2020. *Illustrated Checklist of the Mammals of the World.* Vol. 2. *Eulipotyphla to Carnivora*. Lynx Edicions, Barcelona, 535 p.
- CADIOU B. & YÉSOU P. 2006. Évolution des populations de goélands bruns, argentés et marins *Larus fuscus, L. argentatus, L. marinus* dans l'archipel de Molène (Bretagne, France): bilan de 50 ans de suivi des colonies. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 61 (2): 159-173.
- CAMBY A. 1990. Le vison d'Europe (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761), *in* ARTOIS M. & DELATTRE P. (éds), *Encyclopédie des carnivores de France. Tome 13*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères (SFEPM), Paris: 1-2, 1-18.
- COURCHAMP F., CHAPUIS J. L. & PASCAL M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78 (3): 347-383. https://doi.org/10.1017/S1464793102006061
- CROWELL K. L. 1983. Islands insight of artifact?: population dynamics and habitat utilization in insular rodents. *Oikos* 41: 442-454.
- DRAGOO J. W. & HONEYCUTT R. L. 1997. Systematics of mustelid-like carnivores. *Journal of Mammalogy* 78 (2): 426-443. https://doi.org/10.2307/1382896
- European Mammals on Maps (EMMA) Committee 1999. *Mustela vison* Schreber, 1777, *in* Mitchell-Jones A. J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders P. J. H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J. B. M., Vohralík V. & Zima J. (éds), *The Atlas of European Mammals*. The Academic Press, London: 338-339.

- FIGUEIREDO TORRES K. 2017. Étude de l'expansion du vison d'Amérique (Neovison vison) en France et sur les îles avoisinantes au travers de sa structure et de sa diversité génétique. Université
- GARGOMINY O., TERCERIE S., RÉGNIER C., DUPONT P., DASZKIE-WICZ P., ANTONETTI P., LÉOTARD G., RAMAGE T., IDCZAK L., VANDEL E., PETITTEVILLE M., LEBLOND S., BOULLET V., Denys G., Massary J. C. De, Dusoulier F., Lévêque A., Jourdan H., Touroult J., Rome Q., Le Divelec R., Sim-IAN G., SAVOURÉ-SOUBELET A., PAGE N., BARBUT J., CANARD A., HAFFNER P., MEYER C., VAN ES J., PONCET R., DEMERGES D., MEHRAN B., HORELLOU A., AH-PENG C., BERNARD J. F., BOUNIAS-DELACOUR A., CAESAR M., COMOLET-TIRMAN J., COURTECUISSE R., DELFOSSE E., DEWYNTER M., HUGONNOT V., LAVOCAT BERNARD E., LEBOUVIER M., LEBRETON E., MALÉ-COT V., MOREAU P. A., MOULIN N., MULLER S., NOBLE-COURT T., NOËL P., PELLENS R., THOUVENOT L., TISON J. M., ROBBERT GRADSTEIN S., RODRIGUES C., ROUHAN G. & VERON S. 2022. — TAXREF v16.0, référentiel taxonomique pour la France. PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris. https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/taxref/16.0/menu, dernière consultation le 12 juin 2023.
- GOSLING L. M. & BAKER S. J. 1989. The eradication of muskrats and coypus from Britain. Biological Journal of the Linnean Society 38 (1): 39-51. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989. tb01561.x
- HARDING L. E. & SMITH F. A. 2009. Mustela or Vison? Evidence for the taxonomic status of the American mink and a distinct biogeographic radiation of American weasels. Molecular Phylogenetics and Evolution 52 (3): 632-642. https://doi.org/10.1016/j. ympev.2009.05.036
- HARDY M. 1903. The extinct mink from the Maine shell heaps. Forest and Stream. A Weekly Journal of the Rod and Gun 61 (7): 125.
