Biologie et génétique des populations d'une espèce invasive: le cas du vison d'amérique (Mustela vison Schreber, 1777) en bretagne

Aline Bifolchi

▶ **To cite this version:**

Aline Bifolchi. Biologie et génétique des populations d'une espèce invasive: le cas du vison d'amérique (Mustela vison Schreber, 1777) en bretagne. Ecologie, Environnement. Université d'Angers, 2007. Français. NNT : . tel-00346327

HAL Id: tel-00346327

https://theses.hal.science/tel-00346327

Submitted on 11 Dec 2008

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

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

UNIVERSITE D'ANGERS **ANNEE 2007**
UFR SCIENCES N° d'ordre: 837

BIOLOGIE ET GENETIQUE DES POPULATIONS D'UNE ESPECE INVASIVE:

LE CAS DU VISON D'AMERIQUE (*MUSTELA VISON* SCHREBER, 1777) EN BRETAGNE

THESE DE DOCTORAT

Spécialité: **Biologie des organismes**

ECOLE DOCTORALE D'ANGERS

Présentée et soutenue publiquement
le 22 octobre 2007
à l'Université d'Angers

par Aline BIFOLCHI

Devant le jury ci-dessous:

MICHEL PASCAL, Rapporteur,
Professeur, Institut National de la Recherche Agronomique, Rennes
PIERRE MIGOT, Rapporteur,
Direction Etudes et Recherche, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Le Perray-en-Yvelines
JOHAN MICHAUX, Examinateur,
Chercheur Qualifié, Centre de Biologie et de Gestion des Populations, Montferrier-sur-Lez

Directeur de thèse: ALAIN PAGANO, Maître de Conférences habilité à diriger des recherches à l'Université d'Angers
Co-encadrant: JEAN-PAUL CORMIER, Maître de Conférences à l'Université d'Angers
Directeur de thèse 2004-2006: THIERRY LODE, Professeur

PPF DS10 Paysages et Biodiversité, UFR Sciences, 2 bd Lavoisier, 49045 ANGERS Cedex

Table des matières

1. INTRODUCTION 1
1.1. Les invasions biologiques 1
1.2. L'invasion du Vison d'Amérique en France 20

2. DISTRIBUTION, VARIATIONS MORPHOLOGIQUES ET DEMOGRAPHIE DE LA POPULATION DE VISON D'AMERIQUE EN BRETAGNE 27

2.1. Répartition du Vison d'Amérique en Bretagne et en Loire-Atlantique 27
2.1.1. Introduction 27
2.1.2. Matériel et Méthodes 29
2.1.2.1. Aire d'étude 29
2.1.2.2. Répartition 30
2.1.3. Résultats 31
2.1.4. Discussion 34
2.2. Variations morphométriques dans un contexte invasif 36
2.2.1. Introduction 36
2.2.2. Matériel et Méthodes 37
2.2.2.1. Collecte et autopsie des cadavres 37
2.2.2.2. Mesures biométriques 38
2.2.3. Résultats 39
2.2.3.1. Collecte et autopsie des cadavres 39
2.2.3.2. Mesures biométriques 41
2.2.4. Discussion 46
2.3. Démographie 48
2.3.1. Introduction 48
2.3.2. Matériel et Méthodes 51
2.3.2.1. Détermination de l'âge des individus 51
2.3.2.2. Reproduction 51
2.3.3. Résultats 53
2.3.3.1. Détermination de l'âge des individus 53
2.3.3.2. Reproduction 55
2.3.4. Discussion 58
2.3. Conclusion 61

3. IMPACT DU VISON D'AMERIQUE SUR LES ESPECES PROIES 63

3.1. Introduction 63
3.2. Impact sur la reproduction des Rallidés en Bretagne 67
3.3. Dealing with alien predators: does the presence of feral mink influence bird nesting success? 73

4. ESTIMATION DE LA DISPERSION ET FONCTIONNEMENT GENETIQUE DES POPULATIONS FERALES DE VISON D'AMERIQUE 101
COMPARAISONS AVEC LES POPULATIONS ISSUES DU BERCEAU D'ORIGINE .. 101

4.1. Introduction 101
4.2. Etude des déplacements de *M. vison* en Bretagne 103

4.2.1. Introduction 103
4.2.2. Matériel et Méthodes 103
4.2.3. Résultats et discussion 107
4.3. Structure génétique des populations de Vison d'Amérique 111
4.3.1. Introduction 111
4.3.2. Matériel et méthodes 112
4.3.3. Résultats 116
4.3.4. Discussion 128
4.4. Conclusion: implications en termes de conservation 132

5. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES 134

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 142

ANNEXES 160

1. INTRODUCTION

1.1. Les invasions biologiques

Contexte et définitions

Dans un contexte mondial de «crise de la biodiversité», l'introduction d'espèces exotiques hors de leur aire de répartition d'origine est devenue une préoccupation mondiale majeure (IUCN, 2000). Cette prise de conscience internationale fait suite à un constat alarmant: les extinctions d'espèces se sont accélérées au fur et à mesure de l'expansion de l'homme, atteignant des taux considérés 1000 à 10 000 fois supérieurs à ceux des temps géologiques (Wilson, 1992). L'introduction d'espèces exotiques participe aux changements environnementaux globaux et est considérée comme l'une des causes les plus importantes d'extinction d'espèces, juste après la destruction des habitats (Vitousek et al., 1997, Williamson, 1999, Clavero & García-Berthou, 2005, Simberloff, 2005). Plus de 18% des Vertébrés en danger d'extinction seraient menacés d'une façon ou d'une autre par une espèce introduite (Macdonald et al., 1989). Les invasions biologiques sont particulièrement inquiétantes car elles conduisent à long terme à la banalisation des faunes et des flores et à la simplification des écosystèmes: de nombreuses espèces autochtones disparaissent au profit de quelques espèces généralistes (McKinney & Lockwood, 1999).

A l'échelle des temps géologiques, la distribution spatiale des espèces a changé lors de chacune des grandes modifications climatiques ou géomorphologiques. Ces mouvements d'espèces peuvent être lourds de conséquence en terme d'évolution et conduire à la spéciation en accélérant les temps de divergence génétique (Ridley, 1993). Ces changements d'aire de distribution d'une espèce, sans intervention de l'homme, sont autant d'invasions biologiques naturelles (Richardson et al., 2000). Cependant, les activités humaines, et notamment les échanges commerciaux planétaires, ont considérablement accéléré et modifié les événements de dispersion (Elton, 1958, Everett, 2000, Mooney & Cleland, 2001). Les introductions d'espèces d'origine anthropique interviennent plus rapidement et sur de plus longues distances que les processus naturels de colonisation (Cassey et al., 2005a, Lockwood et al., 2007).

Le développement des activités humaines s'est donc accompagné du déplacement de nombreux organismes, de façon volontaire ou non. Les échanges commerciaux internationaux ainsi que les transports humains constituent une voie importante de transport d'espèces (Williamson, 1996, Vitousek et al., 1997). L'évolution constante des moyens de transport et de leur vitesse engendre un nombre de plus en plus important d'espèces déplacées et une diminution du temps de transport, laquelle peut favoriser la survie des organismes transportés (Everett, 2000).
Il existe de nombreux vecteurs potentiels à l'introduction d'espèces exotiques de façon non intentionnelle par l'intermédiaire du commerce ou du tourisme. La plupart des espèces seraient d'ailleurs introduites involontairement par l'intermédiaire des eaux de ballast, du transport de matériel, etc. (Jenkins, 1996, Ricciardi & MacIssaac, 2000). De nombreuses espèces ont également été introduites intentionnellement, que ce soit pour l'agriculture ou pour l'exploitation à des fins commerciales, scientifiques ou ornementales (pisciculture, fourrures, etc.) (Shine et al., 2000).

Durant les dernières décennies les introductions d'espèces exotiques ont pris une telle ampleur qu'elles ont justifié la constitution d'un groupe de travail et de réflexion regroupant scientifiques et gestionnaires de 41 pays différents: l'*Invasive Species Specialist Group* (ISSG) au sein de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature et des ressources naturelles (IUCN). Le but de ce groupe est de promouvoir l'information sur les menaces constituées par les espèces invasives et de conseiller sur les méthodes de contrôle ou d'éradication afin de prévenir de nouvelles pertes de diversité biologique et donner ainsi effet à l'article 8(h) de la Convention sur la diversité biologique:

«Chaque Partie contractante, dans la mesure du possible et selon qu'il conviendra: Empêche d'introduire, contrôle ou éradique les espèces exotiques qui menacent des écosystèmes, des habitats ou des espèces».

En outre, l'IUCN, le *Scientific Commitee on Problems of the Environnement* et *CAB (Commonwealth Agricultural Bureaux) International* ont fondé un partenariat pour créer, en 1997, le *Global Invasive Species Programme* dont la mission est de préserver la biodiversité et de minimiser la propagation et l'impact des espèces invasives, en tentant de concilier les activités humaines.

Devant l'augmentation des introductions d'espèces exotiques, et donc des études traitant des invasions biologiques, la nécessité d'utiliser une terminologie clairement définie a été largement débattue (Richardson et al., 2000, Colautti & MacIsaac, 2004, Lockwood et al., 2007). Dans ce travail, nous utiliserons les définitions proposées par l'ISSG (IUCN, 2000) et Pascal et al. (2003) (Encadré 1).

Encadré 1: Définitions

Une **espèce exotique (**ou **allochtone)** est «une espèce, une sous-espèce ou un taxon inférieur, présent en dehors de son aire de répartition naturelle (passée ou présente) et de dispersion potentielle (c'est-à-dire en dehors de l'aire de répartition occupée naturellement ou pouvant être occupée sans introduction directe ou indirecte ou intervention de l'homme); comprend les parties, gamètes ou propagules de ladite espèce pouvant survivre et ultérieurement se reproduire».

Une **invasion biologique** «est le fait d'une espèce qui a accru son aire de répartition initiale, avec ou sans rapport avec l'activité humaine, et constitue, dans l'aire nouvellement conquise, une ou des populations pérennes se reproduisant et se maintenant sur place sans d'obligatoires apports extérieurs».

Une **espèce invasive** est une espèce qui, s'étant établie dans une nouvelle aire géographique du fait de l'activité humaine, y est un agent de perturbation et nuit à la diversité biologique.

Le qualificatif invasif tel que nous l'utiliserons ici regroupe donc trois notions importantes: le caractère allochtone de l'espèce considérée (le terme envahissant pouvant être assigné à une espèce autochtone (Pascal et al., 2006)), l'origine anthropique de l'invasion (Shine et al., 2000) et enfin l'impact néfaste de l'espèce sur son écosystème d'accueil.

Ecologie du processus invasif

La plupart des introductions d'espèces exotiques ne semblent pas avoir d'impact sur les écosystèmes d'accueil, les espèces introduites n'établissant pas de populations pérennes (Williamson, 1996). Cependant, certaines espèces introduites prolifèrent et peuvent avoir des effets dévastateurs sur les écosystèmes d'accueil (Vitousek et al., 1997, Mack et al., 2000).

Le processus invasif dépend de trois étapes majeures: i) l'introduction, ii) l'établissement (c'est à dire la constitution de populations capables de se reproduire) et iii) la dispersion de l'espèce exotique introduite (Williamson, 1996, Richardson et al., 2000, Kolar & Lodge, 2001, Duncan et al., 2003). Le passage de ces différentes étapes correspond à la capacité d'une espèce à franchir certaines «barrières», représentées schématiquement figure 1.

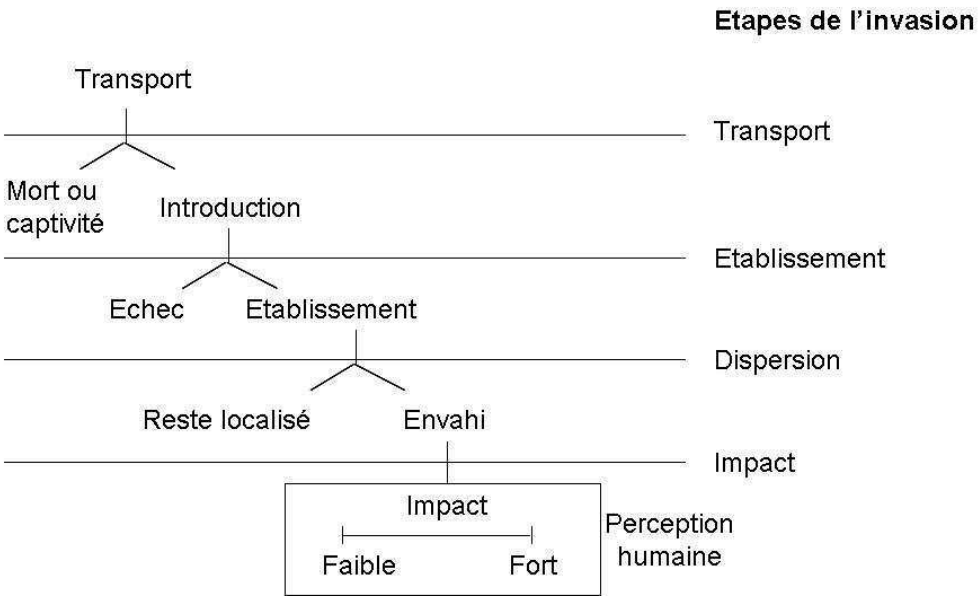


Figure 1. Les différentes étapes franchies au cours de l'invasion (d'après Lockwood et al., 2007).

Les étapes de transport et d'introduction correspondent au franchissement d'une barrière géographique: les individus issus de la population d'origine doivent survivre durant le transport et être introduits dans la nature. L'étape de transport, très liée aux activités humaines, est déterminante du processus invasif (Lockwood, 1999).

L'étape d'établissement, correspond au franchissement de deux barrières, environnementale et reproductive, soit la survie dans de nouvelles conditions environnementales et la naturalisation (Encadré 2) des individus introduits. Ces derniers doivent être capables d'assurer le maintien durable de la population en dépit de processus démographiques et génétiques pouvant intervenir sur les populations de petite taille tels que la stochasticité (démographique, environnementale ou génétique) ou l'effet Allee (Encadré 2) (Sakai et al., 2001).

Enfin l'étape de dispersion correspond à une phase de prolifération et d'expansion géographique dans des milieux anthropiques ou naturels (Richardson et al., 2000).

Encadré 2: Définitions

La naturalisation d'une espèce introduite correspond à sa capacité à se reproduire dans le milieu naturel sans ou malgré l'intervention humaine (Richardson et al., 2000).
L'effet Allee est un processus démographique par lequel des populations à faible effectif subissent une réduction du taux d'accroissement résultant en une décroissance de la population (Allee, 1949). Ces populations sont affectées par une relation positive entre le taux d'accroissement et la densité, ce qui augmente leur probabilité d'extinction (Courchamp, 1999).

Le succès d'une invasion biologique dépend donc du franchissement de ces barrières (Richardson et al., 2000, Duncan et al., 2003, Colautti & MacIsaac, 2004). Globalement ce n'est qu'à l'issue de ces étapes qu'une espèce exotique devient invasive et que ses impacts, écologiques et économiques, sont considérés (Lockwood et al., 2007). En général, un temps de latence, de quelques années à quelques dizaines d'années, est observé entre l'introduction d'une espèce et son impact sur l'écosystème d'accueil (Williamson, 1996).

Seule une minorité d'espèces introduites semble être capable de franchir avec succès toutes ces étapes car les probabilités de transition d'une étape à l'autre sont minimes (Williamson, 1996, 2006). Selon Williamson (1996), 10% des espèces végétales introduites se retrouvent dans la nature, 10% d'entre elles vont s'établir, et 10% de ces dernières vont avoir des effets néfastes (*Tens rule*). Ce diktat est cependant remis en question quant à son application aux espèces animales (Boitani, 2001, Duncan et al., 2003, Kark & Sol, 2004, Jeschke & Stayer, 2005). Ainsi, 45% des carnivores introduits auraient un impact négatif sur la faune autochtone (Boitani, 2001). Selon Jeschke & Stayer (2005), plus de 50% des Vertébrés introduits s'établissent dans le nouvel environnement et plus de 50% de ces derniers sont capables de disperser. Les Vertébrés semblent donc présenter un fort potentiel à s'établir et à disperser une fois introduits. La prévention d'introductions dans de nouvelles aires géographiques est donc capitale pour limiter les phénomènes d'invasion (Jeschke & Stayer, 2005).

Prédire

La compréhension des phénomènes d'invasion implique la détermination des processus démographiques, écologiques et évolutifs qui limitent ou facilitent l'introduction, l'établissement et la dispersion des espèces introduites.

La mise en évidence de caractéristiques permettant de prédire quelles sont les espèces susceptibles de devenir invasives, ou les communautés susceptibles d'être envahies, a fait l'objet de nombreuses recherches et est encore largement débattue (Williamson & Fitter, 1996, Rejmanek & Richardson, 1996, Ricciardi & Rasmussen, 1998, Williamson, 1999, Kolar & Lodge, 2001, Shea & Chesson, 2002, Ricciardi, 2003, Williamson, 2006).
L'une des approches développées a consisté à comparer espèces exotiques et autochtones afin d'appréhender si certains traits d'histoire de vie permettraient de prédire le succès d'une invasion (e.g. Williamson & Fitter, 1996). D'autres études ont cependant souligné l'importance de comparer les espèces exotiques devenues invasives ou non (e.g. Rejmanek & Richardson, 1996). Cette dernière méthode pourrait notamment permettre de clarifier l'importance de la plasticité phénotypique et de la variabilité génétique dans le processus de colonisation des espèces invasives (Sakai et al., 2001). Cependant, cette méthode est également limitée car en général les introductions d'espèces n'ayant pas conduit à une invasion ne sont pas documentées. Guo (2006) a insisté sur l'importance des facteurs biotiques et abiotiques limitant les populations dans leur aire d'origine afin d'améliorer la compréhension des dynamiques d'invasion et donc l'efficacité des mesures de gestion. De la même façon, la caractérisation des facteurs limitant la persistance d'une espèce sur son aire d'introduction, et particulièrement sur le front d'invasion, pourrait permettre de simuler les conditions déterminant sa répartition géographique (Byers et al., 2002).

La façon dont certains traits d'histoire de vie peuvent influencer le franchissement des différentes étapes de l'invasion par une espèce est déterminante pour la compréhension du processus invasif. Certains facteurs permettant de franchir l'une des barrières peuvent différer ou même nuire au franchissement d'autres étapes (Kolar & Lodge, 2001, Cassey et al., 2004, Marchetti et al., 2004, Williamson, 2006).

Caractéristiques influençant l'introduction d'espèces exotiques

Un grand nombre d'espèces ne sont pas transportées et introduites au hasard, et certains taxons sont plus concernés que d'autres dans les phénomènes d'introduction (Lockwood, 1999, Blackburn & Duncan, 2001, Cassey, 2002, Marchetti et al., 2004). Plus particulièrement le «degré d'affinité» de certaines espèces avec l'homme est décrit comme un facteur prépondérant (Lockwood et al., 2007). Les espèces végétales d'ornementation, les animaux de compagnie, les espèces exploitables pour la chasse et la pêche, mais aussi celles utilisées pour le contrôle biologique vont ainsi être préférentiellement introduites.

Deux tiers des oiseaux introduits appartiennent à seulement six familles, correspondant à des espèces convoitées pour la chasse (e.g. Anatidae, Phasianidae) ou d'ornementation (e.g. Fringillidae, Passeridae) (Duncan et al., 2003). L'introduction de ces espèces pourrait prendre une ampleur non négligeable dans les années à venir considérant l'augmentation d'animaux domestiqués, de compagnie ou commensaux de l'homme (Jeschke & Strayer, 2006).

L'abondance de l'espèce sur son aire géographique d'origine, c'est-à-dire le nombre d'individus susceptibles d'être prélevés et transportés, semble être un facteur explicatif plutôt que prédictif (Williamson, 1999). La comparaison de la répartition géographique d'oiseaux dans leurs aires d'origine (Grande-Bretagne) et d'introduction (Australie) démontre ce point (Williamson, 2006). Ainsi, les espèces ayant une aire de répartition limitée ne s'établissent pas en Australie alors que les espèces présentant une vaste répartition dans leur aire d'origine montrent également une vaste répartition dans l'aire d'introduction. Cependant plusieurs espèces ayant une aire de répartition vaste en Grande-Bretagne ne se sont pas établies en Australie ou demeurent très localisées (Williamson, 2006).

Caractéristiques influençant l'établissement d'espèces exotiques

De manière générale, de nombreuses études soulignent le rôle prééminent de la pression d'introduction, c'est à dire le nombre d'individus introduits ainsi que la fréquence des introductions, dans le succès des invasions biologiques (Williamson & Fitter, 1996, Williamson, 1999, Kolar & Lodge, 2001, Blackburn & Ducan, 2001, Duncan et al., 2003, Jeschke & Stayer, 2005, Cassey et al., 2005b). Récemment, Drake & Lodge (2006) ont souligné l'importance de prendre en considération la pression d'introduction, paramètre décisif pour prévenir les invasions, mais également d'estimer la prévalence de l'effet Allee, très peu étudié pour les espèces invasives. Ces auteurs ont notamment montré que le taux

d'immigration pouvait contrebalancer l'effet Allee et promouvoir ainsi les chances d'invasion (Drake & Lodge, 2006).

La plasticité écologique de certaines espèces aviaires (taille, régime alimentaire, habitat), en favorisant la survie et la reproduction des individus introduits, est étroitement corrélée au succès de leur établissement (Cassey, 2002, Cassey et al., 2004). La proximité des aires d'origine et d'introduction peut également favoriser l'établissement de certaines espèces d'oiseaux ou de poissons (Blackburn & Duncan, 2001, Marchetti et al., 2004). Chez les oiseaux, où les données historiques des introductions sont bien documentées, trois catégories de facteurs peuvent influencer le succès de l'établissement d'une espèce introduite: i) les facteurs démographiques intrinsèques à l'espèce (taux de croissance, migration), ii) les caractéristiques de l'aire d'introduction (environnement, insularité) et iii) les facteurs, souvent uniques, associés à chaque événement d'introduction comme le nombre d'individus introduits par exemple (Duncan et al., 2003). Ces caractéristiques spécifiques semblent particulièrement déterminantes pour prédire le succès de l'établissement des espèces aviaires (Cassey et al., 2005b).

Les caractéristiques de la communauté d'accueil influent également sur le succès de l'établissement d'une espèce introduite. Trois facteurs semblent promouvoir l'établissement d'une espèce sur l'aire géographique d'introduction: la disponibilité en ressources, l'absence d'ennemis naturels (maladies, parasites et prédateurs) et l'environnement physique (Shea & Chesson, 2002). Elton (1958) a émis l'hypothèse d'une résistance biotique des écosystèmes: de fortes interactions entre espèces autochtones et exotiques pourraient empêcher l'établissement et la dispersion de ces dernières. Cependant, les interactions interspécifiques peuvent tout autant faciliter qu'empêcher l'établissement d'espèces exotiques (Simberloff & Von Holle, 1999, Sakai et al., 2001, Ricciardi, 2001). Selon Simberloff & Von Holle (1999) les interactions positives (mutualisme, commensalisme) entre espèces introduites peuvent accroître les chances de survie de certaines d'entre elles et sont susceptibles d'augmenter les potentialités d'effets néfastes sur les espèces autochtones (*invasional meltdown*). C'est par exemple le cas d'animaux pollinisateurs qui vont faciliter la dispersion de végétaux, ou encore les animaux ou végétaux qui en modifiant la structure de l'habitat rendent celui-ci favorable à d'autres espèces introduites (Simberloff & Von Holle, 1999). Ainsi, dans les Grands Lacs (Etats-Unis) les interactions positives entre espèces introduites semblent plus fréquentes que les interactions négatives (compétition, amensalisme), facilitant ainsi leur coexistence mutuelle (Ricciardi, 2001). Pour certaines espèces aviaires, le succès de la phase

d'établissement dépend plus de l'intensité de la compétition entre espèces introduites que de la compétition avec les espèces autochtones (Duncan et al., 2003).

Selon l'hypothèse de la résistance biotique, les écosystèmes présentant une forte richesse spécifique seraient moins sensibles aux invasions biologiques (Elton, 1958). Cependant, cette hypothèse est largement discutée car l'influence de la richesse spécifique sur le succès des invasions est difficile à déterminer, de multiples facteurs entrant en considération (Shea & Chesson, 2002, Duncan et al., 2003). Les écosystèmes insulaires sont souvent considérés comme plus vulnérables aux invasions car leur richesse spécifique est moindre que celle des continents et parce que certains groupes fonctionnels n'y sont pas représentés (Elton, 1958, Cox & Lima, 2006). Ainsi, l'introduction d'espèces mammaliennes (notamment les rats) a été particulièrement néfaste pour la faune de certaines îles (Courchamp et al., 2003). Cependant l'insularité ne semble pas influencer le succès de l'établissement des espèces aviaires (Kark & Sol, 2004), et la proportion importante d'espèces exotiques rencontrées sur certaines îles semble être plutôt corrélée aux multiples tentatives d'introduction (Blackburn & Duncan, 2001, Ducan et al., 2003).

Les événements invasifs pourraient également être favorisés dans les environnements perturbés et les habitats dégradés (Vitousek et al., 1997, Sakai et al., 2001). Les activités humaines sont en effet susceptibles de générer des opportunités d'installation en créant de nouvelles ressources, en réduisant la présence d'ennemis naturels, etc. (Shea & Chesson, 2002, Duncan et al., 2003). Cette hypothèse expliquerait la vulnérabilité des écosystèmes méditerranéens en général et plus particulièrement celle du bassin méditerranéen aux invasions d'espèces aviaires (Kark & Sol, 2004).

Caractéristiques influençant la prolifération et la dispersion d'espèces exotiques

La répartition d'une espèce introduite dans une nouvelle aire géographique est fortement influencée par la disponibilité d'habitats ou de conditions environnementales favorables (Williamson & Fitter, 1996). Les espèces dont l'aire de répartition géographique d'origine est vaste sont susceptibles de présenter une grande tolérance à des conditions environnementales différentes (Sax et Brown, 2000). Si l'étendue de l'aire de répartition ne permet pas de prédire quelles sont les espèces susceptibles de devenir invasives, les tolérances de ces dernières aux conditions environnementales augmenteraient leurs chances de succès lors des phases d'établissement et de dispersion (Blackburn & Duncan, 2001, Duncan et al., 2003, Marchetti et al., 2004, Croci et al., 2007).

En dépit des différentes approches utilisées, il paraît donc difficile de prédire quelles sont les espèces susceptibles de devenir invasives dans un nouvel environnement (Williamson, 1999, Kolar & Lodge, 2001, Williamson, 2006). De plus, outre les caractéristiques de l'espèce, la résistance biotique des communautés conditionne la possibilité pour une espèce d'occuper une niche écologique dans l'écosystème d'accueil (Shea & Chesson, 2002). Le succès des invasions biologiques repose donc sur les interactions entre l'espèce exotique introduite et son écosystème d'accueil, d'où le développement récent d'une approche évolutive considérant ce couple.

Espèces invasives et évolution

L'implication des processus évolutifs dans l'étude des invasions biologiques est récente (Hänfling & Kollmann, 2002, Lee, 2002). Pourtant les espèces invasives constituent un très bon modèle d'étude pour l'investigation des changements évolutifs rapides (Sakai et al., 2001, Cox, 2004). La capacité d'une espèce à envahir un nouvel écosystème dépend de son degré d'adaptation à cet environnement ou de son potentiel adaptatif (Lee, 2002). Les espèces invasives vont évoluer en réponse à leur nouvel environnement, tout comme les espèces autochtones peuvent en retour évoluer face à l'invasion (Cox, 2004). Les interactions entre espèces introduites et autochtones peuvent induire des changements évolutifs par exclusion compétitive, déplacement de niche, hybridation, introgression, prédation voire extinction (Mooney & Cleland, 2001).

Deux paradoxes émergent lorsque l'on s'intéresse aux invasions biologiques d'un point de vue génétique (Allendorf & Lundquist, 2003). D'une part, lors de l'introduction d'une espèce, la population exotique subit *a priori* un fort goulet d'étranglement, le nombre d'individus introduits ne représentant qu'une fraction infime de la population autochtone. Il y a donc de fortes chances pour que la population exotique présente une diversité génétique bien inférieure à celle de la population indigène. Dans ce cas, comment une population introduite ayant subi ce goulot d'étranglement peut-elle se maintenir et s'étendre?
D'autre part, une espèce introduite dans un nouvel environnement va côtoyer des espèces autochtones présentant des adaptations locales aux conditions environnementales. Là encore, comment cette espèce introduite est-elle capable de supplanter les espèces indigènes jusqu'à les menacer d'extinction voire les remplacer?

Plusieurs hypothèses ont été émises soulignant les avantages et inconvénients de l'introduction (Alpert, 2006). Il se peut que l'espèce ait été sujette à de multiples introductions, impliquant un nombre important d'individus. Dans ce cas, la population sera moins sujette aux processus affectant les petites populations tels que l'effet Allee (Duncan et al., 2003, Drake & Lodge, 2006), et des introductions répétées provenant de différentes populations sources permettent de limiter la dérive génétique voire de créer plus de diversité que dans une population source (Sakai et al., 2001). L'absence de co-évolution entre l'espèce introduite et les espèces autochtones peut constituer un avantage important pour l'espèce introduite. C'est le cas de l'introduction d'une espèce sans ses ennemis naturels (pathogènes, parasites ou prédateurs) au sein d'un nouvel environnement (*enemy release hypothesis*) (Keane & Crawley, 2002, Colautti et al., 2004), ou l'absence de compétiteurs dans cet environnement (*novel weapons hypothesis*) (Callaway & Aschehoug, 2000). Ainsi, si une espèce est limitée par une ou plusieurs autres espèces dans son aire d'origine, l'absence de ces espèces dans l'aire d'introduction peut induire de profonds changements démographiques pour l'espèce introduite (Colautti et al., 2004). De plus, l'allocation des ressources pour l'espèce introduite peut s'en trouver modifiée, les ressources allouées à la défense pouvant être réinvesties dans la croissance ou la reproduction.

Cependant, le fait pour une espèce d'être introduite dans un nouvel environnement peut également présenter des inconvénients, et certaines invasions biologiques ne perdurent pas (Simberloff & Gibbons, 2004). Les caractéristiques qui ont permis la dispersion de l'espèce introduite à court terme pourraient conduire à son déclin à long terme (*reckless invader hypothesis*) (Alpert, 2006). L'un des mécanismes impliqué peut être l'existence de compromis entre un taux de croissance (ou de reproduction) maximal et la tolérance au stress par exemple. D'autre part, l'absence au sein du nouvel environnement de mutualisme, de défenses contre des ennemis généralistes ou une faible tolérance aux conditions environnementales peut également être désavantageuse pour l'espèce introduite. Toutefois, le caractère transitoire d'une invasion biologique ne prévient pas de ses effets néfastes (Simberloff & Gibbons, 2004).

Facon et al. (2006) ont proposé différents scénarios décrivant comment la migration et les changements écologiques et évolutifs que peuvent subir l'espèce invasive et l'écosystème d'accueil affectent le succès des invasions biologiques (figure 2).

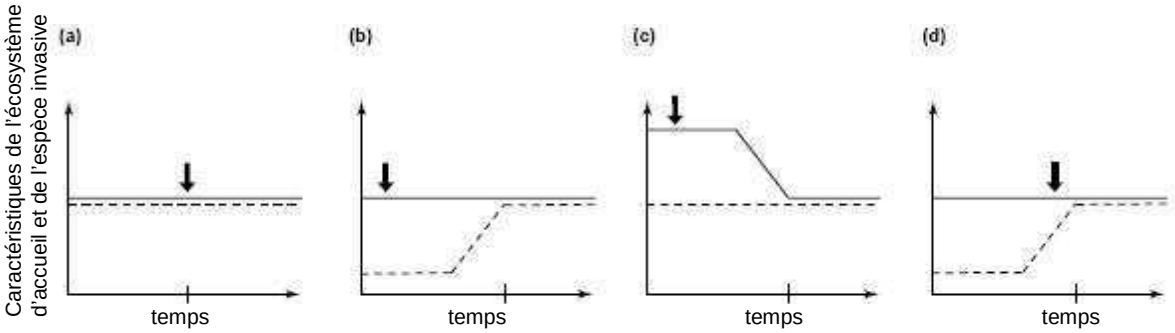


Figure 2. Scénarios théoriques des invasions biologiques (Facon et al., 2006). Les caractéristiques de l'écosystème d'accueil sont représentées par une ligne en pointillés, celles de l'espèce invasive par une ligne pleine. La flèche et la marque en abscisses indiquent le premier contact potentiel entre l'espèce invasive et l'écosystème d'accueil et le début du processus invasif.

Dans le premier scénario décrit (figure 2a) l'espèce est déjà adaptée à son nouvel environnement, et seul un changement dans le régime de migration (apport d'individus) est suffisant pour initier l'invasion. Il se peut également qu'une espèce introduite ne devienne invasive qu'après modification soit des conditions environnementales (figure 2b) soit des caractéristiques génétiques de l'espèce sous l'effet de forces évolutives (figure 2c). Ces trois scénarios décrivent des situations particulières «extrêmes», ils sont parfois combinés comme lorsqu'un changement du régime de migration et des conditions environnementales sont nécessaires (figure 2d).

Le temps de latence généralement observé entre l'introduction d'une espèce et l'observation de son caractère invasif pourrait d'ailleurs correspondre au temps nécessaire à ces changements évolutifs (Sakai et al., 2001, Facon et al., 2006).

Pour conclure, les populations établies d'une espèce potentiellement invasive ne deviennent pas forcément toutes invasives, certaines populations pouvant demeurer localisées (Sakai et al., 2001). En dépit des nombreuses études réalisées à ce jour, il n'existe pas véritablement de consensus sur les causes du succès des espèces invasives ni sur la possibilité de prédire ces invasions (Heger & Trepl, 2003, Guo, 2006, Williamson, 2006). La probabilité pour qu'une espèce introduite devienne invasive semble résulter de la combinaison de multiples facteurs écologiques, démographiques et génétiques. Chacune des approches développées précédemment améliore en un sens notre compréhension des invasions biologiques (Heger & Trepl, 2003), et devrait permettre de justifier le contrôle de certaines espèces introduites susceptibles de proliférer (Marchetti et al., 2004).

Impacts des invasions biologiques

Les impacts des invasions biologiques, écologiques comme économiques, peuvent être difficiles à déterminer et dépendent fortement de la perception humaine (Lockwood et al., 2007). Les conséquences économiques des espèces invasives peuvent être considérables. Aux Etats-Unis par exemple, leur coût atteindrait 120 milliards de dollars chaque année (Pimentel et al., 2005). De plus, les impacts écologiques sont susceptibles d'être modulés dans le temps car les processus écologiques et évolutifs peuvent induire des changements de l'espèce voire de la communauté dans laquelle elle a été introduite (Strayer et al., 2006).

Afin de pouvoir comparer les impacts d'espèces invasives entre communautés différentes ou à différents niveaux biologiques (gènes, écosystèmes), il est nécessaire de définir la façon de mesurer ces impacts. Selon Parker et al. (1999) l'impact d'une espèce invasive doit intégrer trois dimensions fondamentales: l'aire occupée par l'espèce, son abondance moyenne sur cette aire et une mesure des effets par individu. Ce dernier paramètre, moins facile à quantifier que les précédents, traduit l'effet local d'une espèce et peut être appréhendé à cinq niveaux: génétique, individuel, populationnel, communautaire et écosystémique (Parker et al., 1999, Lockwood et al., 2007).

Au niveau individuel, la présence de nouveaux prédateurs ou compétiteurs peut par exemple induire des changements morphologiques, comportementaux ou démographiques (réduction du taux de croissance ou de reproduction) des espèces autochtones (Parker et al., 2003). Par exemple Sidorovich et al. (1999) ont noté une augmentation de la taille et de la masse corporelle des Visons d'Europe (*Mustela lutreola*) après l'introduction du Vison d'Amérique (*Mustela vison*) en Biélorussie. L'hypothèse la plus probable pour expliquer ce changement de taille serait une sélection des individus les plus gros suite aux interférences entre les deux espèces (Sidorovich et al., 1999).

Les impacts au niveau génétique des espèces invasives sur les espèces autochtones peuvent être directs (hybridation, introgression) ou indirects (modifications des flux de gènes). Les phénomènes d'hybridation sont connus chez certaines espèces de Mustélidés vivant en sympatrie, comme par exemple entre le Putois d'Europe (*Mustela putorius*) et le Putois des steppes (*M. eversmanni*) qui forment un syngameon (Lynch, 1995). L'hybridation peut représenter une menace pour certaines espèces car même si les hybrides issus du croisement sont stériles ou ne sont pas viables, ils contribuent à diminuer l'effectif de reproducteurs. Les croisements entre les Putois et Vison d'Europe peuvent ainsi contribuer au déclin de ce

dernier (Maran & Henttonen, 1995). L'hybridation peut parfois engendrer l'extinction de l'espèce autochtone (Huxel, 1999).

Les impacts d'une espèce invasive au niveau populationnel sont parmi les plus documentés sans doute car il est souvent plus simple de mesurer des modifications d'abondance, de distribution, ou de la structure d'âge d'une population (Parker et al., 1999). Les impacts d'une espèce invasive peuvent résulter d'interactions directes (prédation, compétition, parasitisme) ou indirectes (altérations des habitats, prédation ou compétition apparentes, hyperprédation) et résulter en de profonds changements de la biologie des populations des espèces autochtones (Sakai et al., 2001). L'absence de co-évolution entre un prédateur introduit et les espèces proies autochtoness peut engendrer une prédation exacerbée (*surplus killing*), c'est-à-dire un taux de prédation beaucoup plus important que celui nécessaire pour satisfaire les besoins du prédateur (Short et al., 2002). Récemment, Salo et al. (2007) ont porté d'ailleurs porté l'accent sur l'importance des impacts néfastes des prédateurs introduits. Leur analyse démontre que l'origine du prédateur (espèce autochtone contre exotique) influence significativement la réponse des espèces proies, l'impact des prédateurs introduits étant deux fois plus important que celui des prédateurs autochtones.

A l'échelle de la communauté, les impacts d'une espèce invasive sont appréhendés à travers la modification de la richesse ou de la diversité spécifique. Plusieurs études démontrent que les espèces invasives peuvent altérer les propriétés de la communauté envahie en modifiant notamment les interactions interspécifiques (Roemer et al., 2002, Vázquez & Simberloff, 2003). Dans certains cas, l'impact d'une espèce invasive peut conduire à des extinctions d'espèces en cascade. L'introduction, à des fins commerciales, de la Perche du Nil (*Lates niloticus*) a engendré l'extinction d'environ 200 espèces de Cichlidés (Witte et al., 1992). Pour les espèces végétales, la compétition semble être le facteur le plus important pour expliquer l'impact des espèces invasives sur la structure des communautés envahies (Levine et al., 2003). Chez les carnivores, ou les interactions agressives sont courantes (e.g. Hersteinsson & Macdonald, 1992, Palomares & Caro, 1999), les fluctuations de populations (dues aux activités humaines) d'une seule espèce peuvent entraîner des réactions en cascade sur l'ensemble de la communauté de carnivores (Linnell & Strand, 2000). Les espèces exotiques peuvent également engendrer de façon indirecte l'extinction d'espèces autochtones en augmentant la compétition apparente. L'hyperprédation implique l'introduction de deux espèces exotiques, un prédateur et une proie, et désigne l'augmentation de la pression de prédation exercée sur une proie indigène, l'espèce prédatrice étant maintenue par l'abondance de l'espèce proie exotique (Smith & Quin, 1996, Courchamp et al., 2000). Ainsi, Roemer et

al. (2002) ont montré que la présence d'une population introduite de cochons pouvait menacer d'extinction, de façon indirecte, un renard autochtone, en favorisant l'installation d'aigles.
Enfin, à l'échelle de l'écosystème, les espèces invasives peuvent modifier la disponibilité en ressources ou l'acquisition de ces ressources, ainsi que les régimes de perturbation (Parker et al., 1999). En induisant de profonds changements dans les régimes de perturbations (en favorisant les feux, augmentant l'érosion, etc.) les espèces invasives peuvent altérer le fonctionnement d'un écosystème entier (Mach & D'Antonio, 1998). Ces espèces modifiant par leur activité leur environnement physique sont qualifiées d'*invasive engineers* (Cuddington & Hastings, 2004) par référence aux espèces ingénieurs (Jones et al., 1994). Townsend (2003) a souligné les effets d'une espèce invasive à l'échelle de la communauté et de l'écosystème d'accueils, en fonction du comportement et des traits d'histoire de vie de l'espèce introduite, mais aussi par l'avantage que confère la nouveauté face à des espèces proies peu adaptées. En effet, l'impact des prédateurs introduits diffère d'un écosystème à l'autre, les hydrosystèmes continentaux étant plus affectés que les écosystèmes terrestres ou marins par exemple (Cox & Lima, 2006). Cette différence reflèterait la «naïveté» des espèces proies face à des prédateurs qu'elles n'ont jamais rencontrés. Au sein des écosystèmes terrestres et marins des échanges d'espèces ont lieu depuis des millions d'années, résultant en une distribution uniforme des archétypes de prédateurs. Par contre, les écosystèmes aquatiques continentaux, tout comme les écosystèmes insulaires, ne possèderaient pas de nombreux archétypes de prédateurs et ceux-ci ne seraient pas distribués de façon uniforme (Cox & Lima, 2006). Cette absence de contact engendre une vulnérabilité importante des espèces proies vis-à-vis des prédateurs introduits et donc un impact d'autant plus néfaste de ces derniers selon le «degré de naïveté» des proies (Banks & Dickman, 2007).

Selon Ricciardi (2003), l'impact écologique d'une espèce invasive résulte des interactions entre cette espèce et son nouvel environnement et doit prendre en considération l'abondance de l'espèce, sa fonction écologique et la composition de la communauté d'accueil. Le fait que l'impact d'une espèce invasive dépende des propriétés de l'écosystème d'introduction implique la prise en compte de données issues de multiples sites pour établir des modèles prédictifs à différentes échelles spatiales. En utilisant cette approche, Ricciardi & Atkinson (2004) ont montré que les espèces exotiques ayant l'impact le plus important appartenaient à des genres absents de la communauté d'accueil avant l'invasion.

La compréhension des relations interspécifiques entre espèces autochtones et introduites, qu'il s'agisse de proies ou de prédateurs, est donc essentielle. Plus particulièrement la façon dont les espèces indigènes vont répondre à l'introduction d'un prédateur exotique et l'identification des facteurs de vulnérabilité des espèces autochtones menacées sont d'un intérêt majeur pour la conservation biologique (Whitlow et al., 2003).

Contrôle des espèces invasives

Devant la menace que représentent les espèces invasives pour la biodiversité, la solution la plus adaptée serait de prévenir toute future introduction dans de nouvelles aires géographiques (IUCN, 2000, Genovesi & Shine, 2003). Une attention particulière devrait être portée aux espèces déjà considérées comme invasives dans certaines régions (Williamson, 1999, Lockwood et al., 2001, Simberloff, 2003, Marchetti et al., 2004) même si l'impact d'une espèce peut différer d'une aire d'introduction à l'autre (Byers et al., 2002).

Pour les populations invasives en place, trois stratégies permettent de diminuer l'impact d'une espèce: l'exclusion, le contrôle ou l'éradication (Courchamp et al., 2003). La première indique le retrait de l''espèce d'une zone géographique limitée, elle n'est envisagée que comme une solution locale.

Le contrôle d'une espèce invasive peut désigner au sens large l'action entreprise contre l'espèce, de la réduction à l'éradication de la population, ou plus spécifiquement la réduction du nombre de populations introduites (Courchamp et al., 2003). Cependant, les effets de certaines de ces actions ne sont que temporaires. L'éradication d'une fraction de la population, ou d'une population puits (*sensu* Pulliam, 1988), mènera inévitablement vers une recolonisation de rapide de l'espèce (Myers et al., 2000, Robertson & Gemmell, 2004). Différentes méthodes de contrôle existent selon l'espèce considérée: physiques (tir, piégeage), chimiques (poisons) ou biologiques (Courchamp et al., 2003). Le contrôle biologique, soit l'introduction d'une espèce pour en éliminer une autre, est parfois préconisé (Ehler, 1998). Cependant, cette méthode est controversée car les risques associés peuvent être importants, l'espèce introduite en vue du contrôle peut nuire aux espèces autochtones ou également devenir invasive (Simberloff & Stiling, 1996, Courchamp et al., 2003). C'est par exemple le cas de plusieurs espèces de Mustélidés (*Mustela nivalis, M. putorius furo, M. erminea*) introduites afin de contrôler des populations de lapins en Nouvelle-Zélande (e.g. Cuthberg & Davis, 2002).

L'éradication, soit le retrait de tous les individus potentiellement reproducteurs ou leur maintien durable à de faibles densités, peut être envisageable dans certaines circonstances (Myers et al., 2000). L'éradication est d'ailleurs la méthode préconisée par l'IUCN (2000) et la Convention sur la Diversité Biologique (article 8h). En général, les opérations d'éradication ont d'autant plus de chances de réussir que l'espèce est introduite depuis peu de temps, soit typiquement pendant la phase de latence précédant la prolifération (Byers et al., 2002).
Six facteurs semblent contribuer aux succès des opérations d'éradication (Myers et al., 2000): un financement à long terme, une délégation claire des autorités aux personnes compétentes, une connaissance de la biologie de l'espèce concernée (utilisation d'appâts pour attirer certaines espèces animales par exemple), la prévention d'une réintroduction future, la possibilité de détecter rapidement l'espèce même à de faibles densités, et enfin l'éventuelle restauration de l'écosystème d'accueil pour éviter que le retrait de l'espèce cible ne profite à d'autres espèces invasives par exemple. Dans certains cas, l'éradication d'une espèce invasive peut avoir des conséquences inattendues sur le fonctionnement de l'écosystème. Selon le type d'interactions établies avec les autres espèces, autochtones ou non, mais aussi le rôle que joue l'espèce invasive (parfois en remplacement d'une espèce indigène disparue), son éradication peut affecter le fonctionnement de l'écosystème entier (Zavaleta et al., 2001, Byers et al., 2002). Les interactions indirectes pouvant entraîner des conséquences sur l'ensemble de la communauté sont encore peu documentées (Simberloff & Von Holle, 1999).
Dans de nombreux cas, la meilleure solution pour éviter l'invasion est, outre une détection précoce, la mise en œuvre rapide d'opérations pour éliminer l'espèce ou la limiter (Genovesi & Shine, 2003). Il peut parfois être préjudiciable de retarder ces opérations le temps d'obtenir une connaissance approfondie de l'espèce. En effet, l'obtention de données biologiques précises peut s'avérer plus utile pour des programmes de contrôle lorsque les possibilités d'éradication rapides sont exclues (Simberloff, 2003).
Chacune des méthodes exposées présentent des avantages et des inconvénients, et bien souvent, une combinaison de ces stratégies semble la réponse la plus efficace aux introductions (Courchamp et al., 2003).

En Europe, il existe une quarantaine d'exemples documentés d'éradications, la plupart concernant les rats en milieu insulaire (Genovesi, 2005). Le Ragondin (*Myocastor coypus*) et le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) ont été totalement éliminés en Grande-Bretagne dans les années 1930 grâce à une étude approfondie des efforts à réaliser et leurs chances de succès, et la mise en œuvre de moyens financiers importants (Gosling & Baker, 1989). De plus, le

succès de cette opération repose également sur le fait que les populations étaient encore circonscrites (Manchester & Bullock, 2000). De la même façon, le Vison d'Amérique a été éradiqué sur une île de la mer Baltique (Hiiuma, Estonie) après une campagne de captures d'environ 12 mois (Maran, 2000). Selon Genovesi (2005) l'opposition de l'opinion publique peut entraver dans certains cas les opérations d'éradication, même pour des espèces telles que le Ragondin. Lors de la première tentative d'éradication de l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) en Italie, l'affaire fut portée devant les tribunaux (Bertolino & Genovesi, 2003). Après trois ans de conflits l'éradication fut autorisée, cependant la rapide progression de l'espèce entre temps empêchait alors sa réalisation. De plus, certaines espèces invasives suscitent un tel intérêt de par leur commercialisation ou leur exploitation que tout programme de contrôle ou d'éradication serait très peu suivi par l'opinion publique. Dans ce cas, l'impact écologique, même dévastateur, peut être «économiquement insignifiant» (Townsend, 2003).

La situation en France

En France, les invasions biologiques sont documentées depuis peu de temps, à l'initiative du Ministère de l'Environnement. Ainsi, à l'échelle de l'Holocène, pas moins de 154 espèces de Vertébrés se sont établies en France ou dans l'une de ses entités biogéographiques, et plus de la moitié de ces espèces sont totalement nouvelles pour la France (Pascal et al., 2003). L'indice séculaire (nombre d'espèces par siècle) est passé de moins d'une invasion par siècle entre -9200 et -1600 à 136 invasions entre 1945 et 2002 (Pascal et al., 2003, Pascal & Lorvelec, 2005). Les oiseaux et les mammifères, avec 43% et 25% des invasions recensées respectivement, présentent les plus forts taux d'invasion.

Durant les deux dernières décennies, 19 tentatives d'éradication ont été documentées sur le territoire national, toutes sauf une concernaient l'élimination de mammifères en milieu insulaire (Lorvelec & Pascal, 2005). La majorité de ces opérations ont été menées avec succès et ont eu un impact positif sur la faune autochtone, certaines espèces s'étant même ré-établies spontanément. Cependant, à l'heure actuelle près de 70% des espèces considérées comme invasives ne font l'objet d'aucune mesure de gestion en France (Pascal et al., 2003). Parmi les exemples d'espèces mammaliennes invasives les plus largement connues se trouvent le Ragondin, le Rat musqué et le Vison d'Amérique, qui fait l'objet de ce travail.

Figure 3. ***Mustela vison*** **(photos A. Bifolchi, D. Moret).**

1.2. L'invasion du Vison d'Amérique en France

Introduction et dispersion

Le Vison d'Amérique est un petit carnivore semi-aquatique de la famille des Mustélidés (figure 3). Son aire de répartition naturelle s'étend sur toute l'Amérique du Nord (Canada et majorité des Etats-Unis, excepté l'Arizona et les zones arides de la Californie, du Nevada, de l'Utah, du Nouveau Mexique et du Texas) (Dunstone, 1993, Larivière, 1999a).
Le Vison d'Amérique fut délibérément introduit sur le continent européen dans les années 1920 pour sa fourrure (Dunstone, 1993). De nombreux individus échappés des élevages, ou volontairement relâchés, se sont adaptés à leur nouvel environnement et ont engendré la formation de populations sauvages viables, populations dites marronnes ou férales. Ainsi, le Vison d'Amérique est rencontré à l'état sauvage dans de nombreux pays d'Europe (figure 4). Il est également présent en Amérique du Sud où des populations férales ont été signalées en Argentine et au Chili (Medina, 1997, Jaksic et al., 2002).

Figure 4. Répartition du Vison d'Amérique en Europe (d'après Bonesi & Palazon, 2006).

L'espèce fait preuve d'une très grande capacité colonisatrice et est considérée comme invasive (Clode & Macdonald, 2002, Macdonald & Harrington, 2003, Bonesi & Palazon, 2006). Ainsi, selon Gerell (1967), le Vison d'Amérique aurait colonisé la totalité de la Suède en seulement 35 ans. Cependant, de nombreuses interrogations demeurent quant à la

dynamique de dispersion de *M. vison* en Europe. Ainsi, l'espèce semble décliner dans certains pays européens sans que les raisons de ce déclin n'aient pu être mises en évidence (Royaume-Uni par exemple, Bonesi et al., 2006a). De la même façon, l'absence de populations férales dans certains pays européens en dépit d'un nombre important d'élevages et de populations férales dans les pays frontaliers reste encore inexpliquée (comme aux Pays-Bas par exemple, Hammershøj et al., 2005, 2006).

Outre les potentialités colonisatrices du Vison d'Amérique, l'espèce a été introduite à de nombreuses reprises en Europe afin d'alimenter les élevages (Dunstone, 1993). Les peaux de visons constituent la principale matière première du secteur de la fourrure dans le monde et la majeure partie de la fourrure d'élevage est produite par des éleveurs européens. En 2002, l'Europe représentait 70% de la production globale de visons, le Danemark étant le premier producteur et exportateur mondial de peaux (EFBA, 2002).
La pression d'introduction, reconnue comme un facteur déterminant du succès des invasions biologiques, a donc été très forte pour *Mustela vison* en Europe.

En France, l'élevage de Visons américains débuta en 1926 en Haute-Savoie avec l'importation de 15 reproducteurs (Henry, 1927, Léger, 2001). Une dizaine d'élevages, la majorité étant situés en Alsace, vont connaître une courte période d'activité puis péricliter suite à la crise de 1929 (Léger, 2001). A partir des années 60, l'industrie de la fourrure va connaître un nouvel essor. Une importante expansion des élevages, en taille et en nombre, se fait dans l'ouest de la France pour bénéficier des sous-produits des abattoirs et de la mer. Cette époque correspond à l'apparition de très grandes visonnières pouvant compter plusieurs milliers de femelles reproductrices (Léger & Ruette, 2005). L'un des plus grands élevages d'Europe, comportant 40.000 femelles reproductrices, était situé en Bretagne (F. Léger communication personnelle). C'est dans cette région que sont signalées les premières populations férales dès les années 1970 (Phélipot, 1974, Lafontaine, 1988).