- HEDGES B. & CONN C. E. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). Zootaxa 3288 (1): 1-244. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3288.1.1
- HOLMES N. D., SPATZ D. R., OPPEL S., TERSHY B., CROLL D. A., KEITT B., GENOVESI P., BURFIELD I. J., WILL D. J., BOND A. L., WEGMANN A., AGUIRRE-MUÑOZ A., RAINE A. F., KNAPP C. R., HUNG C. H., WINGATE D., HAGEN E., MÉNDEZ-SÁNCHEZ F., ROCAMORA G., YUAN H. W., FRIC J., MILLETT J., RUSSELL J., LISKE-CLARK J., VIDAL É., JOURDAN H., CAMPBELL K., SPRINGER K., SWINNERTON K., GIBBONS-DECHERONG L., LANGRAND O., Brooke M. de L., McMinn M., Bunbury N., Oliveira N., Spo-SIMO P., GERALDES P., McClelland P., Hodum P., Ryan P. G., BORROTO-PÁEZ R., PIERCE R., GRIFFITHS R., FISHER R. N., Wanless R., Pasachnik S. A., Cranwell S., Micol T. & BUTCHART S. H. M. 2019. — Globally important islands where eradicating invasive mammals will benefit highly threatened vertebrates. PLoS ONE 14 (3): e0212128. https://doi.org/10.1371/ journal.pone.0212128
- JACOB Y. & CAPOULADE M. 2010. Prédation, compétition spatiale et dérangement interspécifique en baie de Morlaix, in CAPOULADE M., QUEMMERAIS-AMICE G. & CADIOU B. (éds), La conservation de la sterne de Dougall. Actes du séminaire du LIFE Conservation de la sterne de Dougall en Bretagne. Penn ar Bed 208: 13-18.
- JOMBART T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24 (11): 1403-1405. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129
- JOMBART T., PONTIER D. & DUFOUR A. B. 2009. Genetic markers in the playground of multivariate analysis. *Heredity* 102: 330-341. https://doi.org/10.1038/hdy.2008.130
- JONES A. G., SMALL C. M., PACZOLT K. A. & RATTERMAN N. L. 2010. — A practical guide to methods of parentage analysis. Molecular Ecology Resources 10 (1): 6-30. https://doi.org/10.1111/ j.1755-0998.2009.02778.x

- KALINOWSKI S. T., TAPER M. L. & MARSHALL T. C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Molecular Ecology 16 (5): 1099-1106. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x
- KALINOWSKI S. T., TAPER M. L. & MARSHALL T. C. 2010. Corrigendum. Molecular Ecology 19 (7): 1512. https://doi.org/10.1111/ j.1365-294X.2010.04544.x
- Larrivière S. & Jennings A. P. (coords) 2009. Family Mustelidae (Weasels and relatives), in WILSON D. E. & MITTER-MEIER R. A. (éds), Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona: 564-656. https://doi. org/10.3377/004.045.0215
- LAW C. J., SLATER G. J. & MEHTA R. S. 2018. Lineage diversity and size disparity in Musteloidea: testing patterns of adaptative radiation using molecular and fossil-based methods. Systematic Biology 67 (1): 127-144. http://doi.org/10.1093/ sysbio/syx047
- LÉGER F. 2003. Le vison d'Amérique: Mustela vison Schreber, 1777, in Pascal M., Lorvelec O., Vigne J. D., Keith P. & CLERGEAU P. (éds), Évolution holocène de la faune de vertébrés de France: invasions et extinctions. Institut national de la Recherche agronomique (INRA), Centre national de la Recherche scientifique (CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN). Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris: 284-285.
- Léger F., Steinmetz J., Laoué E., Maillard J. F. & Ruette S. 2018. — L'expansion du vison d'Amérique en France. Période 2000-2015. Faune sauvage 318: 23-31.
- LORVELEC O. 2015a. Les invasions biologiques chez les mammifères et l'identification des espèces cryptogéniques, in Société FRANÇAISE POUR L'ÉTUDE ET LA PROTECTION DES MAMMIFÈRES (SFEPM) (éd.), Actes du 38e colloque francophone de mammalogie de la SFEPM. Les Mammifères exotiques (envahissants): état des lieux et actions? Le Haillan (Gironde), 9-11 octobre 2015. Arvicola Numéro Spécial: 50-59.
- LORVELEC O. 2015b. Les invasions biologiques de mammifères en Bretagne, in SIMONNET F. (éd.), Atlas des mammifères de Bretagne. Groupe mammalogique breton, Sizun (Finistère); Éditions Locus Solus, Lopérec (Finistère): 32-34.
- LORVELEC O. & PASCAL M. 2005. French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native biota. Biological Invasions 7 (1): 135-140. http://doi.org/10.1007/ s10530-004-9643-8
- LORVELEC O., YVON T. & LENOBLE A. 2021. Histoire de la petite mangouste indienne Urva auropunctata (Hodgson, 1836) dans les Antilles: une introduction aux conséquences sociétales et écologiques majeures. Anthropozoologica 56 (1): 1-22. https:// doi.org/10.5252/anthropozoologica2021v56a1
- MACARTHUR R. H. & WILSON E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17 (4): 373-387. https://doi.org/10.2307/2407089
- MACARTHUR R. H. & WILSON E. O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton NJ, i-xi, 203 p. MACARTHUR R. H., DIAMOND J. M. & KARR J. R. 1972. — Density
- compensation in island faunas. *Ecology* 53 (2): 330-342. https:// doi.org/10.2307/1934090
- MACLEOD I. 2010. La menace du vison d'Amérique en Écosse, in Capoulade M., Quemmerais-Amice G. & Cadiou B. (éds), La conservation de la sterne de Dougall. Actes du séminaire du LIFE Conservation de la sterne de Dougall en Bretagne. Penn ar Bed 208: 19-23.
- MacLeod I. A., MacLennan D., Raynor R., Thompson D. B. A. & WHITAKER S. 2019. — Large scale eradication of non-native invasive American mink (Neovison vison) from the Outer Hebrides of Scotland, in VEITCH C. R., CLOUT M. N., MARTIN A. R., RUSSELL J. C. & WEST C. J. (éds), Island Invasives: Scaling up to Meet the Challenge. Proceedings of the International Conference on

- *Island Invasives 2017.* The International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland: 261-266. (Occasional Paper of the Species Survival commission (SSC); 62).
- MAIZERET C. 1990. Le vison d'Amérique (*Mustela vison* Schreber, 1777), *in* ARTOIS M. & DELATTRE P. (éds), *Encyclopédie des carnivores de France. Tome 14*. Société française pour l'Étude et la Protection des Mammifères (SFEPM), Paris: 19-44.
- MARINO C., LECLERC C. & BELLARD C. 2021. Profiling insular vertebrates prone to biological invasions: what makes them vulnerable? *Global Change Biology* 28 (2): 1077-1090. https://doi.org/10.1111/gcb.15941
- MARSHALL T. C., SLATE J., KRUUK L. E. B. & PEMBERTON J. M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7 (5): 639-655. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1998.00374.x
- MEAD J. I., SPIESS A. E. & SOBÓLIK K. D. 2000. Skeleton of extinct North American Sea Mink (Mustela macrodon). Quaternary Research 53 (2): 247-262. https://doi.org/10.1006/qres.1999.2109
- MELERO Y., ROBINSON E. & LAMBIN X. 2015. Density- and age-dependent reproduction partially compensates culling efforts of invasive non-native American mink. *Biological Invasions* 17: 2645-2657. https://doi.org/10.1007/s10530-015-0902-7
- MELERO Y., OLIVER M. K. & LAMBIN X. 2017. Relationship type affects the reliability of dispersal distance estimated using pedigree inferences in partially sampled populations: a case study involving invasive American mink in Scotland. *Molecular Ecol*ogy 26 (15): 4059-4071. https://doi.org/10.1111/mec.14154
- MELERO Y., CORNULIER T., OLIVER M. K. & LAMBIN X. 2018. Ecological traps for large-scale invasive species control: predicting settling rules by recolonising American mink post-culling. *Journal of Applied Ecology* 55 (4): 1769-1779. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13115
- ONCFS 2018. Le vison d'Amérique. Plaquette d'information, éclairage. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Paris, 6 p.