Sur le territoire national, trois populations férales de Vison d'Amérique sont distinguées (figure 5): la plus importante est située en Bretagne, et deux populations sont situées dans le sud-ouest, dont l'une en sympatrie avec la dernière population française de Vison d'Europe (Léger & Ruette, 2005). Cette situation est particulièrement inquiétante car le Vison d'Europe est l'un des carnivores les plus menacés d'extinction en Europe. Ses populations ont subi un large déclin durant les dernières décennies et l'espèce se trouve maintenant confinée en

Russie, Bélarus et Ukraine d'une part, et en Espagne et sur quelques départements français du Sud-Ouest d'autre part (Yougman, 1982, Maran & Henttonen, 1995, Maizeret et al., 2002). Le déclin du Vison d'Europe semble être la cause de multiples facteurs interagissant simultanément (perte d'habitats, pollution, piégeage, etc.) (Maran & Henttonen, 1995, Maran et al., 1998a). Dans les zones de sympatrie du Vison d'Europe avec le Vison d'Amérique, la compétition largement en faveur de ce dernier n'a fait qu'aggraver la situation (Maran et al., 1998a, 1998b, Sidorovich et al., 1999, 2000, Sidorovich & Macdonald, 2001).

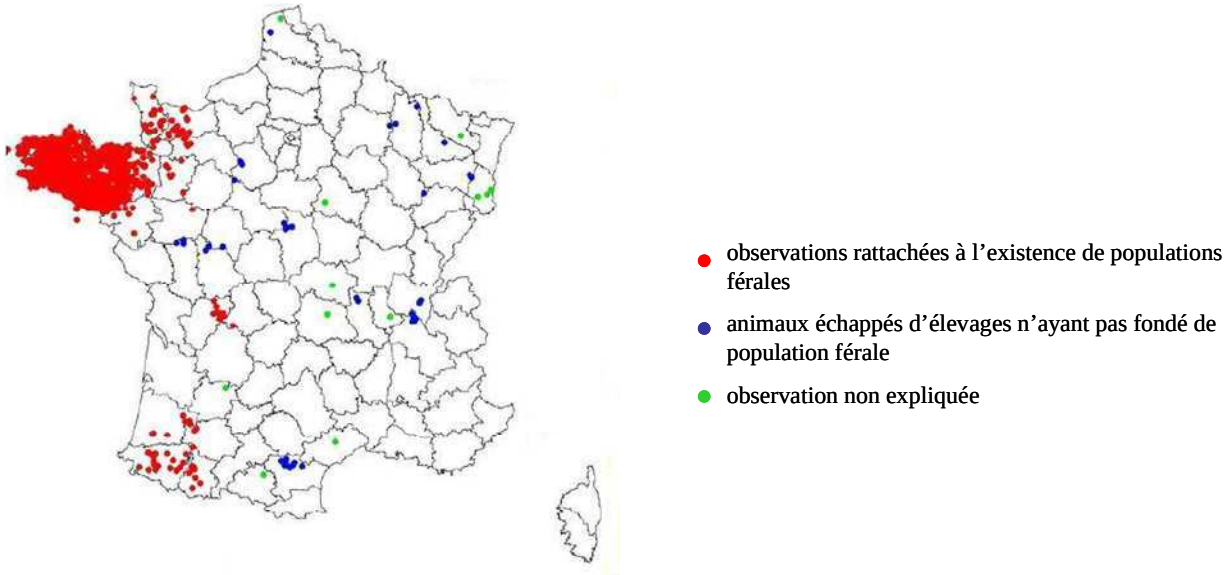


Figure 5. Observations de Visons d'Amérique pour la période 1990-1999 (Léger & Ruette, 2005).

Impact

En Europe, la présence de Vison d'Amérique à l'état sauvage pourrait constituer l'une des menaces les plus importantes pour la préservation de la diversité biologique (Moore et al., 2003). Pour de nombreux pays cependant, son impact n'est pas documenté (Bonesi & Palazon, 2006).

L'impact de *Mustela vison* sur les écosystèmes peut être appréhendé à plusieurs niveaux:

- Prédateur généraliste et opportuniste, l'impact du Vison d'Amérique s'avère particulièrement important sur les oiseaux aquatiques et le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) (Halliwell & Macdonald, 1996, Ferreras & Macdonald, 1999, Aars et al., 2001, Macdonald et al., 2002, Nordstrom et al., 2002, 2003).

- Le Vison américain s'avère en outre un compétiteur efficace pour la faune indigène, notamment pour le Vison d'Europe (*Mustela lutreola*). La compétition entre Visons d'Europe et d'Amérique est considérée pour certains auteurs comme l'exemple de l'impact le plus dévastateur d'un carnivore introduit (Macdonald & Thom, 2001).
- Les croisements possibles avec *M. lutreola* dans les zones de sympatrie, conduiraient à un échec de la reproduction. Les embryons issus de ce croisement ne sont pas viables et vont se résorber (Wirth, 1990). Cependant, ces deux espèces n'ayant qu'une portée par an, la perte d'une saison de reproduction peut accroître le déclin du Vison d'Europe.
- Enfin, le Vison américain peut être vecteur de maladies affectant aussi bien la faune autochtone que l'homme. Une étude réalisée entre 1999 et 2004 dans le sud-ouest de la France sur 179 Visons d'Amérique dénote que 3,5% des animaux sont porteurs de la maladie de Carré, 1,1% de parvoviroses (maladies virales à l'origine d'infections et de pathologies chez de nombreux carnivores) et 85,3% de la leptospirose (GREGE, 2004b). De plus le Vison d'Amérique joue un rôle non négligeable dans la diffusion de la maladie aléoutienne, parvovirose connue pour sévir dans les élevages de visons et transmise aux carnivores semi-aquatiques (Steinel et al., 2001, Mañas et al., 2001). Ce virus, très résistant dans la nature, peut être transmis par l'intermédiaire des fèces, de l'urine, de la salive, ainsi que de la mère à ses petits (e.g. Broll & Alexandersen, 1996). Dans le sud-ouest de la France, la prévalence de la maladie chez les carnivores sauvages serait plus importante sur l'aire de répartition de *M. vison* (Fournier-Chambrillon et al., 2004). La séroprévalence de cette pathologie a cependant fortement diminué passant de 22 à 12% des animaux positifs depuis la destruction, dans cette région, des visons américains porteurs (GREGE et Mission Vison d'Europe, 2006).

En dépit de problèmes posés localement (e.g. Drunat & Cadiou, 2006), la présence de Visons américains féraux en France est peu documentée (Léger & Ruette, 2005, Pascal et al., 2006). Si de nombreux travaux ont été entrepris dans d'autres pays européens hébergeant des populations férales de Visons d'Amérique, de nombreuses interrogations demeurent quant à l'impact de son introduction en France, et surtout quant au devenir des populations.

Dans ce travail, études de terrain et analyses génétiques ont été couplées pour appréhender le fonctionnement de la population de Vison d'Amérique installée en Bretagne, quantifier son impact sur la faune autochtone et estimer sa dynamique de dispersion.
Dans un premier temps, nous avons estimé les principales caractéristiques démographiques de la population de Visons d'Amérique. La présence de l'espèce a été estimée par analyse des

données de piégeage. Des cartes de répartition des prélèvements de *M. vison* en Bretagne ont ainsi été établies. Nous nous sommes également intéressés au renouvellement des populations en analysant le statut reproducteur des femelles (proportion de femelles participant à la reproduction) et la répartition en classes d'âge des animaux piégés.

Dans le but de déterminer l'impact du Vison d'Amérique sur la faune autochtone, nous avons mis en place un protocole expérimental afin d'étudier les effets de l'introduction de *M. vison* sur le succès reproducteur d'oiseaux.

Enfin, nous avons analysé la variabilité et la structuration génétique des populations férales de visons américains issus de Bretagne et d'autres pays européens et effectué des comparaisons avec des visons issus de leur aire originale de répartition, l'Amérique du Nord.

2. DISTRIBUTION, VARIATIONS MORPHOLOGIQUES ET DEMOGRAPHIE DE LA POPULATION DE VISON D'AMERIQUE EN BRETAGNE

2.1. Répartition du Vison d'Amérique en Bretagne et en Loire-Atlantique

2.1.1. Introduction

En Bretagne, suite au développement et à l'expansion des fermes d'élevage dans les années 1960, des observations de Visons américains dans le milieu naturel ont rapidement été mentionnées avec des preuves de reproduction *in natura* (Phélipot, 1974, Lafontaine, 1988). Il n'existe cependant que peu d'études publiées décrivant l'écologie de *Mustela vison* en France et ces études pionnières ont été réalisées sur un nombre limité d'animaux (Lodé et al., 1990, Lodé, 1993) ou demandent à être réactualisées (Braun, 1985, Gachet, 1990).

La répartition du Vison d'Amérique a fait l'objet d'une enquête nationale réalisée par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage en 1999 (Léger & Ruette, 2005). Cette enquête confirme l'existence de trois populations férales en France (cf. figure 5), dont deux sont en pleine expansion si l'on compare la répartition de l'espèce en 1990 (Maizeret, 1990) et en 1999 (Léger & Ruette, 2005). La première population, la plus importante et initialement localisée en Bretagne, tend à s'étendre vers les Pays de la Loire et la Manche. La seconde population, localisée dans les Pyrénées et les Landes, tend à occuper les départements du Lot-et-Garonne et du Gers et plus récemment le sud de la Gironde (GREGE, 2004a, 2005, GREGE et Mission Vison d'Europe, 2006). L'expansion géographique de ces deux populations est particulièrement inquiétante d'une part considérant le caractère invasif du Vison d'Amérique (Macdonald & Harrington, 2003), et d'autre part pour la conservation du Vison d'Europe car les deux espèces se trouvent en sympatrie dans les départements du sud-ouest (GREGE, 2004a, 2005, GREGE et Mission Vison d'Europe, 2006).

Le suivi des populations de petits carnivores s'avère en général difficile car il s'agit bien souvent d'espèces nocturnes, aux mœurs discrètes et leur répartition est fréquemment mal connue (Ruette et al., 2003). Parmi les Carnivores, la famille des Mustélidés est la plus diverse avec 65 espèces (Bininda-Edmonds et al., 1999), mais aussi l'une des plus complexes

à étudier et peu de données existent quant à la démographie de la plupart des espèces (McDonald & King, 2000). Le suivi des populations de Visons d'Amérique est souvent réalisé de manière indirecte, par l'observation d'indices de présence (empreintes, fèces) ou par le biais des données de piégeage (Bonesi & Macdonald, 2004a). Les données de piégeage sont souvent utilisées en tant qu'indice d'abondance des populations de mammifères en général et plus particulièrement de Mustélidés (e.g. Hewson, 1984, Schley et al., 1998, Gese, 2001, Baghli & Verhagen, 2003, Ruette et al., 2003). Ces données doivent cependant être interprétées avec précaution car elles peuvent être fortement influencées par le sexe de l'animal (Buskirk & Lindstedt, 1989, Zuberogoitia et al., 2006a), l'effort de piégeage (nombre de pièges posés pendant une durée déterminée) (McDonald & Harris, 1999), l'expérience du piégeur ou les captures réalisées sur les sites environnants (Ruette et al., 2003). En Angleterre par exemple, McDonald & Harris (1999) ont suggéré que la diminution des captures de belettes (*Mustela nivalis*) et d'hermines (*M. erminea*) semblait plus être le résultat d'une diminution de l'effort de piégeage que d'un réel déclin des populations. Certains animaux échappant aux pièges, cette technique est susceptible d'engendrer une sous-estimation des densités réelles d'animaux (Zuberogoitia et al., 2006a). Cependant, les données de piégeage constituent bien souvent la seule source d'information disponible et la plupart des études réalisées sur la répartition de ces espèces en Europe est basée sur ces données (Bevanger & Henriksen, 1995, Kauhala, 1996, McDonald & Harris, 1999, Baghli & Verhagen, 2003, Léger & Ruette, 2005).

L'utilisation des données de piégeage et l'examen des animaux piégés offre la possibilité d'étudier un certain nombre de paramètres démographiques de la population de Vison d'Amérique installée en Bretagne. Nous avons cherché à préciser la répartition géographique de l'espèce à travers la répartition des prélèvements effectués dans la région Bretagne et en Loire-Atlantique. Ce travail va permettre le suivi et l'actualisation des données concernant l'expansion du Vison d'Amérique en Bretagne. Nous avons également réalisé des études morphométriques et de dynamique des populations (structure d'âge et statut reproducteur des animaux) afin de mieux prédire le devenir de cette population.

2.1.2. Matériel et Méthodes

2.1.2.1. Aire d'étude

L'enquête sur la répartition du Vison d'Amérique a été réalisée à l'échelle régionale (Morbihan, Finistère, Côtes d'Armor, Ille-et-Vilaine et Loire-Atlantique) (figure 6).

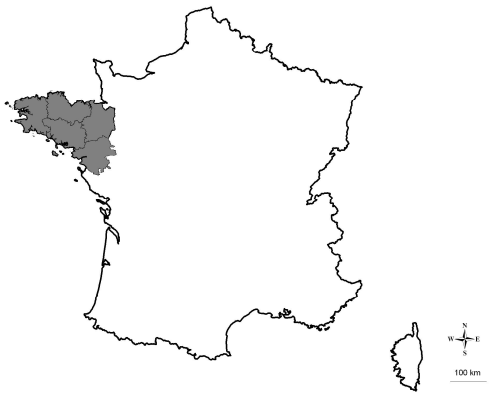


Figure 6. Aire d'étude. Les départements pour lesquels l'enquête de la répartition du Vison d'Amérique et la collecte des animaux piégés ont été réalisées sont grisés (BD CARTHAGE®© IGN-MATE 2005).

Le climat est tempéré océanique, caractérisé par de faibles amplitudes thermiques et des précipitations abondantes en hiver (novembre à mars). Le relief régional est peu marqué et n'excède pas 384 m (Finistère). L'aire d'étude se situe sur le massif armoricain, à dominance de roches acides (schistes, grès, granite, etc.). Les espaces agricoles se trouvent essentiellement sur sols granitiques tandis que les grès durs et schistes, marquant le relief, supportent les landes et taillis de chênes (Anonyme, 1995).

Le réseau hydrographique extrêmement dense (15000 km de rivières) s'explique par la nature peu perméable des sols et est caractérisé par une opposition est-ouest. A l'est de la Bretagne (bassin versant de la Vilaine) les cours d'eau sont caractérisés par une pente et un débit assez faibles et des eaux chaudes en été. A l'ouest, il s'agit essentiellement de petits fleuves côtiers au débit assez soutenu et caractérisés par des eaux fraîches en été. Le peuplement piscicole est donc dominé par les Cyprinidés à l'est et les Salmonidés à l'ouest (Anonyme, 1995).
La qualité des eaux est globalement moyenne pour les matières organiques et oxydables, avec des secteurs de meilleures qualités vers l'ouest et des stations beaucoup plus dégradées en Loire-Atlantique (Anonyme, 2005). En ce qui concerne les matières azotées la qualité est globalement bonne, avec des stations de qualité moyenne à médiocre en Loire-Atlantique.

Pour les nitrates, la qualité de l'eau est médiocre voire mauvaise vers le nord. L'évaluation de la qualité du milieu, par le calcul de l'indice biologique global normalisé (IBGN), révèle une qualité très bonne à bonne dans l'ouest, et bonne à moyenne dans l'est (Anonyme, 2005).

La forêt couvre environ 10% de la surface régionale et est essentiellement représentée par la chênaie-hêtraie sur sol acide (Chêne pédonculé *Quercus robur*, Chêne sessile *Quercus petraea*, Hêtre commun *Fagus sylvatica*, Charme commun *Carpinus betulus*), et dans les zones très humides, par la chênaie-hêtraie à houx (*Ilex aquifolium*) et ifs (*Taxus baccata*). Les landes, présentes sur sols siliceux, sont dominées par les bruyères (*Erica cinerea*, *E. ciliaris*, *E. tetralix*) et les ajoncs (*Ulex minor*, *U. gallii*).
Les paysages agraires sont caractérisés par le bocage. Les petites cultures et les prairies dominent dans le Finistère, l'ouest du Morbihan et l'est de l'Ille-et-Vilaine (Anonyme, 2004a). Les grandes cultures, céréalières, légumineuses et de fourrage, se situent majoritairement dans les Côtes d'Armor et le nord-est du Morbihan.

2.1.2.2. Répartition

Chaque année les fédérations départementales de chasseurs (FDC) centralisent les données de piégeage transmises par tous les piégeurs agréés du département. Ces données nous ont permis de réaliser une carte de répartition des prélèvements de Vison d'Amérique en Bretagne. Cependant les effectifs d'animaux piégés ne reflètent que le nombre de captures déclarées chaque année par les piégeurs agréés d'un département, et ces derniers ne capturent qu'une partie des animaux présents dans la nature. Il se peut également que les effectifs réels de Vison d'Amérique soient sur- ou sous-estimés du fait de captures non déclarées, de confusions possibles entre espèces, de l'impossibilité de standardiser l'effort de piégeage dans l'espace ou dans le temps, etc. Pour tenter de minimiser les biais, nous avons réalisé des moyennes de captures par commune sur trois saisons de piégeage. L'utilisation de valeurs moyennes permet de refléter des tendances de la présence et du nombre de Vison américains sur une commune donnée. Les quatre classes suivantes ont été considérées: 1 capture, 2 à 4 captures, 5 à 10 captures et plus de 10 captures en moyenne par commune. Les observations vérifiées recueillies dans les associations naturalistes (Groupe Mammalogique Breton et Bretagne Vivante) ainsi que les captures réalisées dans le cadre de ce travail (cf. 4ème partie) ont également été considérées pour compléter cette carte.

Nous avions également comme objectif de relier la répartition géographique des prélèvements de Visons d'Amérique à celle des piégeurs actifs dans chaque département afin de connaître l'effort de piégeage. Cependant, ceci n'a pas été possible. D'une part parce qu'au vu du nombre important de piégeurs recensés par département (plus de 1000 pour certains), quasiment toutes les communes semblent subir une pression de piégeage équivalente. D'autre part, le nombre de piégeurs sur une commune ne reflète d'aucune façon le nombre de visons susceptibles d'être piégés étant donné les techniques et habitudes de piégeage de chacun (par exemple certains piégeurs ne focalisent leur activité que sur des espèces particulières comme le Renard roux (*Vulpes vulpes*) et ne piègent jamais en bordure de cours d'eau).
Afin de mieux refléter l'écologie du Vison d'Amérique, une carte de présence potentielle de l'espèce par zone hydrographique a également été réalisée. Les zones hydrographiques définies par l'Agence de l'eau Loire-Bretagne ont été utilisées. Une zone hydrographique a été considérée comme potentiellement occupée par le Vison d'Amérique lorsqu'au moins une capture (ou une observation) a été déclarée sur l'une des communes comprises dans cette zone. Les quatre classes suivantes ont été considérées: 1 capture, 2 à 4 captures, 5 à 10 captures et plus de 10 captures en moyenne par commune.

2.1.3. Résultats

Dans les cinq départements de l'aire d'étude, le nombre de Vison d'Amérique prélevés a été relativement stable depuis les six dernières saisons de piégeage (2000/2006; tableau 1). Les départements du Finistère et du Morbihan semblent héberger les populations les plus importantes, avec en moyenne 409 et 197 animaux piégés respectivement. Le nombre de visons capturés dans le Finistère a varié énormément selon les années, ce qui semble être le résultat d'un effort de piégeage considérablement différent. Dans le département des Côtes d'Armor, 89 visons ont été capturés en moyenne. Enfin, les départements de l'Ille-et-Vilaine et de la Loire-Atlantique semblent nettement moins occupés, avec 11 et 6 visons capturés en moyenne. Cependant, le Vison d'Amérique n'étant classé sur la liste des animaux nuisibles que depuis les deux dernières saisons de piégeage en Loire-Atlantique, les effectifs avant 2004 sont difficiles à apprécier faute de déclaration des prises éventuelles.

Tableau 1. Nombre de Visons d'Amérique capturés en Bretagne et en Loire-Atlantique par saison de piégeage et moyennes des captures (± écarts-types).

	2000/2001	2001/2002	2002/2003	2003/2004	2004/2005	2005/2006	moyenne ± sd
Morbihan	?	?	184	217	201	186	197 ± 15
Finistère	557	420	641	323	311	201	409 ± 165
Côtes d'Armor	110	60	65	105	102	89	89 ± 21
Ille-et-Vilaine	29	13	11	9	3	3	11 ± 10
Loire-Atlantique	?	?	7	11	4	1	6 ± 4

Afin de savoir si la population est répartie de manière homogène ou si les densités varient selon les bassins versants, des cartes géographiques à une échelle plus fine ont été réalisées sur la base des prélèvements de Vison d'Amérique effectués par les piégeurs. Les répartitions moyennes des prélèvements (captures) par commune et par bassin versant depuis les trois dernières saisons de piégeage, sont présentées figures 7 et 8. La répartition géographique des prélèvements a été homogène sur les départements du Morbihan et du Finistère. Dans les Côtes d'Armor, mais aussi et surtout en Ille-et-Vilaine et en Loire-Atlantique, les prélèvements semblent plus épars correspondant aux sites d'implantation des anciens élevages et aux zones limitrophes avec le département du Morbihan.

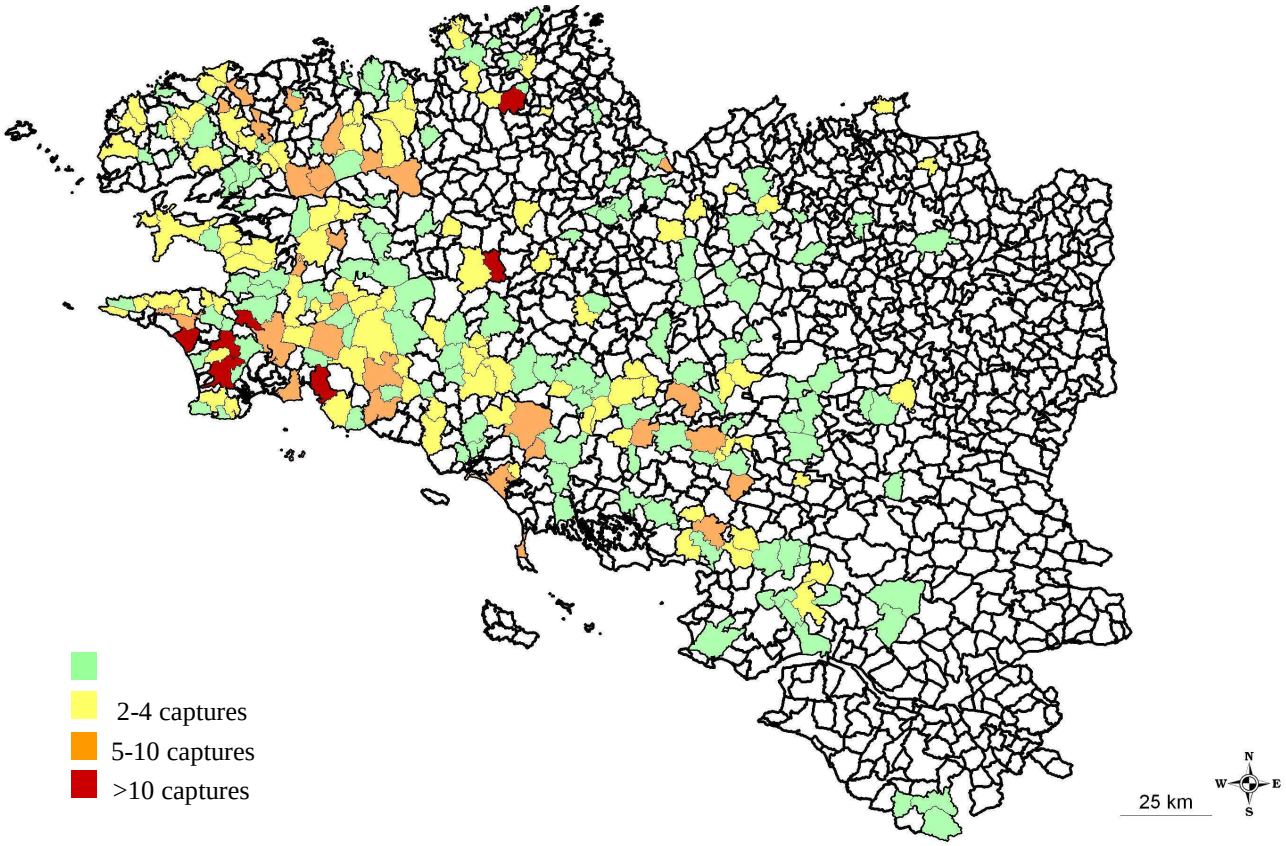


Figure 7. Répartition des prélèvements de Vison d'Amérique en Bretagne depuis les 3 dernières saisons de piégeage: moyenne des captures par commune 2002-2005 (BD CARTHAGE®© IGN-MATE 2005).

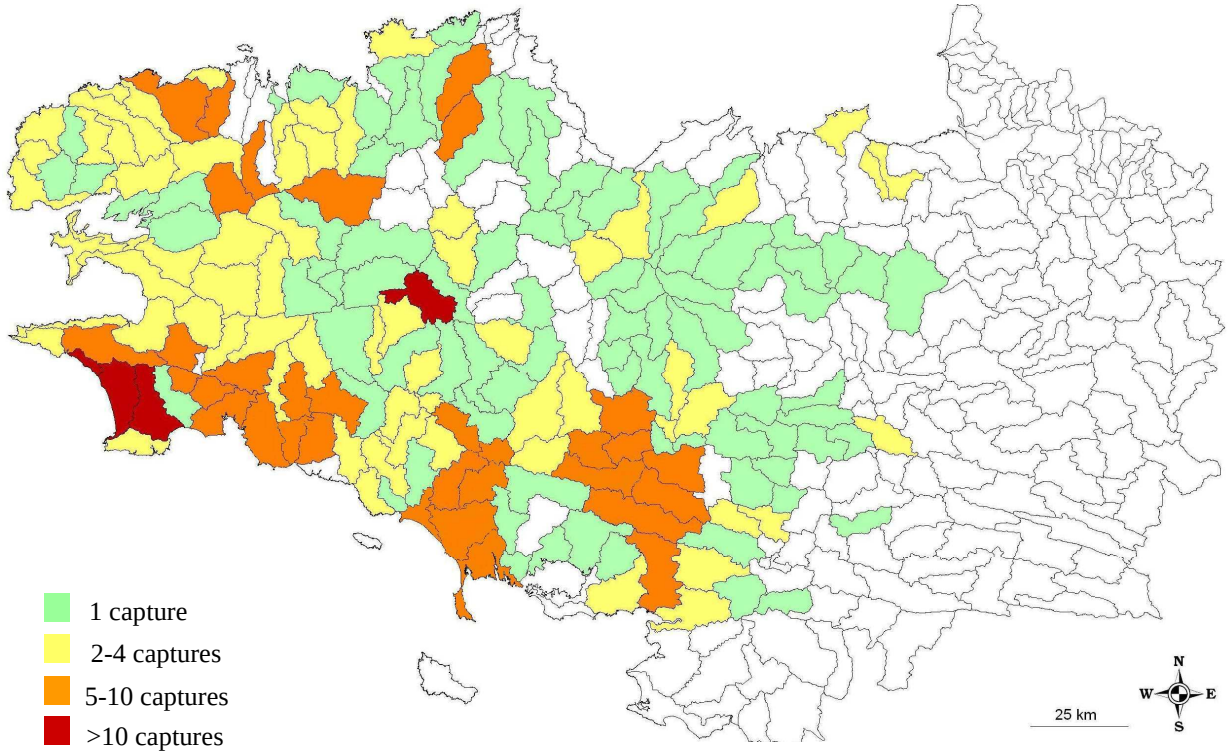


Figure 8. Répartition des prélèvements de Visons d'Amérique en Bretagne par bassin versant: moyenne des captures 2002-2005 (BD CARTHAGE®© IGN-MATE 2005).

Tous les visons recueillis durant l'étude étaient des Visons d'Amérique. Aucune capture de Vison d'Europe n'a été signalée depuis de nombreuses années en Bretagne laissant supposer que l'espèce a complètement disparu de la région (Maizeret et al., 2002).

2.1.4. Discussion

En Bretagne, la majorité des exploitations ont périclité et il ne subsiste actuellement que deux élevages en activité recensés par la Direction des Services Vétérinaires, le premier étant situé sur la commune de Séglien (Morbihan) et le deuxième à Maure-de-Bretagne (Ille-et-Vilaine). L'apport d'animaux par des fuites depuis les élevages peut donc raisonnablement être considéré comme quasi nul aujourd'hui. Cependant, le nombre d'animaux capturé demeure assez important, notamment pour les départements du Morbihan et du Finistère où, chaque année, environ 200 et 300 visons ont été capturés respectivement. Les piégeages de Vison d'Amérique à intervalle régulier (environ deux fois par an) par des piégeurs qui maintiennent leurs cages-pièges au même endroit quasiment toute l'année laissent à penser que chaque territoire laissé vacant après le piégeage d'un vison serait plus ou moins rapidement colonisé par un nouvel animal. Dans le département du Finistère, les effectifs de Visons d'Amérique semblent moins stables que sur le reste de l'aire d'étude. Cependant, ces fluctuations seraient essentiellement dues à un effort de piégeage considérablement différent d'une année à l'autre (FDC 29, comm. pers.). A ce jour, les captures de visons dans les départements de l'Ille-et-Vilaine et de la Loire-Atlantique seraient moindres. En Ille-et-Vilaine, la répartition des captures suit fidèlement celle des élevages, et des données de reproduction ont été signalées depuis les années 80 (FDC 35, données non publiées). De plus, l'évolution de la répartition des prélèvements depuis les 20 dernières années a montré une colonisation par l'est, notamment dans les communes limitrophes du Morbihan et des Côtes d'Armor (FDC 35, données non publiées). Le département de la Loire-Atlantique, dont les élevages sont fermés depuis une trentaine d'années, semble être peu à peu colonisé depuis le Morbihan. Le fait que ces deux départements aient hébergé moins d'élevages durant les dernières décennies rend leur colonisation dépendante de la dispersion des animaux depuis l'ouest, et pourrait donc expliquer le délai observé comme cela a déjà été suggéré pour d'autres populations férales en Europe (Bevanger & Henriksen, 1995). Il est également possible que la présence de milieux ouverts dans la partie est de ces deux départements ait ralenti la vitesse de colonisation. Les

milieux ouverts propices à l'activité agricole semblent en effet moins favorables à l'installation du Vison d'Amérique (Yamaguchi et al., 2003). Le Canal de Nantes à Brest et la Vilaine pourraient bien constituer les voies de colonisation principales.

Si les données de piégeage ne permettent pas une estimation fiable de la densité d'individus (McDonald & Harris, 1999), elles montrent cependant clairement que la présence du Vison d'Amérique en Bretagne est loin d'être maîtrisée et que les populations se maintiendraient voire même tendraient à s'étendre en dépit du piégeage. Actuellement la totalité des animaux capturés en Bretagne sont nés dans la nature et donc potentiellement adaptés à leur nouvel environnement. La fermeture des élevages peut induire un déclin de la population si l'on considère les élevages comme un habitat source, ce qui est peu probable aujourd'hui dans le contexte breton. En revanche la fermeture des élevages peut également favoriser le développement d'une population férale car en stoppant l'apport d'individus élevés (moins adaptés aux conditions naturelles locales), les accouplements entre individus sauvages naturalisés (et donc bien adaptés aux conditions locales) sont favorisés (Hammershøj et al., 2006). En Bretagne, la population férale tend à s'étendre en dépit de la fermeture de la majorité des élevages dans les années 1980-90. En outre, l'expansion de l'espèce dans les départements limitrophes est particulièrement inquiétante considérant la dynamique de colonisation de l'espèce. En effet, certains pays nordiques ont été presque entièrement colonisés par le Vison d'Amérique en seulement une quarantaine d'années (Gerell, 1967, Bevanger & Henriksen, 1995, Kauhala, 1996). Le suivi régulier de l'évolution des populations déjà préconisé par Léger & Ruette (2005) nous semble donc être d'une importance capitale au vu des effectifs piégés chaque année en Bretagne.

2.2. Variations morphométriques dans un contexte invasif

2.2.1. Introduction

Pour assurer la survie et le maintien de la population, les individus introduits doivent s'adapter aux nouvelles conditions environnementales. Des différences morphologiques peuvent résulter des ces adaptations (e.g. Bossdorf et al., 2005, Kolbe et al., 2007). Chez le Vison d'Amérique, des variations morphologiques peuvent être observées entre aires géographiques différentes (Dunstone, 1993). En Amérique du Nord, 15 sous-espèces ont ainsi été décrites (Larivière, 1999a). En Europe, les individus sauvages sont les descendants d'individus élevés en captivité, et donc potentiellement sélectionnés sur leur taille (Dantzer et al., 2001). Plusieurs études ont mis en évidence des différences biométriques entre individus féraux et d'élevages (Lynch & Hayden, 1995, Zagrebelny, 2000) ou entre individus introduits et issus de l'aire de répartition d'origine (Kruska & Sidorovich, 2003). Lynch & Hayden (1995) ont mis en évidence des différences significatives entre la morphologie du crâne d'animaux provenant de différents élevages mais également entre animaux de variétés différentes au sein d'un même élevage. Ces auteurs ont également observé une réduction du dimorphisme sexuel dans les élevages pouvant résulter de l'absence de sélection sexuelle et de compétition ainsi qu'à la sélection sur la taille pour les deux sexes (Lynch & Hayden, 1995). Des variations morphologiques peuvent résulter de l'adaptation des animaux à leur nouvel environnement, les milieux colonisés pouvant être parfois très différents écologiquement des milieux d'origine. Ainsi, Zagrebelny (2000) a observé que les visons féraux sont plus petits et plus légers que les visons élevés en captivité, ce qui peut résulter des différences de régime alimentaire. Sidorovich et al. (1999) ont également observé une diminution de la taille des animaux six ans après leur installation sur une nouvelle aire géographique. Enfin, une étude comparant les dimensions crâniennes de visons féraux (Biélorussie) et de visons sauvages provenant du Canada montre que les individus féraux présents en Europe ont un crâne plus petit que leurs ancêtres d'Amérique du Nord (Kruska & Sidorovich, 2003). Ces différences intraspécifiques sont dues au processus de domestication, qui a pour conséquences une diminution de la taille de certains organes (Kruska & Schreiber, 1999).

Dans un contexte de population invasive nous nous sommes intéressés dans ce chapitre à la morphologie des visons féraux installés en Bretagne, et l'avons comparée à ce qui a précédemment été décrit dans la littérature. Nous avons également testé l'effet de l'âge et du sexe des animaux sur leur taille ainsi que l'occurrence d'un dimorphisme sexuel.

2.2.2. Matériel et Méthodes

2.2.2.1. Collecte et autopsie des cadavres

L'obtention des paramètres de survie et de fécondité a requis la mise en place d'un réseau de collecte des cadavres de Visons d'Amérique piégés avec la collaboration des FDC, des associations de piégeurs agréés et de lutte contre les organismes nuisibles, de l'ONCFS et des associations naturalistes. Une convention a été signée avec l'association Bretagne Vivante pour obtenir les animaux suite à des campagnes de piégeage sur plusieurs réserves naturelles afin de préserver les colonies de sternes (*Sterna* sp.).
La mise en place du réseau de collecte des visons a nécessité un effort soutenu en matière de communication et a notamment requis nombre d'interventions en assemblées générales de piégeurs ainsi que la parution d'articles dans les revues cynégétiques et la presse régionale et locale. Dans chacun des cinq départements concernés, un ou deux correspondants locaux ont également relayé l'information auprès des piégeurs durant deux ans.
Suite à la capture d'un Vison d'Amérique, le cadavre de l'animal a été recueilli en général dans les 48 heures suivant l'appel du piégeur (dans les 24 heures si le piégeur était dans l'impossibilité de conserver l'animal à -20°C). Dans chaque département de l'aire d'étude, les FDC ou les services départementaux de l'ONCFS ont mis à disposition leur congélateur pour stocker les animaux lorsqu'il nous était impossible de nous déplacer immédiatement. Tous les cadavres collectés ont donc été conservés à -20°C jusqu'à leur autopsie. La date et le lieu de collecte, et les coordonnées du piégeur (ou de l'observateur en cas de collision routière) ont été notés pour la majorité des animaux.

Les visons ont été décongelés à l'air libre. Ils ont été sexés et pesés et la présence de blessures et de parasites externes éventuels ainsi que l'état de fraîcheur du cadavre ont été notés. Un morceau de muscle (conservé dans l'alcool à 70°) ainsi que quelques poils (conservés dans une enveloppe au sec) ont été prélevés en vue des analyses génétiques (cf. 4ème partie). Plusieurs mesures ont été effectuées: longueur du corps (du bout du museau à la première

vertèbre caudale), longueur de la queue (de la première à la dernière vertèbre caudale), longueur du pied postérieur. Un premier constat du statut reproducteur des femelles a été réalisé afin de déterminer si l'animal était en œstrus (vulve saillante, Dunstone, 1993), en gestation (présence d'embryons ou de fœtus), ou allaitante (mamelles tirées) lors de sa capture. Le tractus génital des femelles a ensuite été prélevé et congelé dans de l'eau (Bray et al., 2003) en vue d'une analyse plus précise de la reproduction (cf.§ 2.3.). Chez les mâles, le baculum (os pénien) a été prélevé et mesuré. Selon l'usure des dents, la masse corporelle et la date de capture, les individus ont été regroupés en deux catégories juvéniles et adultes. Une canine a été extraite de la mâchoire inférieure et conservée à -20°C dans une enveloppe en papier pour réaliser une analyse plus précise de l'âge (cf. § 2.3.). Les crânes ont également été prélevés et une série de 18 mesures a été réalisée lorsque leur état le permettait (cf. Annexes 1 et 2).

2.2.2.2. Mesures biométriques

Des indices de dimorphisme sexuel ont été calculés en utilisant le ratio mesures mâles/mesures femelles (Moors, 1980). Les classes d'âge suivantes ont été distinguées: juvéniles (jusqu'à 9 mois), subadultes (de 10 mois à un an) et adultes (un an et plus) (cf. § 2.3 pour détermination précise de l'âge). Pour la classe d'âge 0, les individus ont été classés dans la catégorie «juvéniles» s'ils ont été capturés avant le mois de janvier, et dans la catégorie «subadultes» s'ils ont été capturés entre janvier et mars inclus. Le mois de janvier a été choisi comme date de transition entre ces deux catégories car il correspond au début de la saison de reproduction (Dunstone, 1993).

Nous avons ensuite analysé l'influence du sexe et de l'âge des animaux sur chaque paramètre morphologique. Les paramètres de taille (mesures corporelles et mesures crâniennes) et la masse corporelle ont été analysés séparément. Nous avons exclu des analyses les individus pour lesquels il y avait trop de données manquantes. Les classes d'âge suivantes ont été considérées: 0, 1, 2, 3 et 4 ans (cf. § 2.3.suivant pour détermination précise de l'âge).

L'analyse des mesures corporelles a été réalisée sur 113 individus. Dans un premier temps, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) avec les 3 mesures biométriques. Nous avons utilisé PC1 comme nouvelle variable morphologique, car elle

explique à elle seule, 97% de la variance totale. Aucune transformation n'a été nécessaire sur PC1 car cette variable suit les hypothèses de normalité et d'homoscedasticité.

Pour les mesures crâniennes, nous avons dû faire un compromis entre les paramètres pour lesquels il n'y avait pas de données manquantes tout en conservant un échantillonnage satisfaisant. Nous avons donc choisi de réaliser notre analyse sur 89 individus et sur huit variables. Nous avons réalisé une ACP avec ces huit mesures biométriques. Nous avons utilisé PC1 comme nouvelle variable morphologique, car elle explique à elle seule, 91% de la variance totale. Aucune transformation n'a été nécessaire sur PC1 car cette variable suit les hypothèses de normalité et d'homoscedasticité.

Dans chaque cas, un modèle linéaire a été utilisé en incluant comme variables indépendantes le sexe, l'âge et l'interaction entre ces deux variables, et comme variable dépendante PC1.

Le même modèle a été réalisé avec comme variable dépendante la masse des animaux (n=117). Cette fois encore aucune transformation n'a été nécessaire car cette variable suit les hypothèses de normalité et d'homoscedasticité.

Nous avons catégorisé la variable indépendante «âge» ce qui permet de considérer chaque classe indépendamment. En effet, si l'on considère l'âge comme une variable continue, cela suppose une relation linéaire entre l'âge et la variable dépendante (PC1 ou masse), hors nous ne connaissons pas la relation qui lie ces deux variables. Cinq classes ont été considérées de 0 à 4 ans.

Pour chaque modèle nous avons procédé à une sélection descendante en retirant à chaque étape le facteur le moins significatif au seuil $\alpha = 0,05$. Ces analyses ont été réalisées en utilisant le logiciel R (the R Foundation for Statistical Computing, 2005).

2.2.3. Résultats

2.2.3.1. Collecte et autopsie des cadavres

Au total, 156 visons d'Amérique ont été collectés sur l'aire d'étude de 2004 à 2006 (figures 9 et 10).

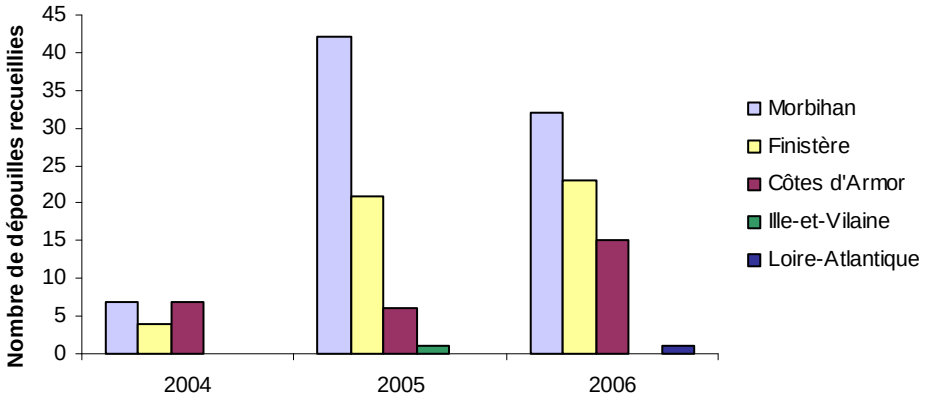


Figure 9. Nombre de dépouilles de Visons d'Amérique recueillis sur la Bretagne historique durant les trois années d'étude (n=159, 156 visons piégés + 3 morts lors de nos captures).

Avec les visons morts lors de nos sessions de captures (cf. 4ème partie), cela porte à 159 le nombre d'animaux examinés. Une nette augmentation des animaux recueillis a été observée en 2005 suite aux nombreuses campagnes d'information réalisées (figure 9).

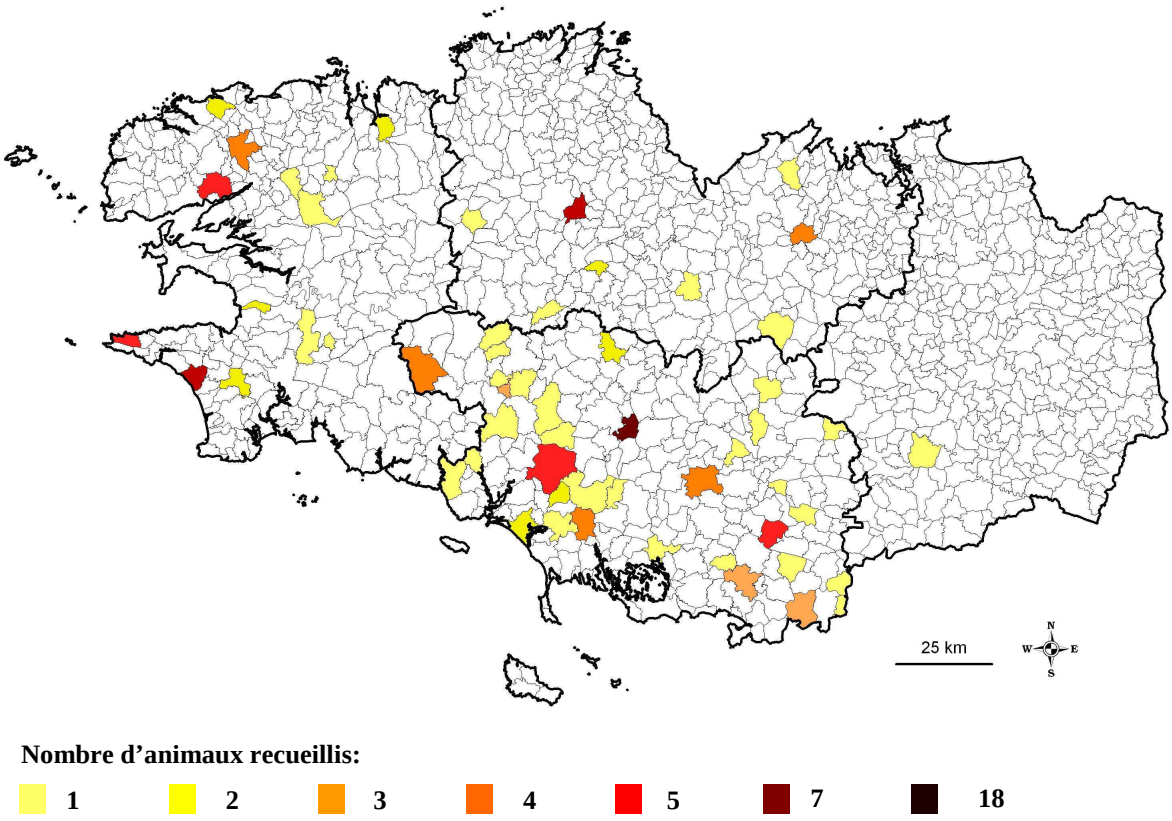


Figure 10. Répartition géographique des cadavres de Visons d'Amérique recueillis durant l'étude (BD CARTHAGE®© IGN-MATE (2005).

Le pourcentage de visons recueillis correspond assez bien à l'effort de piégeage par département, 81% des visons collectés provenant des départements du Morbihan et du

Finistère (figure 9). La quasi-totalité des visons recueillis ont été piégés, seuls trois visons ont été victimes de collisions routières.

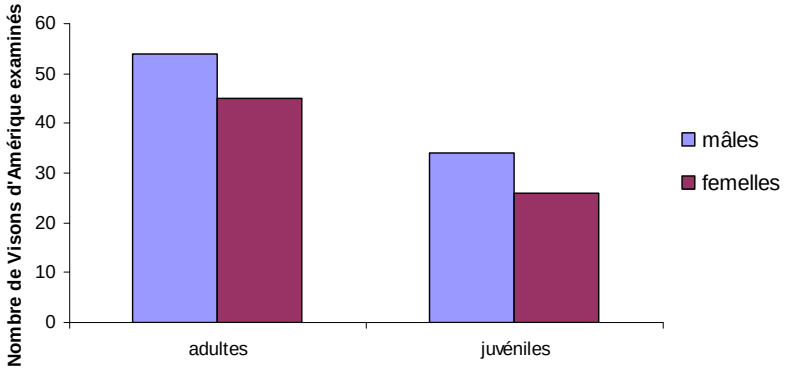


Figure 11. Nombre de Visons d'Amérique recueillis en fonction de l'âge et du sexe des animaux (n=159).

Le sexe-ratio mâle:femelle était de 1:0,81 (1:0,83 pour les adultes), non significativement différent de 1:1 (test binomial, *P*=0,20 pour la population entière; *P*=0,42 pour les adultes) (figure 11). Le piégeage est réalisé de manière relativement constante au cours de l'année en Bretagne (l'activité est parfois moindre en hiver), il en découle une répartition des prélèvements quasi uniforme tout au long de l'année des mâles (χ^2=3,25, *P*=0,52, 4 ddl) et des femelles (χ^2=4,42, *P*=0,35, 4 ddl) (figure 12).

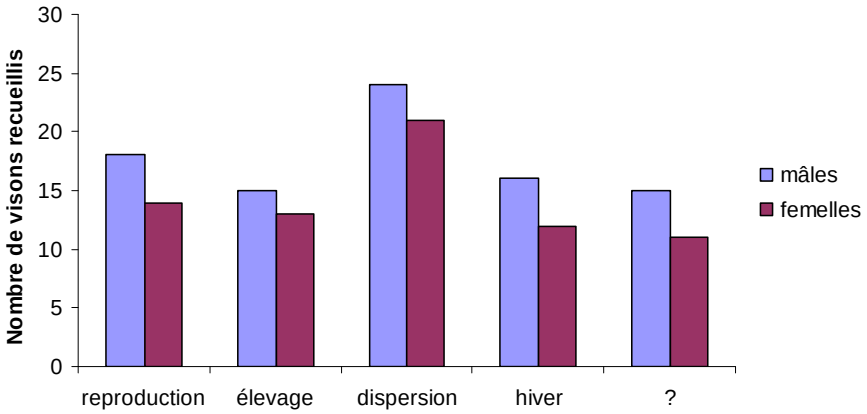


Figure 12. Nombre de Visons d'Amérique recueillis selon les saisons: reproduction (janvier-mars), élevage des jeunes (avril-juillet), dispersion des juvéniles (aout-septembre) et hiver (octobre-décembre). La catégorie «?» correspond aux animaux pour lesquels la date de capture n'était pas mentionnée (16% des animaux).

2.2.3.2. Mesures biométriques

Un important dimorphisme sexuel a été observé notamment chez les subadultes et les adultes: les mâles étaient deux fois plus gros et plus grands que les femelles (tableaux 2 et 3).

Tableau 2. Masses corporelles et longueurs moyennes des Visons d'Amérique selon le sexe et l'âge des animaux (n=155, 2 mâles naturalisés non mesurés et 2 femelles gestantes exclues des analyses).

Variable	Juvéniles		Subadultes		Adultes	
	m (n=34)	f (n=26)	m (n=12)	f (n=6)	m (n=40)	f (n=37)
Masse corporelle (g)						
moyenne	916,8	675,5	1449,6	713,5	1397,5	745,3
min-max	472-1295	415-977	1300-1787	597-868	898-2220	510-1031
sd	226,4	130,8	131,4	111,6	310,6	143,1
Longueur totale (cm)						
moyenne	62,3	55,8	69,8	58,9	69,7	59,3
min-max	46,5-72,5	44,5-62,0	64,5-73,0	58,0-60,5	60,0-88,0	52,5-66,5
sd	6,7	5,0	2,7	1,1	5,4	3,5
Longueur queue (cm)						
moyenne	18,7	16,6	20,7	17,1	20,2	17,5
min-max	13,0-22,0	13,0-19,5	18,3-23,0	16,5-18,0	17,0-23,5	12,0-20,5
sd	2,5	1,8	1,5	0,5	1,7	1,8

Tableau 3. Indices de dimorphisme sexuel (ratio mesures mâles/ mesures femelles).

	Juvéniles	Subadultes	Adultes
Masse corporelle	1,36	2,03	1,88
Longueur totale	1,12	1,19	1,18
Moyenne	1,24	1,61	1,53
sd	0,17	0,60	0,49

Le tableau récapitulatif des mesures crâniennes est présenté en Annexe 2.

Nous avons dans un premier temps analysé les effets de l'âge, du sexe et de l'interaction entre ces deux variables sur la taille corporelle des animaux (n=113). Le premier axe de l'ACP réalisé sur ces mesures biométriques (PC1) expliquant 97% de la variance totale, cette variable a été utilisée pour expliquer la taille des animaux. D'après les coefficients de chaque variable initiale (tableau 4), les mesures morphométriques les plus informatives sur PC1 sont la longueur totale et la longueur tête+corps.

Tableau 4. Coefficients de l'axe principal PC1 en fonction des variables morphométriques initiales (en gras les coefficients les plus importants).

Variable morphologique	PC1
longueur totale (TCQ)	**0,787**
longueur tête+corps (TC)	**0,582**
longueur queue (Q)	0,206

L'analyse à partir de la sélection de modèles ne montre aucun effet de l'interaction âge*sexe sur PC1 (F = 0,812, P = 0,520, 4 ddl). Toutefois, l'analyse révèle à la fois un effet du sexe et de l'âge des individus (tableau 5, pour détails statistiques). D'après le coefficient attribué aux mâles (coefficient ± SE = 12,171 ± 1,206), ces derniers sont plus grands que les femelles. De plus, les analyses montrent que globalement plus les individus sont âgés et plus ils sont grands, cependant ces résultats sont à interpréter avec précaution car pour les classes d'âge 3 et 4 ans, nous n'avons que très peu d'individus (femelles: n=8, mâles: n=10, figure 13).

Tableau 5. Effets du sexe, de l'âge et de l'interaction âge*sexe sur la taille corporelle des individus.

		Coefficient	SE	*t*- value	ddl	*P*
Interaction âge*sexe		-9,836	1,142	-8,613	4	<0,0001
sexe						
	mâle	12,171	1,206	10,095	1	<0,0001
âge						
	1	5,513	1,321	4,172	4	<0,0001
	2	4,087	1,913	2,137	4	0,035
	3	4,907	2,351	2,088	4	0,039
	4	7,165	4,297	1,668	4	0,098

Adjusted R-squared : 0,508
ddl=degrés de liberté
Les femelles et les individus d'âge 0 (moins de 1 an) sont pris comme référence

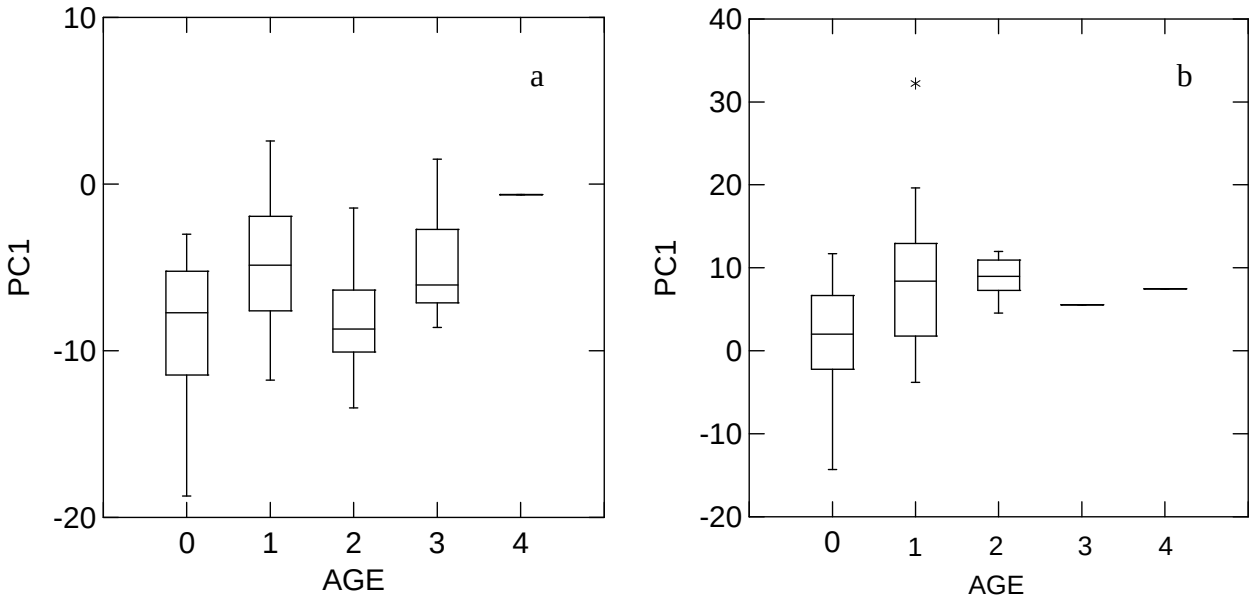


Figure 13. Taille corporelle (PC1) en fonction de l'âge des individus: a) des femelles, b) mâles.

Nous avons ensuite analysé les effets de l'âge, du sexe et de l'interaction entre ces deux variables sur la taille du crâne des animaux (n=89). Le premier axe de l'ACP réalisé sur ces

mesures biométriques (PC1) expliquant 91% de la variance totale, cette variable a été utilisée pour expliquer la taille des animaux. D'après les coefficients de chaque variable initiale (tableau 6), les mesures morphométriques les plus informatives sur PC1 sont la longueur de la mandibule, la hauteur de la mandibule, la longueur de la rangée de dents sur la mâchoire supérieure et la longueur de la rangée de dents sur la mâchoire inférieure.

Tableau 6. Coefficients de l'axe principal PC1 en fonction des variables morphométriques initiales (PB: largeur post-orbitaire, et MH: Hauteur de la mandibule, ML: largeur de la mandibule, P4L: longueur de la 4ème prémolaire, M1L: longueur de la 1ère molaire, MaxTL: longueur de la rangée de dents maxillaire, ManTL: longueur de la rangée de dents mandibulaire, WSA: largeur de l'arc zygomatique). Les coefficients les plus importants sont signalés en gras.

Variable morphologique	PC1
PB	-0,276
MH	**-0,393**
ML	**-0,716**
P4L	-0,084
M1L	-0,104
MaxTL	**-0,327**
ManTL	**-0,357**
WSA	-0,062

L'analyse à partir de la sélection de modèles ne montre ni effet de l'interaction âge*sexe (F = 0,680, P = 0,608, 4 ddl) ni de l'âge des individus (F = 0,646, P = 0,631, 4 ddl) sur PC1. Toutefois, l'analyse révèle un effet du sexe des individus (tableau 7, pour détails statistiques). D'après le coefficient négatif qui leur est attribué (coefficient ± SE = -7,504 ± 0,494), et les variables du crâne affectant négativement PC1 (tableau 6), les mâles ont globalement un crâne plus grand que les femelles (figure 14) en particulier pour la taille de la mandibule et les longueurs des rangées de dents inférieures et supérieures (variables les plus informatives, tableau 6).

Tableau 7. Effets du sexe, de l'âge et de l'interaction âge*sexe sur la taille du crâne des individus.

	Coefficient	SE	*t*- value	ddl	*P*
Interaction âge*sexe	3,963	0,359	11,04	4	<0,0001
sexe					
mâle	-7,504	0,494	-15,19	1	<0,0001

Adjusted R-squared : 0,723
ddl=degrés de liberté
Les femelles et les individus d'âge 0 sont pris comme référence

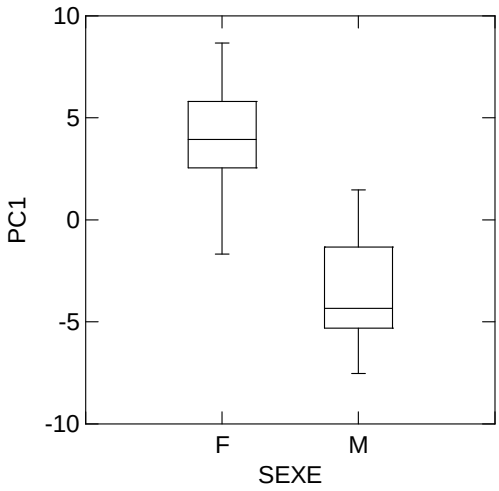


Figure 14. Taille du crâne (PC1) en fonction du sexe des individus (F: femelles, M: mâles).

Enfin, nous avons analysé les effets de l'âge, du sexe et de l'interaction entre ces deux variables sur la masse corporelle des animaux (n=117).

L'analyse n'a montré aucun effet de l'interaction âge*sexe (F = 1,5467, P = 0,194, 4 ddl). Toutefois, l'analyse révèle à la fois un effet du sexe et de l'âge des individus (tableau 8 pour détails statistiques). D'après le coefficient qui leur est attribué, les mâles sont globalement fortement plus lourds que les femelles (coefficient ± SE = 545,160 ± 50,810). De plus, les analyses tendent à montrer que plus les individus sont âgés et plus ils sont lourds (figure 15). Cependant ces résultats sont à interpréter avec précaution car pour les classes d'âge 3 et 4 ans, nous n'avons que très peu d'individus (femelles: n=8, mâles: n=10, figure 15).

Tableau 8. Effets du sexe, de l'âge et de l'interaction âge*sexe sur la masse corporelle des individus.

		Coefficient	SE	*t*- value	ddl	*P*
Interaction âge*sexe		607,110	47,470	12,789	4	<0,0001
sexe						
	mâle	545,160	50,810	10,730	1	<0,0001
âge						
	1	215,250	56,040	3,841	4	0,000
	2	171,600	82,220	2,087	4	0,039
	3	238,410	100,900	2,363	4	0,020
	4	314,560	185,590	1,695	4	0,093

ddl=degrés de liberté

Les femelles et les individus d'âge 0 sont pris comme référence

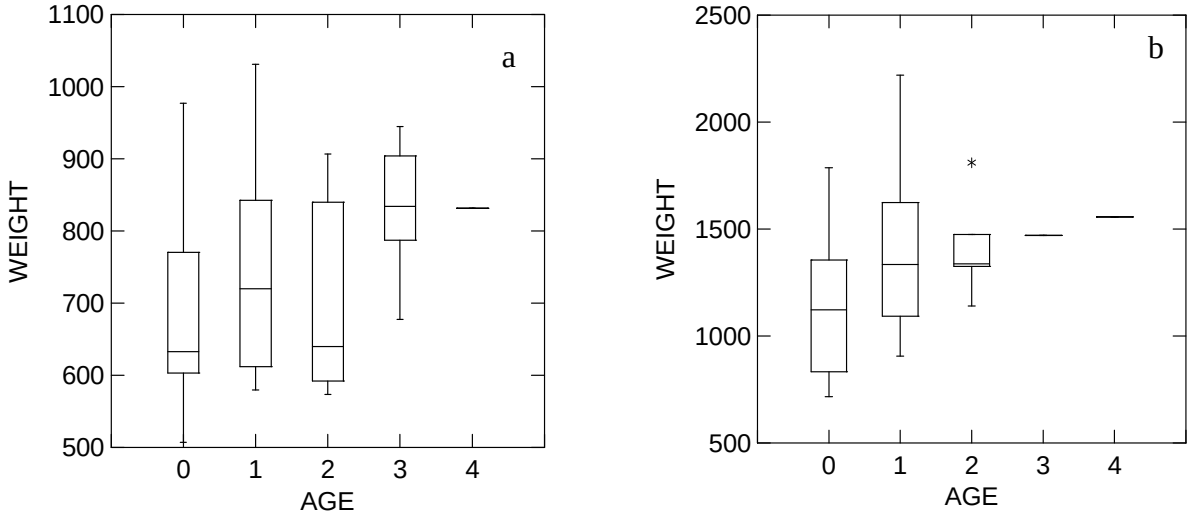


Figure 15. Masse corporelle (Weight, en grammes) en fonction de l'âge des individus: a) des femelles, b) mâles.

2.2.4. Discussion

Globalement, nos résultats ne diffèrent pas de ceux obtenus entre 1986 et 1993 dans l'Ouest de la France (Lodé, 1995), soit au début du phénomène d'invasion, en ce qui concerne la masse corporelle des mâles (1624±139 g en moyenne, n=30). Dans notre étude, les femelles sont toutefois moins grosses, et le dimorphisme sexuel est plus prononcé qu'il y a une quinzaine d'années. Au début du phénomène d'invasion, les individus capturés dans le milieu naturel provenant des élevages, aucune différence morphologique n'est attendue entre populations d'élevage et populations férales. Cependant, pour assurer la survie et le maintien de la population, les individus échappés doivent s'adapter aux nouvelles conditions environnementales. Des différences morphologiques peuvent résulter des ces adaptations, comme un dimorphisme sexuel plus prononcé que dans les élevages (Lynch & Hayden, 1995) ou encore une sélection pour les petites femelles qui requièrent moins d'énergie et seraient plus efficaces pour chasser les proies de petite taille (Moors, 1980). Dans la population bretonne actuelle, la taille des individus est comparable à celle mentionnée dans d'autres populations férales européennes, en Estonie (1191g pour les mâles, 633g pour les femelles, Thom et al., 2004c), en Espagne (1133g, pour les mâles, 768g pour les femelles, Melero et al., 2007) ou en Biélorussie (1310g, pour les mâles, 780g pour les femelles, Sidorovich et al., 1999).

L'analyse des données biométriques a montré un dimorphisme sexuel prononcé comme cela a déjà été observé dans les populations d'Amérique du Nord (Larivière, 1999a) ou d'autres

populations férales (Sidorovich et al., 1999, Thom et al., 2004c, Melero et al., 2007). L'exploitation de ressources de tailles différentes entre mâles et femelles pourrait jouer un rôle dans le maintien de ce dimorphisme sexuel (Moors, 1980, Thom et al., 2004c), mais cela reste à confirmer sur notre aire d'étude.

Dans notre étude, le sexe et l'âge ont influencé significativement la taille corporelle des animaux, tout du moins pour les premières classes d'âge où notre échantillonnage est satisfaisant. Par contre, seul le sexe a influencé la taille du crâne. Ces résultats suggèrent que les individus, et notamment les mâles, pourraient acquérir assez rapidement les dimensions crâniennes d'un adulte. En captivité, il a d'ailleurs été démontré qu'après l'âge de six mois, la taille du crâne des animaux ne variaient plus (Kruska, 1979).

En ce qui concerne la masse corporelle des animaux, le sexe et l'âge ont eu un effet significatif. Ceci pourrait être le fait d'une sélection sexuelle intense chez les mâles en faveur des individus les plus gros. Thom et al. (2004c) ont également suggéré que, durant leur croissance, les mâles prennent plus de poids que les femelles. En captivité, il a été montré que les mâles les plus gros s'accouplent plus longtemps, ce qui pourrait favoriser le transfert de sperme et donc la descendance chez cette espèce où les accouplements multiples semblent fréquents (Thom et al., 2004a). En ce qui concerne l'influence de l'âge des animaux, les classes d'âge 3 et 4 ans étant très peu représentées (un seul mâle et une seule femelle âgés de 4 ans), des analyses supplémentaires sur un échantillonnage plus important sont nécessaires pour conclure.

2.3. Démographie

2.3.1. Introduction

La connaissance des paramètres démographiques d'une population (survie, fécondité, etc.) est capitale car, de ces paramètres va dépendre la persistance d'une population (Begon et al., 1996). Pour de nombreux carnivores, la viabilité des populations est fortement dépendante de l'abondance et de la disponibilité des espèces proies (Fuller & Sievert, 2001). Les paramètres démographiques peuvent s'avérer difficiles à obtenir pour de nombreuses espèces animales aux mœurs discrètes comme les Mustélidés. Des tables de survie de type statique peuvent être réalisées en estimant l'âge des animaux à un moment donné (Caughley, 1977, Begon et al., 1996). De ces tables peuvent être déduites des courbes de survie, lesquelles reflètent la mortalité naturelle dans chaque population. Ce type de données peut être obtenu par l'intermédiaire de la chasse ou du piégeage, où l'âge à la mort de l'animal peut être déterminé de façon précise. Chez le Vison d'Amérique, une étude récente a permis de mettre en évidence les différences de structures d'âge entre populations férales enclines ou non au piégeage (Bonesi et al., 2006b). Les résultats de cette étude montrent notamment que dans les populations piégées, la proportion de juvéniles (individus de moins de un an) est beaucoup plus importante que dans les populations non piégées suggérant un renouvellement rapide des populations (Bonesi et al., 2006b).

Les paramètres de reproduction constituent également une part importante des analyses démo-écologiques (Begon et al., 1996). La majorité des Mustélidés de l'hémisphère nord sont des espèces à reproduction saisonnière pour lesquelles la saison de reproduction est induite par la photopériode (Amstislavsky & Ternovskaya, 2000). Le Vison d'Amérique étant élevé en captivité depuis près d'un siècle, les modalités de sa reproduction sont bien connues (Enders, 1952, Amstislavsky & Ternovskaya, 2000). Chez cette espèce, la période de reproduction s'étend de janvier à début avril, avec un pic d'activité en mars (Dunstone, 1993, Sidorovich, 1993, Amstislavsky & Ternovskaya, 2000). Comme de nombreuses autres espèces de Mustélidés, le Vison d'Amérique acquiert sa maturité sexuelle vers l'âge de 10 mois et l'ovulation est induite par la copulation ou la présence de mâles (Enders, 1952). En captivité il a été démontré qu'une seule copulation suffit à induire une ovulation chez la femelle et que parfois l'ovulation peut être spontanée (Amstislavsky & Ternovskaya, 2000). Une fois la

femelle entrée en œstrus, elle est réceptive durant toute la période de reproduction et elle va accepter plusieurs accouplements avec différents mâles (Dunstone, 1993, Amstislavsky & Ternovskaya, 2000, Thom et al., 2004a). Ces accouplements peuvent induire une deuxième ovulation (superfécondation) et donc des paternités multiples (superfœtation). Des portées à paternité multiple ont également été observées dans la nature (Yamaguchi et al., 2004). La durée de gestation est en moyenne de 50 jours mais peut varier de 39 à 76 jours (Enders, 1952). En effet, une implantation différée, ou diapause embryonnaire, de courte durée (0 à 40 jours) est observée (Hansson, 1947). L'implantation différée permet en général aux femelles de mettre-bas lorsque les conditions environnementales sont optimales à la survie des jeunes (Ferguson et al., 1996, Ferguson et al., 2006). Chez le Vison d'Amérique, la très courte implantation différée pourrait surtout permettre aux femelles de s'accoupler avec plusieurs mâles (Thom et al., 2004b). Yamaguchi et al. (2004) suggèrent que l'incapacité des mâles à monopoliser une femelle additionnée à la capacité de superfœtation de ces dernières expliquerait le fait que les mâles abandonnent leur territoire durant la saison de reproduction. Dans le milieu naturel les portées comportent en moyenne 4 jeunes (mais peuvent varier de 1 à 10 jeunes) qui naissent de fin avril à juin (Hansson, 1947, Chanin, 1983, Sidorovich, 1993, Dunstone, 1993, Yamaguchi & Macdonald, 2003). La fertilité des femelles semble augmenter avec l'âge (Sidorovich, 1993). Les jeunes naissent sourds, aveugles et glabres et pèsent environ 6g à la naissance. Les dents apparaissent vers les 16-49ème jours, et seront totalement remplacées aux 44-71ème jours (Aulerich & Swindler, 1968). Les jeunes seront sevrés vers 5 semaines environ et leur émancipation a lieu au début de l'automne (Dunstone, 1993).

Sidorovich (1993) a montré que l'importante plasticité observée dans les populations férales de Visons d'Amérique permet à l'espèce de faire face à des diminutions importantes de population et augmente son potentiel colonisateur. Selon cette étude, la fertilité des femelles augmente dans les populations surexploitées et le sexe ratio des embryons devient biaisé en faveur de femelles (Sidorovich, 1993). Dans ces populations sauvages, certains paramètres de reproduction peuvent être précisément déduits de l'analyse des utérus. Selon le statut reproducteur des femelles, l'utérus présente en effet des caractéristiques morphologiques différentes (Helle & Kauhala, 1995, Mazzola-Rossi, 2006 et cf. figure 21). En période de repos sexuel, l'utérus est lisse, de couleur rose pâle ou blanc et ne présente pas d'interruptions de structure ou de replis. En période de reproduction, les cornes utérines sont épaisses et rondes, de couleur rouge. En période de gestation, les cornes sont dans un premier temps spiralées ou vrillées, puis des renflements apparaissent et enfin des ampoules fœtales peuvent être dénombrées (Helle & Kauhala, 1995, Mazzola-Rossi, 2006 et cf. figure 21). Les utérus de

femelles ayant mis-bas au cours du printemps présentent des cicatrices placentaires, correspondant au site d'implantation de chaque embryon sur l'utérus. Lors de la mise-bas, l'expulsion de chaque placenta entraîne une partie de la muqueuse utérine (endomètre) qui se déchire en provoquant une hémorragie. Le processus de cicatrisation qui s'ensuit laisse apparaître une petite cicatrice sombre sur l'endomètre, laquelle sera visible pendant un certain temps après la mise-bas. Le décompte des cicatrices placentaires a été utilisé pour déterminer la fécondité des femelles chez plusieurs espèces de petits mammifères (Alves et al., 2002, Bray et al., 2003), et notamment chez les Carnivores (Strand et al., 1995, Helle & Kauhala, 1995, Cavallini & Santini, 1996, Elmeros et al., 2003, Elmeros & Hammershøj, 2006). Les cicatrices placentaires reflètent le nombre d'embryons portés mais peuvent surestimer la taille de la portée à la naissance car elles ne permettent pas d'estimer la mortalité prénatale (Loeb & Schwab, 1987). En analysant les utérus de Visons d'Amérique d'élevage au passé reproducteur connu, Elmeros & Hammershøj (2006) ont montré que les cicatrices placentaires sont détectables jusqu'à 7-8 mois post-partum. Ces auteurs ont mis en évidence que le taux de gestation et la taille de la portée sont déterminés avec précision à partir de l'examen des cicatrices placentaires sur les utérus prélevés de 1 à 3 mois post-partum. Cependant, sur les utérus prélevés de 7 à 8 mois post-partum, le nombre de femelles classées stériles à tort est surestimé et la taille de la portée est sous-estimée (Elmeros & Hammershøj, 2006). En utilisant la technique de coloration mise au point par Bray et al. (2003), Mazzola-Rossi (2006) a montré dans une seconde étude également réalisée sur des visons d'élevage au passé reproducteur connu, que les cicatrices placentaires sont lisibles jusqu'à 7 mois post-partum, mais qu'avec cette technique, la taille de la portée est surestimée. Une étude complémentaire a été récemment réalisée afin d'évaluer si l'application de la méthode de coloration améliorait la lecture des cicatrices placentaires de 7 à 8 mois post-partum, et si elle permettait une estimation fiable de la taille de la portée (Fournier-Chambrillon et al., in prep). Cette étude a montré que la technique de coloration permettrait de diminuer le nombre de femelles classées stériles à tort, mais rendrait également la lecture des cicatrices placentaires plus fiable, la différence de décompte entre des observateurs indépendants étant réduite significativement et devenant négligeable. Selon cette étude, le décompte des cicatrices sans coloration aboutit à un résultat positif interprétable dans 62% des cas 7 mois post-partum et dans seulement 28% des cas 7,5 à 8 mois post-partum. Après coloration, le décompte des cicatrices placentaires n'a pas été possible dans un cas 7 mois post-partum et 6 cas 7,5 à 8 mois post-partum, du fait de la forme atypique des colorations observées. La différence de résultats interprétables observées entre les utérus prélevés 7 mois post-partum et 7,5 à 8 mois post-partum semble

indiquer que la régression des cicatrices placentaires s'accélèrerait rapidement dans les dernières semaines, avant la nouvelle saison de reproduction (Fournier-Chambrillon et al., in prep). Un examen détaillé de l'utérus permet donc de distinguer le stade de reproduction des femelles et de déterminer le nombre de femelles qui se sont reproduites dans l'année.

2.3.2. Matériel et Méthodes

2.3.2.1. Détermination de l'âge des individus

La détermination de l'âge à partir de l'analyse dentaire a été réalisée par le laboratoire Matson (PO Box 308, Milltown, MT 59851, USA), laboratoire de référence pour cette méthode. La technique consiste à comptabiliser le nombre d'anneaux de cément de l'émail dentaire (Matson, 1981). Pour chaque espèce il existe un modèle standardisé qui permet de vérifier la fiabilité des âges estimés. Pour ces analyses, les naissances sont présumées au 1er avril. Les résultats sont exprimés par classes d'âge: 0, 1 an, 2 ans, 3 ans, et 4 ans.

Des tables de survie ont été réalisées suivant Caughley (1977). La proportion l_x de survivants au début de la classe d'âge x a été calculée en convertissant le nombre d'individus observés au début de cette classe par son équivalent si la population de départ (à x=0) était de 1000 individus. La proportion d_x de morts durant la classe d'âge x correspond à la différence l_x- l_{x+1}. Enfin le taux de mortalité q_x correspond au ratio d_x/ l_x. Les valeurs l_x standardisées présentent l'avantage d'être comparables entre études.
L'espérance de vie e_x à chaque classe d'âge a été calculée par le ratio T_x/ l_x où T_x est le cumul des années vécues à l'âge x et $T_x = T_{x+1} + \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$.

2.3.2.2. Reproduction

Les tractus génitaux ont été décongelés lentement sous l'eau tiède. Les utérus ont ensuite été soigneusement dépourvus de la graisse qui les entoure, et les ovaires ont été retirés. Les caractéristiques morphologiques suivantes ont été notées: symétrie des cornes utérines, couleur, consistance et aspect (lisse, vrillé). La présence de blastocystes a été vérifiée en injectant de l'eau dans les deux cornes préalablement coupées à leur extrémité. Le liquide extrait a été ensuite observé sous loupe binoculaire. Puis les deux cornes utérines ont été

ouvertes le long du mésomètre afin de ne pas endommager les éventuelles cicatrices placentaires. La muqueuse utérine a été décrite et les éventuelles interruptions de structure ont été notées.

Sur les utérus présentant des cicatrices placentaires visibles, un premier décompte a été effectué sous loupe binoculaire. Ensuite, la technique de coloration mise au point par Bray et al. (2003) sur les lagomorphes et testée par Mazzola-Rossi (2006) sur le Vison d'Amérique a été utilisée. La méthode consiste à tremper les utérus dans un bain de sulfure d'ammonium (H_8N_2S) 10% pendant 10 minutes. Puis l'utérus et rincé et plongé dans une solution contenant autant d'acide chlorhydrique à 35% que de ferrate de potassium ($K_4[Fe(CN)_6]$, 3H2O) à 20% pendant 10 minutes. Cette technique permettant de colorer l'hémosidérine contenue dans les macrophages améliore la détection des cicatrices placentaires et augmente donc la fiabilité du décompte (Bray et al., 2003). Dans notre étude, nous avons considéré que cette technique permettait d'estimer de façon fiable la taille de la portée jusqu'à 7 mois post-partum (Fournier-Chambrillon et al., in prep), soit jusqu'à fin octobre si l'on considère les naissances au 1er avril.

La proportion de femelles reproductrices a été déterminée en ne tenant compte que des femelles considérées comme sexuellement mâtures (subadultes capturées à partir de février et femelles de un an et plus). Les femelles gestantes, allaitantes ou ayant des cicatrices placentaires bien marquées ont été définies comme reproductrices pour l'année en cours. Les femelles considérées «en reproduction» n'ont pas été considérées comme reproductrices car il n'est pas possible de déterminer si elles auraient ou non participé à la reproduction. Ces femelles ont donc été classées comme «indéterminées». La proportion de femelles reproductrices a été déterminée de début février (début de la période de gestation si l'on considère les naissances au 1er avril) à fin octobre (limite de fiabilité de lecture des cicatrices placentaires). La taille moyenne de la portée embryonnaire (nombre moyen d'embryons ou de cicatrices par femelle reproductrice) a également été estimée.

2.3.3. Résultats

2.3.3.1. Détermination de l'âge des individus

Compte tenu des délais d'attente et d'analyse, les canines de visons ont été envoyées au laboratoire Matson, laboratoire de référence pour cette méthode, en octobre 2006 soit un peu avant la fin de la récolte des dépouilles. Au total, l'âge de 132 visons (83% des visons recueillis au total) a été déterminé. Pour 97% des animaux, l'estimation de l'âge a été jugée fiable par le laboratoire (pour quatre animaux l'âge a été donné à 1 an près). Une très importante proportion de juvéniles et de jeunes adultes a été observée puisque 83% des animaux ont entre 0 et 1 an (figure 16). Les individus les plus vieux, une femelle et un mâle, étaient tous deux âgés de 4 ans.

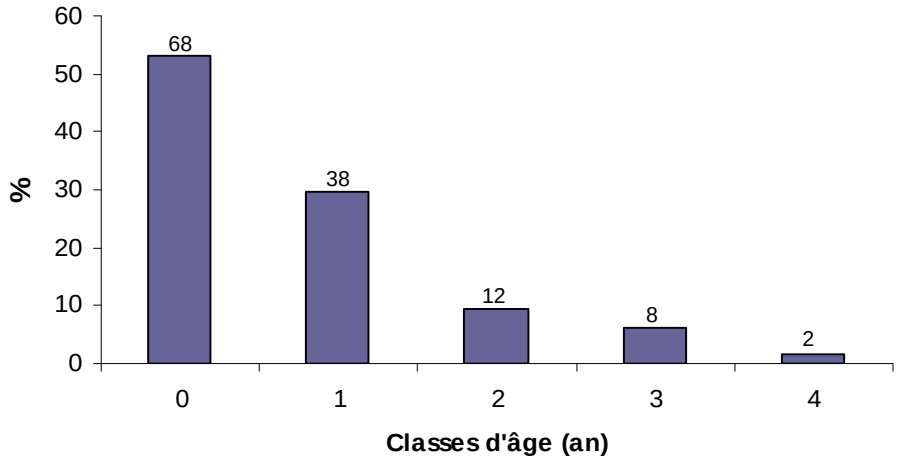


Figure 16. Nombre de visons piégés par classes d'âge (n=128, 4 visons avec incertitude 0/1 an ou 1/2 ans).

Une répartition des prélèvements quasi uniforme tout au long de l'année a été observée aussi bien pour les juvéniles et subadultes (χ^2=6,85, P=0,14, 4 ddl) que pour les adultes (χ^2=5,10, P=0,28, 4 ddl) (figure 12) (figure 17).

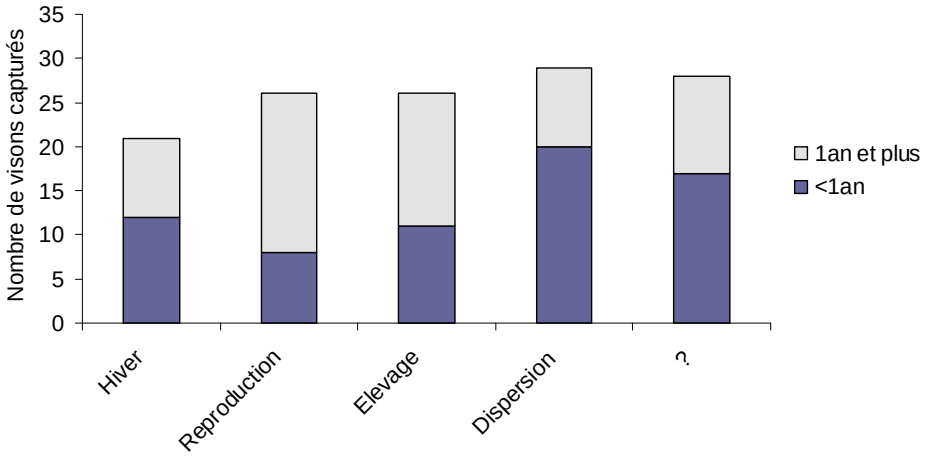


Figure 17. Nombre de visons piégés en fonction des saisons: hiver (octobre-décembre), reproduction (janvier-mars), élevage (avril-juillet), dispersion des juvéniles (aout-septembre). (n=130, 2 visons avec incertitude 0/1 an non comptés). La catégorie «?» correspond aux animaux pour lesquels la date de capture n'était pas connue.

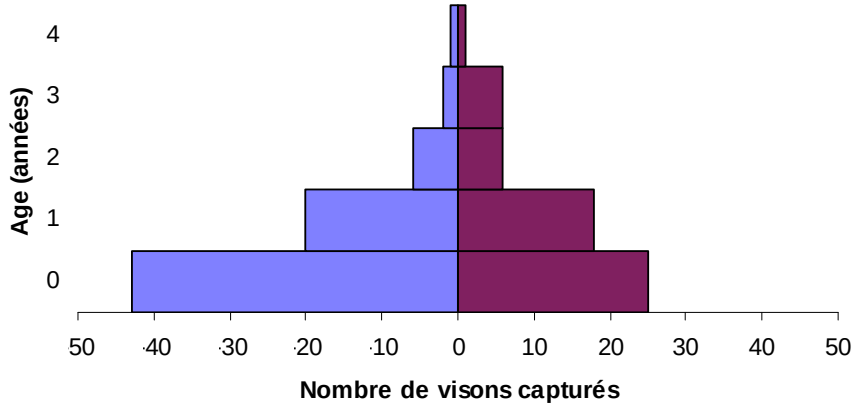


Figure 18. Pyramide des âges du Vison d'Amérique en Bretagne (en bleu les mâles, en rose les femelles).

Tableau 9. Table de survie statique de la population de Visons d'Amérique en Bretagne (n=128) où *x* est la classe d'âge (années), l_x la proportion de survivants au début de la classe d'âge *x*, d_x la proportion de morts, q_x le taux de mortalité et e_x l'espérance de vie.

x	n_x	l_x	d_x	q_x	e_x
0	68	1,00	0,44	0,44	1,82
1	38	0,56	0,38	0,68	1,37
2	12	0,18	0,06	0,33	1,75
3	8	0,12	0,09	0,75	0,88
4	2	0,03	0,03	1,00	0,50

La table de survie statique de la population est présentée dans le tableau 9. La mortalité des visons âgés de 1 an est très élevée (0,68) et suite à cette première année, les chances pour un vison d'atteindre l'âge de 3 ans peuvent être non négligeables.

La courbe de survie (figure 19) déduite de cette table montre une mortalité constante tout au long de la vie des animaux.

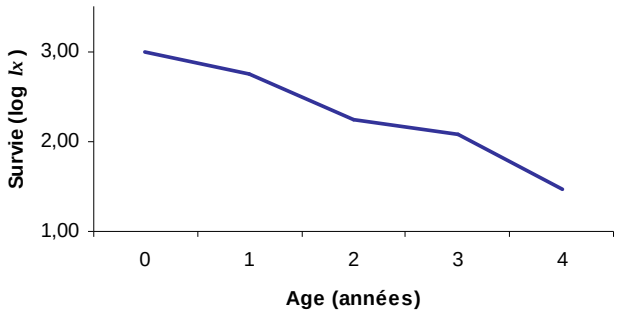


Figure 19. Courbe de survie de la population de Vison d'Amérique installée en Bretagne (n=128).

2.3.3.2. Reproduction

Parmi les 71 femelles récoltées, le statut reproducteur de 44 des 45 subadultes et adultes a été déterminé (figure 20). Deux utérus n'ont pu être prélevés car ils étaient en état de décomposition, cependant l'une des femelles étant allaitante, elle a été considérée comme reproductrice.

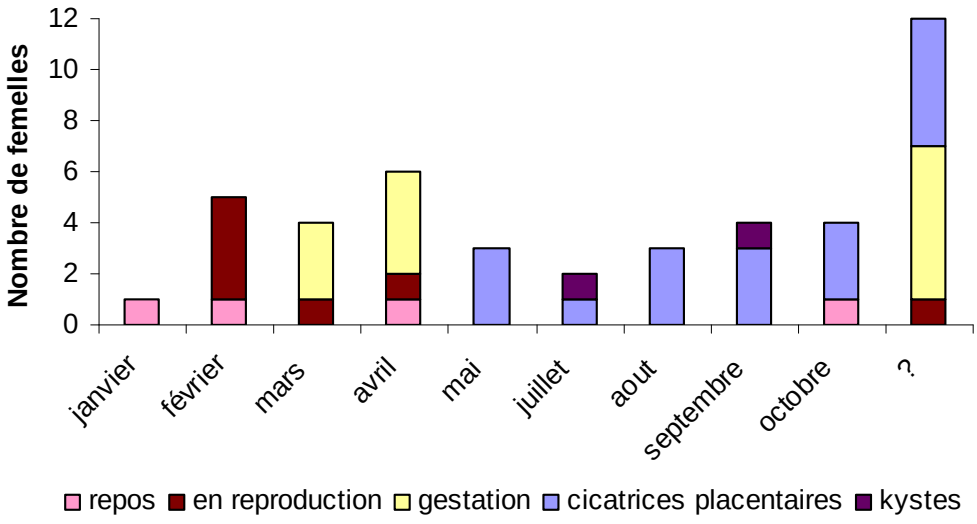


Figure 20. Statut reproducteur des femelles examinées déterminé après examen de l'utérus en fonction du temps (n=44).

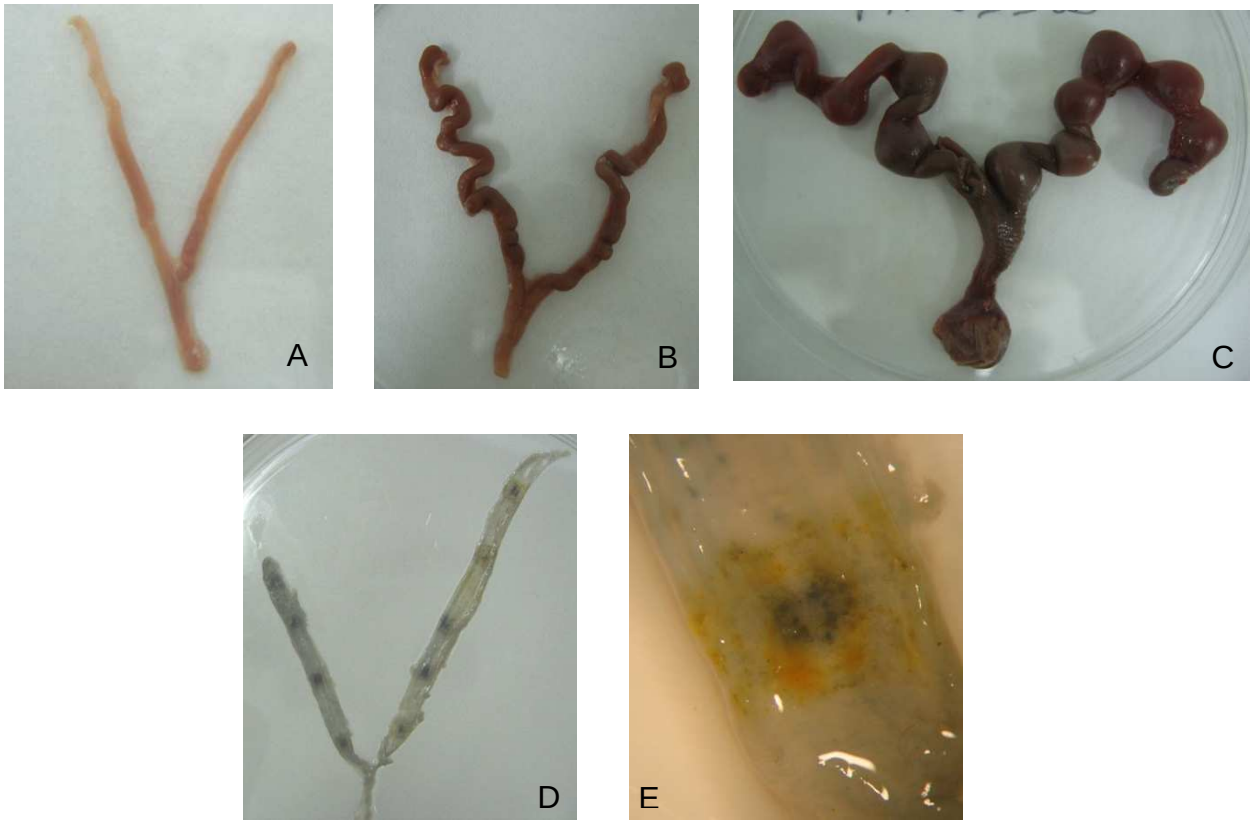


Figure 21. Utérus de Visons d'Amérique A) au repos sexuel, B) en début de gestation, C) en gestation (présence d'ampoules fœtales), D) après la mise-bas (présence de cicatrices placentaires) et E) cicatrice placentaire après coloration (matérialisée par un cratère entouré de bandes de macrophages) (photos A. Bifolchi).

Parmi les femelles capturées entre février (début de la période de gestation) et octobre (limite de fiabilité de lecture des cicatrices placentaires), 72% étaient reproductrices, 12% étaient non reproductrices et 16% étaient indéterminées (femelles «en reproduction» dont il n'est pas possible de déterminer si elles auraient ou non participé à la reproduction) (figure 22). Parmi les femelles non reproductrices pendant cette période, deux présentaient des anomalies au niveau de l'utérus (malformations importantes ou kystes) et trois ne se sont pas reproduites (repos sexuel) pour des raisons indéterminées.

Une femelle présentait une vulve saillante et était donc en période d'œstrus mais nous ne connaissons pas la date exacte de capture de cet animal (intervalle novembre-mars). L'examen de son utérus (cornes épaisses et rouges), nous a confirmé que cette femelle était en reproduction.

Grâce aux femelles présentant des signes d'allaitement et dont la date de capture était connue, nous avons déterminé la période de lactation de début mai à mi-septembre. Les premières mises-bas ont donc eu lieu en avril. La période de lactation étant de 60 jours, les dernières mises-bas auraient lieu en juillet.

Une femelle dont nous ne connaissons pas la date de capture portait 7 fœtus. Sur une autre femelle, capturée en avril, 11 ampoules fœtales ont été dénombrées (figure 21). Pour 54% des femelles gestantes la date de capture était connue. Toutes ces femelles étaient en début de gestation (cornes utérines vrillées, figure 21) et ont été capturées entre le 11 mars et le 12 avril. La durée entre l'implantation et la mise-bas étant de 30 jours, les premières mises-bas pourraient donc avoir lieu dès mi-avril.

Sur les 17 utérus présentant des cicatrices placentaires, nous n'avons rencontré qu'un cas particulier pour lequel un nombre exact de cicatrices n'a pu être donné en raison de formes atypiques. La femelle sur laquelle cet utérus a été prélevé a été capturée le 28 octobre, soit à la limite de fiabilité de lecture des cicatrices placentaires si l'on considère la mise-bas en avril. Toutes les femelles allaitantes (n=12) présentaient des cicatrices placentaires. La femelle allaitante pour laquelle l'utérus n'a pu être prélevé a donc été classée dans la catégorie présentant des cicatrices placentaires sur la figure 22. La présence de cicatrices placentaires a été détectée de début mai à fin octobre. Tous les utérus présentant des cicatrices placentaires et dont la date de capture de la femelle était connue (n=12) ont été examinés dans l'intervalle de fiabilité de lecture des cicatrices placentaires (7 mois après la mise-bas soit jusqu'à fin octobre). Pour les utérus présentant des cicatrices placentaires mais dont la date de capture de la femelle était inconnue (n=5), un décompte fiable des cicatrices a été effectué.

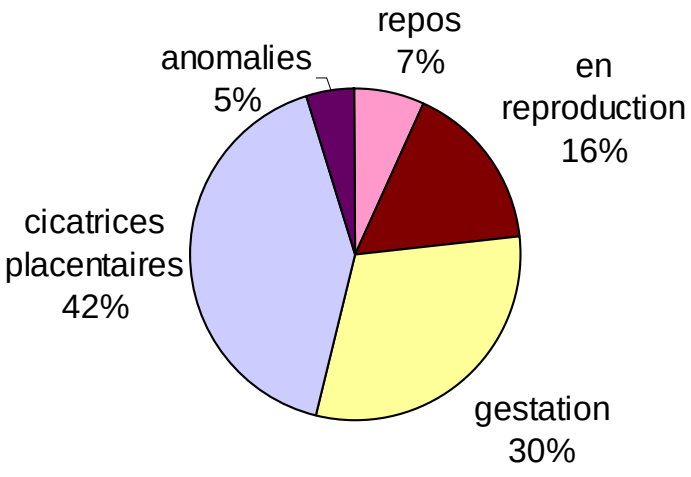


Figure 22. Statut reproducteur des 43 femelles subadultes et adultes examinées durant la période de reproduction.

En moyenne 7,4 ± 1,2 cicatrices placentaires ont été dénombrées (de 6 à 9). La taille de la portée embryonnaire a été estimée à 7,6 ± 1,4 embryons (tableau 10). La proportion de

femelles reproductrices ne semble pas liée à l'âge des animaux, mais les effectifs sont trop faibles pour tester cette hypothèse.

Tableau 10. Détermination du taux de femelles participant à la reproduction en fonction de leur âge (Age 0: subadultes entre 10 et 12 mois) et nombre moyen d'embryons portés par femelle reproductrice (n=43).

Age	N	Femelles participant à la reproduction		Nombre moyen d'embryons (± sd)
		N	%	
0	6	2	33	-
1	17	14	82	8,3 ± 1,6
2	6	5	83	6,8 ± 0,8
3	6	6	100	8,0 ± 1,4
4	1	1	100	9.0
?	7	3	43	6,7 ± 1,2
Total	**43**	**31**	**72**	**7,6 ± 1,4**

2.3.4. Discussion

Les données démographiques déduites de la détermination de l'âge et du statut reproducteur des animaux confirment la présence d'une population pérenne. La très grande proportion de juvéniles et de jeunes adultes observée (83% des animaux recueillis) indique que la population est en expansion et que les animaux morts sont rapidement remplacés par de jeunes visons (Bartowszewski & Zaleski, 2003, Bonesi et al., 2006b). Cette forte proportion de jeunes animaux se retrouve fréquemment dans les populations exploitées (Dunstone, 1993, Sidorovich, 1993, Whitman, 2003). Nos résultats sont comparables à ceux trouvés par Bonesi et al. (2006b) dans les Hébrides (Royaume-Uni) où la population férale de Visons d'Amérique est également observée depuis une trentaine d'années. Par contre, la structure d'âge observée en Bretagne diffère de celle observée en Allemagne où le nombre de juvéniles observés est faible (28%) et la moyenne d'âge assez élevée (Zschille et al., 2004). Cependant, cette population est stable (absence d'élevages et peu de piégeage) et semble avoir atteint la capacité limite du milieu (J. Zschille, comm. pers.).

La mortalité juvénile peut parfois être surestimée car il a été rapporté que chez le Vison d'Amérique, les jeunes individus ont tendance à entrer plus facilement dans les pièges, réduisant donc les chances de captures d'individus plus vieux (Bonesi et al., 2006b). Cependant la courbe de survie réalisée à partir des visons capturés en Bretagne fait apparaître

une mortalité constante tout au long de la vie des animaux. Il en découle que pour cette population, le piégeage ne semble pas être biaisé par l'âge des individus.
Plusieurs études décrivent un renouvellement complet de la population très rapidement (en 2 (Smal, 1991) ou trois ans (Larivière, 1999a). Dans notre population, très peu d'individus de plus de deux ans ont été observés, et seuls deux visons étaient âgés de quatre ans. Dans la population bretonne, la mortalité des individus âgés d'un an est élevée, mais pour les survivants, les chances d'atteindre ensuite l'âge de trois ans sont relativement élevées. Le piégeage semble être un facteur important de mortalité chez les adultes, car très peu de collisions routières ont été observées ou signalées sur l'aire d'étude. Nous n'avons par contre aucune information quant à l'éventualité d'une prédation que subirait l'espèce.

L'examen du statut reproducteur des femelles capturées confirme également le caractère dynamique de la population bretonne de Vison d'Amérique. La technique de lecture des cicatrices placentaires utilisée pour l'examen des utérus ne nous permet pas de connaître la taille de la portée à la naissance mais la taille de la portée embryonnaire. En effet, le nombre de cicatrices placentaires observé peut être supérieur au nombre de jeunes à la naissance à cause de la mortalité prénatale (résorption d'embryons), ou inférieur si certaines cicatrices ont disparu durant l'intervalle de temps entre la mise-bas et l'observation de l'utérus (Helle & Kauhala, 1995). De plus, la mortalité juvénile (durant la période d'élevage) peut s'avérer importante, elle s'élève à 21% dans les populations d'Europe de l'Est par exemple (Sidorovich, 1993). Cependant, la difficulté d'obtenir des données sur le nombre de jeunes à la mise-bas dans les populations naturelles rend la méthode de lecture des cicatrices placentaires largement utilisée pour déterminer la taille de la portée à la naissance chez de nombreuses espèces (Helle & Kauhala, 1995, Asano et al., 2003, Elmeros & Hammershøj, 2006, Mazzola-Rossi, 2006). L'apport de la technique de coloration des cicatrices placentaires (Bray et al., 2003, Mazzola-Rossi, 2006) a de plus permis d'augmenter la fiabilité de lecture et de confirmer ou d'infirmer la présence et le nombre de cicatrices pour certains utérus (n=6 dans notre étude). Par rapport à la méthode de décompte utilisée par Elmeros & Hammershøj (2006), la coloration permet de diminuer le nombre de femelles considérées comme «stériles» à tort et de détecter de façon fiable la présence de cicatrices jusqu'à 7 mois port-partum (Fournier-Chambrillon et al., in prep.). Au-delà de cette date, la présence de traces atypiques nous permet de confirmer la reproduction pour l'année en cours, mais ne nous permet pas de connaître le nombre d'embryons portés. La technique de coloration n'a pas permis de distinguer les cicatrices correspondant à des avortements de celles correspondant à la

naissance de petits. Les différences d'intensité de coloration observées ont été imputées au délai d'observation des cicatrices depuis la mise-bas (Mazzola-Rossi, 2006, Fournier-Chambrillon et al., in prep). La technique de coloration a permis de confirmer la non persistance des cicatrices placentaires d'une année sur l'autre.

Notre étude a démontré une grande proportion de femelles reproductrices (72%) semblant assurer la pérennité de la population. Sidorovich (1993) a montré que la capacité des femelles à atteindre des taux de reproduction élevés permettait à l'espèce de maintenir des populations viables en dépit de sa destruction par l'homme. Il a suggéré qu'une pression de piégeage importante menée sur une saison seulement pouvait ne pas affecter la population et que seul un piégeage intensif à long terme permettrait de biaiser la structure d'âge en faveur des jeunes et donc de diminuer les taux de reproduction. Cependant parmi les femelles échantillonnées dans la population bretonne (n=37), la taille de la portée embryonnaire ne semblait pas augmenter avec l'âge des individus. Un échantillonnage plus important semble cependant nécessaire pour conclure sur ce point. Le nombre important d'embryons ou de cicatrices placentaires observés par femelle (7,6 ± 1,4 embryons), typique d'une population en expansion (Sidorovich, 1993), peut s'expliquer par le fait que ces visons soient les descendants de visons d'élevage sélectionnés pour leur prolificité. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus sur un échantillonnage de la population férale du sud-ouest de la France (6,7 ± 2,8 embryons, n=15, Mazzola-Rossi, 2006) et un peu plus importants que ceux observés en Allemagne (5,5 embryons, Zchille et al., 2004) où toutefois la technique de coloration des utérus n'a pas été utilisée ce qui rend les comparaisons plus difficiles.

2.3. Conclusion

En Bretagne, la présence de Vison d'Amérique sauvages est étroitement liée au développement des fermes d'élevage et à leur expansion dans les années 1960. Cependant, le Vison d'Amérique a semble-t-il fait preuve de très grandes capacités d'adaptation aux conditions naturelles puisque très tôt des preuves de reproduction *in natura* sont signalées (Phélipot, 1974). Au Danemark, où la majorité des visons capturés dans la nature proviennent toujours des élevages (Hammershøj et al. 2005), il a été démontré que si un vison échappé survit les deux premiers mois dans la nature, ses chances de survie sont ensuite égales à celle d'un vison sauvage (Hammershøj, 2004).

Nos résultats confirment la présence d'une population pérenne de Vison d'Amérique en Bretagne, présentant un taux de reproduction élevé et un renouvellement visiblement rapide de la population. Le piégeage, tel qu'il est réalisé actuellement, pourrait n'avoir que peu d'effets sur la densité de la population, tout du moins localement. En effet, le taux de reproduction élevé observé pourrait être la conséquence d'une augmentation de la taille de la portée en réponse au piégeage comme cela est observé chez certains Canidés (Helle & Kauhala, 1995). La proportion de femelles reproductrices semble également être influencée par les opérations de contrôle chez certaines espèces (renards en zones urbaines, loups) (Frank & Woodroffe, 2001).

3. IMPACT DU VISON D'AMERIQUE SUR LES ESPECES PROIES

3.1. Introduction

La pression de prédation exercée par des espèces introduites a engendré le déclin drastique de nombreuses espèces autochtones (Williamson, 1996). Récemment, Salo et al. (2007) ont mis en évidence l'impact particulièrement néfaste que peuvent avoir les prédateurs introduits par rapport aux prédateurs autochtones. Cette différence reflèterait la «naïveté» des espèces proies face à des prédateurs qu'elles n'ont jamais rencontrés et l'absence de co-évolution entre ces espèces (Cox & Lima, 2006, Banks & Dickman, 2007). Parmi les espèces introduites, les carnivores représentent une menace importante pour les espèces autochtones, bien que leur impact soit souvent difficile à quantifier et les interactions avec les espèces proies souvent mal comprises (Macdonald & Thom, 2001).

Le Vison d'Amérique est un prédateur généraliste consommant poissons, petits mammifères, oiseaux, amphibiens et invertébrés (Gerell, 1967, Erlinge, 1967, Dunstone, 1993, Sidorovich et al., 2001). Plusieurs études ont souligné le caractère opportuniste de l'espèce, son régime alimentaire pouvant varier selon le type d'habitat exploité (Sidorovich et al., 1998, Jedrejewska et al., 2001, Delibes et al., 2004), les saisons (Lodé, 1993, Angelici et al., 2001, Bartoszewicz & Zalewski, 2003, Hammershøj et al., 2004) ou le sexe de l'animal (Birks & Dunstone, 1985). L'abondance et la disponibilité des espèces proies conditionnent l'utilisation de l'habitat. De nombreuses études ont mis en évidence une relation étroite entre la sélection de l'habitat et la disponibilité en ressources (nourriture et gîtes) (Birks & Linn, 1982, Arnold & Fritzell, 1990, Halliwell & Macdonald, 1996, Bonesi et al., 2000, Yamaguchi et al., 2003). A l'intérieur de son domaine vital, le Vison d'Amérique exploite préférentiellement certaines zones (*core areas*) qui semblent correspondre à des zones de hautes potentialités trophiques (Birks & Linn, 1982, Lodé, 1991, Dunstone, 1993). De plus, le Vison d'Amérique est une espèce plutôt nocturne dont les périodes d'activité semblent étroitement liées à celles des espèces proies, notamment les rongeurs (Gerell, 1969).