- PASCAL M., SIORAT F., LORVELEC O., YÉSOU P. & SIMBERLOFF D. 2005. A pleasing consequence of Norway rat eradication: two shrew species recover. *Diversity and Distribution* 11: 193-198. https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00137.x
- PASCAL M., LORVELEC O. & VIGNE J. D. 2006. Invasions biologiques et extinctions: 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France. Éditions Belin & Quæ, Paris, 350 p.
- PASCAL M., LORVELEC O. & CHAPUIS J.-L. 2009. Dans les îles, éradiquer pour protéger? *Dossier pour la Science (la conquête des espèces)* 65: 50-54.

- PATTERSON B. D., RAMÍREZ CHAVES H. E., VILELA J. F., SOARES A. E. R. & GREWE F. 2021. On the nomenclature of the American clade of weasels (Carnivora: Mustelidae). *Journal of Animal Diversity* 3 (2): 1-8. http://doi.org/10.29252/JAD.2021.3.2.1
- PICHLMUELLER F., MURPHY E. C., MACKAY J. W. B., HENDERSON J., FEWSTER R. M. & RUSSELL J. C. 2020. — Island invasion and reinvasion: informing invasive species management with genetic measures of connectivity. *Journal of Applied Ecology* 57: 2258-2270. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13727
- R CORE TEAM 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.R-project.org, dernière consultation le 12 juillet 2023.
- RATCLIFFE N., CRAIK C., HELYAR A., ROY S. & SCOTT M. 2008. Modelling the benefits of American Mink Mustela vison management options for terns in west Scotland. *Ibis* 150 (Suppl. 1): 114-121. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00787.x
- REID F., SCHIAFFINI M. & SCHIPPER J. 2016. Neovison vison. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. The International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland, 9 p. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41661A45214988.en
- STAMPS J. A. & BUECHNER M. 1985. The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *The Quarterly Review of Biology* 60 (2): 155-181. https://doi.org/10.1086/414314
- STEINMETZ J., FOURNIER-CHAMBRILLON C. & FOURNIER P. 2014. Vison d'Europe Mustela lurreola Linné, 1761, in RUYS T. (éd.), Atlas des mammifères sauvages d'Aquitaine. Tome 5. Les carnivores. Cistude Nature & Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO); Éditions C. Nature, Le Haillan (Gironde): 113-121.
- Tershy B. R., Shen K. W., Newton K. M., Holmes N. D. & Croll D. A. 2015. The importance of islands for the protection of biological and linguistic diversity. *BioScience* 65 (6): 592-597. https://doi.org/10.1093/biosci/biv031
- WILLIAMSON M. 1981. *Island Populations*. Oxford University Press, Oxford, i-xiv, 291 p.
- WOZENCRAFT W. C. 2005. Order Carnivora, in WILSON D. E. & REEDER D. A. M. (éds), Mammals Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, Third Edition. Volume 1. The Johns Hopkins University Press, Baltimore (Maryland): 532-628.
- YAMAGUCHI N., SARNO R. J., JOHNSON W. E., O'BRIEN S. J. & MACDONALD D. W 2004. Multiple paternity and reproductive tactics of free-ranging American minks, *Mustela vison. Journal of Mammalogy* 85 (3): 432-439. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2004)085<0432:MPARTO>2.0.CO;2

Soumis le 22 mars 2023; accepté le 27 juillet 2023; publié le 24 janvier 2024.