De manière générale, la naturalisation du Vison d'Amérique en Europe est associée à de nombreux problèmes de conservation des espèces locales sur toute son aire d'introduction (Macdonald & Thom, 2001, Moore et al., 2003). Prédateur généraliste et opportuniste, le Vison d'Amérique représente une menace pour la préservation de la diversité biologique

locale. En effet, l'impact de ce carnivore invasif sur des espèces emblématiques menacées pourrait être exacerbé (Macdonald & Harrington, 2003).

Impact sur les populations de campagnols

L'impact du Vison d'Amérique sur le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) semble particulièrement préjudiciable. Halliwell & Macdonald (1996) ont noté que la présence du Vison d'Amérique est corrélée négativement à celle du Campagnol terrestre, ce dernier étant absent des sites où la densité de visons est forte. En Biélorussie et en Estonie, le Campagnol terrestre constitue également une proie préférentielle pour le Vison d'Amérique (Maran et al., 1998b, Macdonald et al., 2002). De plus l'impact du carnivore invasif sur ces populations de campagnols est plus important que ne l'est (ou ne l'était) celui du Vison d'Europe (Maran et al., 1998b, Macdonald et al., 2002). En Grande-Bretagne, la prédation exercée par le Vison d'Amérique pourrait entraîner l'extinction du Campagnol terrestre en augmentant la fragmentation des populations et donc en affectant la persistance des colonies (Macdonald & Strachan, 1999, Aars et al., 2001). Rushton et al. (2000) ont montré que les probabilités d'extinction de cette espèce proie augmentent avec la fragmentation de l'habitat et la prédation par le vison. En outre, la pression de prédation exercée par ce dernier double les probabilités d'extinction par rapport à la seule fragmentation de l'habitat (Rushton et al., 2000). Dans certaines régions, la conservation de zones refuges, comme les roselières, pourrait permettre de maintenir les métapopulations de Campagnols terrestre et ainsi constituer des habitats sources (Carter & Bright, 2003).

En milieu insulaire, où l'impact des mammifères introduits peut être particulièrement néfaste (Courchamp et al., 2003), le Vison d'Amérique peut influencer la dynamique des populations des Campagnols agreste (*Microtus agrestis*) et des champs (*Clethrionomys glareolus*) en perturbant les événements de recolonisation (Banks et al., 2004). La prédation exercée par le vison peut en effet empêcher la croissance rapide des populations de campagnols qui suit normalement les saisons favorables et de laquelle dépend la dispersion des individus. En perturbant la dispersion et donc la recolonisation d'îlots vacants, le Vison d'Amérique perturbe également le fonctionnement en métapopulations de ces espèces (Banks et al., 2004).

Impact sur les populations d'oiseaux aquatiques

L'impact du Vison d'Amérique sur l'avifaune aquatique peut également s'avérer conséquent localement. La prédation est signalée comme la plus importante des causes d'échec des nichées et elle influencerait significativement le succès reproducteur des espèces prédatées (Martin, 1993, Major & Kendal, 1996). Durant les années 1990, le Vison d'Amérique a été mentionné comme responsable de l'échec de la reproduction et du déclin de colonies de Mouettes rieuses (*Larus ridibunda*), Goëlands cendrés (*L. canus*) et Sternes pierregarins (*Sterna hirundo*) sur les côtes écossaises (Craik, 1997). De nombreux sites de reproduction ont été désertés ou ont subi un déclin drastique du nombre de couples nicheurs suite aux attaques de visons. En revanche, Clode & Macdonald (2002) n'ont pu mettre en évidence de différence entre le succès reproducteur de colonies de sternes situées sur des îles fréquentées ou non par le Vison d'Amérique. Cependant ces auteurs ont noté que la taille des colonies d'oiseaux est plus importante en présence du petit carnivore. L'augmentation de la taille des colonies, qui permet une vigilance accrue et une protection par le nombre, pourrait être la conséquence d'un impact à long terme du vison, les sternes percevant cette espèce comme une menace (Clode et al., 2000). Nordström et al. (2003) ont montré que l'éradication du vison sur certaines îles de la mer Baltique bénéficiait surtout aux espèces nichant tardivement (Goëlands cendrés, Sternes pierregarins et arctiques (*Sterna paradisaea*), Tournepierres à collier (*Arenaria interpres*)) car les périodes d'éclosion de ces espèces correspondent à la période d'élevage des jeunes visons où les demandes énergétiques (et donc la prédation) sont importantes. Ces auteurs ont également observé le retour de couples nicheurs de Petits pingouins (*Alca torda*) et de Guillemots à miroir (*Cepphus grylle*) après l'éradication du vison. Pour d'autres espèces comme le Goëland marin (*Larus marinus*), l'Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*) ou la Bergeronnette grise (*Motacilla alba*), les effectifs sont restés semblables après le retrait du vison (Nordström et al., 2003). Des modifications comportementales ont également été observées chez certaines espèces. La présence de Visons d'Amérique sur ces îles a considérablement modifié la sélection des sites de nidification et certaines espèces ne se trouvent plus que sur les îles les plus isolées du continent (Nordström & Korpimäki, 2004). Dans le même sens, la Sterne arctique semble capable d'ajuster son comportement de défense selon la pression de prédation subie, et donc le risque encouru. Ainsi, Nordström et al. (2004) ont montré expérimentalement que les parents défendent de manière moins active leur nichée sur des sites où le vison a été éradiqué depuis longtemps que sur les sites où l'espèce est absente depuis peu ou toujours présente.

L'impact du Vison d'Amérique sur l'avifaune des hydrosystèmes semble plus difficile à mettre en évidence et plus controversé (Macdonald & Harrington, 2003). Les espèces vivant en rivière, telles que les Rallidés par exemple, ne nichent pas en colonies comme les oiseaux marins. Les effets des attaques potentielles de visons paraissent moins facilement perceptibles, au moins à court terme. L'impact du Vison d'Amérique pourrait être particulièrement important lors de la période de reproduction, notamment pour les espèces nichant en bordure de cours d'eau comme la Poule d'eau (*Gallinula chloropus*) ou la Foulque macroule (*Fulica atra*). Halliwell & Macdonald (1996) ont étudié quatre sections de cours d'eau fréquentés par le vison et n'ont pas mis en évidence de relation entre l'abondance des visons et celle des Poules d'eau. Sur l'un de ces sites, Ferreras & Macdonald (1999) ont mentionné une corrélation négative entre l'abondance de visons et l'abondance et le succès reproducteur des Foulques macroules, alors que l'impact sur la Poule d'eau serait plus modéré. En se basant sur les besoins énergétiques des visons et la proportion de Rallidés dans leur régime alimentaire, ces auteurs ont estimé que la prédation serait responsable de 30 à 51% de la mortalité des foulques adultes (50 à 86% des nichées) et de 16 à 27% de celle des Poules d'eau adultes (46 à 79% des nichées) (Ferreras & Macdonald, 1999). Toutefois, comme Halliwell & Macdonald (1996), ces auteurs concluent que la Poule d'eau et la Foulque macroule pourraient maintenir leurs populations en présence de Visons d'Amérique. En utilisant des nids factices, Opermanis et al. (2001) ont montré que le Vison d'Amérique peut être responsable de la destruction des nids de Canards souchets (*Anas clypeata*), Sarcelles d'été (*Anas querquedula*), Canards chipeaux (*Anas strepera*) et Fuligules morillons (*Aythya fuligula*), mais que les nichées de Canards colverts (*Anas platyrhyncos*) seraient moins touchées par ce prédateur. De la même façon, une augmentation des effectifs nicheurs de Fuligules morillons, Macreuses brunes (*Melanitta fusca*), Tadornes de Belon (*Tadorna tadorna*) et Canards colverts a suivi l'éradication du Vison d'Amérique sur certaines îles de la mer Baltique (Nordström et al., 2002), alors que les densités de Cygnes tuberculés (*Cygnus olor*), d'Oies cendrées (*Anser anser*), d'Eiders à duvet (*Somateria mollissima*) et de Harles bièvres (*Mergus merganser*) n'ont pas augmenté.

La prédation par le Vison d'Amérique pourrait donc modifier la structure des communautés d'oiseaux aquatiques (Nordström et al., 2002). Cependant, l'impact du vison est parfois difficile à déterminer par rapport à d'autres types de prédateurs (e.g. Kauhala, 2004) et, dans certaines conditions, il se peut que ses effets soient moins importants que présupposés. Ainsi, en Pologne, si les oiseaux peuvent constituer 35 à 60% de la biomasse consommée par le Vison d'Amérique au printemps et en été sur la réserve de Słońk, il n'a pas été observé de

déclin important des populations après l'arrivée du petit carnivore, tout du moins à court terme (Bartoszewicz & Zalewski, 2003).

Dans cette partie nous nous sommes intéressés aux effets de l'introduction de *Mustela vison* en Europe, puis nous avons étudié si la présence du petit carnivore en Bretagne pouvait influencer le succès reproducteur de l'avifaune indigène.

3.2. Impact sur la reproduction des Rallidés en Bretagne

En France, en dépit des problèmes posés localement sur les colonies de sternes (e.g. Drunat & Cadiou, 2006), il n'existe pas d'études sur l'impact écologique du Vison d'Amérique sur les oiseaux d'eau. En 2005, nous avons tenté d'appréhender l'impact de la prédation du Vison d'Amérique sur le succès reproducteur de Rallidés en nous basant sur le protocole de Ferreras & Macdonald (1999). Le but de notre étude était de quantifier les effets de *Mustela vison* et d'analyser si son impact était tel que présupposé en Grande-Bretagne. Dix-neuf couples de Poules d'eau ou de Foulques macroules ont été suivis durant une partie de la période de reproduction (avril-juillet). Cependant, il n'a pas été possible d'identifier les prédateurs potentiels (aucune trace ni laissée sur les sites entre nos passages) ni même de mettre en évidence des cas de prédation avérés en cas de disparition des poussins (par rapport à une mortalité naturelle) entre deux passages successifs. La difficulté d'identifier avec fiabilité des espèces prédatrices à partir des restes trouvés sur les nids a déjà été soulevée (Larivière, 1999b). En effet, plusieurs espèces peuvent attaquer les nids de la même façon, des prédateurs différents peuvent passer successivement sur le même nid, l'espèce prédatrice peut se contenter de voler les œufs sans laisser de traces ou encore la femelle peut débarrasser son nid prédaté des débris de coquilles s'il lui reste des œufs à couver (Larivière, 1999b). Sachant que la prédation par le vison peut être difficile à mettre en évidence (e.g. Kauhala, 2004) et face aux problèmes techniques rencontrés, nous avons décidé d'utiliser un protocole expérimental basé sur des nids factices contenant des œufs de cire. Ces derniers peuvent permettre d'identifier les prédateurs quand ceux-ci laissent leurs empreintes dentaires sur les œufs de cire.

La prédation sur les nichées peut être appréhendée soit en suivant les populations naturelles soit par l'utilisation de nids artificiels. Cette seconde méthode est parfois critiquée car elle

peut biaiser l'attraction des prédateurs en raison de la dissemblance des œufs, du camouflage du nid, de l'absence d'odeur ou de défense (Zanette, 2002, Burke et al., 2004, Robinson et al., 2005). Cependant, un certain nombre de biais peuvent être levés en s'assurant du réalisme des nids factices (e.g. Opermanis, 2001). De plus, parce qu'ils permettent l'obtention de données lorsque les observations en conditions naturelles sont difficiles, les nids artificiels ont significativement contribué à la compréhension des patrons de prédation sur nichées (Major & Kendal, 1996, Söderström et al., 1998, Mezquida & Marone, 2003, Báldi & Batáry, 2005).

Afin de comprendre si la présence de Visons d'Amérique en Bretagne influençait la reproduction des oiseaux d'eau, nous avons comparé la pression de prédation sur deux cours d'eau, avec et sans Visons d'Amérique, en utilisant des nids factices (figure 23A). Sur ces sites, nous avons également suivi le devenir de nichées de Poules d'eau (figure 23B), afin d'avoir une estimation de l'attractivité de nos nids factices. Ce suivi a été réalisé en bateau afin de minimiser le dérangement pour les oiseaux et surtout pour éviter de laisser des traces dans la végétation qui pourraient être suivies par des prédateurs. Enfin, nous avons analysé les contenus stomacaux des cadavres de visons recueillis en Bretagne afin de connaître la part de la consommation d'oiseaux dans le régime alimentaire du petit carnivore. Cette étude a fait l'objet d'une publication soumise à la revue Comptes Rendus de Biologies. La description détaillée de l'aspect méthodologique de cette analyse se trouve dans la publication et seuls les principaux résultats sont repris et discutés ici.

Figure 23. A) Nid factice dont l'un des œufs de cire est attaché à la végétation et B) Nid de Poule d'eau (photos A. Bifolchi).

Au total 39 et 64% des nids artificiels ont été prédatés sur les sites avec et sans visons respectivement. Trois catégories de prédateurs ont été mises en évidence: carnivores, oiseaux et micromammifères. Sur les sites sans vison, les catégories de prédateurs ne différaient pas

significativement (χ^2=3.5, p=0.17) alors que sur les sites avec visons, les carnivores étaient sous représentés (χ^2=5.8, p=0.05). Contrairement à notre prédiction, la majorité des attaques de carnivores ont donc eu lieu sur le site sans vison (figure 24). La grande majorité des marques de crocs retrouvée sur les œufs en cire mesuraient moins de 13 mm, et peuvent par conséquent avoir été réalisées par des mustélidés (suivant Stahl et al., 2002). Un seul cas de prédation imputable au Vison d'Amérique a été noté.

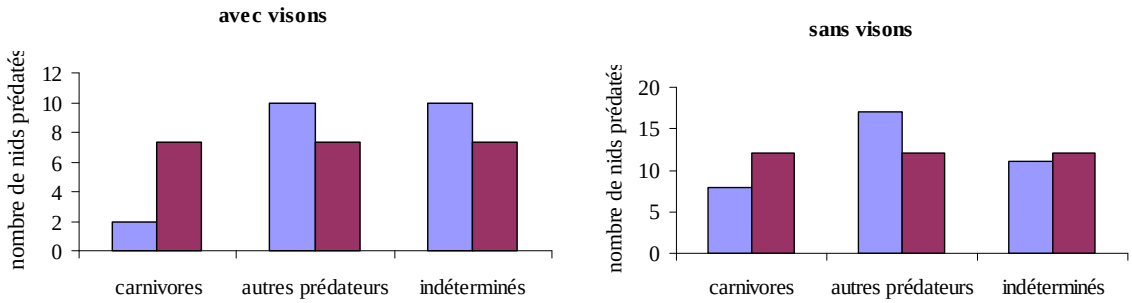


Figure 24. Nombre de nids artificiels prédatés (en bleu les effectifs observés, en rose les effectifs théoriques) par catégorie de prédateurs sur les sites avec et sans Visons d'Amérique.

Dans 30% des cas de prédation, le prédateur n'a pu être déterminé soit parce que les marques sur les œufs n'étaient pas identifiables soit parce que l'œuf avait été volé sans qu'aucune autre trace ne soit retrouvée (figure 25).

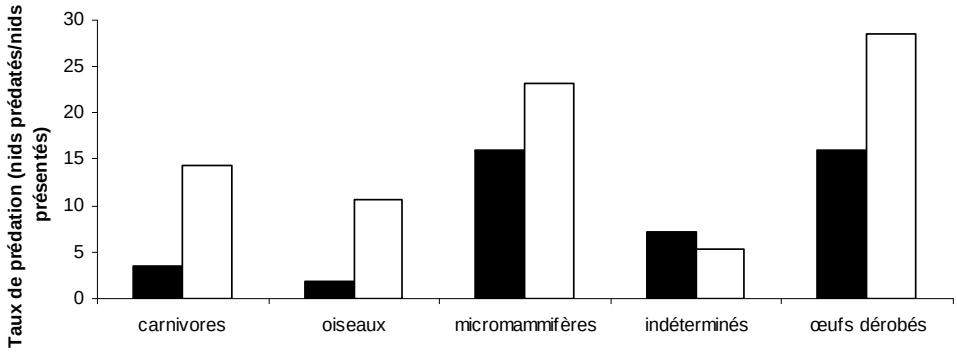


Figure 25. Taux de prédation (nids prédatés/nids présentés) en fonction de la catégorie de prédateurs des nids artificiels placés sur les sites avec (barres noires) et sans visons (barres blanches).

La probabilité de survie journalière (± SE) des nids artificiels étaient de 0,951 ± 0,010 et 0,912 ± 0,014 sur les sites avec et sans visons (tableau 11). Par conséquent, la probabilité pour qu'un nid ne soit pas prédaté sur ces sites durant toute la période d'incubation des Poules d'eau (21 jours) est de 0,346 et 0,143 respectivement.

Concernant les nids naturels, 47,8% des nids suivis ont été prédatés, sans qu'il ne soit possible d'identifier le prédateur. La probabilité de survie journalière (± SE) des nids naturels étaient de 0,911 ± 0,026 et par conséquent égale à 0,142 pour toute la période d'incubation (tableau 11).

Tableau 11. Probabilités de survie journalière (DRS) et erreurs standards (SE) des nids artificiels placés sur les sites avec et sans visons et des nids naturels sur les sites sans visons. (*nombre de nids x nombre de jours de suivi pour chaque nid).

Site	Nombre de nids suivis	Nombre de jours-nids*	DSR ± SE	% pertes
avec visons - nids artificiels	56	446	0,951 ± 0,010	39,3
sans visons - nids artificiels	56	407	0,912 ± 0,014	64,3
sans visons - nids naturels	15	124	0,911 ± 0,026	47,8

En dépit du nombre important de nids artificiels utilisés (3 fois 28 nids sur chaque site), très peu de nids ont été prédatés sur les sites où le Vison d'Amérique était présent et un seul œuf de cire a été retrouvé avec des marques de canines correspondant à ce prédateur. Si le Vison d'Amérique est indéniablement néfaste pour de nombreuses espèces aviaires (Ferreras & Macdonald, 1999, Opemanis et al., 2001, Nordström et al., 2002), les effets de son introduction sont difficiles à quantifier, et pourraient être moins évidents que supposés.

Dans cette étude, en utilisant des nids artificiels l'impact direct de la prédation par le vison n'a pas été mesuré, mais différentes pressions de prédation ont été comparées, en présence ou en l'absence de ce prédateur. Nous pensons que l'utilisation de ce type de nids n'a pas biaisé nos résultats, d'une part compte tenu des précautions prises lors de la manipulation et de la disposition des nids, et d'autre part car les classes de prédateurs identifiées sont des prédateurs potentiels de nids de Poule d'eau (oiseaux, carnivores). La grande proportion de micromammifères observés n'empêchant pas la visite d'un autre prédateur durant l'intervalle de passage, elle ne biaise pas non plus la proportion de prédation par les autres prédateurs. Des cas de prédation multiples (carnivores et micromammifères) ont d'ailleurs été observés sur certains œufs. De plus, le suivi des nids naturels réalisé parallèlement nous a permis d'observer que les pressions de prédation étaient comparables entre les deux types de nids et de confirmer la difficulté d'identification des prédateurs sans dispositif expérimental.

Nous avons observé que la présence du Vison d'Amérique n'augmentait pas le taux de prédation sur les nids, alors que Ferreras & Macdonald (1999) estiment que 46 à 79% des nichées pourraient être prédatées par cette espèce. Dans notre étude, nous nous sommes

focalisés sur le stade œuf mais il se peut que le vison s'attaque préférentiellement aux jeunes, qui pourraient constituer des proies plus attractives. De plus, l'impact de ce carnivore généraliste et opportuniste dépend de la disponibilité des ressources locales (e.g. Gerell, 1967, Ferreras & Macdonald, 1999). Il est donc probable que sur notre site d'étude, le Vison d'Amérique consomme préférentiellement d'autres proies, comme des poissons ou des petits mammifères. L'étude du régime alimentaire réalisée à partir des contenus stomacaux des animaux recueillis en Bretagne (tableau 12) semble confirmer cette hypothèse d'une consommation majoritaire de petits mammifères.

Tableau 12. Nombre de proies (n) et pourcentage d'occurrence de chaque catégorie de proies identifiées lors de l'analyse du contenu stomacal de 120 Visons d'Amérique collectés en Bretagne. Certains estomacs contenant plus qu'une des catégories, la somme des % est supérieure à 100.

Typre de proie	n	% occurrence
Mammifères	30	25
Oiseaux	2	2
Poissons	7	6
Autres	1	1
Indéterminé	25	21
Estomacs vides	62	52

La prédation par les carnivores a été plus importante sur les sites sans vison. Cette différence pourrait être le fait d'une compétition intraguilde intense sur les sites avec visons. Les interférences entre prédateurs peuvent engendrer une diminution des taux de prédation et donc du risque de prédation (e.g. Griffen & Byers, 2006). Sur les sites d'études retenus pour la présence de visons, des marquages réguliers de loutres ont également été observés. Il est possible que sur nos sites, les interactions entre la loutre et le vison forcent ce dernier à chasser plus sur la berge qu'en limite immédiate de cours d'eau. Les interactions entre le vison et la Loutre d'Europe sont particulièrement intéressantes car dans un premier temps, l'invasion du carnivore exotique était supposée néfaste au maintien des populations de loutres (e.g. Lever, 1978). La Loutre d'Europe a en effet vu ses effectifs et son aire de répartition largement décliner dans la seconde moitié du XXème siècle (MacDonald, 1996, Robitaille & Laurence, 2002). Il est aujourd'hui communément admis que les principales causes de ce déclin sont la destruction des habitats et la pollution (Chanin, 1985, Mason, 1996). Loutres et visons occupent le même habitat et leur régime alimentaire se chevauchent en partie, même si la loutre est considérée comme un prédateur spécialiste piscivore (Mason & Macdonald, 1986, McDonald, 2002). Les attendus théoriques sont que la compétition entre les deux

espèces devrait être favorable à la loutre, cette dernière étant environ sept fois plus grosse que le vison. En effet, lors des agressions entre carnivores, la taille est indicatrice de l'espèce dominante (Palomares & Caro, 1999). Les exemples d'interactions agressives sont cependant peu fréquents dans la littérature (cf. Dunstone, 1993, Macdonald & Harrington, 2003, McDonald et al., 2007). Récemment, McDonald et al. (2007) ont suggéré que le retour de la loutre sur certains secteurs pouvait jouer un rôle non négligeable dans le déclin du vison.

Plusieurs études se sont attachées à comparer le régime alimentaire des deux espèces afin d'appréhender les mécanismes sous-tendant leur coexistence. Clode & Macdonald (1995) ont montré que dans les zones de sympatrie, les deux espèces modifient leur régime alimentaire, mais si la loutre reste dépendante des proies aquatiques, le vison consomme plus de proies terrestres, évitant ainsi la compétition. En Espagne, la compétition par exploitation est plus intense durant l'hiver et, en présence de la loutre, le vison consomme également plus de proies terrestres (Bueno, 1996). Bonesi et al. (2004) ont comparé la variation du régime alimentaire des deux espèces dans le temps, à des densités différentes suite au déclin du vison et au retour de la loutre. Ils ont observé que les deux espèces avaient diversifié leur alimentation mais, en même temps, réduit le recouvrement entre leur régime alimentaire. Comme pour les études précédentes, ces auteurs suggèrent que la compétition en faveur de la loutre oblige le vison à consommer plus de proies terrestres (Bonesi et al., 2004). Ces études s'accordent toutes sur le fait que loutres et visons sont capables de vivre en sympatrie tant que l'abondance des ressources permet au vison de consommer des proies peu exploitées par la loutre. L'hétérogénéité de l'habitat joue donc un rôle important pour la coexistence des deux espèces en permettant au vison d'exploiter d'autres types proies et donc d'éviter les interactions directes (Bonesi & Macdonald, 2004b).

Notre étude expérimentale est le premier travail tentant de quantifier l'impact du Vison d'Amérique sur le succès reproducteur d'oiseaux aquatiques en France. Ce travail souligne l'importance de prendre en considération les relations interspécifiques, et notamment la compétition, dans l'étude des relations prédateurs-proies. Plus particulièrement la compétition interspécifique entre carnivores mène souvent à des agressions directes (Palomares & Caro, 1999) et peut donc avoir des conséquences importantes sur les espèces compétitrices mais également sur les populations proies.

De plus, cette étude met en évidence la difficulté d'appréhender les effets d'un carnivore introduit, au moins à court terme. Si nombre de travaux mentionnent l'impact

particulièrement néfaste du Vison d'Amérique sur la faune autochtone, dans certains cas l'impact de ce petit carnivore est moins évident que présupposé (e.g. Bartoszewicz & Zalewski, 2003, Zchille et al., 2004). Boitani (2001) a suggéré qu'un équilibre pouvait s'être installé entre le Vison d'Amérique et certaines proies autochtones rendant ainsi possible leur coexistence en Grande-Bretagne et en Suède. A long terme cependant, l'impact du Vison d'Amérique peut se faire ressentir même sur des espèces peu prédatées (e.g. Ahola et al., 2006). De plus, si l'impact du Vison d'Amérique semble difficile à quantifier de manière générale, les opérations d'éradication menées en Europe ont souvent conduit à une augmentation des populations de proies (Nordtröm et al., 2003, Ahola et al., 2006), confirmant ainsi le caractère préjudiciable de la présence de cette espèce en Europe.

3.3. Dealing with alien predators: does the presence of feral mink influence bird nesting success?

Manuscrit soumis à la revue Comptes Rendues Biologies

Dealing with alien predators: does the presence of feral mink influence bird nesting success?

L'introduction de prédateurs exotiques: la présence du Vison d'Amérique influence-t-elle le succès reproducteur des oiseaux?

Aline Bifolchi[1], Olivier Pays, Jean-Paul Cormier, Alain Pagano

Université d'Angers, Laboratoire Paysages et Biodiversité, 2 bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France

Tel: 00-33-241-73-53-53
Fax: 00-33-241-73-53-52

1 corresponding author
E-mail address: aline.bifolchi@univ-angers.fr

Abstract

Alien predators represent a major threat to biodiversity and understanding their impact on native preys is of crucial importance for conservation purposes. In France, feral American mink are observed since the 1970s but there has been no attempt to assess their effects on native fauna. We proposed to implement an experimental design using artificial nests to assess whether the presence of mink affect waterbirds nesting success. Artificial experiments have significantly contributed to learn more about nest predation. We also monitored real moorhen nests to take into consideration the efficiency of dummy ones. Our experimental design demonstrated that the presence of feral mink did not increase nest predation. Natural nests allowed us to verify that predation pressures remained the same between real and artificial nests. Our results showed that, as for other alien predators, the effects of mink introduction in Brittany are difficult to quantify and probably less obvious than presumed.
Keywords: alien predators; American mink; *Mustela vison*; nest predation; artificial nests; competition.

Résumé

L'introduction de prédateurs exotiques représente une menace importante pour la biodiversité et la compréhension de leur impact sur la faune autochtone est déterminante pour la conservation de la diversité biologique. En France, des populations férales de Visons d'Amérique sont observées depuis les années 70 mais aucune étude n'a été réalisée pour estimer leurs effets sur la faune autochtone. Nous avons réalisé un protocole expérimental utilisant des nids artificiels pour estimer si la présence du Vison d'Amérique influence le succès reproducteur d'oiseaux aquatiques. L'utilisation de nids artificiels a significativement contribué à la compréhension de la prédation sur les nids. Nous avons parallèlement estimé la prédation sur de vrais nids afin d'appréhender l'efficacité des nids factices. Notre expérimentation a montré que la prédation sur les nids d'oiseaux d'eau n'augmentait pas en présence de visons. Le suivi naturel nous a permis de vérifier que les pressions de prédation étaient équivalentes entre nids réels et artificiels. Nos résultats ont montré que, comme pour d'autres prédateurs introduits, l'impact du vison en Bretagne est difficile à quantifier et probablement moins évident que supposé.
Mots-clés: prédateurs exotiques; Vison d'Amérique; *Mustela vison;* prédation sur les nids; nids artificiels; compétition.

1. Introduction

Introduced predators are commonly recognized to have a strong negative impact on native fauna and theirs effects on prey species could exceed those of native predators [1]. Among aliens, carnivores represent a major threat to native species but their impact is difficult to quantify and interactions with native preys are often unclear [2]. Understanding the way in which exotic predators could affect native populations is therefore of crucial importance for biological conservation purpose [1].

Predation is the most important cause of nesting failures and nest predation has become a focus of many studies (for reviews see [3-4]) as it significantly influences nesting success [5-6]. Patterns of nest predation can vary with environmental factors and/or life history strategies of birds [7]. Indeed, nest site characteristics, nest concealment, parental defence can strongly affect rates of depredation [8-13]. Abundance and diversity of predators as well as incidental predation (where predators find nests by chance while foraging for other items) should also be considered when examining nest predation [14-15].

Nest predation can be investigated either by monitoring natural populations or by using artificial nests. Artificial nest studies may incorporate an array of possible biases, and their use as surrogates for natural nests may provide conflicting results. Several authors have shown that artificial nests do not always mimic patterns of predation on real nests because they do not attract the same predator species [16-19]. Other potential biases introduced with artificial experiments could be nest and egg appearance, nest concealment, lack of parental defence, olfactory cues (review in [3]). Despite these criticisms, a growing number of studies have deduced predation patterns from artificial experiments because it helps to accumulate data when observations of predation *in natura* are difficult. Indeed artificial nests can be useful for comparative purposes and have significantly contributed to learn about nest predation [3, 20-22]. Precautions should however be taken to ensure the realism of artificial

nests [23] for example several authors have highlighted the need to opt for study sites similar to those selected by birds in natural conditions [14, 19].

The American mink was introduced in Europe in the 1920s for the fur industry [24]. Feral mink, escaped from farms, could be the greatest predation threat to biodiversity in Europe [25]. In France, feral mink are observed since the 70s [26], but as far as we know, no studies have attempted to assess the impact of mink predation on native fauna. Many studies have reported the negative effects of this invasive carnivore in other European countries, especially on voles [27-28] and birds [29-31]. Several studies have also attempted to link mink abundance with variations in waterfowl populations [27], [29], [31-33]. However, few authors have tried to quantify the impact of mink predation on the reproductive success of these species. Ferreras & Macdonald [29] have shown the effects of mink on coot and moorhen by comparing the estimated consumed biomass with the total population and production of birds. To improve the method of estimating mink impact, we proposed to implement an experimental design using artificial nests. We focused on predation during the incubation stage of birds, a parameter which has not been taken into account very often for alien predators like mink.

Our main objective was to assess whether the presence of mink influence the nesting success of waterbirds. To achieve this, we first conducted artificial experiments using dummy moorhen nests on a stream where feral mink were present and on a stream where this alien carnivore was not found. Secondly, we monitored real moorhen nests to find out whether they suffered the same predation rates than artificial ones and whether they attracted the same types of predators. Thirdly, to explore the contribution of waterbirds in mink diet, we examined stomach contents of mink collected in the area.

2. Material and methods

86

87 **2.1. Study area**

88 The study was conducted in Western France on two ecologically similar rivers (i.e. sharing
89 the same general characteristics in their upstream and median parts). The Scorff River
90 sheltered mink and otters (3°14'W 48°2'N) whereas in the Don River (1°27'W 47°37'N) the
91 two carnivores were not found. The two rivers ranged from 3 to 20 m in width and averaged
92 <1.5m in depth. The climate of the river basins was temperate and oceanic. The two study
93 sites were located on the Armorican massif (schist and granite) and land-use within these
94 basins was dominated by cultivated lands, woodland areas and few constructed sites. Along
95 the Don river, land-use was devoted to cultivation and pastures whereas along the Scorff
96 river, land-use was principally devoted to pasture. Human-frequentation was low on the two
97 study sites.
98 Mink presence was monitored since 2004 along the Scorff river and its absence along the Don
99 river was checked throughout the study. We did not know the densities of all predators
100 occurring on our two study sites because they are difficult to assess, especially for carnivores.
101 The occurrence of potential nest predators was therefore recorded through direct observations,
102 by searching for scat and tracks and by comparing culling data in the area.
103 Artificial nest experiments and real nest monitoring were conducted simultaneously on both
104 study sites.

105

106 **2.2. Artificial nests**

107 The identification of nest predators is commonly known to be of crucial importance [8, 14].
108 Artificial experiments using wax eggs could help ensure predator determination, especially
109 when it is critical in natural conditions because several species share similar patterns of nest
110 predation [34].

Artificial nests were made of dry vegetation (*Molinia coeralea*), resembling the nest of moorhens in size and appearance. Dummy nests were placed out along the riverbanks of the two rivers, at less than 1 m from water. To increase accuracy, we took into consideration most of factors which have been reported to differ between real and artificial nests: egg size, egg colour, nest spacing, nest appearance and especially scent. The nests were laid on the ground at least 250 m apart from each other, mimicking natural nest placement of moorhens. We placed all nests with equal concealment (i.e. not visible from the bank). In each nest we placed two eggs, one of which was a wax egg (natural egg shells filled with wax) tied to the surrounding vegetation with a thin wire to prevent removal by predators. We used both small hen eggs (*Gallus gallus*) and partridge eggs (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*) which resembled the moorhen ones. Eggs were manipulated with gloves and were stored outdoors prior to the experiments. We placed coot scent on eggs before placing them in the nest. The content of the nest was checked on the third, sixth and ninth day after placement [35]. A nest was considered to have been predated if either type of egg was missing or damaged. When this event occurred, the nest was removed to avoid further predation (i.e. predators could become used to the nests). At the last checking, all remaining eggs and nests were removed from the area. Beak or tooth marks observed on paraffin eggs allowed us to allocate predators to a group of species: birds (corvids), small carnivores or small mammals. Nest predators were identified by examining the eggshells and by looking for additional signs found around the nest.

We followed Stahl et al. [36] and measured paired-bite marks left on wax eggs to diagnose carnivore predation. Moreover, thanks to our collections of mink skulls we estimated that canines are spaced 9.81 mm ± 0.52 apart for females (n=28) and 11.05 mm ± 0.99 apart for males (n=38). We then considered that the predator was probably a mink when canine marks measured approximately 9-12 mm apart. When we could not assign marks on eggs to a group

of predators they were classified as "unknown" and when eggs had disappeared without any signs they were classified as "missing".

The experiments were repeated three times throughout the breeding season of moorhens (March, April and May) and nests were placed at the same location for each repetition. Artificial nests presented in March were not considered in statistical analyses because their fate was uncertain due to important elevation of water levels during the experiments.

2.3. Real nests

The number of breeding birds on the two study areas was estimated during the reproductive period, from March to July. Riverbanks were prospected both by walking along the bank and using a fishing boat to minimise trouble. The use of the boat allowed us to approach the nests without leaving trails which could have attracted the predators. Nests were located by searching for behavioural cues from adults and potential nest sites. Nests were visited every 7-10 days [29]. We recorded the nest location, number of eggs, exposure days and fate (successful or destroyed by predators). A nest was considered to be successful when at least one egg hatched. On the site with mink, most of the real moorhen nests were essentially found on marshes and ponds around but no directly along the river so they were not taken into account for statistical analyses.

2.4. Mink diet

120 carcasses of mink collected in the area were used in this study. Mink diet was determined by exploring stomach contents. Stomachs were washed out separately through a 1.5 mm sieve. To help understand mink impact on birds, we have presented partial results here, i.e. items were classed by categories of preys (mammals, birds, fish, etc.). Results are presented as percentage of occurrence (number of stomachs containing the item to the total number of

stomachs) [37-38]. As some stomachs could contain several items, percentages did not sum to 100.

2.5. Statistical analyses

In order to analyse predation rates on artificial nests, we used chi-square tests comparing observed and expected predation events by categories of predators (i.e. carnivores, other predators, unknown) on each site. We did not know the densities of predators, therefore the expected numbers of predation events were estimated under the assumption that all categories of predators have an equal chance to predate the nest. We calculated the daily survival rates of artificial and natural nests of moorhens by using the Mayfield method [39], and the associated standard errors [40]. The daily survival rates were calculated during the egg stage for natural nests to allow comparisons with artificial experiments.

3. Results

3.1. Potential nest predators

The following potential nest predators were directly observed: foxes (*Vulpes vulpes*), domestic cats (*Felis catus*), crows (*Corvus corone*), magpies (*Pica pica*), jays (*Garrulus glandarius*), and snakes. Tracks and/or faeces of polecat (*Mustela putorius*), pine marten (*Martes martes*), and stone marten (*M. foina*) were also found. These species were considered to be present when at least one track/scat was found. The presence of carnivorous fish like northern pike (*Esox lucius*) was also noted on the two rivers. Trapping data were therefore used as an index of presence (+) or absence (-) of rodents and carnivores (table 1) and confirmed our field observations on the two study sites.

3.2. Artificial nests

Altogether, 39% and 64% of artificial nests were depredated on sites with and without mink respectively. Categories of predators did not differ significantly on the site without mink (χ^2=3.5, p=0.17) whereas carnivores were significantly less important than other types of predators on the site with mink (χ^2=5.8, p=0.05) (figure 1). On the two rivers, a large number of predators identified were small mammals, followed by carnivores (figure 2). Contrary to our assumption, most of the carnivore predation events occurred on the site without mink. Most of paired-bite marks on wax eggs measured less than 13 mm. Besides, with the exception of two cases of canid predation, all identified carnivores were mustelids (see [36]). We diagnosed potential mink predation in only one case. A substantial proportion of predators remained unknown (29%) either because egg marks were unidentified or because eggs disappeared (figure 2).

The respective daily survival probabilities (± SE) of artificial nests on sites with and without mink were 0.951 ± 0.010 and 0.912 ± 0.014 (table 2). Consequently, the probabilities of a nest survived through the incubation period (21 days for moorhens) were 0.346 and 0.143 respectively.

3.3. Real nests

Eleven natural nests were depredated (47.8%) during the incubation stage (table 2). We found no signs of predators in these nests; the eggs were simply missing except in three nests. In the first case a mustelid left a scat in the nest. In the second, a moorhen was found dead near the empty nest with bite marks on the neck, therefore potentially killed by a mustelid. In the last case, the nest was totally destroyed. The daily survival probability (± SE) of natural nests was 0.911 ± 0.026 (table 2). Thus, the probability of a nest surviving through the incubation period was 0.142.

3.4. Mink diet

A large proportion of stomachs were either empty (52%) or contained unidentified material (21%) (table 3). In most cases, identification was impossible because there were no bones, hairs nor feathers and the sample was damaged.

Among stomachs where the contents were identified, mammals were the most important prey items, occurring in 25% of the stomachs. Birds, fish and other preys (invertebrates) constituted a tiny part of the samples. Surprisingly, we found neither amphibians nor molluscs in stomach contents.

4. Discussion

4.1. Dealing with alien predators

Alien predators represent a major threat to biodiversity, but the mechanisms underlying declines in native species after invasions are still unclear [41]. Introduced predators do not affect terrestrial, marine or freshwater systems in the same way, reflecting differences in prey naiveté toward novel predators [42]. Investigating how native species respond to the introduced predator could therefore be useful to manage efficient conservation strategies [43]. Interactions between native and alien predators are also of crucial importance because exotic species can affect the whole community structure [44-45]. Recently, in their review, Salo et al. [1] have highlighted that the impact of alien predators could exceed those of native predators. The introduction of American mink in Europe illustrates this point, because the alien carnivore seems to interact differently with native preys than do the endangered European mink (*Mustela lutreola*) [2].

This study is the first ever to assess whether the presence of feral mink influence bird nesting success in Western France. Feral mink have undeniably known to be detrimental to native breeding birds [29, 31, 32, 46], however our results show that the effects of their introduction in Brittany are difficult to quantify and less obvious than presumed, at least as far as otter co-occurrence is concerned.

4.2. Artificial experiments

In this study, the use of artificial *vs*. natural nests was to improve accuracy in predator identification and to limit other effects than the predation pressure on nests [47]. Therefore, we did not measure the direct impact of mink predation, but compared different predation pressures by using artificial nests. The accuracy of artificial nests to indicate predation rates of natural nests is controversial mainly because the predators attracted to artificial nests could have little impact on the survival of natural nests [16-17]. However, in this study, all identified predators of artificial nests (figure 2) were potential predators of moorhen ones, with the exception of small rodents which could be poor predators of moorhen nests with parental defence. The fact that small rodents were the dominant identified predators of artificial nests is probably because all the nests were placed on the ground [20] and could reflect high densities of small rodents in relation to other predators. However, even if this study overestimated predation by small rodents, it does not bias our results of carnivore depredation because carnivores can predate eggs already gnawed by rodents during the interval of the visits. Multi-predator visits have been observed during our study where some wax eggs wore both canid and rodent marks (although it could not be determined which one was the first predator).

Natural nest monitoring conducted simultaneously with the artificial experiments allowed us 1) to confirm that predation identification is extremely difficult in natural conditions and 2) to

show that predation pressures are nearly the same between real and artificial nests. One possible remaining bias could be the absence of parental activity on artificial nests. However, parental activity can either attract or deter nest predators and can consequently have positive or negative effects on nest survival [9-10]. We therefore conclude that artificial nests provide useful information on relative predation patterns, and thereby suppose that other mechanisms (e.g. strong competition between carnivore predators) occur to explain the difference between the study sites.

4.3. Mink diet

Our experimental design demonstrated that the presence of feral mink did not increase nest predation. The impact of mink predation in our study is lesser than that found by Ferreras and MacDonald [29] who estimated that 46-79% of moorhen clutches could be predated by mink. We used artificial nests to focus strictly on the incubation stage although mink predation could affect mostly the nestling stage (i.e. mink could be more attracted to nestlings than eggs). We hypothesize that the impact of mink on nesting success of waterbirds could probably be less important than supposed, probably depending on local resources. Nest predation rates are altered by the abundance of alternative food [48]. The American mink is an opportunistic species and the availability of prey species could strongly influence its potential impact depending on habitats [49]. It is, therefore, possible that in our study site mink essentially prey on small rodents or rabbits. We observed a higher proportion of eggs gnawed by small rodents along the river without mink which could reflect higher densities of rodents (in the absence of the alien predator). Moreover, regarding culling data, muskrats, which are preys of mink, seem to be more abundant on sites where this alien predator is absent (21 versus 2 captures in 2006, *Fédération des chasseurs du Morbihan et de Loire-Atlantique*, unpublished data). In fact, small mammals are commonly preyed on by mink and

could represent a significant part of its diet [38]. These results are congruent with those of mink dietary habits observed in the area where small mammals were the main preys. Alternative preys seem to play an important role in the patterns of predation we observed, as did Salek et al. [47]. Hence, a further investigation on small mammal densities on our study sites could be useful to assess this hypothesis.

The fact that mink were poor predators of dummy moorhen nests can also be explained by the presence of sympatric otters along the Scorff river, and therefore by intraguild competition. Nest predation is determined by the abundance of potential nest predators and their foraging behaviour [14]. Interference between predators can decrease predation rates and thus predation risk [50]. The interference competition between otters and mink could lead to an exacerbated predation of more terrestrial preys by mink [51]. Otters seem to present little threat to ground-nesting birds, because they are specialist predators and more than 80% of their diet consists in fish [52]. Bonesi et al. [51] have shown that in a context of otter release, mink 1) decreased in numbers and 2) shifted their diet from aquatic to terrestrial preys like mammals or birds, at least during winter. It is possible that in our study area, the interference competition between mink and otters affects predation patterns, and forces mink to hunt preys far away from the water.

4.4. Predator identification

Our results cast doubt over the identification of predators from nest remains as already claimed by Larivière [34]. Although some species can easily be recognised in particular areas (e.g. [31]), inferences about predator identification based on nest remains should be avoided. In our study, most of the predators of natural nests stole eggs without leaving marks. Artificial nest experiments, using wax eggs tied to the surrounding vegetation, allowed us to improve predator identification. However, despite this experimental design, a considerable number

(29%) of predators still remain unknown either because of unidentifiable marks or because the predators removed the second egg without leaving marks. Predator identification based on natural nest remains when nothing helps ensure to retain tracks or marks seems to be perilous. This is particularly true for opportunistic predators like mink which can destroy nests using several different methods [34]. Clearly, in our case, it was not possible to identify predators of natural moorhen nests without cameras. Even when the identification of nest predators is limited to certain groups of species, risks of confusion and/or misidentification can be high. For example, several authors argued that when eggs are removed without leaving behind eggshells or marks, predation is allocated to mustelids or snakes. This is partly true but, to us, predators like foxes or jays cannot be dismissed. Further information and relevant data should probably be included in studies where predator identification is based on natural nests. Moreover, further information is also needed on predator assemblages and relationships between potential predators, a point of crucial importance to investigate nest predation. Besides, it is difficult to consider predator-prey relationships without exploring putative competition between predators. Particularly, more research is needed on the possibility for native prey species to respond to the introduction of alien predators and then on the possibility for some communities to resist the impact of invaders.

Acknowledgements

We are grateful to field assistants V. Pauletto and E. Philippe. We thank T. Delhorme and S. Sourice for technical help and support and the Fédération des chasseurs du Morbihan et de Loire-Atlantique for carnivore trapping data. We also thank T. Lodé and J. Haury for their advices. We gratefully acknowledge M. Krishnakumar for her helpful comments on an earlier version of the manuscript. The Region Bretagne and the Conseil Général du Morbihan funded this study.

References

[1] Salo P., Korpimäki E., Banks P.B., Nordström M., Dickman C.R., Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. Proc. R. Soc. B 274 (2007) 1237-1243.

[2] Macdonald D.W., Thom M.D., Alien carnivores: unwelcome experiments in ecological theory, in: Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D.W., Wayne R.K. (Eds.) Carnivore Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, 2001, pp 93-122.

[3] Major R.E., Kendal C.E., The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. Ibis 138 (1996) 298-307.

[4] Batáry P., Báldi A., Evidence of Edge Effect on Avian Success. Conserv. Biol. 18 (2004) 389-400.

[5] Martin T.E., Nest predation among vegetation layers and habitats types: revising the dogmas. Am. Nat. 141 (1993) 897-913.

[6] Lahti D.C., The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. Biol. Conserv. 99 (2001) 365-374.

[7] Martin T.E., Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. Ecol. Monogr. 65 (1995) 101-127.

[8] Rangen S.A., Clark R.G., Hobson K.A., Influence of nest-site vegetation and predator community on the success of artificial songbird nests. Can. J. Zool. 77 (1999) 1676-1681.

[9] Martin T.E., Scott J., Menge C., Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. Proc. R. Soc. Lond. 267 (2000) 2287-2293.

[10] Weidinger K., Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. J. Anim. Ecol. 71 (2002) 424-437.

[11] Maina G.G., Jackson W.M., Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. Biol. Conserv. 111 (2003) 161-169.

360 [12] Batáry P., Winkler H., Báldi A., Experiments with artificial nests on predation in reed
361 habitats. J. Ornith. 145 (2004) 59-63.
362 [13] Nordström M., Laine J., Ahola M., Korpimaki E., Reduced nest defense intensity and
363 improved breeding success in terns as responses to removal of non-native American mink.
364 Behav. Ecol. SocioBiol. 55 (2004) 454-460.
365 [14] Pärt T., Wretenberg J., Do artificial nests reveal relative nest predation risk for real nests?
366 J. Avian Biol. 33 (2002) 39-46.
367 [15] Githiru M., Lens L., Cresswell W., Nest predation in a fragmented Afrotropical forest:
368 evidence from natural and artificial nests. Biol. Conserv. 123 (2005) 189-196.
369 [16] Zanette L., What do artificial nests tells us about nest predation? Biol. Conserv. 103
370 (2002) 323-329.
371 [17] Burke D.M., Elliott K., Moore L., Dunford W., Nol E., Phillips J., J. Holmes J.,
372 Freemark K., Patterns of Nest Predation on Artificial and Natural Nests in Forests. Conserv.
373 Biol. 18 (2004) 381-388.
374 [18] Thompson F.R., Burhans D.E., Differences in Predators of Artificial and Real Songbirds
375 Nests: Evidence of Bias in Artificial Nest Studies. Conserv. Biol. 18 (2004) 373-380.
376 [19] Robinson W.D., Styrsky J.N., Brawn J.D., Are artificial bird nests effective surrogates
377 for estimating predation on real bird nests? A test with tropical birds. Auk 122 (2005) 843-
378 852.
379 [20] Söderström B., Pärt T., Rydén J., Different nest predator faunas and nest predation risk
380 on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. Oecologia 117
381 (1998) 108-118.
382 [21] Mezquida E.T., Marone L., Are results of artificial nest experiments a valid indicator of
383 success of natural nests. Wilson Bull. 115 (2003) 270-276.

384 [22] Báldi A., Batáry P., Nest predation in European reedbeds: different losses in edges but
385 similar losses in interiors. Folia Zool. 54 (2005) 285-292.
386 [23] Opermanis O., Appearance and vulnerability of artificial duck nests to avian predators. J.
387 Avian Biol. 35 (2001) 410-415.
388 [24] Dunstone N., The Mink, T. & A.D. Poyser, London, 1993.
389 [25] Moore N.P., Roy S.S., Helyar A., Mink (*Mustela vison*) eradication to protect ground-
390 nesting birds in the Western Isles, Scotland, United Kingdom. N. Z. J. Zool. 30 (2003) 443-
391 452.
392 [26] Phelipot P., Un nouvel occupant en Bretagne: le vison d'Amérique. Penn ar Bed 83
393 (1974) 245-247.
394 [27] Halliwell E.C., Macdonald D.W., American mink *Mustela vison* in the upper Thames
395 catchment: relationship with selected prey species and den availability. Biol. Conserv. 76
396 (1996) 51-56.
397 [28] Banks P.B., Norrdahl K., Nordström M., Korpimäki E., Dynamic impacts of feral mink
398 predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. Oikos 105
399 (2004) 79-88.
400 [29] Ferreras P., Macdonald D.W., The impact of American mink *Mustela vison* on water
401 birds in the upper Thames. J. Appl. Ecol. 36 (1999) 701-708.
402 [30] Nordström M., Korpimäki E., Effects of island isolation and feral mink removal on bird
403 communities on small islands in the Baltic Sea. J. Appl. Ecol. 73 (2004) 424-433.
404 [31] Opermanis O., Mednis A., Bauga I., Duck nests and predators: interaction, specialisation
405 and possible management. Wildl. Biol. 7 (2001) 87-96.
406 [32] Bartoszewicz M., Zalewski A., American mink, *Mustela vison* diet and predation on
407 waterfowl in the Slonsk Reserve, Western Poland. Folia Zool. 52 (2003) 225-238.

[33] Kauhala K., Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. Folia Zool. 53 (2004) 367-378.

[34] Larivière S., Reasons why predators cannot be inferred from nest remains. Condor 101 (1999) 718-721.

[35] Timsit O., Clergeau P., Densité de corvidés (Corvidae) et prédation de nids artificiels en relation avec la structure du paysage. Game Wildl. 15 (1998) 151-165.

[36] Stahl P., Ruette S., Gros L., Predation on free-ranging poultry by mammalian and avian predators: field loss estimates in a French rural area. Mammal Rev. 32 (2002) 227-234.

[37] Hammershøj M., Thomsen E.A., Madsen A.B., Diet of free-ranging American mink and European polecat in Denmark. Acta Theriol. 49 (2004) 337-347.

[38] Jedrzejewska B., Sidorovitch V.E., Pikulik M.M., Jedrzejewski W., Feeding habits of the otter and the American mink in Bialowieza Primeval Forest (Poland) compared to other Eurasian populations. Echography 24 (2001) 165-180.

[39] Mayfield H.F., Suggestions for calculating nest success. Wilson Bull. 87 (1975) 456-466.

[40] Johnson D.H., Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. Auk 96 (1979) 651-661.

[41] Short J., Kinnear J.E., Robley A., Surplus killing by introduced predators in Australia – evidence for ineffective anti-predator adaptations in native prey species. Biol. Conserv. 103 (2002) 283-301.

[42] Cox J.G., Lima S.L., Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. Trends Ecol. Evol. 21 (2006) 674-680.

[43] Whitlow W.L., Rice N.A., Sweeney C., Native species vulnerability to introduced predators: testing an inducible defense and a refuge from predation. Biol. Inv. 5 (2003) 23-31.

[44] Zavaleta E.S., Hobbs R.J., Mooney H.A., Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends Ecol. Evol. 16 (2001) 454-459.

433 [45] Roemer G.W., Donlan C.J., Courchamp F., Golden eagles, feral pigs, and insular
434 carnivores: How exotic species turn native predators into prey. Proc. Natl. Acad. Sci. 99
435 (2002) 791-796.
436 [46] Nordström M., Högmander J., Nummelin J., Laine J., Laanetu N., Korpimaki E.,
437 Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced
438 American mink. Ecography 25 (2002) 385-394.
439 [47] Sálek M., Svobodova J., Bejcek V., Albrecht T., Predation on artificial nests in relation
440 to the numbers of small mammals in the Krusné hory Mts, The Czech Republic. Folia Zool.
441 53 (2004) 312-318.
442 [48] Schmidt K.A., Whelan C.J., Nest placement and mortality: is nest predation a random
443 event in space and time? Condor 101 (1999) 916-920.
444 [49] Gerell R., Food selection in relation to habitat in mink (*Mustela vison* Schreber) in
445 Sweden. Oikos 18 (1967) 233-246.
446 [50] Griffen B.D., Byers J.E., Intraguild predation reduced redundancy of predator species in
447 multiple predator assemblage. J. Anim. Ecol. 75 (2006) 959-966.
448 [51] Bonesi L., Chanin P., Macdonald D.W., Competition between Eurasian otter *Lutra lutra*
449 and American mink *Mustela vison* probed by niche shift. Oikos 106 (2004) 19-26.
450 [52] Mason C., Macdonald S., Otters: ecology and conservation, Cambridge Univ. Press,
451 Cambridge, 1986.

List of figures and tables

Figure 1. Number of observed (black bars) and expected (white bars) predation events by carnivores, other predators or undetermined predators (unknown marks or missing eggs) on artificial nests presented on sites with or without mink.

Figure 2. Rates of predation (depredated nests/distributed nestsx100) by carnivores, birds, small mammals, or undetermined predators (unknown marks or missing eggs) on artificial nests placed on sites with (white bars) or without mink (black bars).

Table 1. Carnivore presence (+) or absence (-) deduced from trapping data on sites with (Scorff river) or without (Don river) mink.

Table 2. Daily survival rates (DSR) and associated standard errors (SE) of artificial nests placed on sites with (Scorff river) or without (Don river) mink, and of natural nests placed on the site without mink.

Table 3. Number of items (n) and relative occurrence (%) of each prey categories (mammals, birds, fish and other preys) in 120 mink stomachs collected in Brittany, Western France. Some guts contained more than one prey item, therefore the percentages do not sum to 100.

Figure 1

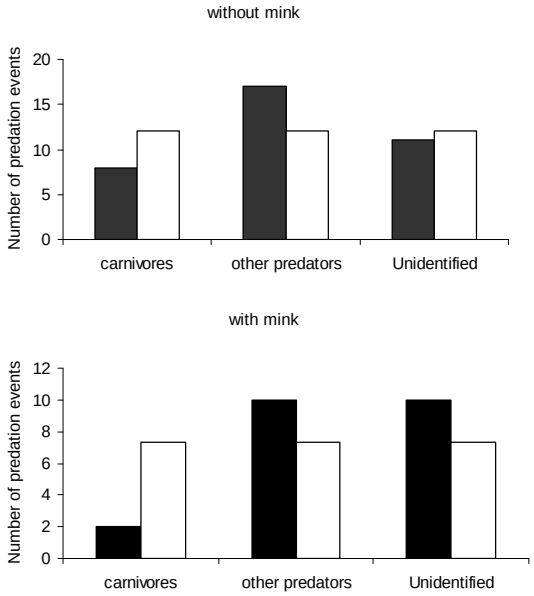

without mink
Number of predation events
20
15
10
5
0
carnivores
other predators
Unidentified
with mink
Number of predation events
12
10
8
6
4
2
0
carnivores
other predators
Unidentified

Figure 2

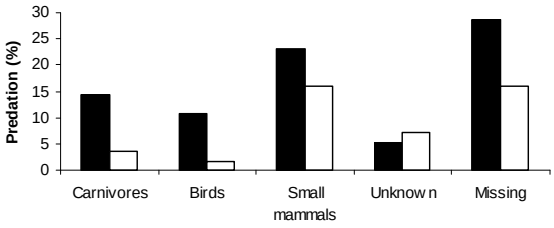

Predation (%)
30
25
20
15
10
5
0
Carnivores
Birds
Small mammals
Unknown
Missing

Table 1

Mammal occurrence									
Site	Carnivores							Rodents	
	A. mink	otter	polecat	stone marten	pine marten	weasel	fox	coypu	muskrat
Scorff	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Don	-	-	+	+	-	-	+	+	+

Table 2

Site	Number of nests	Number of nest-days	DSR ± SE	% losses
Scorff - artificial nests	56	446	0,951 ± 0,010	39,3
Don - artificial nests	56	407	0,912 ± 0,014	64,3
Don - natural nests	15	124	0,911 ± 0,026	47,8

Table 3

Food item	**n**	**% occurrence**
Mammals	30	25
Birds	2	2
Fish	7	6
Others	1	1
Unidentified material	35	29
Empty	62	52

4. ESTIMATION DE LA DISPERSION ET FONCTIONNEMENT GENETIQUE DES POPULATIONS FERALES DE VISON D'AMERIQUE COMPARAISONS AVEC LES POPULATIONS ISSUES DU BERCEAU D'ORIGINE

4.1. Introduction

Parmi les étapes majeures du processus invasif, la phase d'établissement correspond à la survie et à la naturalisation des individus introduits (Richardson et al., 2000). Durant cette phase, l'espèce allochtone va faire face à de nouvelles pressions de sélection: les individus introduits doivent donc être capables d'assurer le maintien durable de la population en dépit de processus démographiques et génétiques pouvant intervenir sur les populations de petite taille (Sakai et al., 2001). En effet le nombre initial d'individus introduits est souvent faible et la population introduite est susceptible de subir un fort effet de fondation* (l'astérisque renvoie à la définition du terme en Annexe 4), c'est-à dire qu'elle est susceptible d'avoir une faible variabilité génétique* ou que certains allèles* y sont représentés à forte ou faible fréquence. De plus, la dérive génétique* qui s'ensuit et la possibilité d'accouplements consanguins* dans les populations de petite taille accentuent encore la perte de variabilité génétique (Allendorf & Lundquist, 2003). Comment en dépit de ces processus, les espèces introduites arrivent-elles à s'adapter à leur nouvel environnement?

En dépit du nombre grandissant d'études sur le caractère invasif des populations de Visons d'Amérique en Europe, il n'existe pas, à notre connaissance, d'études portant sur la structure génétique des populations férales. Dans ce contexte d'introduction, il est pourtant extrêmement intéressant d'étudier la variabilité génétique de ces populations. En effet, une différenciation génétique est attendue entre les fermes d'élevage résultant de multiples introductions d'animaux d'origine diverses ainsi que de la sélection et la dérive génétique se produisant à l'intérieur de chaque élevage. Les populations férales sont issues du croisement dans la nature d'individus échappés d'élevages ou délibérément relâchés. Des effets fondateurs sont susceptibles d'accroître la différenciation génétique entre ces populations nouvellement créées. A l'inverse, la migration*, c'est-à-dire les mouvements intra-populationnels d'individus, a tendance à homogénéiser les fréquences alléliques et limite la différenciation. Dans les populations naturelles, la dispersion est cependant limitée et les flux

géniques* tendent à diminuer lorsque la distance géographique augmente, accroissant ainsi la différenciation génétique entre les individus. C'est le processus d'isolement par la distance* (IBD) décrit par Wright (1943).

Dans la nature, la rencontre d'animaux provenant de pools génétiques différenciés peut engendrer une augmentation de la variabilité génétique et du potentiel adaptatif de l'espèce (Ellstrand and Schierenbeck, 2000, Kolbe et al., 2004). Lors d'introductions multiples d'individus d'origines diverses, la diversité génétique des populations introduites est susceptible d'être égale ou plus importante que celle présente dans les populations d'origine (e.g. Genton et al., 2005). Dans le cas de l'introduction du Vison d'Amérique en Europe, l'étude de la structuration et de la variabilité génétique des populations férales est donc d'une importance capitale pour appréhender le devenir de ces populations.

En Bretagne, nous nous sommes dans un premier temps intéressés aux potentialités de dispersion de l'espèce en réalisant un suivi par radiotélémétrie. Nous avons ensuite analysé la variabilité génétique introduite en Europe *via* les élevages et évalué la structuration des populations dans un but de gestion à long terme de l'espèce.

4.2. Etude des déplacements de *M. vison* en Bretagne

4.2.1. Introduction

Le Vison d'Amérique est susceptible d'utiliser tous types de milieux aquatiques, y compris les zones littorales (Bonesi et al., 2000). Selon Yamaguchi et al. (2003), l'espèce se rencontre essentiellement dans les habitats boisés où l'abondance de lapins est forte, évitant les habitats ouverts proches des activités agricoles. Comme la plupart des Carnivores, le Vison d'Amérique est une espèce territoriale solitaire (Dunstone, 1993). Les domaines vitaux suivent le linéaire des cours d'eau, un mâle exploitant environ 6 km de berge contre 2 km en moyenne pour les femelles (Yamaguchi & Macdonald, 2003, Yamaguchi et al., 2003). L'organisation spatiale des populations est basée sur la territorialité intrasexuelle et le domaine vital d'un mâle recouvre en général celui de plusieurs femelles (Yamaguchi et al., 2004). Comme chez la plupart des Mustelidés, la répartition des femelles est ressource-dépendante, tandis que celle des mâles dépend de celle des femelles (Johnson et al., 2000).
Pendant la saison de reproduction, les mâles ont tendance à quitter leur territoire en quête de femelles. De même, lors de leur émancipation, les jeunes quittent le territoire maternel en quête d'un nouveau territoire vacant (Gerell, 1970, Dunstone, 1993). Des études radiotélémétriques ont montré que lors de ces périodes, les capacités de dispersion du Vison d'Amérique sont élevées: 21 et 45 km parcourus respectivement par deux mâles en Suède (Gerell, 1970), 20 km pour un mâle en Finlande (Niemimaa, 1995). Des flux de gènes importants liés aux déplacements des individus pendant ces périodes sont donc potentiellement attendus.

Afin d'analyser les déplacements effectués par le Vison d'Amérique, un protocole de capture des animaux a été mis en place en vue d'un suivi par radiotélémétrie. Le but de cette étude, complémentaire à l'étude de la structuration génétique présentée dans le chapitre suivant, est de connaître les capacités de dispersion de *M. vison* en Bretagne.

4.2.2. Matériel et Méthodes

Les captures et suivis des animaux par radiotélémétrie ont été réalisés sur des cours d'eau appartenant aux bassins versants du Scorff et du Blavet, dans le département du Morbihan

(figure 26). Ces cours d'eau sont caractérisés par des eaux fraîches (6-20°C), acides (pH 6,7) et bien oxygénées. Le paysage agraire est dominé par des prairies pâturées (l'agriculture est dominée par l'élevage bovin-lait et quelques élevages hors-sols) et les cultures légumières restent généralement secondaires (plus de 40% des terrains ne sont pas cultivés) (Anonyme, 2004b).

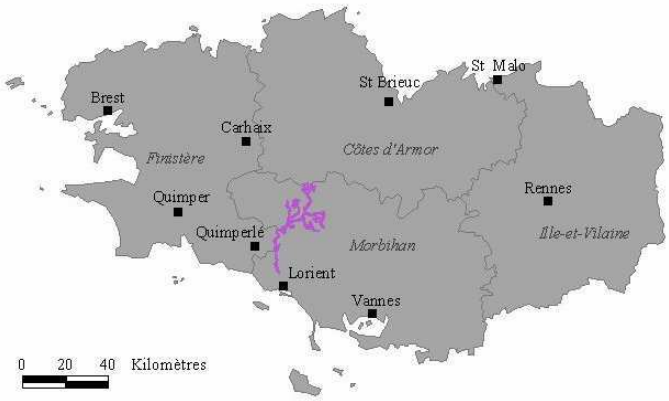


Figure 26. Localisation géographique du site Natura 2000 (bassins versants du Scorff, de la Sarre et du Brandifrout) sur lequel ont été disposés les cages-pièges (Source: syndicat de bassin du Scorff).

La capture et la manipulation des animaux ont été réalisées suivant les recommandations de Yamaguchi et al. (2002). Les animaux ont été capturés à l'aide de « boîte-pièges » (20x20x60 cm) (figure 27) appâtées avec des poussins morts ou des poissons.
Ce type de piège sélectif permet de capturer les animaux vivants, et permet donc de relâcher toute autre espèce prise. Les pièges ont été situés à proximité des cours d'eau, à des endroits a priori favorables souvent matérialisés par des traces de passages répétés d'animaux dans la végétation. Chaque boîte-piège a été relevée tous les matins durant chaque période de piégeage, conformément à la législation.

En 2004, 20 pièges, répartis sur trois cours d'eau, et espacés entre eux de 200 mètres environ, ont été laissés en place pendant de longues périodes (3-4 mois). En 2005, le protocole de capture a été modifié afin de pouvoir couvrir une part plus importante du réseau hydrographique, et 20 pièges supplémentaires ont été utilisés. Les pièges ont été cette fois espacés d'1 km environ et laissés en place durant 10 nuits consécutives. Après chaque capture d'un carnivore (sauvage ou domestique), les pièges ont été nettoyés et désinfectés au Virkon® 1%.

Figure 27. A) type de cage-piège utilisé pour la capture sélective des animaux, B) à F) anesthésie gazeuse de l'animal et mise en place du collier émetteur en vue du suivi par radiotélémétrie, G) réveil en cage de contention (photos A. Bifolchi).

Les animaux capturés ont été anesthésiés avec l'aide d'un vétérinaire, soit par injection, soit par anesthésie gazeuse. Des mesures morphométriques ont été effectuées: masse corporelle, longueur du corps (du bout du museau à la première vertèbre caudale), longueur de la queue (de la première à la dernière vertèbre caudale), longueur du pied postérieur. La présence de parasites et/ou de blessures a également été notée. La dentition a été examinée afin d'estimer l'âge par l'usure des canines. Le sexe et le statut reproducteur (examen de la vulve et des mamelles chez les femelles) des animaux ont également été notés.

Les animaux ont été marqués individuellement par un transpondeur sous-cutané (Pet ID FDXB ISO, 12 mm) et équipés d'un collier émetteur (TW3, 148 MHz, Biotrack, UK, 8g). L'émission du signal était reçue grâce à un récepteur (Biotrack Sika Receiver) couplé à une antenne unidirectionnelle (type YAGI, 3 éléments). L'animal était relâché sur son lieu de capture une fois totalement réveillé.

La localisation de l'animal a été estimée grâce à la méthode de la triangulation qui consiste à localiser l'animal au plus près depuis trois points, la localisation exacte se trouvant à l'intersection de ces trois directions. L'heure, le lieu du point de réception, la qualité de la réception du signal, l'observation éventuelle de l'animal, le type de milieu et la position GPS ont été notés.

Deux types de suivi ont été réalisés. Le Vison d'Amérique ayant un rythme d'activité essentiellement nocturne (Gerell, 1969, Lodé, 1991, Niemimaa, 1995), un premier suivi a consisté à effectuer la majorité des localisations de nuit, entre 18h et 6h du matin, à raison d'une localisation toutes les deux heures. Un second type de suivi a consisté à réaliser les localisations durant la journée afin de connaître l'emplacement des gîtes diurnes.

Selon Birks & Linn (1982) deux localisations par jour suffisent à déterminer le domaine vital d'un Vison d'Amérique. De plus, d'après cette étude, il semblerait que 80% du domaine vital de l'animal soit découvert après moins de cinq jours de suivi et la totalité en moins de dix jours (Birks & Linn, 1982). La taille du domaine vital (exprimée en longueur de cours d'eau) a été assumée à la distance entre la localisation (ou la capture) la plus en amont et celle la plus en aval (Yamaguchi & Macdonald, 2003). Les distances ont été calculées avec le logiciel MapInfo Professional 7.8.

4.2.3. Résultats et discussion

Entre mars 2004 et mai 2005, un total de 4384 nuits-pièges (nombre de pièges x nombre de nuits) a été réalisé (figure 28). Sept Visons d'Amérique ont été capturés durant les différentes sessions, soit un succès de capture de 1,6‰. A titre d'exemple, le taux moyen de réussite du piégeage de Visons d'Amérique enregistré en 2003/2004 sur cinq départements du sud-ouest de la France était de 1,3‰ (38828 nuits-pièges effectives grâce à un réseau de plus de 200 piégeurs) (GREGE, 2004) et de 2,1‰ en 2005/2006 (21251 nuits-pièges effectives) (GREGE et Mission Vison d'Europe, 2006).

Seules des femelles ont été capturées dont la masse corporelle moyenne était de 627 ± 89 grammes.

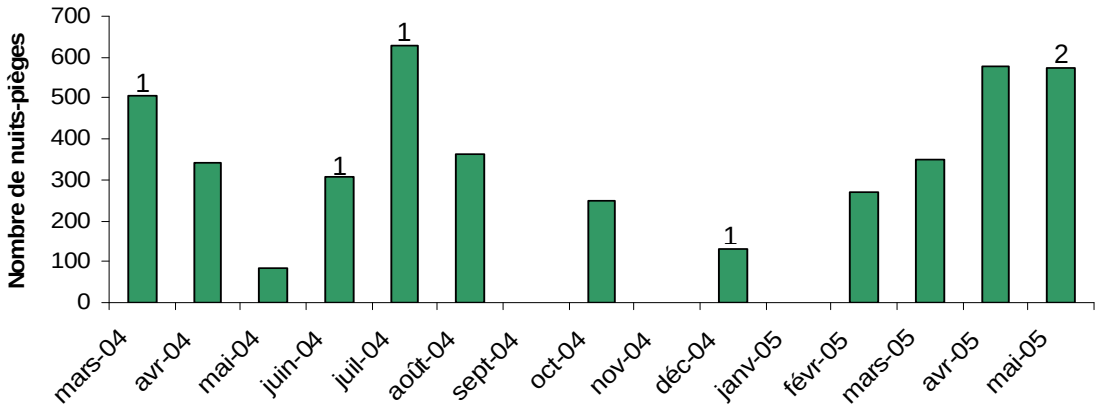


Figure 28. Evolution du nombre de nuits-pièges en fonction du temps. Le chiffre indiqué au-dessus des barres indique le nombre de Visons d'Amérique capturés.

Sur les sept animaux capturés, trois sont morts suite à leur capture. Il s'agissait de trois femelles, deux d'entre elles ne semblait pas en très bonne condition physique (510 et 650g) et la troisième, allaitante, s'était considérablement blessée à l'intérieur du piège.
Suite à des défaillances techniques, antenne et colliers ont du être remplacés en cours d'étude. Le protocole de suivi (plus de 5 jours de suivi (Birks & Linn, 1982)) n'a pu être mis en place que pour deux individus vu le faible nombre de captures réalisées, la mortalité lors de ces captures, et l'état de fonctionnement du matériel.

Pour l'une des femelles vingt-quatre localisations ont été réalisées et les résultats du suivi télémétrique, bien que faibles sont présentés ici. Il s'agissait d'une jeune adulte pesant 550g. Un second suivi a été réalisé en début d'année 2006 avec le concours de la Fédération des Chasseurs du Morbihan, et tout particulièrement MM. Jean-Pierre Pichard et Thierry Delhorme. L'animal capturé sur un polder, la réserve naturelle du Grand Loch (commune de Guidel, 56) était une jeune femelle pesant 650 g. Ses déplacements quotidiens ont été suivis durant six semaines consécutives, à raison d'au moins une localisation par jour, soit un total de 84 localisations.

La capture et la manipulation a provoqué un stress chez les deux femelles qui sont toutes deux restées gitées et sans mouvements après leur relâcher, durant 24 heures pour la première femelle et 48 heures pour la seconde.

Chez le Vison d'Amérique, la taille du domaine vital est variable selon le sexe de l'animal (Dunstone, 1993, Niemimaa, 1995). La compétition intraspécifique par exploitation obligerait l'espèce à exploiter de grands domaines vitaux, notamment les mâles qui seraient ainsi tenus de maintenir des domaines plus grands que nécessaire (Yamaguchi & Macdonald, 2003). Les localisations par radiotélémétrie ne permettent qu'une estimation de la position géographique de l'animal, cependant cette technique donne en général une appréciation plutôt satisfaisante de la taille du domaine vital (Kauhala & Tiilikainen, 2002). Dans notre étude, la première femelle suivie a exploité 1,1 km de linéaire de cours d'eau durant les cinq jours de suivi. La seconde femelle s'est également exclusivement déplacée le long du cours d'eau et des canaux présents sur la zone humide. La distance entre les deux localisations extrêmes était de 1,6 km (la zone totale exploitée a été estimée à 22 hectares). Dans notre étude les linéaires de berges exploités par les deux femelles sont inférieurs ou du même ordre de grandeur que ceux décrits dans les études précédentes (Lodé, 1990, Niemimaa, 1995, Yamaguchi & Macdonald, 2003, Zabala et al., 2007a, 2007b).

Le suivi de la première femelle, localisée toutes les deux heures la nuit, a permis de constater que l'animal a effectué la majorité des déplacements (75% des localisations) de nuit, entre 22h et 6h du matin. Des déplacements importants ont toutefois également été réalisés la journée, comme cela a déjà été mentionné dans la littérature (Lodé, 1991, Niemimaa, 1995, Zuberogoitia et al., 2006b).

Dans notre étude, 100% des localisations ont été réalisées à moins de 10 mètres de l'eau, ce qui est concordant avec les résultats d'autres suivis télémétriques (Dunstone, 1993, Yamaguchi et al., 2003, Zabala et al., 2007a). La totalité des gîtes diurnes a été localisée sous la berge pour les deux femelles suivie. L'utilisation de ces gîtes a été particulièrement intense par la femelle suivie au mois de janvier, lorsque la température extérieure était proche de 0°C. L'exploitation de gîtes connus et régulièrement utilisés a été mise en évidence, certainement due à la proximité de zones à hautes potentialités trophiques (Dunstone, 1993, Yamaguchi et al., 2003, Zabala et al., 2007a). Ainsi pour la première femelle, 80% des localisations ont été réalisées à proximité de son lieu de capture, où l'animal semblait revenir régulièrement (figure 29). De la même façon, la deuxième femelle, qui a exploité neuf gîtes diurnes différents (figure 30), a également utilisé régulièrement le gîte situé à proximité de son lieu de capture. L'existence d'un garde-manger contenant des restes d'oiseaux a été mise en évidence au niveau de ce gîte.

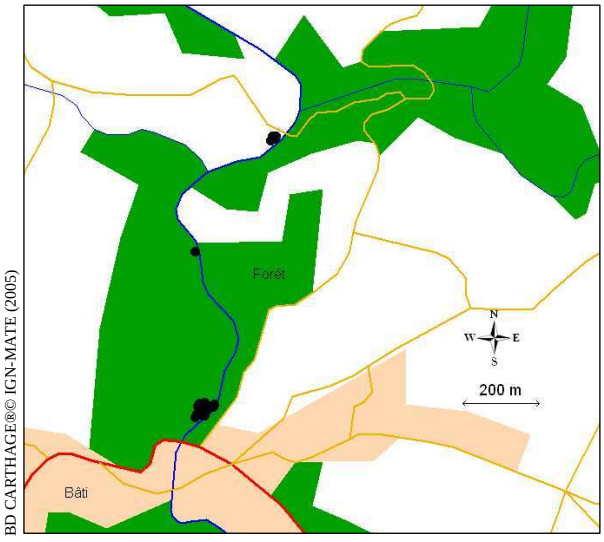


Figure 29. Localisations par radiotélémétrie d'une jeune femelle de Vison d'Amérique sur le Scorff (56). Chaque point correspond à une localisation.

Lors des deux suivis, les cages-pièges sont restées en place après le relâcher de l'animal. La première femelle a été recapturée dans le même piège trois jours après avoir été équipée. L'animal ne portait alors aucune trace de blessure engendrée par le collier. La seconde femelle n'a jamais été recapturée en dépit d'un nombre important de cages-pièges présentes (session de capture de ragondins sur la zone d'étude).

Lors du premier suivi, le signal a été perdu brutalement, moins de 4h après la dernière localisation. L'animal n'a pas été retrouvé en dépit des recherches (10 km parcourus soit plus que l'animal ne pouvait en effectuer pendant ce laps de temps). Nous pensons donc à une défaillance du collier qui a sans doute cessé d'émettre. Pour le deuxième animal, à partir du 43ème jour de suivi, le signal était toujours perçu au même endroit. En creusant la berge, nous avons découvert un gîte sous une souche, dont l'entrée était sous l'eau, garni de végétaux secs. Le collier émetteur s'y trouvait, l'animal ayant réussi à le sectionner.

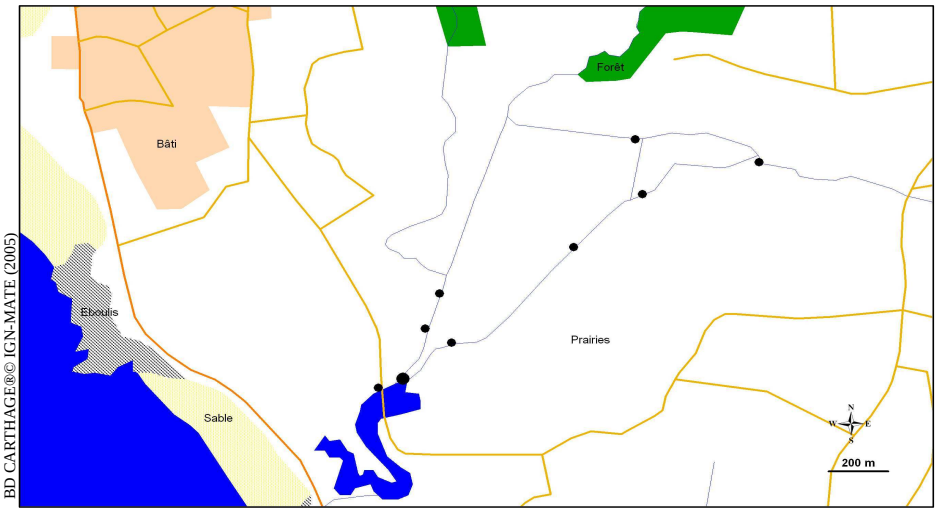


Figure 30. Localisations par radiotélémétrie d'une jeune femelle de Vison d'Amérique sur la réserve naturelle du Grand Loch (Guidel, 56). Chaque point correspond à un gîte où l'animal a séjourné.

Le suivi de la femelle installée sur le polder classé en réserve naturelle nous a permis de constater que lorsque le milieu est peu dérangé, le Vison d'Amérique est susceptible d'utiliser des milieux ouverts. Le Vison d'Amérique étant une espèce essentiellement nocturne dont la présence peut passer facilement inaperçue, cet élément est à prendre en compte lors des opérations de contrôle.

Les deux suivis radiotélémétriques concernant des femelles et ayant été réalisés hors périodes de dispersion (juillet et janvier à début mars), les individus ont été considérés comme installés sur leur territoire. A partir de cette étude, nous ne pouvons donc pas conclure sur les capacités de dispersion du Vison d'Amérique en Bretagne. Pour obtenir une estimation des capacités migratoires de l'espèce, un suivi des jeunes lors de la période d'émancipation (aout à octobre) ou des mâles lors de la saison de reproduction (décembre à mars) serait intéressant.

4.3. Structure génétique des populations de Vison d'Amérique

4.3.1. Introduction

La structure génétique des populations invasives est influencée par la structure des populations d'origine. A la suite de l'introduction d'une nouvelle espèce, plusieurs processus entrent en œuvre. La dérive génétique, supposée intense sur les populations de petites tailles telles que les populations introduites, a tendance à réduire la diversité génique. Les milieux nouvellement colonisés sont parfois très différents écologiquement des milieux d'origine. En fonction de la diversité génétique introduite et de la taille efficace *Ne*, la sélection* naturelle peut agir et engendrer ensuite de rapides adaptations (Lee, 2002). Une connaissance de l'historique des événements d'introduction est souvent nécessaire à la compréhension et à l'interprétation des patrons génétiques observés. Dans le cas du Vison d'Amérique, l'historique et la distribution des fermes d'élevages est susceptible de fortement influencer la structure des populations férales.

Le Vison d'Amérique est élevé en captivité depuis les années 1850 en Amérique du Nord. Quinze sous espèces de visons ont été décrites, dont trois, originaires de l'Alaska, du Québec et du Labrador, ont contribué à la sélection du vison d'élevage (Dunstone, 1993, Léger, 2001). Dans le milieu naturel, le vison a un pelage marron mais plusieurs mutations* portant sur la couleur de la fourrure ont été décrites, dont une dizaine sont économiquement viables (Dantzer et al., 2001). Cependant, certaines couleurs sont associées à des pathologies comme par exemple une susceptibilité accrue aux infections virales et bactériennes chez les animaux de la lignée «pastel» homozygotes* récessifs pour le gène* Aleutian. Dans les élevages, une intense sélection a été réalisée pour la qualité de la fourrure, la taille et la prolificité des animaux (augmentation de la taille de la portée et diminution de la mortalité post-natale) (Dantzer et al., 2001).

Le Vison d'Amérique a été introduit à de nombreuses reprises en Europe afin d'alimenter les élevages (Dunstone, 1993). Ces introductions peuvent être considérées comme autant d'effets fondateurs* mettant en jeu un nombre limité de reproducteurs d'origines diverses. Au sein de chaque élevage, la sélection et la dérive génétique sont susceptibles d'influencer la variabilité génétique. La dérive génétique, par simple processus d'échantillonnage propre à chaque population, va entraîner une perte de la variabilité génétique. Sélection et dérive ont tendance

à augmenter la différentiation entre populations au cours du temps, que les animaux proviennent de la même source d'introduction ou qu'ils aient des origines diverses.

En Bretagne, la variabilité génétique et la structuration des populations férales ont été analysées en utilisant des méthodes bayésiennes telles que celles implémentées par les logiciels STRUCTURE 2.2 (Pritchard et al., 2000, Falush et al., 2003) et GENELAND 2.1.0 (Guillot et al., 2005). La potentialité d'un isolement par la distance a été testée en analysant la distribution par paires des estimateurs de distances génétiques interindividuelles (Rousset, 2000). Cette partie de l'étude a fait l'objet d'un manuscrit soumis pour publication présentée en Annexe 3.

Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés à la variabilité génétique existant dans quatre autres populations férales européennes comparée à la variabilité rencontrée dans les populations naturelles d'Amérique du Nord. Le niveau de différenciation génétique entre ces populations a été évalué en utilisant les logiciels GENECLASS (Piry et al., 2004) et STRUCTURE 2.2. Pour réaliser cette étude, nous avons génotypé 355 individus sur six locus microsatellites*. Les marqueurs microsatellites ont été retenus pour leurs caractéristiques adaptées à l'étude des structures génétiques des populations (hypervariabilité, neutralité supposée, codominance*). De plus, de nombreux microsatellites ont été isolés et décris chez le Vison d'Amérique (O'Connell et al., 1996, Brusgaard et al., 1998a, 1998b, 1998c, Fleming et al., 1999, Wisely et al., 2002, Vincent et al., 2003, Farid et al., 2004).

L'objet de ce travail était donc d'apprécier la variabilité génétique introduite en Europe *via* les élevages de Visons d'Amérique, de la comparer à celle présente en Amérique du Nord et d'analyser le niveau de structuration des populations installées en Bretagne dans un but de gestion à long terme de l'espèce.

4.3.2. Matériel et méthodes

Extractions d'ADN, amplifications et génotypage

La répartition du Vison d'Amérique en Europe et en Amérique du Nord ainsi que la localisation géographique des populations échantillonnées sont présentées figure 31. Des échantillons de tissus musculaires ou de poils ont été prélevés sur 149 Visons d'Amérique capturés en Bretagne, 21 échantillons issus d'individus d'élevage (Morbihan), 26 échantillons provenant d'Irlande, 33 d'Allemagne, 8 d'Espagne, 35 de Finlande, 62 des Etats-Unis dont 32

provenant de la *Smithsonian Institution* (individus provenant des états de New York, du Minnesota, et du Wisconsin) et 30 de l'*University of Alaska Museum* (Alaska, région de Fairbanks), et 58 du Canada (Ontario).

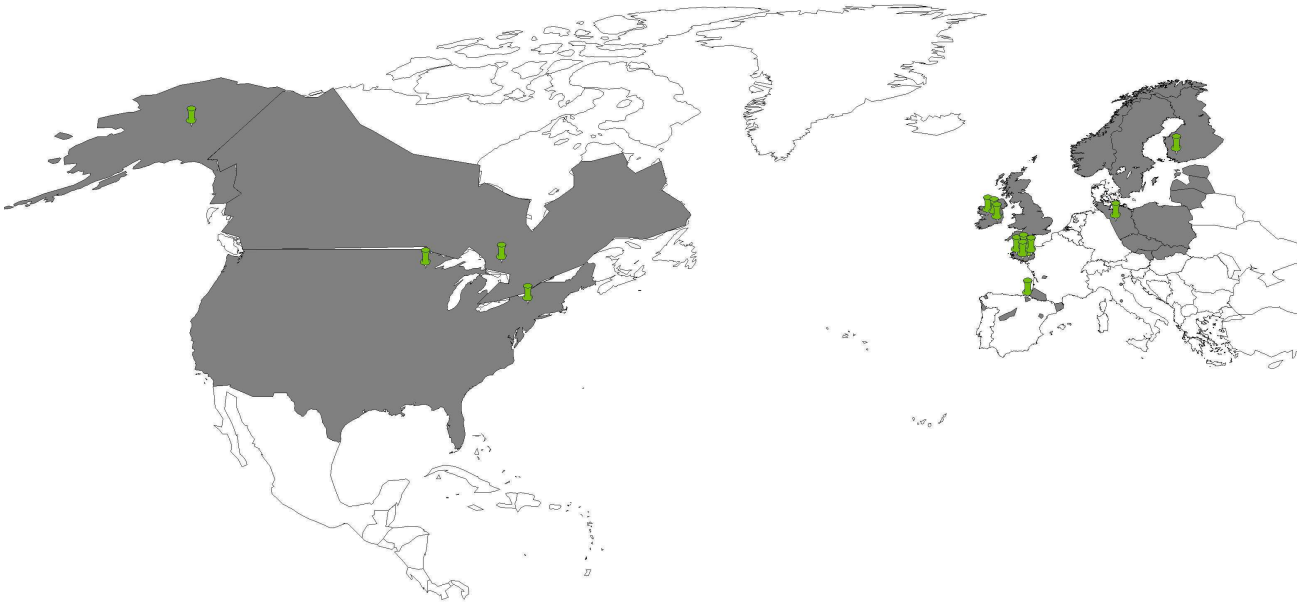


Figure 31. Aire de répartition du Vison d'Amérique en Europe et en Amérique du Nord (zones grisées) selon Larivière (1999a) et Bonesi & Palazon (2006) et localisation géographiques des populations échantillonnées (points verts).

L'ADN a été extrait en utilisant la méthode au Chelex ® 5%.

Dans un premier temps, 10 marqueurs microsatellites décrits par Fleming et al. (1999) et Vincent et al. (2003) ont été sélectionnés. Six d'entre eux étaient polymorphes (Mvi1321, Mvi1322, Mvi1302, Mvi1341, Mvi1273, Mvi1272) (tableau 13) et ont été analysés sur la totalité des échantillons.

Tableau 13. Liste des marqueurs microsatellites utilisés: séquences des amorces (sens, antisens), température d'hybridation (T_m), taille des fragments (paires de bases) (Vincent et al., 2003).

Locus	Sens	Antisens	Tm (°C)	Taille (pb)	Accès Genbank
Mvi 1322	GGCTGATTAATATTTTACACA	CAAAAACCACTACCTCAA	50	160-180	AF480848
Mvi 1341	GTGGGAGACTGAGATAGGTCA	GGCAACTTGAATGGACTAAGA	59	148-176	AF480850
Mvi 1272	CCTCCCCTTCTCGTG	TCTTTCTGCTATTCGGTAAG	60	165-179	AF480845
Mvi 1273	GCTTAATTCGTATAGCATCCCT	CCTCCAGACCTCTAGCATC	59	183-215	AF480845
Mvi 1321	TTAAACACGAGACCGTATGTA	GAAAGTGTGCCAATTCCTA	64	91-107	AF480847
Mvi 1302	CATAGGTTCCAGGGATTAGAA	ATGCCATTACAGTACGACTCA	64	210-224	AF480846

Les amplifications ont été réalisées dans un volume final de 15µL incluant environ 50 ng d'ADN, 0,2 mM de dNTP, 2 mM de $MgCl_2$, du tampon 1X, 0,13 pM de l'amorce sens+ 0,20

pM de la queue M13 marquée au fluorochrome 700 ou 800, 0.26 pM de l'amorce antisens non marquée et 0,60 unités de *Taq* polymérase (Eurobio).
Le protocole de PCR* suivant a ensuite été réalisé: 1ère dénaturation à 94°C pendant 4 min suivie de 10 cycles alternant 94°C pendant 30s, 45s à la température d'hybridation et 1 min à 72°C, puis 30 cycles alternant 94°C pendant 30s, 45s à 51°C (température d'accrochage de la queue M13) et 1 min à 72°C suivis d'une élongation finale à 72°C pendant 10 min.

La taille des allèles a été déterminée en utilisant un séquenceur LI-COR (*Global IR^2 DNA Analyzer*) utilisant des amorces marquées au fluorochrome visibles à 700 ou 800 nm.
Tous les individus pour lesquels plus de deux locus n'ont pas été amplifiés ont été retirés des analyses.

Analyse des données

Les hétérozygoties observées et attendues ainsi que les écarts à l'équilibre de Hardy-Weinberg* ont été analysés pour chaque locus et globalement en utilisant les logiciels GENETIX (version 4.05.2, Belkhir et al., 2004) et GENEPOP (version 3.4, Raymond and Rousset, 1995) (n=149).
Les paramètres F_{IS}* et F_{ST}* ont été estimés suivant les estimateurs de Weir and Cockerham (1984). La significativité des estimateurs $\hat{f}$ de F_{IS} a été testée en utilisant la procédure de permutation par population de GENETIX (10000 permutations). L'occurrence de déséquilibres de liaison* a été testée avec GENEPOP après application de la correction de Bonferroni pour les tests multiples. La richesse allélique (R_S), qui permet de comparer des échantillons de tailles différentes, a été calculée grâce au logiciel FSTAT (Goudet, 2001).
La présence potentielle d'allèles nuls* a été vérifiée en utilisant le logiciel MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004).

La structure génétique de la population férale de visons en Bretagne a été étudiée en utilisant la statistique bayésienne associée aux chaînes de Markov. Ces analyses ont été réalisées sur les 133 individus pour lesquels la localisation géographique exacte était connue.
Le logiciel STRUCTURE 2.2 (Pritchard et al., 2000, Falush et al., 2003) qui assume *K* populations basées sur les fréquences alléliques à chaque locus a été utilisé. La plus haute valeur de probabilité Pr(X|*K*) peut être utilisée comme une indication du nombre probable de populations dans l'échantillon (Pritchard et al., 2000). Les résultats sont basés sur des séries

de 100 000 itérations suivant une période préliminaire de 20 000 itérations. Nous avons réalisé 10 séries indépendantes pour chaque valeur *K* de 1 à 9. Nous avons également calculé Δ*K* (Evanno et al., 2005), qui peut permettre une meilleure détermination du nombre K de clusters.

Le logiciel GENELAND 2.0.1 (Guillot et al., 2005) qui intègre les coordonnées spatiales de chaque individu et peut donc fournir une meilleure estimation du nombre d'entités génétiques a ensuite été utilisé. *K* le plus probable a été déduit en faisant varier *K* de 1 à 9 sur une série de 100 000 itérations. Une seconde série de 100 000 itérations avec *K* fixé déduit de la série précédente a ensuite été réalisé.

Pour tester l'occurrence d'une admixture entre les pools génétiques déduits des analyses bayésiennes, le logiciel BAPS 5.0 (Corander et al. 2003, 2004) a été utilisé. Cette analyse a été réalisée sur 121 individus correspondant aux pools génétiques différenciés par STRUCTURE 2.2 (n=25, n=25 et n=20) et aux individus issus des zones de contact. L'option "*last population consists of individuals who do not contribute to allele frequencies of any cluster*" a été sélectionnée. Dans notre étude, le dernier groupe d'individus rassemble les individus issus des zones de contact entre chaque pool génétique différencié. Dix itérations indépendantes ont été réalisées et le seuil α critique a été fixé arbitrairement à 0,05.

Les mêmes analyses standard (estimations de F_{IS} et F_{ST}, etc.) sur chaque population définie par les méthodes bayésiennes (n=25, n=25 et n=20) ont ensuite été réalisées. Nous avons testé la possibilité d'un goulot d'étranglement* en utilisant le logiciel BOTTLENECK 1.2 (Cornuet and Luikart, 1996) en utilisant le modèle de mutation TPM (*Two-phased Model of Mutation*, 70% SMM) approprié aux marqueurs microsatellites (Cornuet and Luikart, 1996).

Enfin les distances génétiques entre individus (a_r, Rousset, 2000) ont été estimées en utilisant le logiciel SPAGeDI (version 1.2., Hardy and Vekemans, 2002) (n=133, tous les individus référencés géographiquement), avec:

$$a_r = \frac{Q_w - Q_r}{1 - Q_w}$$

où Q_w représente la probabilité que deux gènes du même individu soient identiques et *Qr* représente la probabilité que deux gènes d'individus différents séparés par la distance géographique *r* soient identiques.

La régression entre $\hat{a}$ et le logarithme des distances euclidiennes interindividuelles (modèle à deux dimensions) a été testée en réalisant 1000 permutations.

Le niveau de différenciation génétique entre les populations bretonnes, européennes et nord-américaines a été évalué en utilisant les logiciels STRUCTURE 2.2 et GENECLASS 2.0 (Piry et al., 2004) qui assigne chaque individu à une population en fonction de son génotype*.

4.3.3. Résultats

Structuration génétique en Bretagne

Parmi les 149 visons sauvages et 21 visons d'élevage analysés, deux individus sauvages pour lesquels les amplifications ont échoué à plusieurs locus ont été retirés des analyses. Les six locus microsatellites étaient polymorphes* avec en moyenne 8,5 allèles par locus dans la population sauvage (min=7, max=12 allèles) et 6,3 allèles par locus dans la population issue d'élevage (min=5, max=8 allèles). Les valeurs moyennes d'hétérozygoties observées et attendues non biaisées (Nei, 1972) étaient de H_O = 0,67 and *H*e = 0,74 pour la population férale et H_O = 0,62 and *H*e = 0,76 pour l'élevage (tableau 14). Les estimateurs de F_{IS} étaient de 0,1004 pour la population sauvage et 0,1913 pour l'élevage, et le déficit en hétérozygotes était très significatif pour les deux populations (sauvage: P<0,0001, élevage: P=0,0004). Tous les locus excepté une association présentaient un déséquilibre de liaison* significatif (P<0,05) dans la population férale, et une paire de locus présentaient un déséquilibre de liaison* significatif (P<0,05) dans l'élevage.

Tableau 14. Estimation de la variabilité génétique pour les six locus microsatellites dans la population de visons sauvages capturés en Bretagne et les visons issus de l'élevage du Morbihan (n : taille de l'échantillon, *H*o et *H*e: hétérozygoties observée et attendue non biaisée (Nei, 1972), estimations de F_{IS} et valeurs *P* du test exact de Hardy-Weinberg réalisé avec GENETIX).

	visons sauvages				élevage			
n	147				21			
locus	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*
1321	0,6529	0,6552	0,038	0,8959	0,8095	0,863	0,063	0,4646
1322	0,6897	0,8046	0,143	**0,0000**	0,4286	0,6806	0,376	**0,0066**
1341	0,7172	0,7734	0,073	0,0653	0,8571	0,7700	-0,116	0,5685
1302	0,6718	0,7753	0,134	**0,0000**	0,3500	0,7449	0,537	**0,0000**
1273	0,5797	0,6871	0,157	**0,0001**	0,4545	0,6840	0,346	0,2430
1272	0,7305	0,7703	0,052	**0,0046**	0,8125	0,8206	0,010	0,2639
tous locus	0,6698	0,7443	0,100	**0,0000**	0,6187	0,7605	0,191	**0,0000**

La présence possible d'allèles nuls pour les locus Mvi1322 et Mvi 1302 dans la population d'élevage a été détectée avec le logiciel MICRO-CHECKER.

La richesse allélique était équivalente et assez élevée dans les deux populations (sauvage: R_S=5,78 et élevage: R_S=5,77, pour un échantillonnage de 11 individus).

L'estimation de F_{ST} entre populations sauvage et d'élevage était très significatif ($\hat{\theta}$=0,07, P<0,001) indiquant une assez grande différenciation entre ces deux populations.

L'analyse réalisée avec le logiciel STRUCTURE 2.2 sur les échantillons sauvages a mis en évidence trois entités génétiques distinctes. Pour K>3, le logiciel n'a pas réussi à calculer une probabilité homogène entre chaque itération (figure 32). L'estimateur de K (Evanno et al., 2005) n'a pas été discriminant entre K=2 et K=3.

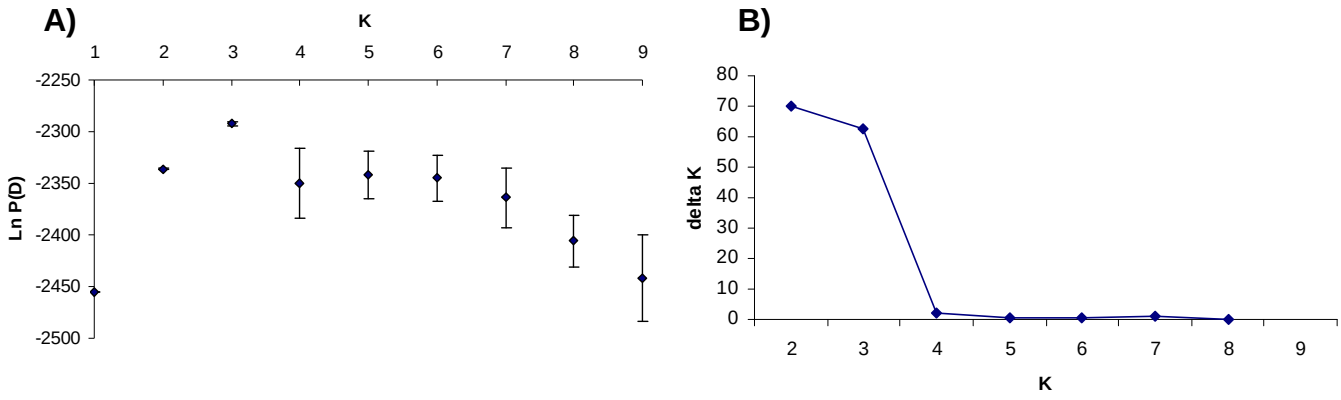


Figure 32. Résultat de la méthode d'assignation par clustering. A) La vraisemblance (Ln P(D)) la plus forte est obtenue pour *K*=3 (où *K* représente le nombre de populations testées). Les barres verticales représentent les écarts-types et B) la méthode d'Evanno et al. (2005) ne nous permet pas de conclure entre *K*=2 et *K*=3.

Pour K=3 trois groupes d'individus ont été observés, pour lesquels les individus étaient assignés à une population avec q>0.7 (groupe 1: n=25, groupe 2: n=25, groupe 3: n=20, figure 33).

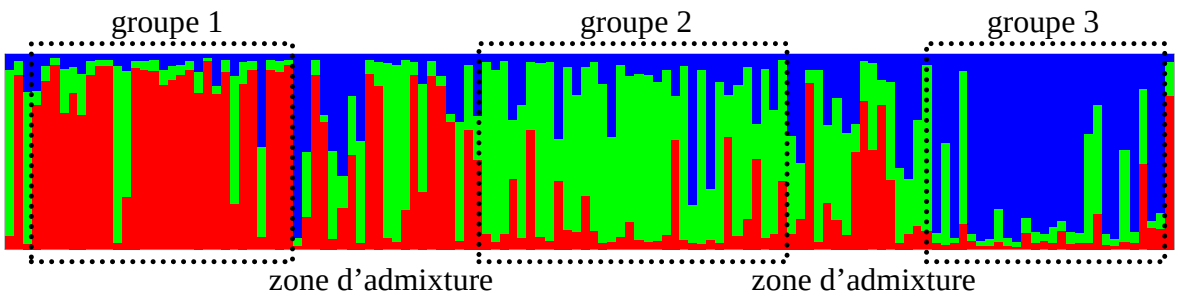


Figure 33. Structuration de la population bretonne implémentée par STRUCTURE 2.2 pour *K*=3. Les individus sont rangés selon leur origine géographique sur l'axe des abscisses. Chaque individu est représenté par une ligne verticale, et est assigné à une ou plusieurs populations correspondant à une couleur (population 1 en rouge, population 2 en vert et population 3 en bleu). Les lignes pointillées indiquent les trois groupes d'individus retenus selon leur origine géographique et parce que la plupart des individus y sont majoritairement assignés à un cluster principal (selon *q*>0,7). Ces groupes sont ensuite désignés comme population 1, 2 et 3 pour la suite des analyses. Dans chaque population, les individus qui ne sont pas assignés majoritairement au cluster principal sont considérés comme migrants et ne sont pas considérés dans les analyses concernant les populations 1, 2 et 3.

Géographiquement, les trois entités génétiques correspondaient à trois groupes distincts (figure 34). Le premier groupe d'individus (désigné ensuite population 1) correspond géographiquement au département du Finistère. Le second groupe (désigné ensuite population 2) correspond à l'ouest du département du Morbihan. Enfin le troisième groupe d'individus (désigné ensuite population 3) correspond à l'est du département du Morbihan.

Entre chaque entité génétique, des zones de contact ont été observées, dans lesquelles la plupart des individus n'étaient pas assignés majoritairement à un groupe, ou étaient majoritairement assignés à un groupe sans consistance géographique. Ces zones de contact correspondraient au département des Côtes d'Armor et à la zone localisée géographiquement entre les populations 2 et 3.

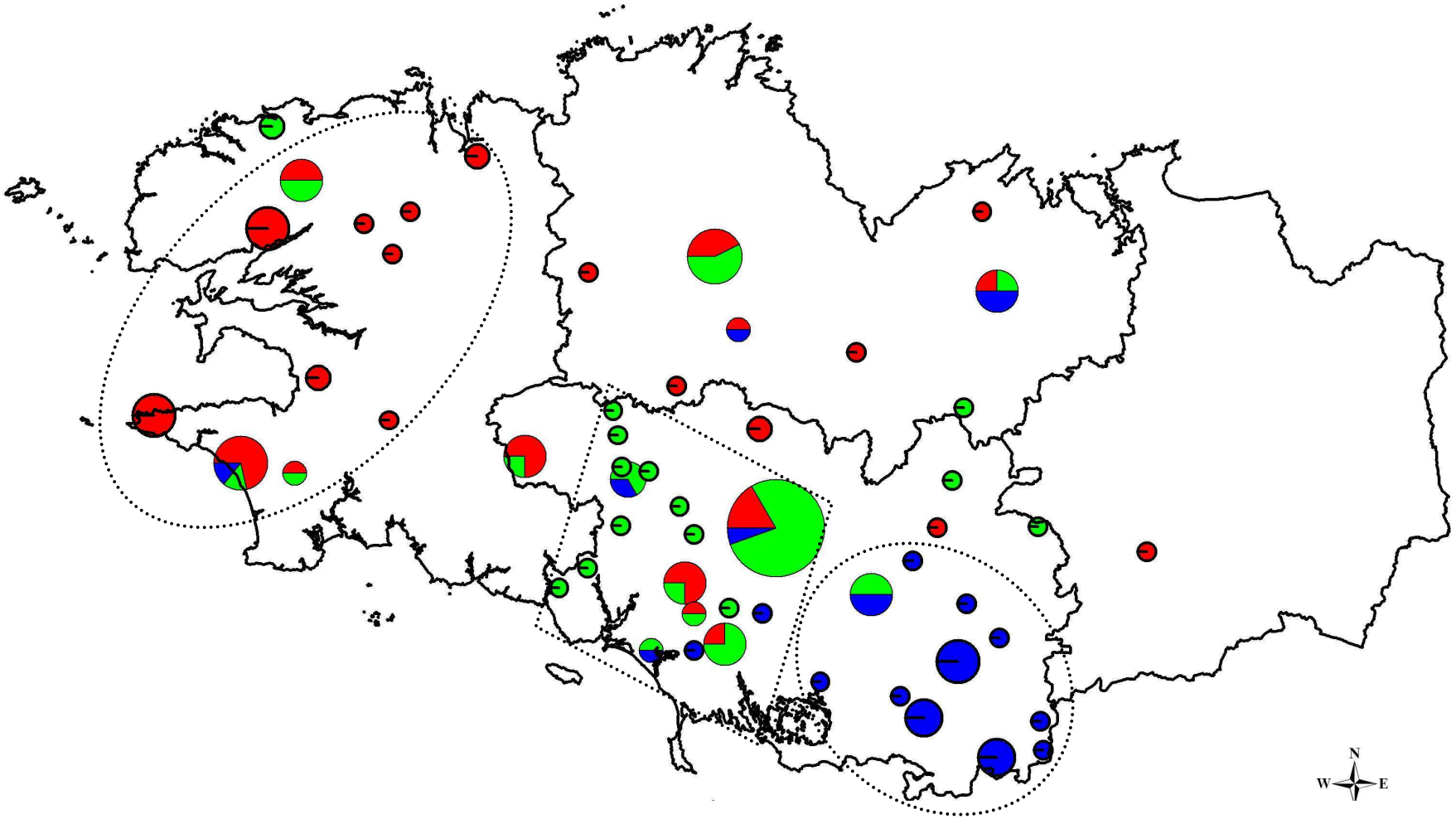


Figure 34. Distribution géographique des individus échantillonnés (BD CARTHAGE®© IGN-MATE (2005). La couleur des disques correspond à la population à laquelle chaque individu est assigné selon STRUCTURE 2.2 (en rouge: population 1, en vert: population 2 et en bleu: population 3). La taille des disques est fonction du nombre d'individus échantillonnés. Les lignes pointillées indiquent les trois populations inférées.

Le logiciel GENELAND 2.1.0 a également détecté trois populations parmi l'échantillonnage breton (figure 35).

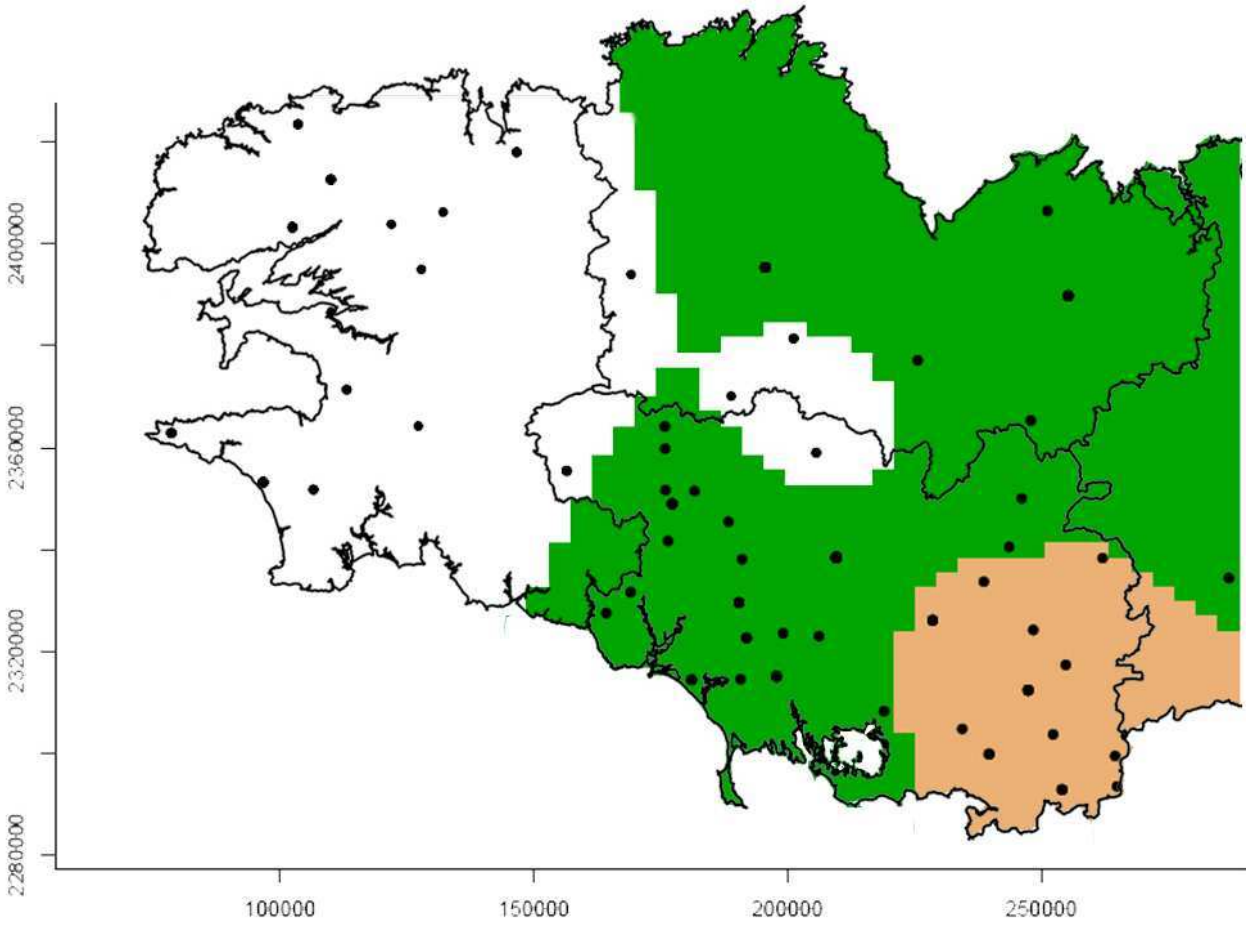


Figure 35. Résultats de l'analyse bayésienne implémentée par GENELAND 2.0.1 (BD CARTHAGE®© IGN-MATE (2005). Chaque point correspond à une localisation géographique et donc à un ou plusieurs individus échantillonnés. Chaque couleur correspond à un pool génétique distinct.

Le logiciel BAPS 5.0 a permis de détecter une admixture entre les individus issus des zones de contact (entre les trois pools génétiques identifiés par STRUCTURE 2.2). Selon les itérations, 32 à 35 % des individus étaient significativement considérés comme issus d'une admixture entre clusters différents (P<0,05). Le logiciel BAPS 5.0 a assigné tous les autres individus aux mêmes clusters que STRUCTURE 2.2 (q>0.7).

Sur chacune des entités génétiques définies, les mêmes analyses ont été réalisées que sur la totalité de l'échantillon (groupe 1: n=25, groupe 2: n=25, groupe 3: n=20).

Les estimations de F_{IS} étaient $\hat{f}$ =-0,038, $\hat{f}$ =-0,024, and $\hat{f}$ =0,081 dans les populations 1, 2 et 3 respectivement (tableau 15). Un écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg a été observé pour les populations 1 et 3 (P<0,001 et P=0,036 respectivement). Un seul déséquilibre de liaison a été observé entre les locus Mvi1273 et Mvi1272 dans la population 1. Les trois populations ont montré une richesse allélique moindre que celle présente dans l'élevage (R_S=4,52, R_S=3,73, et R_S=4,73 respectivement *vs*. R_S=5,77, pour un échantillon de 11 individus).

Tableau 15. Estimation de la variabilité génétique pour les six locus microsatellites dans les trois populations de visons sauvages déduites des analyses bayésiennes (n: taille de l'échantillon, *H*o et *H*e: hétérozygoties observée et attendue non biaisée (Nei, 1972), estimations de F_{IS} et valeurs *P* du test exact de Hardy-Weinberg réalisé avec GENETIX).

	population 1				population 2				population 3			
n	25				31				19			
locus	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*
1321	0,4400	0,5633	0,222	0,2799	0,5328	0,7400	-0,075	0,8917	0,8500	0,7667	-0,114	0,2788
1322	0,7083	0,8112	0,129	0,2990	0,6000	0,6124	-0,02	0,6548	0,6000	0,8293	0,285	**0,0058**
1341	0,8333	0,7296	-0,146	0,6893	0,6800	0,7076	0,043	**0,0344**	0,5000	0,5391	0,043	0,5622
1302	0,6364	0,5381	-0,188	0,8676	0,8750	0,7421	-0,246	0,4098	0,5000	0,7041	0,299	0,0597
1273	0,7727	0,6850	-0,132	**0,0000**	0,3043	0,4561	0,224	0,5063	0,4000	0,431	0,098	0,5258
1272	0,6957	0,6135	-0,137	0,4040	0,6522	0,6812	0,029	0,7088	0,8000	0,6671	-0,156	0,5341
tous locus	0,6811	0,6568	-0,038	**0,0000**	0,6158	0,6220	-0,024	0,4744	0,6083	0,6562	0,081	**0,0355**

La présence possible d'allèles nuls pour les locus Mvi1322 et Mvi 1302 dans la population 3 a été detectée.

Les estimateurs de F_{ST} par paires étaient tous très significatifs (P<0,001) (tableau 16). Les valeurs les plus importantes $\hat{\theta}$=0,177 et $\hat{\theta}$=0,163 ont été observées entre les populations 1 et 2 et les populations 1 et 3 respectivement.

Tableau 16. Valeurs des estimations de F_{ST}. Les astérisques signalent les valeurs significatives au seuil α=0,05.

Population	1	2	3
1			
2	0,102*		
3	0,163*	0,177*	
élevage	0,142*	0,103*	0,103*

Le test de Wilcoxon réalisé avec le logiciel BOTTLENECK était significatif pour la population 2 (*P*=0,03) mais non significatif pour les populations 1, 3 et d'élevage (*P*= 0,156, *P*= 0,687, et *P*=0,438 respectivement). Dans ces populations, il n'y aurait pas eu de goulot d'étranglement.

Un patron d'isolement par la distance a été observé dans l'échantillonnage total (figure 36). La distance géographique séparant les échantillons extrêmes était de 200 km d'est en ouest et de 100 km environ du nord au sud. La pente *b* de la régression des distances génétiques *vs*. le logarithme des distances géographiques a été estimée à 0,073 (*P*<0,001). Cependant, à l'intérieur de chaque population il n'y avait pas de corrélation significative entre les distances génétiques et géographiques (population 1, *P*=0,250; population 2, *P*=0,385, et population 3, *P*=0,327). Les distances géographiques séparant les noyaux des populations 1 et 2 et des populations 2 et 3 étaient de 60 km environ.

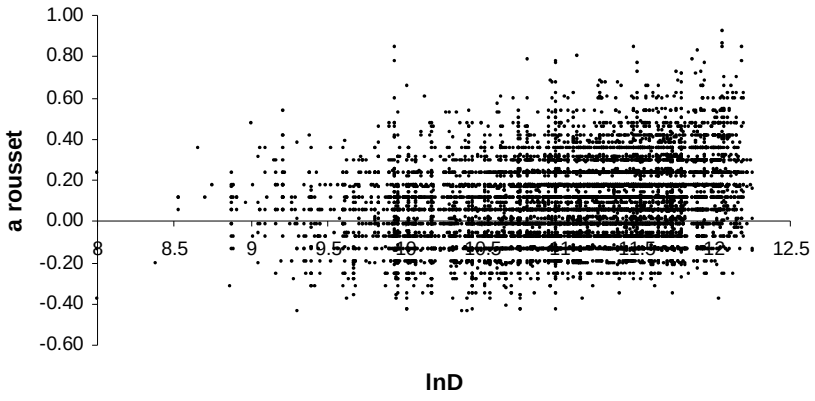


Figure 36. Différenciation génétique chez *Mustela vison*. La différenciation génétique entre individus (*â*) est représentée en fonction du logarithme des distances géographiques (lnD, en mètres).

Comparaisons avec d'autres populations férales et des populations issues du berceau d'origine.

La qualité de certains échantillons provenant des Etats-Unis (peaux tannées) n'a pas permis d'extraire l'ADN de tous les échantillons envoyés. De plus, les individus pour lesquels les amplifications ont échoué pour plusieurs locus ont été retirés des analyses. Au total, 98 échantillons issus de populations férales européennes et 89 échantillons issus de populations d'origine américaines ont été analysés.

Tableau 17. Estimation de la variabilité génétique pour les six locus microsatellites A) dans les quatre populations férales et B) dans les cinq populations d'origine (n: taille de l'échantillon, *Ho* et *He*: hétérozygoties observée et attendue non biaisée (Nei, 1972), estimations de F_{IS} et valeurs *P* du test exact de Hardy-Weinberg réalisé avec GENETIX) (US1: New York, US2: Minnesota et US3: Wisconsin).

A)

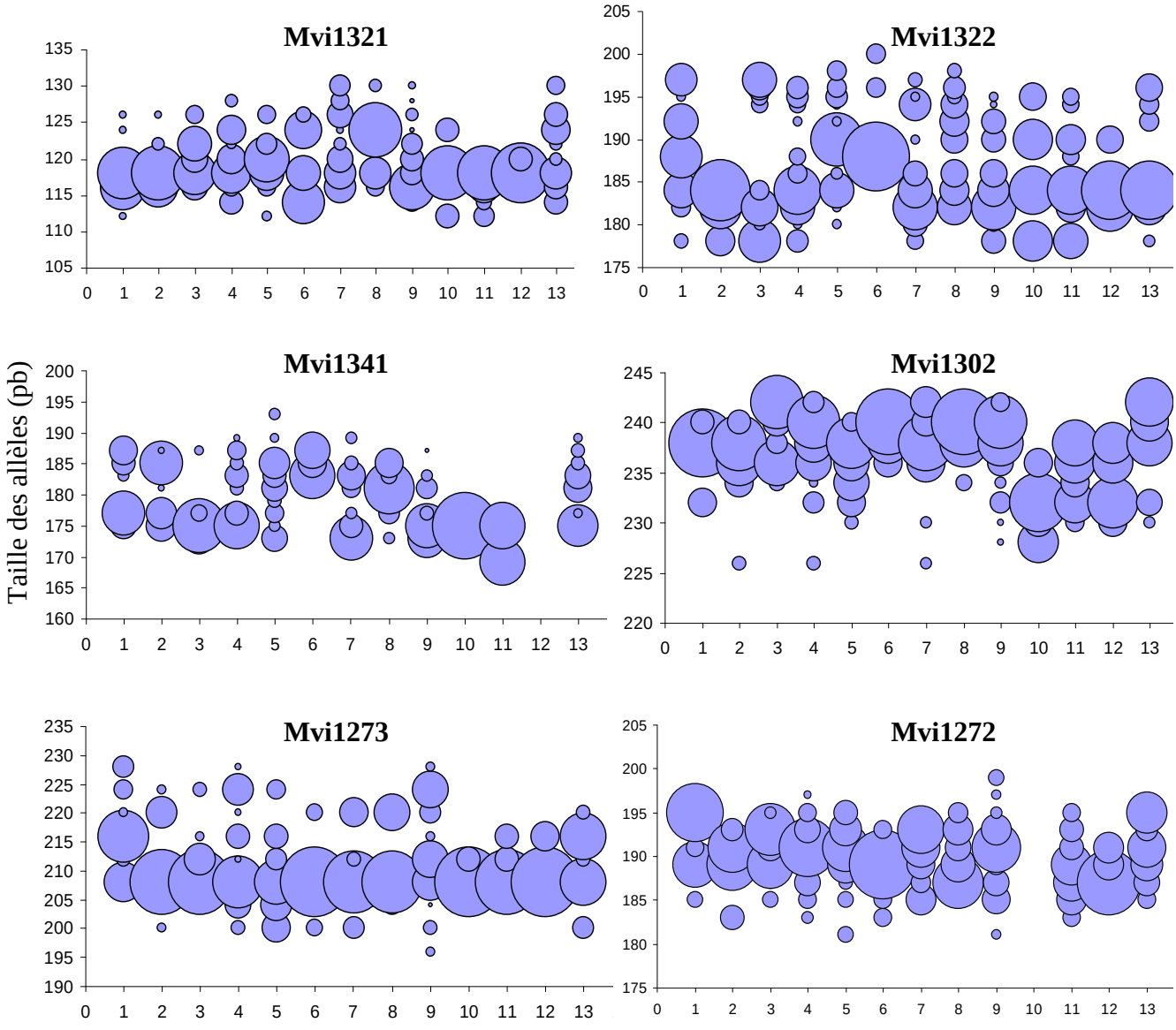
	Allemagne				Finlande				Espagne				Irlande			
n	31				33				8				26			
locus	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*
1321	0,8045	0,7667	0,048	0,3809	0,722	0,7333	-0,016	0,9217	0,7417	0,6250	0,167	0,4802	0,8499	0,8846	-0,042	0,1238
1322	0,8203	0,7333	0,108	**0,0044**	0,758	0,6061	0,203	**0,0416**	0,4945	0,4286	0,143	0,4437	0,8303	0,6154	0,2630	**0,0190**
1341	0,7129	0,8065	-0,134	0,8744	0,8606	0,9394	-0,093	0,1900	0,6583	0,7500	-0,151	0,4735	0,7535	0,7500	0,0050	0,2998
1302	0,7586	0,3448	0,550	**0,0000**	0,7714	0,7200	0,068	0,2623	0,6071	0,500	0,200	0,4311	0,7188	0,6522	0,0950	0,0786
1273	0,7229	0,5806	0,199	**0,0170**	0,7991	0,6875	0,142	0,1742	0,2417	0,2500	-0,037	1,0000	0,5141	0,500	0,0280	0,9087
1272	0,6727	0,6774	-0,007	0,2847	0,7864	0,7333	0,069	0,0793	0,4500	0,5000	-0,120	1,0000	0,7689	0,8095	-0,0540	0,4739
tous locus	0,7486	0,6516	0,132	**0,0000**	0,7829	0,7366	0,0601	**0,0491**	0,5322	0,5089	0,050	0,9018	0,7393	0,7019	0,0515	**0,0464**

B)

	Alaska				Canada				US1				US2				US3			
n	13				58				4				10				4			
locus	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*	*He*	*Ho*	$\hat{f}$	*P-val*
1321	0,5815	0,3846	0,348	0,0715	0,8045	0,7069	0,045	**0,0429**	0,6429	0,7500	-0,200	1,0000	0,4643	0,3333	0,455	0,0600	0,8499	0,5000	-0,091	1,0000
1322	0,9015	0,7692	0,152	0,5171	0,8203	0,8621	-0,041	0,7143	0,8214	0,7500	0,100	0,3132	0,6786	1,0000	-0,224	0,8492	0,8303	0,5000	0,294	1,0000
1341	0,6338	0,5385	0,156	0,3168	0,7129	0,7414	-0,092	0,4762	0,0000	0,0000	------	------	------	0,0000	1,000	0,3339	0,7535	0,0000	------	------
1302	0,5421	0,1000	0,824	**0,0014**	0,7586	0,6379	0,118	**0,0146**	0,7500	0,5000	0,368	0,3180	0,8214	0,7500	0,077	0,1641	0,7188	1,0000	-0,263	1,0000
1273	0,5303	0,3333	0,394	0,5126	0,7229	0,8448	-0,066	0,7964	0,2500	0,2500	0,000	------	0,3333	0,5000	-0,167	1,0000	0,5141	0,3333	0,000	------
1272	0,7692	0,6154	0,207	0,4643	0,6727	0,7414	0,045	0,4578	------	0,0000	------	------	0,6000	0,7778	0,104	0,8121	0,7689	0,3333	0,500	0,2023
tous locus	0,6598	0,4568	0,319	**0,0150**	0,7564	0,7557	0,001	0,0901	0,4929	0,4500	------	0,5943	0,6987	0,5602	0,259	0,4313	0,5795	0,5333	------	0,9215

Tous les locus étaient polymorphes avec en moyenne 9,8 allèles par locus dans les populations férales (min=8, max=14 allèles) et 11 allèles par locus dans les populations d'origine (min=8, max=12 allèles). Les valeurs moyennes d'hétérozygoties observées et attendues, les valeurs des estimateurs de F_{IS} et les résultats des tests exacts de Hardy-Weinberg sont présentés tableaux 17A et B. Des déficits en hétérozygotes significatifs ont été observés dans presque toutes les populations férales (en Espagne, le déficit observé n'est pas significatif mais notre échantillonnage est très faible). Dans les populations issues du berceau d'origine, un déficit en hétérozygote a été observé en Alaska (pour deux des populations des Etats-Unis le déficit observé n'est pas significatif mais notre échantillonnage très faible ne permet pas de conclure).

Figure 37. Taille des allèles (en paires de bases pb) et fréquences alléliques pour les six marqueurs microsatellites utilisés. Le diamètre des cercles est fonction de la fréquence des allèles dans chaque population (1: Bretagne population 1; 2: Bretagne population 2; 3: Bretagne population 3; 4: Allemagne; 5: Finlande; 6: Espagne; 7: Irlande; 8: Canada; 9: Alaska; 10: New York 1; 11: Minnesota; 12: Wisonsin; 13: élevage).



La figure 37 permet de visualiser la taille des allèles et leur fréquence dans les différentes populations. Globalement un grand nombre d'allèles majoritaires et peu d'allèles rares sont observés. Au niveau de certains locus, la distribution des allèles diffère selon les populations. Ainsi, les fréquences alléliques des trois populations bretonnes sont nettement distinguées pour les locus Mvi1322 et 1341 par exemple. De la même façon, dans la population d'élevage les fréquences alléliques diffèrent des autres populations pour les locus Mvi1321, Mvi1341 et Mvi1272.

Les estimateurs de F_{ST} par paires étaient presque tous très significatifs (P<0,0001), indiquant une grande différentiation entre les populations (tableau 18). Le faible nombre d'échantillons conservés pour les populations d'Espagne (ES), de New York et du Wisconsin limite cependant l'interprétation des résultats obtenus pour ces populations.

Tableau 18. Valeurs des estimations de F_{ST}. Les astérisques signalent les valeurs significatives au seuil α=0,05.

	BZH1	BZH2	BZH3	AA	CA	AL	FI	ES	US1	US2	US3	IRL
BZH1												
BZH2	0,111*											
BZH3	0,108*	0,130*										
AA	0,193*	0,236*	0,153*									
CA	0,109*	0,118*	0,077*	0,147*								
AL	0,109*	0,084*	0,060*	0,078*	0,078*							
FI	0,197*	0,233*	0,130*	0,191*	0,127*	0,100*						
ES	0,197*	0,351*	0,216*	0,183*	0,224*	0,155*	0,254*					
US1	0,077	0,055	0,063	0,121*	0,121*	0,031	0,103*	0,246*				
US2	0,060*	0,021	0,055*	0,153*	0,086*	0,033	0,130*	0,235*	-0,067			
US3	0,110*	-0,007	0,098*	0,188*	0,130*	0,042	0,163*	0,332*	-0,005	-0,014		
IRL	0,112*	0,106*	0,048*	0,115*	0,031*	0,038*	0,112*	0,198*	0,088*	0,060*	0,079*	
EL	0,130*	0,074*	0,105*	0,091*	0,091*	0,017	0,146*	0,200*	0,061	0,056*	0,063	0,052*

BZH1, BZH2, BZH3: Bretagne populations 1, 2 et 3, AA: Alaska, CA: Canada, AL: Allemagne, FI: Finlande, ES: Espagne, US1: New York, US2: Minnesota, US3: Wisconsin, IRL: Irlande.
* P<0,05

Il n'a pas été observé de différence significative entre les populations bretonnes et la population de New York (P=0,10, P=0,10 et P=0,09). De la même façon, l'une des populations bretonnes (BZH2) ne différait pas des populations américaines (New York: P=0,10, Minnesota: P=0,16 et Wisconsin: P=0,38). La population provenant d'Allemagne ne différait pas significativement des populations des Etats-Unis (hors Alaska) (P=0,19, P=0,06 et P=0,16) ni de la population issue de l'élevage (P=0,07). Il n'a pas été observé de différence significative entre la population d'élevage et deux des populations des Etats-Unis (New York:

P=0,11 et Minnesota: *P*=0,13). Enfin trois populations des Etats-Unis ne différaient pas significativement entre elles (New York et Minnesota: *P*=0,95, New York et Wisconsin: *P*=0,75 et Minnesota et Wisconsin: *P*=0,60).

L'analyse réalisée avec le logiciel STRUCTURE 2.2 a mis en évidence quatre entités génétiques distinctes (figures 38 et 39).

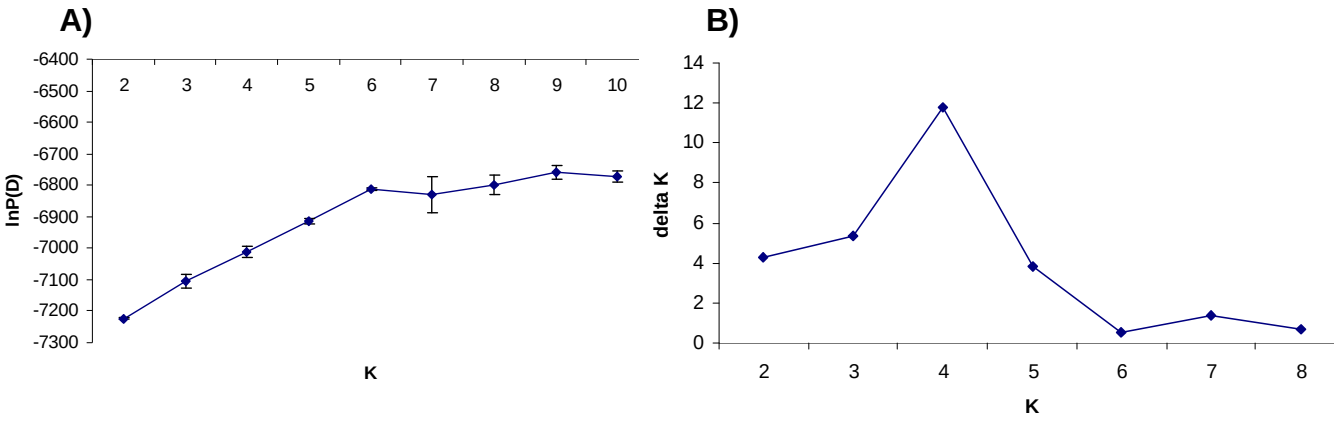


Figure 38. Résultat de la méthode d'assignation par clustering. A) La vraisemblance (Ln P(D)) la plus forte est obtenue pour *K*=6 (où *K* représente le nombre de populations testées). Les barres verticales représentent les écarts-types et B) la méthode d'Evanno et al. (2005) nous permet cependant de conclure que *K*=4.

Globalement l'analyse bayésienne a montré une forte structuration pour les populations issues d'Alaska, du Canada, de Finlande et d'Espagne (figure 39). Les individus d'Alaska, de Finlande et d'Espagne sont assignés au même groupe alors que les individus canadiens forment un groupe très peu retrouvé dans les autres populations (un peu en Irlande).

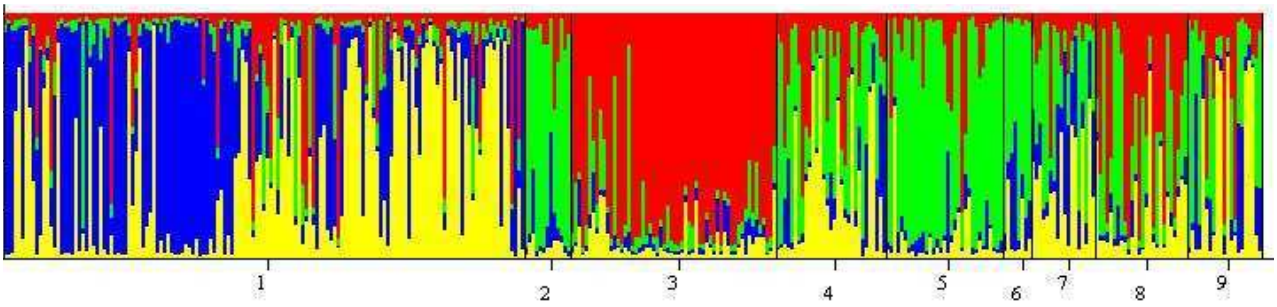


Figure 39. Structuration de l'échantillonnage total implémentée par STRUCTURE 2.2 pour *K*=4. Chaque individu est représenté par une ligne verticale, et est assigné à une ou plusieurs populations correspondant à une couleur (où 1= Bretagne; 2=Alaska; 3=Canada; 4=Allemagne; 5=Finlande; 6=Espagne, 7=Etats-Unis hors Alaska; 8=Irlande et 9=Elevage).

Les tests d'assignation réalisés avec le logiciel GENECLASS indiquent également une forte structuration génétique (tableau 19). Au sein de chaque population, plus de 74% des individus sont assignés à cette population. En Bretagne de 88 à 96% des individus sont assignés à leur population et aucun individu n'est assigné à l'une des deux autres populations bretonnes. Les individus qui ne sont pas assignés à leur population (n=5) sont assignés à l'une des populations d'Amérique du Nord ou à l'élevage.

Parmi les populations férales européennes, 74 à 100% des individus sont assignés à leur population de référence (la valeur de 100% correspond cependant à l'Espagne où notre échantillonnage est très faible). Dans ces populations, les individus qui ne sont pas assignés à leur population de référence sont soit assignés à l'une des populations bretonnes soit à l'une des populations d'Amérique du Nord. Excepté un cas, les individus des populations férales européennes ne sont pas assignés à une autre population férale européenne.

Dans les populations d'Amérique du Nord, les individus qui ne sont pas assignés à leur population de référence sont soit assignés à une autre population d'Amérique du Nord (n=8), soit à une population européenne (n=10 dont neuf individus sont issus du Canada).

Enfin, les individus issus de l'élevage du Morbihan sont assignés à 71% à cet élevage. Parmi les individus qui ne sont pas assignés à l'élevage, seul un individu est assigné à une population bretonne.

Tableau 19. Résultats des tests d'assignation réalisés avec GENECLASS2. Les individus correctement assignés à leur population de référence sont indiqués en gras.

	BZH1	BZH2	BZH3	AL	FI	ES	IRL	AA	CA	US1	US2	US3	EL
BZH1	**22**										1	1	1
BZH2		**24**										1	
BZH3			**19**						1				
AL	1	1		**23**		1		3		1		1	
FI	2				**29**				1		1		
ES						**8**							
IRL		1					**23**		2				
AA								**13**	1				
CA	2			2		1	4		**46**	1			2
US1										**3**	1		
US2											**8**	2	
US3		1									1	**2**	
EL			1				1	1	1		2		**15**

BZH1, BZH2, BZH3: Bretagne populations 1, 2 et 3, AA: Alaska, CA: Canada, AL: Allemagne, FI: Finlande, ES: Espagne, US1: New York, US2: Minnesota, US3: Wisconsin, IRL: Irlande.

4.3.4. Discussion

Diversité et structuration génétique en Bretagne

L'objectif de cette étude était d'apprécier la variabilité génétique introduite en Europe *via* les élevages de Visons d'Amérique et d'analyser le niveau de structuration des populations installées en Bretagne dans un but de gestion à long terme.

Nos résultats ont montré qu'en dépit d'une sélection intense dans les fermes d'élevage, une diversité génétique relativement importante est observée en Bretagne (*H*e=0,7605 dans l'élevage, et *H*e=0,6220 à *H*e=0,6568 dans les populations férales). Ces résultats sont plus importants que ceux observés en Amérique du Nord dans une population sauvage (H_E=0,498, n=20) et dans les élevages (H_E=0,531 à H_E=0,651, n=20 à n=40) (Belliveau et al., 1999). La diversité observée est comparable à celle présente dans d'autres populations de Mustélidés autochtones comme les loutres (n=102, Randi et al., 2003) ou les putois (n=83, Møller et al., 2004) mais plus importante que celle observée dans la population de Visons d'Europe présente dans le Sud-ouest de la France où l'hétérozygotie moyenne est de 0,379 (n=112) (Michaux et al., 2005).

Considérant la totalité de l'échantillonnage en Bretagne, un écart significatif à l'équilibre de Hardy-Weinberg a été observé, pouvant résulter d'un effet Wahlund* (l'échantillon a été considéré comme issu d'une seule population alors qu'il est constitué d'individus provenant de plusieurs populations). La structuration en pools génétiques distincts au sein de la région Bretagne est confirmée par les méthodes bayésiennes. Ainsi, les logiciels STRUCTURE 2.2 et GENELAND 2.0.1 implémentent trois entités génétiques distinctes (Figs. 3 and 4). A l'intérieur de chaque pool, une substantielle diminution du nombre de locus en déséquilibre est observée, ainsi qu'une diminution de la diversité génétique (selon les valeurs de *H*e et *R*s) par rapport à l'échantillonnage total. De plus, ces trois pools seraient fortement différenciés, comme le suggèrent les valeurs des estimateurs de F_{ST} par paires. A l'intérieur de chaque pool, les individus ont été majoritairement assignés à cette population (q>0,7). Ces trois populations distinctes géographiquement, correspondraient à la localisation géographique des anciens élevages les plus importants. De plus, nos résultats ont également mis en évidence des zones de contact au sein desquelles soit les individus ne sont pas assignés majoritairement à une

seule population soit les individus sont assignés à une population (q>0,7) géographiquement éloignée. Dans le département des Côtes d'Armor, les individus sont assignés à l'une des trois populations distinguées. Ce résultat suggèrerait une colonisation des animaux depuis le Finistère et le Morbihan, concordant avec le fait qu'un nombre moins important d'élevages étaient installés dans les Côtes d'Armor. Nos résultats suggèrent que ces événements de colonisation depuis le Finistère pourraient avoir lieu le long du canal de Nantes à Brest. Les zones de contact identifiées constitueraient des zones de mélange où des accouplements entre individus issus de populations différentes sont attendus.

Scénarios possibles d'introduction et d'invasion

L'émergence d'une structuration génétique à l'échelle de la région Bretagne peut être le résultat d'introductions multiples d'animaux d'origines diverses ou de la dérive génétique et de la sélection au sein de chaque élevage conduisant à des populations bien différenciées. L'introduction d'individus issus d'un mélange de plusieurs populations sources pourrait expliquer le succès d'espèces invasives présentant une forte variabilité génétique (e.g. Kolbe et al., 2004, Genton et al., 2005, Voisin et al., 2005). En Bretagne, considérant le nombre important de fermes d'élevages existant par le passé, particulièrement dans les zones où les pools génétiques ont été identifiés (Finistère et Morbihan), des introductions multiples d'animaux d'origine diverses sont attendues. En effet, les animaux introduits en Europe peuvent provenir de populations distinctes en Amérique du Nord, de plus, des échanges d'animaux entre élevages européens sont suspectés. L'hypothèse de sources d'introductions multiples pourrait de plus expliquer le fait que nous n'avons pas observé de goulot d'étranglement dans les populations bretonnes. Par ailleurs, au sein de chaque élevage, la dérive génétique et la sélection pourraient avoir engendré une forte structuration génétique, et donc une forte différenciation entre les populations férales issues d'élevages différents.

Vers une homogénéisation des pools génétiques différenciés en Bretagne?

L'émergence d'une structuration génétique peut également être le fait d'éléments du paysage faisant obstacle à la migration d'individus et donc à l'homogénéisation des populations entre elles (e.g. Trizio et al., 2005, Coulon et al., 2006). En Bretagne cependant, la structure du paysage et surtout le réseau hydrographique intense (environ 15 000 km de cours d'eau) pourraient plutôt faciliter la dispersion des individus. En Amérique du Nord, une étude

réalisée à une échelle géographique plus fine (environ 50 km entre les zones d'échantillonnage) a mis en évidence une absence de structuration génétique et suggère des flux de gènes importants ainsi qu'une dispersion/migration non négligeable entre cours d'eau (Stevens et al., 2005). Dans notre étude, la distance géographique séparant les pools génétiques identifiés (environ 60 km) ne parait pas démesurée face aux capacités de dispersion du Vison d'Amérique (Gerell, 1970, Niemimaa, 1995). Le patron d'isolement par la distance observé à l'échelle régionale ne reflèterait donc pas ce qui est normalement attendu dans les populations à l'équilibre migration-dérive (où les pertes de diversité génétique engendrées par la dérive sont compensées par l'apport de nouveaux allèles par migration). En effet les populations invasives récemment fondées ne sont pas à cet équilibre (e.g. Herborg et al., 2007). Une différenciation importante est attendue si l'échantillonnage inclut une grande proportion de populations nouvellement fondées qui ne sont pas immédiatement connectées par des flux géniques (Slatkin, 1993). Dans notre étude, 32 à 35% d'admixture a été detectée parmi les individus issus des zones de contact. Nos résultats suggèreraient donc un contact récent entre pools génétiques différenciés. A long terme, une diminution de la différenciation génétique entre les trois populations identifiées en Bretagne est attendue, due à des flux de gènes potentiellement importants chez le Vison d'Amérique (Stevens et al., 2005).

Comparaison avec d'autres populations férales et des populations de l'aire d'origine

Dans presque toutes les populations férales et en Alaska un déficit en hétérozygotes a été observé qui se traduit par des estimations de F_{IS} significativement différentes de zéro. Ce déficit en hétérozygotes peut résulter de multiples facteurs, tels que la présence d'allèles qui n'ont pas amplifié (allèles nuls), la consanguinité ou encore l'effet Wahlund. Ces facteurs ne sont d'ailleurs pas mutuellement exclusifs. De manière générale un échantillonnage plus important ainsi que les coordonnées géographiques exactes de chaque individu dans chacune des populations semblent toutefois nécessaire pour conclure sur ce point.

Parmi les populations introduites, une forte différentiation génétique est attendue par simple effet d'échantillonnage des fondateurs, d'autant plus forte que la (ou les) population(s) source(s) montre(nt) une variabilité génétique importante. Dans notre étude, une forte différenciation a été observée entre les différentes populations férales entre elles et avec les populations d'origine. Les valeurs des estimateurs de F_{ST} par paires les plus faibles ($\hat{\theta}$

inférieur ou égal à 0,077) ont été observées entre les populations des Etats-Unis (hors Alaska) et les trois populations bretonnes et la population allemande, ce qui pourrait suggérer une origine commune pour ces populations.

L'analyse bayésienne implémentée par STRUCTURE 2.2 a également montré une forte structuration entre les différentes populations. Parmi les populations d'origine, la population d'Alaska, où une forte structuration est observée, est assignée avec les populations finlandaises et espagnoles. Au sein de la population canadienne, presque tous les individus sont assignés majoritairement au même cluster. Cependant seuls quelques autres individus (issus de la population irlandaise) sont assignés à ce cluster de façon majoritaire.

Les tests d'assignation implémentés par GENECLASS 2 ont confirmé les observations précédentes. Cette analyse, fondée sur la probabilité d'appartenance des individus aux différentes populations échantillonnées, indique une forte structuration génétique. En effet nos résultats ont montré que la majorité des individus étaient assignés à leur population de référence et que la proportion d'individus issus d'une population mais assignés à une autre population est négligeable. Dans notre étude, globalement, les tests d'assignation sont plutôt cohérents avec les valeurs des estimations de F_{ST}, cependant certains individus ont été assignés à des populations issues de populations fortement différenciés (e.g. 6% des individus finlandais sont assignés à la population bretonne 1 alors que $\hat{\theta}$ = 0,197 entre ces deux populations, ou encore 7% des individus de l'Alaska sont assignés à la population canadienne alors que $\hat{\theta}$ = 0,147 entre ces deux populations). Ces tests d'assignation doivent donc être interprétés avec précaution et des analyses supplémentaires doivent être entreprises avant de les intégrer dans d'éventuelles mesures de gestion (Thulin et al., 2006).
De manière générale, le fait que les populations introduites et d'origine ne soient pas regroupées dans les mêmes clusters génétiques peut s'expliquer soit par une origine différente des populations introduites (les populations sources n'auraient pas été échantillonnées) soit par l'effet de la dérive génétique et de la sélection au sein de chaque population introduite entrainant une forte différentiation entre populations, même fondées depuis la même source. Nos résultats actuels ne permettent pas de statuer entre ces deux hypothèses. Une comparaison de nos populations réalisée à partir d'une analyse de l'ADN mitochondrial* (analyses en cours) serait particulièrement pertinente car elle permettrait d'identifier l'origine géographique des populations de Vison d'Amérique introduites en Europe.

4.4. Conclusion: implications en termes de conservation

L'étude de la génétique des populations invasives améliore notre compréhension du fonctionnement de ces populations et peut permettre de prédire l'efficacité des mesures de contrôle par exemple (Sakai et al., 2001). Récemment Abdelkrim et al. (2005) ont souligné l'importance de l'outil moléculaire pour la détermination d'unités d'éradication prenant en compte la structure génétique et les flux de gènes se produisant au sein des populations invasives.

En Bretagne, l'émergence d'une structuration génétique à l'échelle régionale doit être prise en compte dans les opérations de contrôle du Vison d'Amérique. La mise en évidence de zones de contact est particulièrement importante en termes de conservation. En effet, au sein de ces zones, les accouplements entre individus issus de populations différentes sont susceptibles d'engendrer une augmentation de la diversité génétique et du potentiel adaptatif de l'espèce (e.g. Ellstrand & Schierenbeck, 2000, Kolbe et al., 2004, Voisin et al., 2005, Lavergne & Molofsky, 2007). De tels événements limiteraient considérablement les chances de succès des opérations de contrôle du Vison d'Amérique dans l'Ouest de la France. Nos résultats pourraient donc s'avérer particulièrement utiles pour la mise en œuvre de stratégies de contrôle, en focalisant dans un premier temps les efforts de piégeage au niveau de ces zones de contact afin de limiter les flux de gènes entre populations différenciées.

En conclusion, même si une forte structuration génétique est actuellement observée en Bretagne, il ne s'agirait que d'une «photographie» à un instant donné du processus invasif. La mise en évidence de zones de contact associée aux capacités de dispersion du Vison d'Amérique impliquent la prise en compte des phénomènes de migration qui constituent une étape clé du processus invasif, et déterminent donc la réussite des opérations de contrôle.

5. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

5.1. Le Vison d'Amérique: une espèce invasive

Le Vison d'Amérique présente toutes les caractéristiques d'un carnivore potentiellement invasif: de taille relativement petite, l'espèce exhibe de grandes capacités reproductrices (superféconfation, superfeotation, paternité multiple), et ce prédateur généraliste est très plastique dans ses exigences en termes d'habitat (Boitani, 2001). L'établissement de populations férales dans de nombreux pays européens à partir d'individus échappés des élevages et leur rapide prolifération témoignent des capacités d'adaptation de l'espèce (Macdonald & Harrington, 2003). L'introduction du Vison d'Amérique en Europe soulève de nombreux problèmes de conservation, menaçant notamment le maintien de certaines populations menacées. En France, l'espèce a été massivement introduite dans les années 1960, et si les premières populations férales ont été signalées il y a une trentaine d'années (Phélipot, 1974, Lafontaine, 1988), il n'existe que peu d'études sur la dynamique de ces populations invasives et sur les conséquences de la présence de ce petit carnivore pour la faune autochtone.

En Bretagne, le succès de l'installation et de l'expansion du Vison d'Amérique en Bretagne résulte de multiples facteurs interagissant simultanément. Tout d'abord, les conditions climatiques locales et la présence de sources potentielles de nourriture (abattoirs, sous-produits de la mer) a engendré l'installation de nombreuses fermes d'élevage dans la région (Maizeret, 1990). Si les premières établissements semblaient plutôt être de petites installations familiales, l'essor de l'industrie de la fourrure dans les années 1960 a engendré le développement d'élevages pouvant compter plusieurs dizaines de milliers de femelles reproductrices (Léger, 2001, Léger & Ruette, 2005). Ce phénomène d'introduction d'un nombre extrêmement important d'animaux sur le territoire français *via* les élevages n'est pas sans conséquences sur la dynamique d'invasion de l'espèce. La pression d'introduction, qui figure parmi les facteurs principaux de succès des espèces invasives, a été très importante pour *M. vison* en Bretagne.

Le Vison d'Amérique est susceptible d'exploiter tous types d'habitats, mais semble affecter plus particulièrement les petits cours d'eau boisés (Yamaguchi et al., 2003, Zabala et al.,

2007a). L'espèce semble en effet éviter les vastes étendues ouvertes correspondant aux paysages d'agriculture intensive (Yamaguchi et al., 2003). En Bretagne, la topographie de nombre des cours d'eau notamment dans l'ouest de la région semble avoir été favorable à l'installation des individus échappés ou relâchés des élevages en offrant un habitat optimal.
De plus, dans les années 1970-80, le Vison d'Amérique pourrait avoir profité de la raréfaction d'espèces potentiellement compétitrices, notamment le Vison et la Loutre d'Europe. Les signalements de *Mustela lutreola* étaient en effet déjà rares dans la région avant l'arrivée de *M. vison* (e.g. Chanudet et al., 1966). De plus, à cette époque, un substantiel déclin des populations de loutres a été observé, même si des populations relictuelles se sont toujours maintenues en Bretagne (Lafontaine, 2005). La découverte d'un habitat plutôt favorable associée à la quasi absence de compétiteurs potentiels pourrait avoir largement encouragé l'établissement de l'espèce dans le milieu naturel.

Le fort potentiel reproducteur de l'espèce mis en évidence dans ce travail a ensuite permis une croissance et une expansion rapides de la population. Sur l'aire d'étude, 72% des femelles examinées étaient reproductrices. De plus, la taille moyenne de la portée embryonnaire a été estimée à 7,6 ± 1,4 embryons par femelle. Deux hypothèses, non exclusives, peuvent expliquer le fort taux de reproduction observé: d'une part la sélection des femelles pour leur prolificité au sein des élevages, et d'autre part, une réponse physiologique au piégeage comme cela a déjà été mentionné chez les Canidés (Helle & Kauhala, 1995, Frank & Woodroffe, 2001). Ceci pourrait également être mis en relation avec la forte proportion de juvéniles et de jeunes adultes observée (106 animaux soit 83% des visons recueillis dont l'âge était connu).

En dépit de la fermeture de la majorité des élevages dans les années 1980-90, la population de Vison d'Amérique se maintient en Bretagne et s'étend dans les départements limitrophes (Loire-Atlantique, Mayenne, Manche, Calvados). Considérant la dynamique de colonisation dont a pu faire preuve l'espèce dans certains pays européens (Gerell, 1967, Bevanger & Henriksen, 1995, Kauhala, 1996), l'évolution de la répartition des captures de visons sur le front de colonisation est à surveiller étroitement au vu des effectifs piégés chaque année en Bretagne. Des campagnes de sensibilisation à la présence et l'impact du Vison d'Amérique pourraient s'avérer nécessaires dans les nouveaux départements concernés. Dans ce travail, le réseau de collecte des animaux piégés s'est considérablement amélioré après l'effort important de communication qui a été réalisé en 2005. Les données de piégeage constituant

actuellement la source d'information prépondérante concernant la présence de l'espèce, un travail particulier d'information des piégeurs doit être réalisé.

5.2. Gestion de l'espèce

Si l'éradication des espèces invasives est la méthode préconisée par l'IUCN (2000) et dans la Convention sur la Diversité Biologique (article 8h), cette solution semble cependant compromise aujourd'hui en Bretagne. En effet, dans cette région, nos résultats démontrent que l'espèce est non seulement implantée de façon homogène mais qu'elle est de plus en pleine expansion, en dépit de l'activité de piégeage. La dispersion des jeunes, lors de leur émancipation, peut permettre à l'espèce de se maintenir en dépit de la mortalité induite par le piégeage ou de recoloniser des zones désertées (Frank & Woodroffe, 2001). Les opérations de piégeage isolées peuvent également créer des zones partiellement ou complètement inoccupées, lesquelles en offrant une plus forte disponibilité en ressources et une compétition réduite, seront rapidement recolonisées. De plus, lors des opérations de contrôle, certains individus ne sont jamais capturés (e.g. Zuberogoitia et al., 2006a), et la persistance de ces individus peut suffire à faire échouer les tentatives d'éradication de l'espèce. La grande plasticité écologique du Vison d'Amérique confère à l'espèce un potentiel adaptatif important, et ses capacités de dispersion en font une espèce difficile à éradiquer. Ainsi, si l'espèce a pu être éradiquée sur une île estonienne (Maran, 2000), les tentatives au Royaume-Uni ont par contre échoué (Manchester & Bullock, 2000).

Sur l'île d'Hiiumaa (Estonie), l'éradication du Vison d'Amérique a été réalisée dans un contexte de réintroduction du Vison d'Europe (Maran, 2000). Une première étude, réalisée en 1997 (Philcox & Grogan, 1997) a été destinée à estimer la population de visons américains vivant sur l'île afin d'évaluer la faisabilité d'une tentative d'éradication. Trois sessions de piégeage ont ensuite été prévues, en décembre 1998, février 1999 et mars-avril 1999 (Maran, 2000). Un découpage aléatoire des 1000 km² de surface de l'île a été réalisé, avec deux piégeurs locaux exerçant pendant trois semaines consécutives sur chaque zone. Après des difficultés rencontrées sur le terrain engendrant la démotivation des piégeurs, seuls 12 animaux seront capturés lors des deux premières sessions de piégeage. Plusieurs explications sont mises en avant: l'utilisation de pièges inadaptés, le manque d'expérience des piégeurs locaux, des appâts inefficaces, de mauvaises conditions climatiques, etc. Un nouveau

protocole est alors établi, réalisé avec une équipe expérimentée et quatre nouvelles sessions de piégeage de trois semaines sont réalisées de mars 1999 à mars 2000, durant lesquelles 38 visons américains seront capturés. Suite à ces opérations, le nombre d'animaux subsistant sur l'île a été suffisamment faible pour conduire à l'extinction de la population car en dépit d'une surveillance étroite, aucune trace n'a été retrouvée. Le coût total de l'opération a été estimé entre 70 000et 100 000 euros (Genovesi, 2000). L'expérience estonienne met en avant les difficultés liées à la gestion du Vison d'Amérique ainsi que les moyens financiers et humains importants à mettre en œuvre.

En Bretagne, il est dorénavant avéré que les populations de Vison d'Amérique peuvent se maintenir sans apport d'animaux depuis les élevages et le piégeage non organisé réalisé actuellement semble manifestement insuffisant pour limiter la prolifération de l'espèce. Une réflexion approfondie sur les moyens de contrôle de l'espèce s'avère donc nécessaire. Les résultats de génétique des populations obtenus dans ce travail fournissent quelques éléments de réponse. Trois groupes génétiques distincts ainsi que des zones de contact entre ces groupes ont été identifiés dans la région (Finsitère, Morbihan Ouest, Morbihan Est). Au niveau des zones de contact, l'accouplement d'animaux provenant de groupes génétiques différenciés est à éviter car cela pourrait engendrer une augmentation de la diversité génétique et du potentiel adaptatif de l'espèce (e.g. Ellstrand & Schierenbeck, 2000, Kolbe et al., 2004, Voisin et al., 2005, Lavergne & Molofsky, 2007). En d'autres termes les avantages pour l'espèce pourraient être tels qu'ils réduiraient à néant les chances de contrôle à long terme. La mise en évidence d'une structuration génétique au niveau régional constitue donc l'un des résultats majeurs de cette étude dans une perspective de conservation. Le suivi et l'évolution dans le temps de ces zones de contact et de mélange serait particulièrement pertinent et pourrait conditionner la réussite des opérations de contrôle.

Une autre piste de réflexion intéressante est liée à l'étude des interactions interspécifiques avec les carnivores autochtones et notamment avec la loutre. Considéré comme un super-prédateur, la loutre pourrait jouer un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (Bifolchi & Lodé, 2005, Annexe 5). En Finlande, il a été suggéré que la présence de la loutre influe sur la répartition du Vison d'Amérique. Ainsi, le déclin de la loutre a profité à l'expansion du Vison d'Amérique, cependant, dans les zones à fortes densités de loutres, le vison est peu présent (Kauhala, 1996). De la même façon, la densité de visons a chuté de façon drastique sur une zone où la loutre a été réintroduite en Angleterre (Bonesi &

Macdonald, 2004c). Une autre étude, menée cette fois à l'échelle régionale et à long terme, a montré que le déclin du vison était significativement corrélé au retour de la loutre en Angleterre (McDonald et al., 2007).

Dans notre étude, il n'a pu être mis en évidence d'impact fort du Vison d'Amérique sur l'avifaune aquatique en Bretagne. L'une des hypothèses invoquées est l'existence d'interactions interspécifiques non négligeables entre le Vison d'Amérique et la Loutre d'Europe, qui engendreraient une exclusion du vison de certaines zones de chasse. Il ne nous a cependant pas été possible de tester cette hypothèse. En Bretagne, le suivi réalisé par le Groupe Mammalogique Breton montre une reconquête de la loutre depuis les années 1990, et l'espèce est aujourd'hui présente sur 53% des bassins versants (F. Simonnet, comm. pers.). Ainsi, le retour de la loutre pourrait être favorable à une réduction des populations de Visons d'Amérique en Bretagne. La loutre, en occupant une partie de la niche écologique du vison, et par des interactions agressives, pourraient en effet engendrer une augmentation de la mortalité et une réduction de la valeur adaptative du vison (Bonesi et al., 2006a). L'occurrence de telles interactions est à étudier en Bretagne, en surveillant l'évolution de la répartition géographique des deux espèces à long terme par exemple. Le rôle potentiel de la loutre dans le déclin des populations de visons devrait également être pris en compte dans les opérations de contrôle. Le piégeage du Vison d'Amérique pourrait dans un premier temps être privilégié dans les secteurs favorables au vison et où la loutre est absente par exemple.

5.3. Perspectives de recherche

L'analyse de la structuration génétique réalisée dans ce travail a révélé que les populations introduites et d'origine que nous avons échantillonnées ne sont pas regroupées dans les mêmes clusters génétiques. Outre un biais d'échantillonnage, ce résultat peut s'expliquer soit par une origine différente des populations introduites (les populations sources n'auraient pas été échantillonnées) soit par l'effet de la dérive génétique et de la sélection au sein de chaque population introduite entrainant une forte différentiation entre populations, même fondées depuis la même source. Nos résultats actuels ne nous ont pas permis de statuer entre ces deux hypothèses. Pour cela, avec le concours d'un stagiaire de Master I, d'autres analyses génétiques ont été réalisées sur nos échantillons, à partir de marqueurs mitochondriaux afin d'identifier l'origine géographique des populations de Vison d'Amérique introduites en Europe. Les premiers résultats, bien qu'encore trop préliminaires pour être présentés ici,

pourraient indiquer une origine unique pour les populations férales que nous avons échantillonné.

De plus, nous avons vu en introduction de ce travail que la capacité d'une espèce à envahir un nouvel écosystème dépend de son degré d'adaptation à cet environnement ou de son potentiel adaptatif. Le succès d'une invasion biologique dépendrait d'ailleurs plus de cette dernière que d'une large tolérance aux conditions environnementales ou de la plasticité de l'espèce introduite (Lee, 2002). Nous avons donc également amorcé une étude sur une partie du gène du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH) Classe II-β. Le CMH est un système à la base de la réponse immunitaire. Entre populations exploitant des milieux différents, donc subissant les effets de pathogènes différents, des combinaisons alléliques différentes seraient sélectionnées selon les milieux. La comparaison entre populations férales et populations d'origine permettrait d'évaluer le potentiel adaptatif des populations importées. Là encore nos résultats préliminaires sont très encourageants puisqu'un nombre important de combinaisons différentes a pu être détecté.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(hors references citées dans les articles)

Aars, J., X. Lambin, R. Denny, and A.C. Griffin (2001) Water vole in the Scottish uplands: distribution patterns of disturbed and pristine populations ahead and behind the American mink invasion front. Animal Conservation 4:187-194.

Abdelkrim, J., M., Pascal, C., Calmet, and S. Samadi (2005) Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: examples from insular Norway rat populations. Conservation Biology 19: 1509-1518.

Ahola, M., M. Nordström, P.B. Banks, N. Laanetu, and E. Korpimäki (2006) Alien mink predation induces prolonged declines in archipelago amphibians. Proceedings of the Royal Society of London - B. Biological Sciences 1591: 1261-1265.

Allee, W.C., A.E. Emerson, O. Park, T. Park, and K.P. Schmidt (1949) Principles of Animal Ecology. Philadelphia, PA. 837 pp.

Allendorf, F.W. and L.L. Lundquist (2003) Introduction: Population Biology, Evolution and Control of Invasive Species. Conservation Biology 17: 24-30.

Alpert, P. (2006) The advantages and disadvantages of being introduced. Biological Invasions 8: 1523-1534.

Alves, P.C., H. Gonçalves, M. Santos, and A. Rocha (2002) Reproductive biology of the Iberian hare, *Lepus granatensis*, in Portugal. Mammalian Biology 67: 358-371.

Amstislavsky, S., and Y. Ternovskaya (2000) Reproduction in mustelids. Animal Reproduction Science 60-61: 571-581.

Angelici, F.M., L. Luiselli, and L. Rugiero (2000) First note of dietary habits of American mink *Mustela vison* in Italy. Mammalia 64:253-257.

Anonyme (1995) Curieux de nature, Patrimoine naturel de Bretagne. Direction régionale de l'environnement Bretagne, Conseil régional Bretagne, Rennes, 99 p.

Anonyme (2004a) Atlas de l'agriculture bretonne. Direction Régionale de l'Equipement, Rennes, 90 cartes.

Anonyme (2004b) Document d'Objectifs pour le site Natura 2000 « Rivières du Scorff et de la Sarre, Forêt de Pont-Calleck » (site FR 5300026), Syndicat de bassin du Scorff, Préfecture du Morbihan, 197 p.

Anonyme (2005) La qualité des cours d'eau et des eaux souterraines en Loire-Bretagne, 2002-2004. Agence de l'eau Loire-Bretagne, DIREN et CSP, Orléans, décembre 2005, 19 pp.

Arnold, T.W., and E.K. Fritzell (1990) Habitat use by male mink in relation to wetland characteristics and avian prey abundances. Canadian Journal of Zoology 68: 2205-2208.

Aulerich, R.J. and D.R. Swindler (1968) The dentition of the mink (*Mustela vison*). Journal of Mammalogy 49: 488-494.

Asano, M., Y. Matoba, T. Ikeda, M. Suzuki, M. Asakawa, and N. Ohtaishi (2003) Reproductive characteristics of the Feral Racoon (*Procyon lotor*) in Hokkaido, Japan. Journal of Veterinary and Medical Sciences 65: 369-373.

Baghli, A., and R. Verhagen (2003) The distribution and status of the polecat *Mustela putorius* L. in Luxembourg. Mammal Review 33: 57-68.

Báldi A., and P. Batáry (2005) Nest predation in European reedbeds: different losses in edges but similar losses in interiors. Folia Zoologica 54: 285-292.

Banks, P.B., K. Norrdahl, M. Nordström, and E. Korpimaki (2004) Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. Oikos 105:79-88.

Banks, P.B., and C.R. Dickman (2007) Alien predation and the effects of multiple levels of prey naiveté. Trends in Ecology and Evolution 22: 229-230.

Bartoszewicz, M., and A. Zalewski (2003) American mink, *Mustela vison* diet and predation on waterfowl in the Słońsk Reserve, western Poland. Folia Zoologica 52: 225-238.

Begon, M., M. Mortimer, and D.J. Thompson (1996) Population Ecology – A Unified Study of Animals and Plants. 3rd edition. Editions Blackwell Science, 247 pp.

Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, and F. Bonhomme (1996-2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).

Belliveau, A.M., A. Farid, M. O'Connell, and J.M. Wright (1999) Assessment of genetic variability in captive and wild American mink (*Mustela vison*) using microsatellite markers. Canadian Journal of Animal Science 79: 7-16.

Bertolino, S., and P. Genovesi (2003) Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. Biological Conservation 109: 351-358.

Bevanger, K., and G. Henriksen (1995) The distributional history and present status of the American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) in Norway. Annales Zoologici Fennici 32: 11-14.

Bifolchi, A., and T. Lodé (2005) Efficiency of conservation shortcuts: an investigation with otters as umbrella species. Biological Conservation 126: 523-527.

Bininda-Edmonds, O.R.P., J.L. Gittleman, and A. Purvis (1999) Building large trees by combinig phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). Biological Review 74: 143-175.

Birks, J.D.S., and I.J. Linn (1982) Studies on the home range of feral mink (*Mustela vison*). Symposia of the Zoological Society of London 49: 231-257.

Birks, J.D.S., and N. Dunstone (1985) Sex-related differences in the diet of the mink *Mustela vison*. Holarctic Ecology 8: 245-252.

Blackburn, T.M., and R.P. Duncan (2001) Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. Journal of Biogeography 28: 927-939.

Boitani, L. (2001) Carnivore introductions and invasions: their success and management options. Pages 123-144. In Cambridge University Press, editor. Carnivore conservation. The Zoological Society of London.

Bonesi, L., N. Dunstone, and M. O'Connell (2000) Winter selection of habitats within intertidal foraging areas by mink (*Mustela vison*). Journal of Zoology (London) 250: 419-424.

Bonesi, L., and D.W. Macdonald (2004a) Evaluation of sign surveys as a way to estimate the relative abundance of American mink (*Mustela vison*). Journal of Zoology (London) 262: 65-72.

Bonesi, L., and D.W. Macdonald (2004b) Differential habitat use promotes sustainable coexistence between the specialist otter and the generalist mink. Oikos 106: 509-519.

Bonesi, L., and D.W. Macdonald (2004c) Impact of released Eurasian otters on a population of American mink: a test using an experimental approach. Oikos 106: 9-18.

Bonesi, L., Chanin, P., and D.W. Macdonald (2004) Competition between Eurasian otter *Lutra lutra* and American mink *Mustela vison* probed by niche shift. Oikos 106: 19-26.

Bonesi, L., and S. Palazon (2006) The American mink in Europe: Status, impacts, and control. Biological Conservation 134: 470-483.

Bonesi, L., R. Strachan, and D.W. Macdonald (2006a) Why are there fewer signs of mink in England? Considering multiple hypotheses. Biological Conservation 130: 268-277.

Bonesi, L., L.A. Harrington, T. Maran, V.E. Sidorovich, and D.W. Macdonald (2006b) Demography of three populations of American mink *Mustela vison* in Europe. Mammal Review 36: 98-106.

Bossdorf O, H. Auge, L. Lafuma, W.E. Rogers, E. Siemann and D Prati (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. Oecologia, 144, 1–11.

Braun, A.J. (1985) Statut et repartition du Vison d'Amérique – *Mustela vison* (Schreber) – dans le département du Morbihan et les départements limitrophes. Analyse du processus d'expansion et des problèmes d'ordre cynégétique, halieutique et écologique et propositions de régulation des populations de Visons d'Amérique. Fédération des chasseurs du Morbihan, Vannes, 52p.

Bray, Y., E. Marboutin, R. Péroux, and J. Ferron (2003) Reliability of stained placental-scar counts in European hares. Wildlife Society Bulletin 31: 237-246.

Broll, S., and S. Alexandersen (1996) Investigation of the Pathogenesis of Transplacental Transmission of Aleutian Mink Disease Parvovirus in Experimentally Infected Mink. Journal of Virology 70: 1455–1466.

Brusgaard, K., S.N. Malchenko, K. Christensen, O. Lohi, and T. Kruse (1998a) A polymorphic mink (*Mustela vison*) dinucleotide repeat. Animal Genetics 29: 467.

Brusgaard, K., L.E. Holm, and O. Lohi (1998b) Two polymorphic mink (*Mustela vison*) dinucleotide repeat loci. Animal Genetics 29: 468.

Brusgaard, K., N. Shukri, S.N. Malchenko, O. Lohi, K. Christensen, and T. Kruse (1998c) Three polymorphic mink (*Mustela vison*) dinucleotide repeats. Animal Genetics 29: 153.

Bueno, F. (1996) Competition between American mink *Mustela vison* and otter *Lutra lutra* during winter. Acta Theriologica 41:149-154.

Burke, D.M., K. Elliott, L. Moore, W. Dunford, E. Nol, J. Phillips, J. Holmes, K. Freemark (2004) Patterns of nest predation on artificial and natural nests in forests. Conservation Biology 18: 381-388.

Buskirk, S.W. and S.L. Lindstedt (1989) Sex biases in trapped samples of Mustelidae. Journal of Mammalogy 70: 88-97.

Byers, J.E., S. Reichard, J.M. Randall, I.M. Parker, C.S. Smith, W.M. Londsdale, I.A.E. Atkinson, T.R. Seastedt, M. Williamson, E. Chornesky, and D. Hayes (2002) Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. Conservation Biology 16: 630-640.

Callaway, R.M., and E.T. Aschehoug (2000) Invasive plants versus their old and new neighbors: a mechanism for exotic invasion. Science 290: 521–523.

Carter, S.P., and P.W. Bright (2003) Reedbeds as refuges for water voles (*Arvicola terrestris*) from predation by introduced mink (*Mustela vison*). Biological conservation 111:371-376.

Cassey, P. (2002) Life history and ecology influences establishment success of introduced land birds. Biological Journal of the Linnean Society 76: 465-480.

Cassey, P., T.M. Blackburn, G.J. Russell, K.E. Jones, and J.L. Lockwood (2004) Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. Global Change Biology 10: 417-426.

Cassey, P., T.M. Blackburn, R.P. Duncan, and S.L. Chown (2005a) Concerning invasive species: Reply to Brown and Sax. Austral Ecology 30: 475-480.

Cassey, P., T.M. Blackburn, R.P. Duncan, and J.L. Lockwood (2005b) Lessons from the establishment of exotic species: a meta-analytical case study using birds. Journal of Animal Ecology 74: 250-258.

Caughley, G. (1977) Analysis of Vertebrate Populations. Wiley, London. 234 pp.

Cavallini, P., and S. Santini (1996) Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in Central Italy. Annales Zoologici Fennici 33: 267-274.

Chanin, P. (1983) Observations of two populations of feral mink in Devon, U.K. Mammalia 47: 463-476.

Chanin, P. (1985) The natural history of otters. Helm, London, 179 pp.

Chanudet, F., P.J.H. Van Bree et M.C. Saint-Girons (1966) Un mammifère peu connu de la faune de l'Ouest: le Vison. Penn Ar Bed 44 : 187-190.

Clavero, M. and E. García-Berthou (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology and Evolution 20: 110.

Clode, D., and D.W. Macdonald (1995) Evidence for food competition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish islands. Journal of Zoology 237: 435-444.

Clode, D., J.D.S. Birks, and D.W. Macdonald (2000) The influence of risk and vulnerability on predator mobbing by terns (*Sterna* spp.) and gulls (*Larus* spp.) Journal of Zoology (London) 252: 53-59.

Clode, D., and D.W. Macdonald (2002) Invasive predators and the conservation of island birds: the case of American mink *Mustela vison* and terns *Sterna* spp. in the Western Isles, Scotland. Bird Study 49: 118-123.

Colautti, R.I., and H.J. MacIsaac (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. Diversity and Distributions 10: 135-141.

Colautti, R.I., A. Ricciardi, I.A. Grigorovich, and H.J.MacIsaac (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? Ecology Letters 7: 721-733.

Corander, J., P. Waldmann, and M.J. Sillanpaa (2003) Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. Genetics 163: 367-374.

Corander, J., P. Waldmann, P. Marttinen, and M.J. Sillanpaa (2004) BAPS 2: enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. Bioinformatics 20: 2363-2369.

Cornuet, J.M., and G. Luikart (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. Genetics 144: 2001-2014.

Coulon, A., G. Guillot, J.F. Cosson, J.M.A. Angibault, S. Aulagnier, B. Cargnelutti, M. Galan, and A.J.M. Hewison (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. Molecular Ecology 15: 1669-1679.

Courchamp, F., T. Tim Clutton-Brock and B. Grenfell (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. Trends in Ecology and Evolution 14: 405-410.

Courchamp, F., M. Langlais and G. Sugihara (2000) Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. Journal of Animal Ecology 69: 154-164.

Courchamp, F., J.L. Chapuis, and M. Pascal (2003) Mammal invaders on islands: impact, control, and control impact. Biological Review 78: 347-383.

Cox, G.W. (2004) Alien Species and Evolution – The Evolutionary Ecology of Exotic Plants, Animals, Microbes, and Interacting Native Species. Island Press, 400 pp.

Cox, J.G., and S.L. Lima (2006) Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. Trends in Ecology and Evolution 21: 674-680.

Craik, C. (1997) Long-term effects of North American mink *Mustela vison* on seabirds in western Scotland. Bird Study 44: 303-309.

Croci, S., P. Le Quilliec and P. Clergeau (2007) Geographical range as predictor of spatial expansion of invading birds. Biodiversity and Conservation 16: 511-524.

Cuddington, K., and A. Hastings (2004) Invasive engineers. Ecological modelling 178: 335-347.

Cuthberg, R., and L.S. Davis (2002) The impact of predation by introduced stoats on Hutton's shearwaters, New Zealand. Biological Conservation 108:79–92.

Dantzer, R., H. Barre, B. Braastad, G. de Jonge, G. Mason, V. Pedersen, T. Rekila, and E. Smeds (2001) The Welfare of Animals Kept for Fur Production. Scientific Committee on Animal Health and Animal Welfare. 211p.

Delibes, M., M. Clavero, J. Prenda, M. Blasquez, and P. Ferreras (2004) Potential impact of an exotic mammals on rocky intertidal communities of northwestern Spain. Biological Invasions 6: 213-219.

Drake, J.M. and D.M. Lodge (2006) Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions. Biological Invasions 8: 365-375.

Drunat, E., et B. Cadiou (Coord.) (2006) Sternes de Bretagne – Observatoire 2006. Contrat Nature « oiseaux marins » 2003-2006 / LIFE Nature « Conservation de la sterne de Dougall en Bretagne ». Bretagne Vivante – SEPNB, 55 pages.

Duncan, R.P., T.M. Blackburn, and D. Sol (2003) The ecology of bird introductions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34: 71–98.

Dunstone, N. (1993) The Mink. T. and A.D. Poyser, London, 232 pp.

EFBA (2002) L'impact socio-économique de l'élevage des animaux à fourrure en Europe. www.efbanet.com

Ehler, L.E. (1998) Invasion Biology and Biological Control. Biological Control 13: 127–133.

Ellstrand, N.C., and K.A. Schierenbeck (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97: 7043–7050.

Elmeros, M., V. Pederden, and T.L. Wincentz (2003) Placental scar counts and litter size estimations in ranched red foxes (*Vulpes vulpes*). Mammalian Biology 68: 391-393.

Elmeros, M., and M. Hammershøj (2006) Experimental ecaluation of the reliability of placental scar counts in American mink (*Mustela vison*). European Journal of Wildlife Research 52: 132-135.

Elton, C.S. (1958) The ecology of invasions by animals and plants. The University of Chicago Press, Chicago

Enders, R.K. (1952) Reproduction in the mink (*Mustela vison*). Proceedings of the American Philosophical Society 96: 691-755

Erlinge, S. (1967) Food habits of the otter *Lutra lutra* L. and the mink *Mustela vison* Schreber in a trout water in Southwestern Sweden. Oikos 20: 1-7.

Evanno, G., S. Regnaut, and J. Goudet (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology 14: 2611-2620.

Everett, R.A. (2000) Patterns and pathways of biological invasions. Trends in Ecology and Evolution 15: 177-178.

Facon, B., B.J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup and P. David (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. Trends in Ecology and Evolution 21: 130-135.

Falush, D., M., Stephens, and J.K., Pritchard (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. Genetics 164: 1567-1587.

Farid, A., I.R. Vincent, B.F. Benkel, and K. Christensen (2004) Isolation of microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*). Scientifur 28: 228-233.

Ferguson, S.H., J.A. Virgl, and S. Larivière (1996) Evolution of delayed implantation and associated grade shifts in life history traits of North American carnivores. Ecoscience 3(1):7-17.

Ferguson, S.H., J.W. Higdon, and S. Larivière (2006) Does seasonality explain the evolution and maintenance of delayed implantation in the family Mustelidae (Mammalia: Carnivora)? Oikos 114: 249-256.

Ferreras, P., and D.W. Macdonald (1999) The impact of American mink *Mustela vison* on water birds in the upper Thames. Journal of Applied Ecology 36:701-708.

Fleming, M.A., E.A. Ostrander, and J.A. Cook (1999) Microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*). Molecular Ecology 8:1351-1362.

Frank, L.G., and R. Woodroffe (2001). Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. Pages 419-442. In Cambridge University Press, editor. Carnivore conservation. The Zoological Society of London.

Fournier-Chambrillon, F., B. Aasted, A. Perrot, D. Pontier, F. Sauvage, M. Artois, J.M. Cassiède, X. Chauby, A. Dal Molin, C. Simon, and P. Fournier (2004) Antibodies to Aleutian mink disease parvovirus in free-ranging European mink (*Mustela lutreola*) and other small carnivores from Southwestern France. Journal of Wildlife Diseases, 40: 394–402.

Fuller, T.K., and P.R. Sievert (2001) Carnivore demography and the consequences of changes in prey availability. Pages 163-178. In Cambridge University Press, editor. Carnivore conservation. The Zoological Society of London.

Gachet, C. (1990) Etude de l'impact écologique et économique du Vison d'Amérique sur une rivière de Basse-Bretagne: l'Aulne. Thèse vétérinaire, ENV Nantes, 105 pp.

Genovesi, P. (2000) Guidelines for Eradication of Terrestrial Vertebrates: a European Contribution to the Invasive Alien Species Issue. Council of Europe document T-PVS, vol. 65, Strasbourg. 30 pp.

Genovesi, P., and C. Shine (2003) European strategy on invasive alien species. Council of Europe, Strasbourg, t-pvs(2003)7 rev, 50 pp.

Genovesi, P. (2005) Eradications of invasive alien species in Europe: a review. Biological Invasions 7: 127-133.

Genton, B.J., J.A. Shykoff, and T. Giraud (2005) High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambroisia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. Molecular Ecology 14: 4275-4285.

Gerell, R. (1967) Food selection in relation to habitat in mink (*Mustela vison* Schreber) in Sweden. Oikos 18: 233-246.

Gerell, R. (1969) Activity patterns of the mink *Mustela vison* Schreber in Southern Sweden. Oikos 20: 451-460.

Gerell, R. (1970) Home ranges and movements of the mink *Mustela vison* Shreber in Southern Sweden. Oikos 21: 160-173.

Gese, E.M. (2001) Carnivore introductions and invasions: their success and management options. Pages 372-396. In Cambridge University Press, editor. Carnivore conservation. The Zoological Society of London.

Gosling, L.M., and S.J. Baker (1989) The eradication of muskrats and coypus from Britain. Biological Journal of the Linnean Society 38: 39-51.

Goudet, J. (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3).

Guillot, G., F., Mortier, and A. Estoup (2005) GENELAND: a computer package for landscape genetics. Molecular Ecology Notes 5: 712-715.

GREGE (2004a) Plan national de restauration du Vison d'Europe - Contrôle du Vison d'Amérique dans le Sud-ouest de la France – Campagnes 2003-2004. Rapport final, 29 pp.

GREGE (2004b) Plan national de restauration du Vison d'Europe – Suivi de la répartition du Vison d'Europe – Bilan 1999-2004. 41 pp.

GREGE (2005) Plan national de restauration du Vison d'Europe - Phase transitoire - Contrôle du Vison d'Amérique dans le Sud-ouest de la France - Campagnes 2004-2005. 33 pp.

GREGE et Mission Vison d'Europe (2006) Plan national de restauration du Vison d'Europe - Contrôle du Vison d'Amérique dans le Sud-ouest de la France - Campagnes 2005-2006. Rapport final, 24 pp.

Griffen, B.D., and J.E Byers (2006) Intraguild predation reduced redundancy of predator species in multiple predator assemblage. Journal of Animal Ecology 75: 959-966.

Guo, Q. (2006) Intercontinental biotic invasions: what can we learn from native populations and habitats. Biological Invasions 8: 1451-1459.

Halliwell, E.C., and D.W. Macdonald (1996) American mink *Mustela vison* in the Upper Thames catchment: relationship with selected prey species and den availability. Biological Conservation 76:51-56.

Hammershøj, M. (2004) Population ecology of free-ranging American mink Mustela vison in Denmark. Ph.D. thesis, National Environmental Research Inst.

Hammershøj, M., E.A. Thomsen, and A.B. Madsen (2004) Diet of free-ranging American mink and European polecat in Denmark. Acta Theriologica 49: 337-347.

Hammershøj, M., C. Pertoldi, T. Asferg, T.B. Møller, and N.B. Kristensen (2005) Danish free-ranging mink populations consist mainly of farm animals: Evidence from microsatellite and stable isotope analyses. Journal for Nature Conservation 13: 267-274.

Hammershøj, M., J.M.J. Travis, and C.M. Stephenson (2006) Incorporating evolutionary processes into a spatially-explicit model: exploring the consequences of mink-farm closures in Denmark. Ecography 29: 465-476.

Hänfling, B. and J. Kollmann (2002) An evolutionary perspective of biological invasions. Trends in Ecology and Evolution 17: 545-546.

Hansson, A. (1947) The physiology of reproduction in mink (*Mustela vis*on Schreb.) with special reference to delayed implantation. Acta Zoologica 28: 1-136.

Hardy, O.J., and X. Vekemans (2002) SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. Molecular Ecology Notes 2: 618-620.

Henry, A. (1927) Les débuts de l'élevage du vison en France. Revue d'Histoire naturelle appliquée 8: 289-297.

Heger, T., and L. Trepl (2003) Predicting biological invasions. Biological invasions 5: 313-321.

Helle E., and K. Kauhala (1995) Reproduction in the Raccoon Dog in Finland. Journal of Mammalogy 76: 1036-1046.

Herborg, L.M., D. Weetman, C. Van Oosterhout, and B. Hänfling (2007) Genetic population structure and contemporary dispersal patterns of a recent European invader, the Chinese mitten crab, Eriocheir sinensis. Molecular Ecology 16: 231-242.

Hersteinsson, P. and D.W. Macdonald (1992) Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus.* Oikos, 64: 505–515.

Hewson, R. (1984) Changes in the numbers of foxes (Vulpes vulpes) in Scotland. Journal of Zoology (London) 204: 561-569.

Huxel, G.R. (1999) Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. Biological Conservation 89: 143-152.

IUCN–The World Conservation Union (2000) IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion (approved by the IUCN Council, February, 2000).

Jaksic, F.M., J.A. Iriarte, J.E. Jiménez and D.R. Martínez (2002) Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. Biological Invasions 4: 157-173.

Jedrzejewska, B., V.E. Sidorovich, M.M. Pikulik, and W. Jedrzejewski (2001) Feeding habits of the otter and the American mink in Bialowieza Primeval Forest (Poland) compared to other Eurasian populations. Ecography 24: 165-180.

Jenkins, P. (1996) Free trade and exotic species introductions. Conservation Biology 10: 300-302.

Jeschke, J.M. and D.L. Strayer (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. Proceeding of the National Academy of Sciences U.S.A. 102: 7198-7202.

Jeschke, J.M. and D.L. Strayer (2006) Determinant of vertebrate invasion success in Europe and North America. Global Change Biology 12: 1608-1619.

Johnson, D.D.P., D.W. Macdonald, and A.J. Dickman (2000) An analysis and review of models of the sociobiology of the Mustelidae. Mammal Review 30:171-196.

Jones, C.G., J.H. Lawton, and M. Shachak (1994) Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386.

Kark, S. and D. Sol (2004) Establishment Success across Convergent Mediterranean Ecosystems: an Analysis of Bird Introductions. Conservation Biology 19: 1519-1527.

Kauhala, K. (1996) Distributional history of the American mink (*Mustela vison*) in Finland with special reference to trends in otter (*Lutra lutra*) populations. Annales Zoologici Fennici 33:283-291.

Kauhala, K. & T. Tiilikainen (2002) Radio location error and the estimates of home-range size, movements, and habitat use: a simple field test. Annales Zoologici Fennici 39: 317-324.

Kauhala, K. (2004) Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. Folia Zoologica 53: 367-378.

Keane, R.M., and M.J. Crawley (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology and Evolution 17: 164–170.

Kolar, C.S. and D.M. Lodge (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution 16: 199-204.

Kolbe, J.J., R.E. Glor, L.R. Schettino, A.C. Lara, A. Larson, and J.B. Losos (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. Nature 431: 177–181.

Kolbe, J.J., A. Larson, and J.B. Losos (2007) Differential admixture shapes morphological variation among invasive populations of the lizard *Anolis sagrei.* Molecular Ecology 16: 1579-1591.

Kruska, D. (1979) Vergleichende untersuchungen an den Schädeln von subadulten und adulten Farmnerzen, *Mustela vison* f. dom. (Mustelidae; Carnivora). Zeitschrift für Säugetierkinde 44: 360-375.

Kruska, D., and A. Schreiber (1999) Comparative morphometrical and biochemical-genetic investigations in wild and ranch mink (*Mustela vison*: Carnivora: Mammalia). Acta Theriologica 44: 377-392.

Kruska, D.C.T., and V.E. Sidorovich (2003) Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status. Mammalian Biology 68: 257-276.

Lafontaine, **L.** (1988) Un nouveau venu sur le littoral: le vison d'Amérique. Penn ar Bed 125: 77-82.

Lafontaine, **L.** (2005) Loutre et autres mammifères aquatiques de Bretagne. Collection Les Cahiers Naturalistes de Bretagne. Groupe Mammalogique Breton. Editions Biotope: 160 pp.

Larivière, **S**. (1999a) *Mustela vison*. Mammalian Species 608: 1-9.

Larivière, S. (1999b) Reasons why predators cannot be inferred from nest remains. The Condor 101: 718-721.

Lavergne, S., and J. Molofsky (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104: 3883–3888.

Lee, C.E. (2002) Evolutionnary genetics of invasive species. Trends in Ecology and Evolution 17: 386-391.

Léger, F. (2001) Vosges Fox-Farm, un élevage de renards argentés dans l'Alsace des années 1920. J. Do Bentzinger (eds), Colmar, 432 pp.

Léger, F. et S. Ruette (2005) Le Vison d'Amérique, une espèce qui se développe en France: résultat d'une enquête nationale réalisée en 1999. Gibier Faune sauvage 266: 29-36.

Lever, C. (1978) The not so innocuous mink? New Scientist, 77: 812–814.

Levine, J.M., M. Vilà, C.M. D'Antonio, J.S. Dukes, K. Grigulis and S. Lavorel (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. Proceedings of the Royal Society of London B 270: 775-781.

Linnell, J.D.C. and O. Strand (2000) Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. Diversity and Distributions 6: 169-176.

Lockwood, J.L (1999) Using Taxonomy to Predict Success among Introduced Avifauna: Relative Importance of Transport and Establishment. Conservation Biology 13: 560-567.

Lockwood, J.L, D. Simberloff, M.L. McKinney and B. Von Holle (2001) How many, and which, plants will invade natural areas. Biological Invasions 3: 1-8.

Lockwood, J.L., M.F. Hoopes and M.P. Marchetti (2007) Invasion Ecology. Blackwell publishing, 304 pp.

Lodé, T., M. Pondaven et D. Le Jacques (1990) Note préliminaire sur la biologie du Vison d'Amérique *Mustela vison* Schreber dans l'Ouest de la France. Bulletin de la Société de Sciences Naturelles de l'Ouest de la France 12: 137-140.

Lodé, T. (1991) Les déplacements du Vison américain *Mustela vison* Schreber suivi par radiotracking sur une rivière bretonne. Mammalia 55: 643-646.

Lodé, T. (1993) Diet composition and habitat use of sympatric polecat and American mink in Western France. Acta Theriologica 38: 161-166.

Lodé, T. (1995) Convergences morphologiques du Putois (*Mustela putorius*) et du Vison américain (*M. vison*) avec le Vison d'Europe (*M. lutreola*). Gibier Faune Sauvage, Game Wildl. 12: 147-158.

Loeb, S.C, and R.G. Schwab (1987) Estimation of litter size in small mammals: bias due to chronology of embryo resorption. Journal of Mammalogy 68: 671-675.

Lorvelec, O., and M. Pascal (2005) French alien mammal eradication attempts and their consequences on the native fauna and flora. Biological Invasions 7: 135-140.

Lynch, J.M. (1995) Conservation implications of hybridisation between mustelids and their domesticated counterparts: the example of Polecats and feral Ferrets in Britain. Small Carnivore Conservation 13: 17-18.

Lynch, J.M., and T.J. Hayden (1995) Genetic influences on cranial form: variation among ranch and feral American mink *Mustela vison* (Mammalia: Mustelidae). Biological Journal of the Linnean Society 55: 293-307.

Macdonald, I.A.W., L.L. Loope, M.B. Usher, and O. Hamann (1989) Wildlife conservation and the invasion of nature reserves by introduced species: a global perspective. In Biological Invasions: a Global Perspective, eds J. Drake, H. Mooney, F. di Castri; R. Groves; F. Kruger, M. Rejmanek and M. Williamson, pp 215-255. Chichester: J. Wiley and Sons Ltd.

Macdonald, D.W., and R. Strachan (1999) The mink and the water vole. Analyses for conservation. Oxford: The Environment Agency and Wildlife Conservation Research Unit.

Macdonald, D.W., and M.D. Thom (2001) Alien carnivores: unwelcome experiments in ecological theory. Pages 93-122 In Cambridge University Press, editor. Carnivore conservation. The Zoological Society of London.

Macdonald, D.W., V.E. Sidorovich, E.I. Anisomova, N.V. Sidorovich, and P. J. Johnson (2002) The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on water voles *Arvicola terrestris* in Belarus. Ecography 25:295-302.

Macdonald, D.W., and L.A. Harrington (2003) The American mink: the triumph and tragedy of adaptation out of context. New Zealand Journal of Zoology 30: 421-441.

McDonald, R.A., and S. Harris (1999) The use of trapping records to monitor populations of stoats *Mustela erminea* and weasels *M. nivalis*: the importance of trapping effort. Journal of Applied Ecology 36: 679-688.

McDonald, R.A. and C.M. King (2000) Biology of Mustelids: Review and futures directions. Mammal Reviw 30: 145-146.

McDonald, R.A. (2002) Resource partitioning among British and Irish mustelids. Journal of Animal Ecology 71: 185-200.

McDonald, R.A., K. O'Hara, and D.J. Morrish (2007) Decline of invasive alien mink (*Mustela vison*) is concurrent with recovery of native otters (*Lutra lutra*). Diversity and Distributions 13: 92-98.

Macdonald, S. (1996) Otter distribution in Europe. Cahiers d'Ethologie 15: 143-148.

Mach, M.C. and C.M. D'Antonio (1998) Impacts of biological invasions on disturbance regimes. Trends in Ecology and Evolution 13: 195-198.

Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Londsale, H. Evans, M. Clout, and F.A. Bazzaz (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications 10: 689-710.

McKinney, M.L. and J.L. Lockwood (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology and Evolution 14: 450-453.

Maizeret, C. (1990) Le vison d'Amérique (*Mustela vison* Schreber, 1777). Pages 20-44. Encyclopédie des Carnivores de France.

Maizeret, C., P. Migot, R. Rosoux, J.P. Chusseau, T.Gatelier, H. Maurin, and C. Fournier-Chambrillon (2002) The distribution of the European mink (*Mustela lutreola*) in France: towards a short term extinction? Mammalia 66: 525-532.

Major, R.E., and C.E. Kendal (1996) The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. Ibis 138: 298-307.

Mañas, S., J. C. Ceña, J. Ruiz-Olmo, M. Domingo, S. Palazoñ, J. B. Wolfinbarger, and M. E. Bloom (2001) Aleutian mink disease parvovirus in wild riparian carnivores in Spain. Journal of Wildlife Diseases 37: 138–144.

Manchester, S.J. and J.M. Bullock (2000) The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. Journal of Applied Ecology 37: 845-864.

Maran, T., and H. Henttonen (1995) Why is the European mink (*Mustela lutreola*) disappearing? - A review of the process and hypotheses. Annales Zoologici Fennici 32:47-54.

Maran, T., D.W. Macdonald, H. Kruuk, V. Sidorovich, and V.V. Rozhnov (1998a) The continuing decline of the European mink *Mustela lutreola*: evidence for the intraguild aggression hypothesis. Symposia of the Zoological Society of London 71: 297-323.

Maran, T., H. Kruuk, D.W. Macdonald, and M. Polma (1998b) Diet of two species of mink in Estonia: displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison*. Journal of Zoology, London 245, 218-222.

Maran, T. (2000) Removal of American mink, Mustela vison, from Hiiumaa. Report November 1998-March 2000. 6 pp.

Marchetti, M.P., P.B. Moyle, and R. Levine (2004) Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. Freshwater Biology 49: 646-661.

Martin, T.E. (1993) Nest predation among vegetation layers and habitats types: revising the dogmas. American Naturalist 141: 897-913.

Mason, C., and S. Macdonald (1986) Otters: ecology and conservation, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 236 pp.

Mason, C.F. (1996) Impact of pollution on the European Otter. Cahiers d'Ethologie 15: 307-320.

Matson, G.M. (1981) Workbook for Cementum Analysis. Milltown, MT, 30 p.

Mazzola-Rossi, E. (2006) Etude comparative des paramètres reproducteurs du Vison d'Europe (Mustela *lutreola*), du Vison d'Amérique (*Mustela vison*) et du Putois (*Mustela putorius*) dans le sud-ouest de la France. Thèse vétérinaire, ENV Nantes, 126 p.

Medina, G. (1997) A comparison of the diet and distribution of southern river otter (*Lutra provocax*) and mink (*Mustela vison*) in Southern Chile. Journal of Zoology 242: 291-297.

Melero, Y., S. Palazón, and J. Gosàlbez (2007) Morphological adaptation of an invasive American mink population in Mediterranean areas of Spain. Acta Zoologica 88 (OnlineEarly Articles) doi:10.1111/j.1463-6395.2007.00290.x.

Mezquida, E.T., and L. Marone (2003) Are results of artificial nest experiments a valid indicator of success of natural nests. Wilson Bulletin 115: 270-276.

Michaux, J.R., O.J. Hardy, F. Justy, P. Fournier, A. Kranz, M. Cabria, A. Davison, R. Rosoux, and R. Libois (2005) Conservation genetics and population history of the threatened European mink *Mustela lutreola*, with an emphasis on the west European population. Molecular Ecology 14: 2373-2388.

Møller, T.B., C. Pertoldi, A.B. Madsen, T. Asferg, J. Frydenberg, M. Hammershøj, and V.Loeschcke (2004) Genetic variability in Danish polecats *Mustela putorius* as assessed by microsatellites. Wildlife Biology 10: 25-33.

Mooney, H.A., and E.E. Cleland (2001) The evolutionary impact of invasive species. Proceeding of the National Academy of Sciences U.S.A. 98: 5446-5451.

Moore, N.P., S.S. Roy, and A. Helyar (2003) Mink (*Mustela vison*) eradication to protect ground-nesting birds in the Western Isles, Scotland, United Kingdom. New Zealand Journal of Zoology 30: 443-452.

Moors, P.J. (1980) Sexual Dimorphism in the Body Size of Mustelids (Carnivora): The Roles of Food Habits and Breeding Systems. Oikos 34: 147-158.

Myers, J.H., D. Simberloff, A.M. Kuris and J.R. Carey (2000) Eradication revisited: dealing with exotic species. Trends in Ecology and Evolution 15: 316-320.

Nei, M. (1972) Genetic distance between populations. American Naturalist 106: 283-292.

Niemimaa, J. (1995) Activity patterns and home ranges of the American mink *Mustela vison* in the Finnish outer Archipelago. Annales Zoologici Fennici 32: 117-121.

Nordström, M., J. Högmander, J. Nummelin, J. Laine, N. Laanetu, and E. Korpimaki (2002) Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink. Ecography 25: 385-394.

Nordström, M., J. Högmander, J. Laine, J. Nummelin, N. Laanetu, and E. Korpimaki (2003) Effects of feral mink removal on seabirds, waders and passerines on small islands in the Baltic Sea. Biological conservation 109: 359-368.

Nordström, M., and E. Korpimaki (2004) Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. Journal of Animal Ecology 73: 424-433.

Nordström, M., J. Laine, M. Ahola, and E. Korpimaki (2004) Reduced nest defense intensity and improved breeding success in terns as responses to removal of non-native American mink. Behavioral Ecology and Sociobiology 55:454-460.

O'Connell, M., J.M. Wright, and A. Farid (1996) Development of PCR primers for nine polymorphic American mink *Mustela vison* microsatellite loci. Molecular Ecology 5:311-312.

Opermanis O. (2001) Appearance and vulnerability of artificial duck nests to avian predators. Journal of Avian Biology 35: 410-415.

Opermanis, O., A. Mednis, and I. Bauga (2001) Duck nests and predators: interaction, specialisation and possible management. Wildlife Biology 7: 87-96.

Palomares, F., and T.M. Caro (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. American Naturalist 153: 492-508.

Parker, I.M., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P.M. Kareiva, M.H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J.E. Byers and L. Goldwasser (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. Biological Invasions 1: 3-19.

Parker, I.M., J. Rodriguez, and M.E. Loik (2003) An Evolutionary Approach to Understanding the Biology of Invasions: Local Adaptaions and General-Purpose Genotypes in the Weed *Verbascum Thapsus*. Conservation Biology 17: 59-72.

Pascal M., O. Lorvelec, J.-D. Vigne, P. Keith and P. Clergeau (coordonnateurs) (2003) *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions*. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version définitive du 10 juillet 2003 : 381 pages.

Pascal M., and O. Lorvelec (2005) Holocene turnover of the French vertebrate fauna. Biological Invasions 7: 99-106.

Pascal M., O. Lorvelec and J.-D. Vigne (2006) Invasions biologiques et extinctions: 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France. Belin, 350 pp.

Phelipot, **P**. (1974) Un nouvel occupant en Bretagne: le vison d'Amérique. Penn ar Bed 83: 245-247.

Philcox, C., and A. Grogan (1997) A survey of American mink (*Mustela vison*) on Hiiumaa island, Estonia. The Wildlife Conservation Research Unit, University of Oxford. 10 pp.

Pimentel, D., R. Zuniga, and D. Morrison (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States. Ecological Economics 52: 273– 288.

Piry S., A. Alapetite, J.-M.Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin, and A. Estoup (2004) GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. Journal of Heredity 95:536-539.

Pritchard, J.K., M., Stephens, and P. Donnelly (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945-959.

Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. American Naturalist 132: 652-661.

R Development Core Team (2005) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Australia. URL http://www.R-project.org (accessed on 20 juin 2007).

Randi, E., F. Davoli, M. Pierpaoli, C. Pertoldi, A.B. Madsen, and V. Loeschcke (2003) Genetic structure in otter (*Lutra lutra*) populations in Europe: implications for conservation. Animal Conservation 6: 93-100.

Raymond, M., and F. Rousset (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86: 248-249.

Rejmánek, M., and D.M. Richardson (1996) What attributes make some plants species more invasive? Ecology 77: 1655-1661.

Ricciardi, A., and J.B. Rasmussen (1998) Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 1759-1765.

Ricciardi, A., and H.J. MacIsaac (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto–Caspian species. Trends in Ecology and Evolution 15: 62-65.

Ricciardi, A. (2001) Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 2513–2525.

Ricciardi, A. (2003) Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions. Freshwater Biology 48: 972-981.

Ricciardi, A., and S.K. Atkinson (2004) Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. Ecology Letters 7: 781-784.

Richardson, D.M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta and C.J. West (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distributions 6: 93-107.

Ridley, M. (1993) Evolution. Editions Blacwell Publishing, 751 pp.

Robertson, B.C., and N.J. Gemmell (2004) Defining eradication units to control invasive pests. Journal of Applied Ecology 41: 1042-1048.

Robinson, W.D., J.N. Styrsky, and J.D. Brawn (2005) Are artificial bird nests effective surrogates for estimating predation on real bird nests? A test with tropical birds. Auk 122: 843-852.

Robitaille, J.F., and S. Laurence (2002) Otter, *Lutra lutra*, occurrence in Europe and in France in relation to landscape characteristics. Animal Conservation 5: 337-344.

Roemer, G.W., C.J. Donlan and F. Courchamp (2002) Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. PNAS 99: 791-796.

Rousset, F. (2000) Genetic differentiation between individuals. Journal of Evolutionary Biology 13: 58-62.

Ruette, S., P. Stahl and M. Albaret (2003) Factors affecting trapping success of red fox *Vulpes vulpes*, stone marten *Martes foina* and pine marten *M. martes* in France. Wildlife Biology 9: 11-19.

Rushton, S.P., G.W. Barreto, R.M. Cormack, D.W. Macdonald, and R. Fuller (2000) Modelling the effects of mink and habitat fragmentation on the water vole. Journal of Applied Ecology 37:475-490.

Sakai, A.K., F.W. Allendorf, J.S. Holt, D.M. Lodge, J. Molofsky, K.A. With, S. Baughman, R.J. Cabin, J.E. Cohen, N.C. Ellstrand, D.E. McCauley, P. O'Neil, I.M. Parker, J.N. Thompson and S.G. Weller (2001) The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 305-332.

Salo, P., E. Korpimäki, P.B. Banks, M. Nordström and C.R. Dickman (2007) Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. Proceedings of the Royal Society B 274: 1237-1243.

Sax, D.F., and J.H. Brown (2000) The paradox of invasion. Global Ecology & Biogeography 9: 363-371.

Schley, L., A. Krier, A. Baghli, and T.J. Roper (1998) Hunting records of game species in Luxembourg during the period 1946 to 1995. Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgois 99: 69-75.

Shea, K., and P. Chesson (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology and Evolution 17: 170-176.

Shine, C., N. Williams and L. Gündling (2000) Guide pour l'élaboration d'un cadre juridique et institutionnel relative aux espèces exotiques envahissantes, Gland, Cambridge, Bonn, xvi + 164 pp.

Short, J., J.E. Kinnear, and A. Robley (2002) Surplus killing by introduced predators in Australia – evidence for ineffective anti-predator adaptations in native prey species? Biological Conservation 103: 283-301.

Sidorovich, V.E. (1993) Reproductive plasticity of the American mink *Mustela vison* in Belarus. Acta Theriologica 38: 175-183.

Sidorovich, V., H. Kruuk, D. W. Macdonald, and T. Maran (1998) Diets of semi-aquatic carnivores in northern Belarus, with implications for population changes. In N. Dunstone, and M. Gorman, editors. Behaviour and ecology of Riparian mammals (Symposia of the Zoological Society of London; 71).

Sidorovich, V., H. Kruuk, and D.W. Macdonald (1999) Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe. Journal of Zoology (London) 248: 521-527.

Sidorovich, V., D.W. Macdonald, H. Kruuk, and D.A. Krasko (2000) Behavioural interactions between the naturalized American mink *Mustela vison* and the native riparian mustelids, NE Belarus, with implications for population changes. Small Carnivore Conservation 22: 1-5.

Sidorovich, V., and D.W. Macdonald (2001) Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus. Netherlands Journal of Zoology 51:107-126.

Sidorovich, V., D.W. Macdonald, M.M. Pikulik, and H. Kruuk (2001) Individual feeding specialization in the European mink, *Mustela lutreola* and the American mink, *M. vison* in north-eastern Belarus. Folia Zoologica 50: 27-42.

Simberloff, D., and P. Stiling (1996) Risks of species introduced for biological control. Biological Conservation 78: 185-192.

Simberloff, D., and B. Von Holle (1999) Positive interactions of non indigenous species: invasional meltdown? Biological Invasions 1: 21-32.

Simberloff, D. (2003) How Much Information on Population Biology Is Needed to Manage Introduced Species? Conservation Biology 17: 83-92.

Simberloff, D., and L. Gibbons (2004) Now you see them, now you don't! – population crashes of established introduced species. Biological invasions 6: 161-172.

Simberloff, D. (2005) Non-native species do threaten the natural environment! Journal of Agricultural and Environmental Ethics 18: 595-607.

Slatkin, M. (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. Evolution 47: 264-279.

Smal, C.M. (1991) Populations studies on feral American mink *Mustela vison* in Ireland. Journal of Zoology (London) 224: 233-249.

Smith, A.P., and D.G. Quin (1996) Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilurine rodents. Biological Conservation 77: 243-267.

Söderström, B., T. Pärt, and J. Rydén (1998) Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. Oecologia 117: 108-118.

Stahl, P., S. Ruette, and L. Gros (2002) Predation on free-ranging poultry by mammalian and avian predators: field loss estimates in a French rural area. Mammal Review 32: 227-234.

Steinel, A., C.R. Parrish, M.E. Bloom, and U. Truyen (2001) Parvovirus Infections in Wild Carnivores. Journal of Wildlife Diseases, 37: 594–607.

Stevens, R.T., M.L. Kennedy, and V.R. Kelley (2005) Genetic structure of American mink (*Mustela vison*) populations. The Southwestern Naturalist 50: 350-355.

Strand, O., T. Skogland, and T. Kvam (1995) Placental Scars and Estimation of Litter Size: An Experimental Test in the Arctic Fox. Journal of Mammalogy 76: 1220-1225.

Strayer, D.L., V.T. Eviner, J.M. Jeschke and M.L. Pace (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. Trends in Ecology and Evolution 21: 645-651.

Thom, M.D., D.W. Macdonald, G. Mason, V. Pedersen, and P.J. Johnson (2004a) Female American mink, *Mustela vison*, mate multiply in a free-choice environment. Animal Behaviour 67: 975-984.

Thom, M.D., D.D.P. Johnson, and D.W. Macdonald (2004b) The evolution and maintenance of delayed implantation in the Mustelidae (Mammalia: Carnivora). Evolution 58: 175-183.

Thom, M. D., L.A. Harrington, and D.W. Macdonald (2004c) Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation. Oikos 105:525-535.

Thulin, C.G., D. Simberloff, A. Barun, G. McCraken, M. Pascal, and M. Anwarul Islam (2006) Genetic divergence in the small Indian mongoose (*Herpestes auropunctatus*), a widely distributed invasive species. Molecular Ecology 15: 3947-3956.

Townsend, C.R. (2003) Individual, Population, Community, and Ecosystem Consequences of a Fish Invader in New Zealand Streams. Conservation Biology 17: 38-47.

Trizio, I., B. Crestanello, P. Galbusera, A. Wauters, G. Tosi, E. Matthysen, and H.C. Hauffe (2005) Geographical distance and physical barriers of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. Molecular Ecology 14: 469-481.

Van Oosterhout, C., W.F. Hutchinson, D.P.M. Wills, and P. Shipley (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Molecular Ecology Notes 4: 535-538.

Vázquez, D.P., and D. Simberloff (2003) Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. Ecology Letters 6: 1077–1083.

Vincent, I.R., A. Farid, and C.J. Otieno (2003) Variability of thirteen microsatellite markers in American mink (*Mustela vison*). Canadian Journal of Animal Science 83: 597-599.

Vitousek, P.M., C. M. d'Antonio, L.L. Loope, M. Rejmánek and R. Westbrooks (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology 21: 1-16.

Voisin, M., C.R. Engel, and F. Viard (2005) Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects.

Weir, B.S., and C.C. Cockerham (1984) Estimating F-statistic for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358-1370.

Williamson, M. (1996) Biological Invasions. Chapman and Hall (Eds). 256 pp.

Williamson, M.H. and A. Fitter (1996) The characters of successful invaders. Biological Conservation 78: 163-170.

Williamson, M.H. (1999) Invasions. Ecography 22: 5-12.

Williamson, M. (2006) Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. Biological Invasions 8: 1561-1568.

Wilson, E.O. (1992) The diversity of life. W.W. Norton & Company. 424 pp.

Wisely, S.M., S.W. Buskirk, , M.A. Fleming, D.B. McDonald, and E.A. Ostrander (2002) Genetic diversity and fitness in black-footed ferrets before and during a bottleneck. Journal of Heredity 93: 231-237.

Wirth, R. (1990) European minks: Captive breeding, hybridisation, and introduction. Small Carnivore Conservation 2: 14.

Witte, F., T. Goldschmidt, J. Wanink, M. Vanoijen, K. Goudswaard, E. Wittemaas, and N. Bouton (1992) The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the heplochromine cichlids of Lake Victoria. Environmental Biology of Fishes 34: 1-28.

Whitlow, W.L., N.A. Rice, and C. Sweeney (2003) Native species vulnerability to introduced predators: testing an inducible defense and a refuge from predation. Biological Invasions 5: 23-31.

Whitman, J.S. (2003) Age structure differences in American mink, *Mustela vison*, populations under varying harvest regimes. Canadian Field-Naturalist 117 (1), pp. 35-38.

Wright, S. (1943) Isolation by distance. Genetics 28: 114-138.

Yamaguchi, N., R. Strachan, and D.W. Macdonald (2002) Practical considerations for the field study of American mink *Mustela vison* in lowland England. Mammal Study 27: 127-133.

Yamaguchi, N., and D.W. Macdonald (2003) The burden of co-occupancy : intraspecific resource competition and spacing patterns in American mink, *Mustela vison*. Journal of Mammalogy 84: 1341-1355.

Yamaguchi, N., S. Rushton, and D.W. Macdonald (2003) Habitat preferences of feral American mink in the upper Thames. Journal of Mammalogy 84: 1356-1373.

Yamaguchi, N., R. J. Sarno, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, and D. W. Macdonald (2004) Multiple paternity and reproductive tactics of free-ranging American minks, *Mustela vison*. Journal of Mammalogy 85:432-439.

Yougman, P.M. (1982) Distribution and systematics of the European mink *Mustela lutreola* Linnaeus 1761. Acta Zoologica Fennica 166: 1-48.

Zabala, J., I. Zuberogoitia, and J. A. Martinez-Climent (2007a) Winter habitat preferences of feral American mink *Mustela vison* in Biscay, Northern Iberian Peninsula. Acta Theriologica 52: 27-36.

Zabala, J., I. Zuberogoitia, and J.A. Martinez-Climent (2007b) Spacing pattern, intersexual competition and niche segregation in American mink. Annales Zoologici Fennici 44: 249–258.

Zagrebelny, S.V. (2000) Sexual variability in cranial form and morphology in wild and farmed American mink *Mustela vison*, on Bering Island, Komandorian Archipelago, Russia. Small Carnivore Conservation 22: 6-10.

Zanette, L. (2002) What do artificial nests tells us about nest predation? Biological Conservation 103: 323-329.

Zavaleta, E.S., R.J. Hobbs and H.A. Mooney (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends in Ecology and Evolution 16: 454-459.

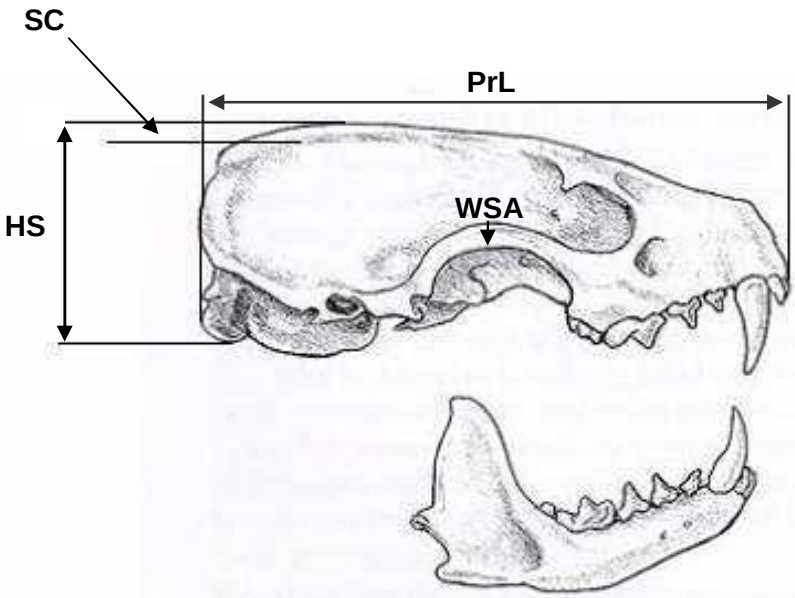
Zschille, J., D. Heidecke, and M. Stubbe (2004) Distribution and ecology of feral American mink *Mustela vison* Schreber, 1777 (Carnivora, Mustelidae) in Saxony-Anhalt (Germany). Hercynia 37: 103-126.

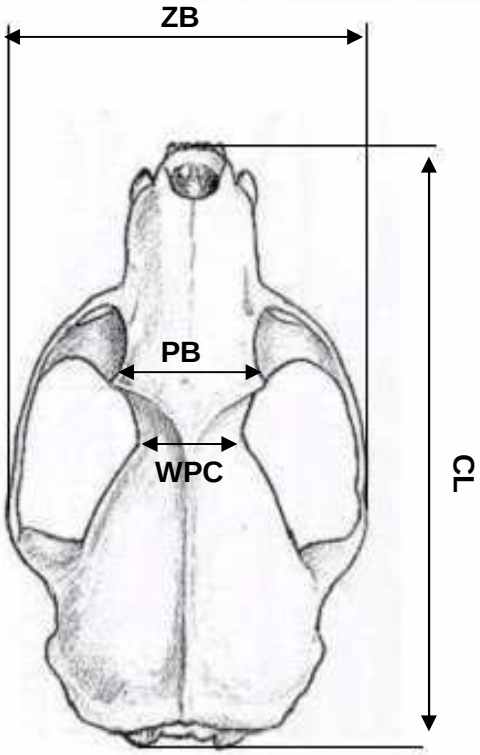
Zuberogoitia, I., J. Zabala, and J.A. Martinez (2006a) Evaluation of sign surveys and trappability of American mink: management consequences. Folia Zoologica 55: 257-263.

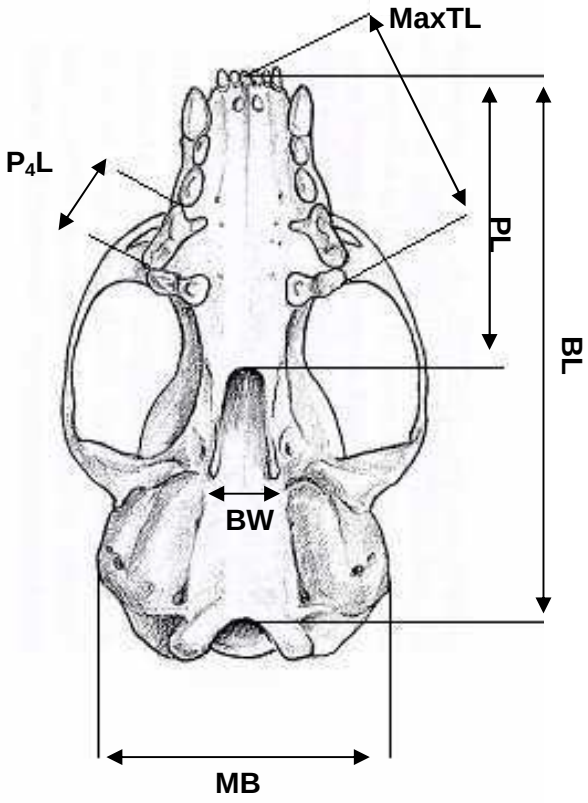
Zuberogoitia, I., J. Zabala, and J.A. Martinez (2006b) Diurnal activity and observations of the huntin g and ranging behaviour of the American mink (*Mustela vison*). Mammalia 70: 310-312.

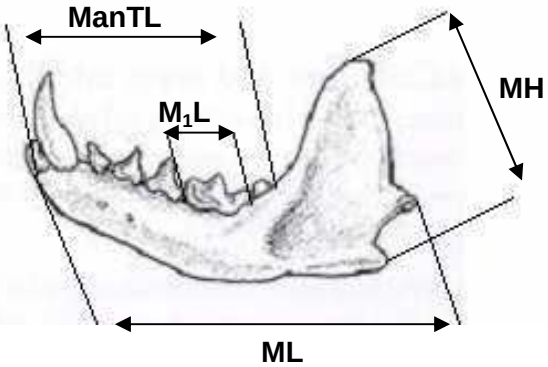
ANNEXES

Annexe 1


SC
PrL
HS
WSA


ZB
PB
WPC
CL


MaxTL
P4L
PL
BL
BW
MB


ManTL
M1L
MH
ML

Liste des abréviations utilisées:

CL	Longueur condylobasale
BL	Longueur basale
PL	Longueur palatine
PrL	Longueur profil
MB	Largeur mastoïde
ZB	Largeur zygomatique
PB	Largeur post-orbitaire
WPC	Largeur constriction post-orbitaire
MH	Hauteur mandibule
ML	Longueur mandibule
P4L	Longueur 4ème prémolaire
M1L	Longueur 1ère molaire
MaxTL	Longueur rangée dents maxillaire
ManTL	Longueur rangée dents mandibule
SC	Hauteur crête sagittale
BW	Longueur basi-occipitale
HS	Hauteur crâne
WSA	Largeur arc zygomatique

Annexe 2

Mesures morphométriques réalisées sur 52 femelles (TCQ: longueur totale, TC: longueur tête + corps, Q: longueur queue, et cf. Annexe 1 pour abréviations des mesures crâniennes, en mm).

SEXE	ID	Age	masse (g)	TCQ (cm)	TC (cm)	Q (cm)	CL	BL	PL	PrL	MB	ZB	PB	WPC	MH	ML	P4L	M1L	MaxTL	ManTL	SC	BW	HS	PD	WSA
F	042206	3	865	57.50	40.00	17.50	59.96	56.73	28.10	60.04	29.67	35.10	15.97	10.45	16.50	34.92	6.54	7.37	22.76	22.94	2.49	6.07	23.38	8.53	3.69
F	042902	1	845	57.50	40.50	17.00	58.97	56.29	27.19	58.87	31.62	35.27	16.28	11.34	16.50	35.03	6.99	6.72	22.85	22.42	2.54		18.85	8.11	3.35
F	045601	JA	510				61.68	57.35	27.67	60.58	30.84	34.23	16.25	11.52	16.98	38.10	7.04	6.71	24.02	24.30	2.50	5.79	19.71	8.32	2.93
F	045604	JA	610				59.66	55.37	26.87	59.34	29.95	33.92	15.66	12.96	15.65	35.79	6.61	7.43	22.00	23.10	2.41	7.56	19.76	8.21	2.46
F	045606	0	745	58.00	40.50	17.50			28.80			36.65	16.41	13.45	17.73	38.05	6.89	7.67	23.90	24.24	1.77			8.74	3.86
F	052202	2	592	57.00	39.00	18.00			27.59				15.08	10.88	16.74	35.63	6.45	6.55	21.46	21.57				8.87	2.37
F	052205	0	624	55.00	38.00	16.00	58.87	56.82	26.79	60.68	29.67	33.57	15.08	13.35	16.64	35.62	7.27	7.47	22.64	23.01		5.53	21.88	8.24	3.01
F	052905	0	683	57.50	40.50	17.00			22.62						17.02	36.82	6.81	7.54	23.27	23.08		5.92		8.93	2.32
F	052907	0	609	57.00	40.50	16.50	63.13	59.02	22.12	63.35	32.10	34.52	14.52	12.88	17.81	36.95	6.81	7.68	23.50	23.54		5.75	23.79	8.38	2.75
F	052910	0	752	60.00	42.50	17.50	62.95	60.50	29.61	63.97	31.87	36.31	17.37	13.97	17.44	37.47	6.70	7.39	23.61	24.27		6.28	22.27	8.39	3.75
F	052914	2	672	56.00	40.00	16.00	64.07	59.97	30.29	63.12	32.36	37.08	17.78	11.91	17.82	38.34	7.24	7.60	24.78	24.84	2.25	6.78	20.47	7.86	3.89
F	052915	0	774	61.00	42.00	19.00	60.64	56.94	27.83	60.38	31.14	34.63	15.97	12.72	16.46	35.22	6.70	7.05	22.91	22.15	1.82	5.85	20.72	8.48	2.81
F	052918	1	580		40.00				28.01				16.23		16.75	35.53	6.55	7.14	21.86	22.57	2.26			7.91	2.63
F	055604	0	610	50.50	35.50	15.00	57.14	53.06	26.18	56.31	28.79	32.39	13.81	12.39	16.18	32.75	6.33	7.25	21.64	22.69		5.78	20.42	9.05	2.95
F	055605	1	1010	61.00	43.50	17.50	62.88	58.33	28.16	61.69	33.02	37.10	16.90	11.65	18.10	37.29	6.79	7.16	23.54	23.19	2.03	6.81	22.48	8.37	3.46
F	055608	3	945	64.50	45.50	19.00	64.62	61.20	29.30	63.97	34.41	38.08	17.78	11.69	17.92	38.71	6.55	7.60	24.60	24.42	2.96	6.64	20.02	8.74	3.64
F	055610	A	800	60.00	42.00	18.00	62.49	59.27	28.89	62.40	31.51	36.83	16.70	12.03	17.88	36.58	6.09	6.79	22.62	23.00	3.00	6.80	20.96	8.04	3.87
F	055611	0	560	51.00	36.50	14.50									17.35	35.65	7.16	7.13		24.02					
F	055614	3	780	58.50	40.50	18.00									18.46	37.27	7.00	7.29	24.08	24.11				8.34	3.99
F	055615	1	610	58.50	41.00	17.50	60.00	56.24	26.84	59.45	31.09	33.67	15.79	11.55	16.00	35.29	6.03	6.56	21.68	21.28	1.33	7.93	22.07	8.18	2.91
F	055616	1	716	57.50	40.50	17.00	62.43	58.48	28.63	62.49	31.74	36.94	19.39	13.37	17.32	38.02	6.58	7.22	23.69	23.38	2.18	6.78	23.39	7.72	3.80
F	055619	2	573	57.50	41.50	16.50	61.20	56.93	27.65	61.54	31.56	34.99	16.47	12.47	17.03	36.71	6.56	7.42	23.30	23.31	2.79		20.86	8.36	3.49
F	055622	1	1031	66.50	46.00	20.50							17.11	11.36	18.60	37.55	6.37	7.33	23.28	23.25				9.02	2.96
F	055623	2	607	53.00	39.00	14.00	59.11	56.85	27.62	61.21	30.16	35.13	16.97	12.41	16.84	36.87	6.61	7.14	23.12	22.89	1.58	5.95	21.91	8.40	3.19
F	055624	2	840	59.00	42.00	17.00			28.47		32.38	35.77	18.38	12.87	18.13	37.09	6.90	7.22	23.36	23.69		6.89		7.42	3.07
F	055632	1	1000	61.00	44.50	16.50	61.74	58.53	28.42	61.71	31.06		14.81	12.23	16.31	36.76	6.69	6.69	22.32	23.18	1.64		19.75		
F	055634	0	507		39.50		59.45	56.67	27.51	60.66	29.93	33.61	15.57	13.54	16.79	35.03	6.70	7.05	23.19	22.65		6.30	21.85	8.13	2.86
F	055636	0	636	55.00	39.00	16.00							16.17	12.78	17.23	33.75	6.89	7.11	22.51	22.61				8.75	2.95
F	062203	0	630	58.00	41.00	17.00			26.78				15.35	12.99	17.52	35.01	6.32	7.06	22.37	22.96				8.65	2.62
F	062902	1	614	54.50	39.50	15.00					28.98	34.50	15.52	12.40			6.69	7.35	22.05	22.31	2.34	5.93	19.65	8.88	2.66
F	062904	0	544	49.00	35.50	13.50	59.89	54.06	26.84	59.70	30.63	34.02	15.87	13.75	17.46	34.66	7.11	7.78	22.62	23.11		5.95	21.13		
F	062908	1	600	59.50	41.00	18.50	62.27	58.72	28.27	62.60	31.97	34.91	16.55	12.18	17.26	35.56	6.94	7.75	24.44	24.01			20.12	8.77	3.19
F	062910	1	823	63.00	44.00	19.00	62.59	59.75	29.57	63.71	32.35	35.72	17.42	13.26	18.13	37.34	7.01	7.79	23.86	23.80	2.56	5.86	20.58	8.53	3.32
F	062911	0	840	62.00	43.00	19.00	61.75	57.69	28.87	61.31	30.76	36.25	16.20	12.47	17.82	35.86	6.41	6.75	23.01	22.92	1.37	6.11	22.65	8.93	3.21
F	062913	4	832	64.00	44.00	20.00	64.00	60.63	29.85	63.94	32.93	36.86	17.52	11.26	17.84	38.14	7.04	7.25	23.55	23.58	2.10	6.93	21.34	7.68	3.94
F	062916	3	834	58.50	42.00	16.50			28.22			35.62	17.38		16.70	35.79	6.67	7.01	22.08	22.74		5.75		7.74	3.65
F	062917	0	796	58.50	42.00	16.50	60.76	57.30	27.52	61.01	30.85	34.30	15.11	11.54	16.59	35.86	6.49	7.17	22.60	22.17	2.08	5.99	21.69	8.53	2.71
F	062919	3	943	65.00	46.50	19.50	67.06	64.23	31.50	67.87	35.35	39.89	18.76	11.48	20.29	40.28	7.19	7.65	24.33	25.22	3.06		22.75	8.29	4.00
F	062920	1	582	58.50	40.00	18.50	61.04	59.65	28.93	62.38	32.11	35.05	16.06	11.14	18.21	36.77	6.88	7.14	23.41	22.80			19.95	8.21	3.49

Mesures morphométriques des femelles, suite.

SEXE	ID	Age	masse (g)	TCQ (cm)	TC (cm)	Q (cm)	CL	BL	PL	PrL	MB	ZB	PB	WPC	MH	ML	P4L	M1L	MaxTL	ManTL	SC	BW	HS	PD	WSA
F	062921	1	625	60.50	42.00	18.50	60.79	59.06	28.99	63.13	32.28	35.71	16.82	10.34	17.56	36.86	6.60	7.31	22.39	23.36	2.40	6.67	21.86	9.14	2.47
F	065601	0	868	59.50	42.50	17.00	63.16	59.82	28.77	64.38	32.68	36.65	15.93	12.65	17.73	37.35	6.88	7.59	23.93	23.73	1.77	6.62	20.38	9.15	3.37
F	065602	1	795	62.50	44.50	18.00	62.46	59.42	29.01	62.87	31.80	36.04	17.24	12.57	17.26	36.26	6.89	7.62	23.63	23.44	2.06	7.50	21.15	7.56	3.06
F	065604	2	907	63.00	44.50	18.50	64.82	61.80	30.04	64.76	31.99	36.46	16.70	12.21	17.90	38.82	7.18	7.53	24.89	24.97	2.25	6.83	21.75	8.28	3.03
F	065609	3	677	59.50	41.50	18.00			27.33						17.56	36.12	6.43	6.84	21.95	22.80					
F	065610	0	596	60.50	41.00	19.50	60.56	57.66	27.67	61.40	31.62	35.11	15.25	11.45	16.82	35.28	7.00	7.46	22.42	22.61	2.08	6.61	21.70	8.60	2.95
F	065613	0	623	58.00	41.00	17.00							15.86		18.29	37.81	7.48	7.49	23.56	23.53				8.92	2.85
F	065614	1	720	60.50	42.00	18.50							15.07		16.72	34.92	6.54	7.30	22.67	22.38	1.70			8.97	2.51
F	065615	0	597	60.50	42.50	18.00			28.02			34.70	15.56	11.02	16.71	35.74	6.72	7.60	23.71	22.84				8.84	3.14
F	0X2901	0	767		41.00							34.20	16.06	12.95	16.96	36.58	7.31	7.45	23.72	23.06				9.17	2.96
F	0X5601	1	840	63.50	43.50	20.00	65.94	62.47	30.91	65.86	33.70	36.08	17.99		17.97	40.21	6.99	7.56	24.72	25.18	1.48	7.46	22.15	8.57	2.75
F	0X5602	3	795	59.50	42.00	17.50	59.60	57.88		60.60		36.05	17.43	11.44	17.70	37.46	6.78	7.17	23.38	22.82	2.53		22.34	8.27	3.90
F	042204	0	977	58.50	41.50	17.00	60.09	56.81	27.57	61.36	31.04	35.51	14.77	13.20	17.98	35.50	6.68	7.59	22.56	23.48		6.75	21.54	9.03	2.44

Mesures morphométriques réalisées sur 72 mâles (TCQ: longueur totale, TC: longueur tête + corps, Q: longueur queue, B: baculum et cf. Annexe 1 pour abréviations des mesures crâniennes, en mm).

SEXE	ID	Age	masse (g)	TCQ (cm)	TC (cm)	Q (cm)	CL	BL	PL	PrL	MB	ZB	PB	WPC	MH	ML	P4L	M1L	MaxTL	ManTL	SC	BW	HS	PD	WSA	B
M	055606	0	925	62.00	43.00	19.00					35.56	39.60			21.61		7.96	7.94								27.47
M	035601	JA	1175						32.80			42.00	18.43	12.43	23.12	44.20	7.71	8.50	26.00	27.19		7.72		9.51	3.53	47.40
M	042201	1	1360	71.00	49.50	21.50	68.62	65.44	32.30	69.63	36.14	41.41	18.50	12.68	21.31	42.42	7.75	8.73	26.71	27.49	2.31		21.40	9.90	3.98	43.40
M	042202	0	1485	69.00	48.00	21.00	70.67	66.67	33.73	70.87	37.20	41.64	18.93	15.68	21.51	43.58	7.63	8.32	26.46	27.28		7.43	23.33	10.43	4.06	41.20
M	042203	0	1340	64.50	44.00	20.50	65.44	61.33	30.73	65.11	32.41	37.62	16.49	12.78	19.34	39.75	7.90	8.46	25.34	25.78	2.10	5.95	22.21	9.71	3.13	38.43
M	042205	0	1155	63.50	45.00	18.50					35.55		15.58	13.64	21.14	41.82	7.56	8.17		26.21		7.56	23.57			31.29
M	042207	0	1420	70.50	49.00	21.50	71.04	67.06	34.07	71.20	35.85	42.62	19.15	13.79	21.69	45.00	7.74	8.43	26.00	26.75	1.50	7.01	25.62	9.80	3.58	47.09
M	042901	1	1990	88.00	68.00	20.00									22.02	45.53	8.24	8.78	26.29	27.70					3.36	47.22
M	042904	1	2220	76.00	54.00	22.00									22.82	45.17	7.48	8.03		26.44					3.54	47.79
M	045603	A	1800										18.11		21.33	44.26	7.40	7.84	27.31	26.41	2.46			10.66	5.27	51.25
M	045605	0	1192	66.00	45.50	20.50	69.32	64.36	31.68	68.41	35.52	38.85	18.12	14.20	19.76	41.20	7.70	8.40	25.79	24.07	2.89	7.32	21.83	9.83	3.22	38.16
M	052201	0	737	57.00	39.00	18.00									19.44	39.74	7.02	7.42		25.07						
M	052203	0	838	62.00	42.00	20.00							15.59	13.27	20.25	39.96	7.20	7.75		24.93		7.29				
M	052204	0	1170	71.00	50.00	21.00	69.13	36.19	32.15	69.79	35.71	41.96	16.41	13.54	20.70	42.83	7.10	8.21	25.73	26.70	2.74	7.52	25.07	9.69	3.60	42.18
M	052206	0/1	1300	69.00	51.00	18.00	70.19	66.48	32.60	70.20			19.10	12.79	20.66	42.12	6.77	8.07	25.96	25.63	1.77		25.32	10.14	3.88	44.35
M	052901	0	760	67.00	45.00	22.00	65.92	61.65	29.32	66.10	34.92	39.64	17.10	13.85	19.85	40.22	7.46	8.15	24.24	25.22	1.94	5.59	24.58	9.79	3.71	37.57
M	052902	0	1124	69.00	48.50	20.50	67.73	64.94	31.40	68.54	35.06	39.72	18.03	11.93	20.74	41.75	7.51	8.10	25.24	25.97		6.60	25.04	9.24	3.37	46.16
M	052903	0	1150	66.00	46.00	20.00	68.30	64.57	31.43	69.39	35.66	40.49	17.77	14.02	20.87	42.97	7.54	8.51	26.18	26.24	1.63		25.26	10.43	2.73	38.80
M	052904	0	731	63.00	44.50	18.50			32.96				17.41			43.23	7.83	8.80	26.43	26.32				9.63	3.73	35.05
M	052906	0	866	61.00	42.50	18.50	64.79	63.25	31.88	66.68	34.95	38.88	17.62	14.38	19.65	40.82	7.30	8.44	25.21	25.89			24.18	8.82	3.66	36.14
M	052908	0	781	65.30	47.00	18.30		65.54	33.51		37.11		18.09		21.15	43.38	7.59	8.66	26.55	26.99		6.28		9.66	4.40	35.11
M	052909	0	1459	65.30	47.00	18.30	73.00	68.12	32.90	71.42	37.60	41.35	18.95	12.75	21.01	43.93	7.52	8.37	26.37	26.72	2.49	6.94	24.71	9.81	2.99	41.72
M	052911	0	1090	69.50	48.50	21.00					37.37	41.25	18.07	14.08	22.00	43.93	7.47	8.53		27.04	1.89	8.03	24.99			34.55
M	052912	0	1028	66.00	45.00	21.00							17.40	13.22	21.26	43.58	7.62	8.55		27.16		8.05	24.82			
M	052913	0	1131	69.50	48.50	21.00	70.29	66.99	33.93	71.66	36.49	40.58	18.52	14.01	21.81	44.58	7.60	8.96	26.84	27.75	1.86	6.91	26.47			35.78
M	052916	0	1082	72.50	50.50	22.00	70.46	67.41	33.11	71.25	37.00	43.38	18.56	13.65	22.03	43.29	7.88	8.27	26.78	26.99	1.90	8.22	23.23	10.27	3.41	45.16
M	052917	0	1380	72.00	53.00	19.00	71.41	67.84	33.08	71.06	37.33	41.40	19.21	13.68	21.15	42.12	7.64	8.48	26.32	26.05	2.08	6.37	22.91	9.88	3.92	
M	053501	0	735	63.50	44.00	19.50			32.23				17.61	13.27	20.06	42.22	7.91	8.56	26.09	27.57				9.94	3.23	41.07
M	055601	?	1750	76.00	53.00	23.00							21.07	13.65	22.80	46.06	7.70	8.27	27.42	27.70	3.96			9.37	3.35	
M	055602	1	1600	70.00	50.00	20.00	72.02	66.22	33.37	72.08	38.60	43.65	20.32	13.70	20.77	42.38	7.93	8.25	26.62	26.22	3.93	8.51	24.27	9.60	4.66	48.26
M	055607	1	1190	64.50	45.50	19.00	66.58	62.84	30.88	66.70	32.81	39.04	17.02	13.04	19.19	40.07	7.00	7.58	23.92	24.32	3.04	6.31	20.86	9.25	3.07	45.66
M	055609	2	1475	73.50	52.50	21.00	68.98	65.41	32.28	69.04		42.62	20.78		20.84	42.31	7.25	8.28	25.77	26.13	3.18	7.64	23.69	8.75	3.77	45.89
M	055612	0	825	61.00	42.00	19.00					36.10		16.86	14.28	21.44	42.05	7.31	7.99		26.58		6.69				32.67
M	055613	0	1355	70.00	47.00	23.00			32.59		36.82				21.49	43.40	7.89	8.26	25.50	26.78	1.24		24.33			
M	055617	1	1005	65.00	46.50	18.50	66.62			67.06			18.46	12.51	19.71	41.45	7.36	8.14	25.20	25.12	1.96			8.72	3.63	44.66
M	055618	0	1095	66.50	46.50	20.00			33.28		36.79		17.86	13.38	21.13	44.07	7.30	8.40	26.98	26.74		6.76		9.10	3.56	40.39
M	055620	0	989	65.00	45.00	20.00	64.18	60.87	28.91	65.27	33.06	37.08	16.15	13.00	18.85	38.68	6.80	7.88	23.95	23.75		7.25	24.04	9.57	3.03	36.66
M	055621	2	1140	67.50	48.50	19.00	66.67	62.57	30.45	67.20	34.82	39.23	17.73	10.98	19.80	40.27	7.09	7.74	24.64	24.41	3.22	7.14	25.15	8.35	3.99	43.50
M	055629	3	1470	68.50	48.50	20.00							20.04		21.84	43.03	7.20	7.90	25.08	25.51	3.86			8.96	4.44	49.51
M	055630	2	1810	72.00	51.50	20.50	70.32	65.35	34.08	72.77	37.46	43.21	18.31	12.34	22.00	43.90	7.41	7.73	26.58	27.82	2.62	6.97	22.01	10.36	3.40	48.34

Mesures morphométriques des mâles, suite.

SEXE	ID	Age	masse (g)	TCQ (cm)	TC (cm)	Q (cm)	CL	BL	PL	PrL	MB	ZB	PB	WPC	MH	ML	P4L	M1L	MaxTL	ManTL	SC	BW	HS	PD	WSA	B
M	055631	1/2	1200	65.50	45.50	20.00	66.21	62.13	28.92	66.24	32.62	38.89	16.77	12.82	19.04	39.27	6.81	7.62	23.87	24.74	2.71	6.64	19.80	9.41	2.88	45.40
M	055633	0/1	1350	71.00	50.00	21.00			32.56				18.25	13.04	21.67	41.91	7.26	8.39	25.96	25.29				9.27	3.32	47.98
M	055635	1	1070	65.00	46.00	19.00			31.10			38.83			19.05	40.16	6.92	7.95	24.78	24.44					3.25	47.21
M	055637	2	1339	69.50	52.00	17.50									20.28	41.89	8.01	8.33	24.99	25.66				8.65	3.25	48.69
M	055638	0	1422	72.50	50.50	22.00	71.86	68.29	33.93	73.27	37.14	42.10	18.74	12.66	21.86	43.98	7.55	8.22	25.18	25.70	2.19		26.83	9.53	3.47	45.86
M	055639	0	1447	73.00	53.00	20.00	72.63	68.47		72.90	37.84	44.45		12.95	21.90	43.67	7.81	8.23	26.62	26.30	2.48		25.01	10.45	3.70	48.56
M	055640	1	1618	75.00	52.50	22.50			34.31						21.88	43.31	6.95	8.08	26.55					10.70	3.05	48.91
M	062201	1	1611	71.50	49.00	22.50	69.54	65.13	31.16	69.85	36.61	41.64	17.17	12.26	20.53	41.06	7.36	8.12	25.56	25.33	1.69	6.92	23.41	10.05	3.34	45.50
M	062202	1	1334	69.50	48.50	21.00	66.66	62.36	30.05	66.22	34.98	40.41	17.87	14.20	19.89	40.25	7.42	7.92	24.58	25.29	2.64		23.34	9.04	3.62	45.10
M	062204	1	907	62.00	43.50	18.50			28.83			36.82	18.05	13.25	18.08	38.05	7.27	8.06	23.93	24.51				8.72	3.36	42.96
M	062205	1	1028	61.00	43.50	17.50	65.28	61.19	29.48	65.45	33.60	39.61	18.56	13.07	19.57	38.92	7.16	7.41	23.43	23.96	2.11	6.89	24.37	8.58	3.89	41.87
M	062901	4	1557	69.50	51.00	18.50	67.81	66.18	33.39	68.33	36.59	41.70	20.72	12.95	19.32	41.85	7.90	8.21	27.64	25.95	2.19		24.42	8.82	3.80	48.69
M	062903	0	1300	70.50	51.50	19.00	69.97	66.07	33.19	70.55	37.94		19.11	13.42	21.68	44.67	7.47	8.35	26.80	27.23		6.60	24.05	9.77	2.73	43.16
M	062905	0	834	58.00	42.50	15.50					35.63				20.60	40.49	7.47	8.40		25.68			24.28			26.78
M	062906	0	726	54.00	39.00	15.00	66.80	62.75	30.71	67.47	35.75		17.79	14.41	20.91	41.71	7.74	8.30	24.67	25.88			26.27			30.01
M	062907	0	717	52.50	38.00	14.50							16.33	14.01	19.46	38.73	7.71	8.03	23.34	24.67		5.72				
M	062909	0	832	60.50	42.50	18.00							16.78		19.81	39.51	6.77	7.68	24.70	25.11				9.26	2.97	36.31
M	062912	0	1133	66.00	46.50	19.50	67.86	63.82	31.94	67.64	34.80	38.07	17.86	13.59	18.55	40.43	7.36	8.32	25.53	25.19	1.43		21.79	9.66	3.28	37.63
M	062914	1/2	1255	67.50	46.50	21.00	64.69	60.37	29.35	64.49	34.66	40.41	18.25	13.37	19.42	39.80	6.94	8.21	24.39	24.46	2.51	6.36	23.18	9.37	3.75	42.82
M	062915	J	472	54.00	39.00	15.00									20.76	40.46	7.41	8.26	25.34							26.80
M	062918	2	1335	69.50	50.50	19.00	69.05	65.33	31.59	69.19	37.54	43.10	19.61	12.82	21.34	43.32	7.68	8.02	25.49	26.11	2.75	6.40	25.35	9.54	3.95	47.17
M	065603	0	1787	70.50	49.50	21.00	70.54	67.20	32.89	70.71	36.92	42.93	19.04	13.25	20.23	42.11	7.70	8.33	27.00	26.09	2.91		26.96	9.60	3.98	49.25
M	065605	1	1630	74.50	51.00	23.50	68.83	65.01	31.04	69.45	36.81	42.27	19.02	13.03	21.46	43.56	7.67	8.53	24.13	26.84	2.49	6.85	24.27	9.60	3.26	
M	065606	1	2007	75.00	53.00	22.00	72.10	70.43	34.18	72.75	37.92	42.49	18.26	11.41	21.54	44.48	8.13	8.34	26.93	27.72	1.90	6.32	25.27	10.28	3.90	48.97
M	065607	1	1148	66.00	46.50	19.50			31.50			40.23	17.70	13.00	19.45	41.03	7.19	8.17	24.42	24.91		6.98		9.81	2.76	45.85
M	065608	1	1767	79.50	57.00	22.50	73.31	69.66	34.26	73.32	40.46	44.48	20.78	13.93	22.23	44.02	7.41	8.19	27.50	27.22	3.94		24.99	10.28	4.52	50.09
M	065611	2	1325	73.00	51.00	22.00	70.79	67.61	32.96		38.74	42.86	19.58	12.46	22.15		7.56	8.57	26.45			7.21	24.38	9.73	3.55	49.04
M	065612	0	1600	70.00	48.00	22.00	71.57	66.07	32.65	71.67	35.64		18.92	13.73	20.14	43.57	7.66	8.20	25.80	26.00	2.83	6.72	26.44	10.17	3.43	48.42
M	065616	1	1066	71.50	50.00	21.50			33.60		36.55	41.65	16.47	12.05	21.13	44.00	7.66	8.14	26.46	26.43		6.09		10.41	3.94	46.01
M	065617	1	1117	70.50	51.00	19.50	70.20	65.84	32.85	70.45	37.02	41.04	19.93	13.40	20.91	42.91	7.28	8.40	26.24	26.64	2.21		25.01	8.49	3.70	48.74
M	065618	1	1259	67.00	47.50	19.50	66.22	61.77	31.78	65.37	34.87	39.10	17.63	12.66	19.42	39.69	6.92	7.48	24.17	24.41	2.93	6.43	25.07	9.58	3.07	46.35
M	0X2903	0	1400		50.00				33.60						19.65	41.13	7.52	8.44	26.70	26.41					3.74	46.32

Annexe 3

Publication #2

Evidence of admixture between differentiated genetic pools at regional scale in an invasive carnivore: implications for control strategies

Aline Bifolchi, Damien Picard, Christophe Lemaire, Jean-Paul Cormier & Alain Pagano

Soumis à *Conservation Genetics*

Evidence of admixture between differentiated genetic pools at regional scale in an invasive carnivore: implications for control strategies

A. Bifolchi*, D. Picard, C. Lemaire, J.P. Cormier, A. Pagano

PPF DS 10 Paysages et Biodiversité, Université d'Angers, Faculté des Sciences, 2 bd Lavoisier, F-49045 Angers, France

*Corresponding author: Aline Bifolchi
Tel: 00-33-241-73-53-66, Fax : 00-33-241-73-53-52
E-mail address: aline.bifolchi@univ-angers.fr

Evidence of admixture between differentiated genetic pools at regional scale in an invasive carnivore: implications for control strategies

Abstract:

Invasive species represent a major threat to biodiversity and the understanding of their population genetics is one of the most important goals in conservation biology. Recently, it has been proposed that methods using molecular tools could help define efficient eradication strategies and should be a preliminary step in the management process. The American mink was introduced in Europe for fur farming purposes in the 1920s, and, due to escapees, several feral populations have been mentioned in the last decades. In France, feral mink are observed since the 70s and the largest population, located in Brittany, is considered as still expanding. We investigated the genetic variability and population structure of 149 feral mink and 21 farmed mink from this area using 6 microsatellite loci. Our results showed three genetically distinct population units at the regional scale. A pattern of isolation by distance was observed for the whole sample. In our case we explain this pattern by recent admixture of the three genetic units. Our findings suggest that populations could have recently met and start to homogenize.

Keywords: American mink, biological invasion, clustering analysis, isolation by distance, *Mustela vison*, population structure.

1. Introduction

Biological invasions are recognized as a major threat to biodiversity and represent a significant component of human-caused environmental global change (Williamson, 1996, Vitousek et al., 1997). As a result of international trade and transport, the number of introduced species increased, and then of potential invaders with devastating effects (Mack et al., 2000). The understanding of population biology and genetics of invasive species may provide valuable information to predict the efficiency of control methods, and subsequent consequences of removal (Sakai et al., 2001), and is therefore one of the most important goal in conservation biology.

The American mink (*Mustela vison*) was introduced in Europe in the 1920s for the purpose of fur farming (Dunstone, 1993). Many mink escaped from farms giving the opportunity for feral populations to establish. Several invasive populations have been mentioned throughout Europe for the last decades (see Bonesi and Palazon, 2006). The impact of feral mink could be particularly detrimental for native birds and voles (Halliwell and Macdonald, 1996, Macdonald and Harrington, 2003, Banks et al., 2004). In addition, the American mink could pose a major threat to the remaining European mink (*Mustela lutreola*) populations (Maran et al., 1998).

In France, the development of fur farms increased in the 1960s and first feral mink were observed in the 70s (Phélipot, 1974). According to Léger and Ruette (2005), three established populations can be found in the Western part of the country (Fig. 1A). The largest population is located in Brittany where most farms were concentrated (see Léger and Ruette, 2005, and Fig. 1B). This feral population is considered as still expanding despite the closing of nearly all farms in the 80-90s and despite local culling operations. In this area, the benefits of culling mink on a local scale are not proved and efficient control strategies are still lacking.

Establishing the best strategy to control invasive populations could be inferred from the understanding of the genetic population structure of the species and gene flow (e.g. Abdelkrim et al., 2005). Despite the growing literature considering the American mink as an invasive species in Europe, there was, to our knowledge, no attempt to study the genetic structure of feral mink in a context of introduction.

In this work we assessed the genetic variability and investigated the delimitation of genetic units in feral American mink from Brittany, Western France, using six microsatellite loci. The study of genetic variation in this area is particularly interesting. In fact one could expect a genetic structure between individuals among the different farms due to different introduction origins or different subsamples from the same origin and having experienced divergence by genetic drift. Admixture between different genetic pools could lead to an increase of genetic diversity and of adaptive potential (Ellstrand and Schierenbeck, 2000, Kolbe et al., 2004). In the case of admixture between different origins, allelic diversities could be higher than in natural populations. Thus, as high genetic diversity could condition invasion success, assessing the genetic structure and the eventual degree of admixture in such small geographical scale (*ca.* 30000 km²) is particularly relevant.
In this study we tested the occurrence of different genetic units and putative admixture. The occurrence of population bottlenecks, a classical feature of introduced populations, was inferred from observed genetic variability. Occurrence of isolation by distance (IBD) was tested using an individual based method (Rousset, 2000). The insights of those results for the understanding of the population genetics of the American mink are discussed, as well as their consequences for biological conservation.

2. Methods

2.1. DNA extraction, amplification, and genotyping

From April 2004 to October 2006, 149 mink carcasses were collected from trappers from Brittany, and 133 of them were geographically located (Fig. 1). The study area approximately covered 27200 km². In addition, 21 farmed mink (from Morbihan) were analysed. Muscle samples were taken from the carcasses, and DNA was extracted by using Chelex® 5%. In a first step, ten pairs of microsatellite primers, containing up to seven alleles, were selected from Fleming et al. (1999) and Vincent et al. (2003). Six loci were polymorphic (Mvi1321, Mvi1322, Mvi1302, Mvi1341, Mvi1273, Mvi1272) and were scored on the total samples. Amplifications were carried out in 15µL volumes including ~ 50 ng of DNA template, 0.2 mM of dNTPs, 2 mM $MgCl_2$, 1X Taq buffer, 0.13 pM of the forward primer + 0.2 pM IRDye 700 or IRDye 800, 0.26 pM of the unlabelled reverse primer, 0.60 units of *Taq* DNA polymerase (Eurobio).

PCR was performed as followed: first denaturation at 94°C for 4 min, then 94°C for 30s, 45s at annealing temperature (varying according the microsatellite), 72°C for 1min for 10 cycles, then 94°C for 30s, 51°C for 45s (IRDye) and 72°C for 1min for 30 cycles, followed by a final extension at 72°C for 10 min.

Allele size was determined with a LI-COR Global IR^2 DNA Analyzer, using fluorescent forward primers at IRDye 700 and IRDye 800. To avoid artefact caused by poor amplification, two individuals with more than two amplification failures were excluded from the analyses.

2.2 Data analyses

The observed and expected heterozygosity and deviations from Hardy-Weinberg equilibrium for each locus and globally were computed with GENETIX (version 4.05.2, Belkhir et al., 2004) and GENEPOP (version 3.4, Raymond and Rousset, 1995) (n=149). The F_{IS} and F_{ST} parameters were estimated following Weir and Cockerham (1984). Significance of F_{IS} estimates ($\hat{f}$) was tested using the permutation by population procedure with GENETIX (10000 permutations). We tested genotypic linkage disequilibrium for each pair of loci with GENEPOP and controlled for multiple testing using the Bonferroni correction. Allelic richness per locus (R_S), which allow comparisons when sample size varies, was calculated using the software FSTAT (Goudet, 2001).

Inferences on the genetic structure of the feral mink population were made using two clustering methods based on Bayesian models. These analyses were carried out for the 133 geographically located individuals. We first used STRUCTURE 2.2 (Pritchard et al., 2000, Falush et al., 2003). The model assumes *K* population units characterized by a set of allele frequencies at each locus. The likelihood of *K* is estimated from the allele frequencies. The highest likelihood value indicates the most likely number of populations in the sample. Results were based on runs of 100 000 iterations, following a burn-in period of 20 000 iterations. We performed a series of 10 independent runs for each values of *K* from 1 to 9. The estimated log probability of data Pr(X|*K*) can be used as an indication of the most likely number of groups (Pritchard et al., 2000). However, according to Evanno et al. (2005), Pr(X|*K*) usually plateaus or increases slightly after the 'right' *K* is reached. Thus, following Evanno et al. (2005) Δ*K* was calculated.

Second, we used GENELAND 2.0.1 (Guillot et al., 2005) which integrates the spatial coordinates of the samples, and may therefore provide a better definition of spatial genetic units. We allowed the number of populations to vary from 1 to 9 and inferred the most

probable *K* with 100 000 MCMC iterations. We then ran 100 000 MCMC with *K* fixed to this number. Delta coordinates (error for spatial coordinates) was set at 0 because the samples came from specified sites.

We then performed the same standard population genetic analyses (as on the whole sample above) on the three populations units (n=25, n=25, and n=20) inferred by STRUCTURE 2.2 and GENELAND 2.0.1. Evidence of recent bottleneck events was investigated using BOTTLENECK 1.2 (Cornuet and Luikart, 1996) which compares the gene diversity observed (H_E) with the one expected from the number of alleles per locus when population size remains constant and for a given mutation model. We used the TPM (Two-phased Model of Mutation, 70% SMM) which is more realistic to analyze microsatellite data (Cornuet and Luikart, 1996). Significance was assessed by the Wilcoxon sign rank test.

A method of admixture based on pre-defined clustering in BAPS 5.0 (Corander et al. 2003, 2004), was used to test recent admixture for the individuals in the area between population inferred by STRUCTURE 2.2 and GENELAND 2.0.1. This analyze was carried out for 121 individuals corresponding to individuals from W, SW, SE populations inferred by STRUCTURE 2.2 and individuals from contact areas. The option “last population consists of individuals who do not contribute to allele frequencies of any cluster” was selected. In our case the last population was constituted by the individuals from contact areas which are tested for admixture. To test the robustness of these analyses, we performed 10 independent iterations. The critical α for admixture was set to 0.05.

To test the occurrence of isolation by distance, genetic distances between individuals ($\hat{a}$, Rousset, 2000) were computed with the program SPAGeDI (version 1.2., Hardy and

Vekemans, 2002) (n=133, all individuals with geographically located). Regression between $\hat{a}$ and the *ln* of Euclidean distances between individuals (according to a 2-dimensions stepping stone model) was tested using 1000 permutations.

3. Results

Six microsatellites were used to genotype 149 feral mink and 21 farmed mink. All loci were polymorphic, showing an average of 8.5 alleles per locus in feral mink (min=7, max=12 alleles) and 6.3 alleles per locus in farmed mink (min=5, max=8 alleles). Average values of observed and expected heterozygosity were respectively H_o= 0.74 and H_e = 0.67 for feral mink and H_O = 0.62 and H_e = 0.76 for farmed mink (Table 1). Global F_{IS} estimates were 0.1004 for feral mink and 0.1913 for farmed mink and heterozygote deficiency was highly significant for the two populations (feral: p<0.0001, farmed: p=0.0004). Significant linkage disequilibrium was found for all except one pairs of loci in feral population (according to p<0.05) and for one association in farmed mink (Mvi1321 and Mvi1273, p<0.001). F_{ST} estimate between feral and farmed mink populations was highly significant ($\hat{\theta}$=0.07, p<0.001). Allelic richness was equivalent in the feral (R_S=5.78) and farmed samples (R_S=5.77 for a sample of 11 individuals).

The Bayesian clustering procedure implemented in STRUCTURE 2.2 (Pritchard et al., 2000) allowed observing genetic structure with no prior information. This method detected the maximum likelihood for a model of three genetically distinct populations (lnL =-2292.4). For K>3, the clustering process failed to calculate a homogeneous posterior probability of the data between each iteration (Fig. 2A). For K=3, three groups of individuals were observed, and, within each group, individuals were mainly assigned to one cluster according to q>0.7 (cluster

1: n=25, cluster 2: n=25, cluster 3: n=20, Fig. 2B). Geographically, the three inferred clusters corresponded to distinct units (Fig. 3).The *K* estimator (Evanno et al., 2005) failed to discriminate between *K*=2 and *K*=3. The same geographic units corresponding to genetic clusters were observed with GENELAND (Fig. 4). Between each geographical unit, areas where most individuals were assigned to several genetic clusters were observed (Fig. 2B).

For each cluster inferred by STRUCTURE 2.2, we selected the individuals assigned to this cluster according to $q>0.7$ and to geographic contiguity, and ran the standard population genetic analyses (Table 1). Estimates of F_{IS} were $\hat{f}$ =-0.038, $\hat{f}$ =-0.024, and $\hat{f}$ =0.081 in the western, southeastern, and southwestern populations respectively (Table 1). There was significant Hardy-Weinberg disequilibrium for W and SE populations ($p<0.001$ and $p=0.036$ respectively). Only one significant linkage disequilibrium was observed (between loci Mvi1273 and Mvi1272 in the W population, $p<0.05$). The three populations showed less allelic richness than farmed mink population (R_S=4.52, R_S=3.73, and R_S=4.73 respectively vs. R_S=5.77, for a sample of 11 individuals).

Pairwise F_{ST} estimates between population units were all highly significant ($p<0.001$) (Table 2). The highest estimates values $\hat{\theta}$=0.177 and $\hat{\theta}$=0.163 were observed between W and SE populations, and between SW and SE populations respectively. Pairwise F_{ST} estimates between feral and farmed populations were also significant and the highest value, $\hat{\theta}$=0.14, was observed with the W population.

The Wilcoxon rank test performed with BOTTLENECK was significant for the SW population ($p=0.03$) but were not significant for W, SE and farmed populations (p=0.156, 0.687, and 0.438 respectively). Hence, there is no conclusive evidence of a past bottleneck event in these populations.

BAPS 5.0 allowed detecting recent admixture in the contact areas between the three genetic clusters inferred by STRUCTURE 2.2. The same results were obtained between the 10 iterations for all but one individual (significantly admixed or not). In the contact areas, depending on iterations 32 to 35% of significantly admixed individuals (p<0.05) were detected. BAPS assigned clearly all other individuals to the same clusters that STRUCTURE (q>0.7).

A pattern of isolation by distance was observed among individuals for the whole sample (Fig. 5). Maximum geographical distance was *ca.* 200 km between western and eastern individuals and *ca.*100 km between northern and southern samples. The slope b of the regression of genetic vs. logarithm of geographic distances was estimated to be 0.073 (p<0.001). Within groups, genetic distances were not significantly correlated with geographical distances (W population, p=0.250; SW population, p=0.385, and SE population, p=0.327).

4. Discussion

4.1. Genetic diversity

The first goal of this study was to assess the genetic variability of an invasive alien carnivore, the American mink, in Western France and to discuss the relevance of control programs in the light of our findings. Our results show that despite many years of selection in farms, estimated values of heterozygosity were rather high (H_e =0.7605). Feral populations, belonging to farmed individuals, also exhibited a rather high genetic diversity (H_e =0.6220 to H_e =0.6568). Indeed, our results are relatively high in relation to those described in North America in the wild (H_E=0.498, although these individuals may be related and not representative of the wild

Canadian population) and in farms (H_E=0.531 to 0.651, n=20 to n=40) (Belliveau et al., 1999). Our results are similar to those reported from other studies on native mustelids in Europe (e.g. Otters (n=102), Randi et al., 2003; Polecat (n=83), Møller et al., 2004) but higher than H_E observed for the endangered European mink in France (average of 0.379 (n=112), Michaux et al., 2005). In Brittany, genetic diversity (according to H_e and R_S values) was equivalent between the whole feral population and the farmed mink samples. The quite high values observed in the farmed samples suggest that high genetic variability might have been introduced into Europe.

4.2. Population structure and admixture

Significant deviation from Hardy-Weinberg equilibrium, as well as linkage disequilibrium, observed in the whole sample of feral mink may be due to Wahlund effect. A deficit of heterozygosity is expected when distinct gene pools are sampled together (Hartl and Clark, 1997). The fact that feral mink may be structured in subpopulations at lower geographical scale is confirmed when looking for genetic partitions using Bayesian methods. The results generated by STRUCTURE 2.2 and GENELAND 2.0.1 suggested three genetic units at the regional scale, located in the Western, Southwestern and Southeastern parts of the region (Figs. 3 and 4). When analysing this three groups separately (in relation to the whole sample), a reduction of loci displaying a deviation from Hardy-Weinberg expectation is observed as well as a loss of genetic diversity (according to H_e and R_S values). The inferred population units showed significant differentiations as indicated by estimates of pairwise F_{ST} values. In the three distinct geographical units, individuals were mainly assigned to a single cluster (q>0.7). These three zones may match the distribution of largest mink farms in Brittany. In the northern region, STRUCTURE 2.2 assigned individuals either to the W or to the SW

population. This pattern might suggest colonization events which are congruent with the lesser occurrence of farms (i.e. farms could act as source populations). Our results also permit to detect contact areas (geographically localised between the three distinct geographical units) where individuals were not predominantly assigned to a unique group, or were assigned to one cluster ($q>0.7$) without geographical consistency. In these areas, 32 to 35% of admixed individuals were detected. These areas correspond to admixture zones between the three groups where mating between individuals from different populations is expected.

4.3. Hypothetical scenario of introduction and invasion

A significant genetic structure in American mink populations was observed at the regional scale. Two hypotheses can explain this pattern: 1) different sources of introduction among farms and/or 2) genetic drift within farms and in feral populations. Multiple sources of introduction could explain the success of invasive species with no or reduced genetic diversity (e.g. Genton et al., 2005). The scenario of multiple sources of introduction of mink in Brittany may be supported by the large number of mink farming in the area, especially where genetic clusters were observed (Finistère and Morbihan). Farmed mink come from at least three sub-species of wild American mink (Dunstone, 1993). Moreover, mink brought in Europe are likely to come from distinct source populations and trade within farms (between regions and/or countries) is expected (Belliveau et al., 1999). The hypothesis of multiple sources of introduction could also explain why we failed to detect recent bottlenecks. Moreover, in farms, genetic drift is likely to have led to a reduction in genetic variability as well as the few founder animals and an accumulation of inbreeding.

Multiple sources of introduction and genetic drift within farms could both lead to strong genetic differentiations between farms, and therefore in feral populations from separate farms

origins. In our sample, we could not determine which of these scenarios have prevailed in Brittany. Allelic richness and gene diversity observed in our farmed sample suggest than potential high diversity were introduced in Europe. Further investigations are needed with comparisons with North American populations.

4.4. Towards a subpopulation homogenization?

Landscape features can act as 'moderator of gene flow' and lead to the differentiation of genetic units (e.g. Coulon et al., 2006). In our study area, there is no landscape feature which could explain the observed population partition. Mink are semi-aquatic mammals, using a wide array of aquatic habitats (Dunstone, 1993). In Brittany, the extensive hydrographical system (~ 15 000 km of watercourses) is likely to have enhanced the installation of escaped mink. Since the first observations of feral mink in the 1970s, a rapid demographic expansion has been observed (Léger and Ruette, 2005). A previous study investigating population structure of wild mink at a microgeographic scale (until 50 km) in Northern America showed high levels of gene flow and predicted that mink might move quite frequently between streams (Stevens et al., 2005). In our study, the distance inside and between the observed clusters is not so important considering long-distance dispersal movements already mentioned in feral radiotracked mink (Gerell, 1970). According to these results, the absence of IBD within each population in Brittany is not so surprising. For the whole sample the correlation between genetic and geographic distances observed could not be confounded with what could be expected in populations at migration/drift equilibrium (i.e. IBD sensu Slatkin, 1993). Based on the recent invasion history of mink in Western France (less than 30 generations), populations could not have reached this equilibrium. The correlation between genetic and geographic distances rather reflects a nonequilibrium situation: the occurrence of recent

admixture between differentiated gene pools (e.g. Herborg et al., 2007). Indeed, the detection of admixed individuals in the contact areas suggests that the three distinct populations could have recently met and populations start to homogenize. Over time, genetic differentiation should decrease because high levels of gene flow are expected in mink (Stevens et al., 2005).

4.5. Implications for conservation

Recently, genetic monitoring has been suggested to improve long-term eradication campaigns (Abdelkrim et al., 2005). Indeed, delimiting eradication units could help draw efficient eradication strategies, taking into account dispersal and gene flow. In Western France, the eradication of the American mink populations seems to be quite unrealistic considering the rapid expansion of feral individuals, and high reproductive rates in the area (A. Bifolchi, unpublished data). In addition, vacant territories resulting from local culling operations could rapidly be recolonized during juvenile dispersal (Frank and Woodroffe, 2001). Sparing even a few individuals could lead to a high failure probability of an eradication project (Abdelkrim et al., 2007).

However, our results could be useful to define control strategies, and to manage efficient culling operations. For example, concentrating trapping efforts in the inferred admixture zones could disrupt gene flow between populations. Such actions could help to prevent a genetic homogenization at the regional scale. Indeed, admixture between different genetic pools could lead to an increase of adaptive potential (Ellstrand and Schierenbeck, 2000, Kolbe et al., 2004, Lavergne and Molofsky, 2007) and might substantially limit the chance to control invasive mink populations in Western France.

Acknowledgements

We would like to thank every one who help gathered mink samples; «Fédérations départementales des chasseurs»56, 29, 22, 35, et 44, «Associations départementales des piégeurs agrées» 56, 29, 22 et 35, FEMODEC (P. Emeraud), ONCFS (service départementaux, CNERA prédateurs-animaux déprédateurs), Bretagne Vivante (Y. Jacob, E. Drunat), Groupe Mammalogique Breton (X. Grémillet, F. Simonnet)» and especially T. Delhorme, C. Hartman-Gauthier, J.C. Zuliani, M. Armengaud, and D. Montfort. We also thank Jean Secondi and T. Lodé for their advices. Special thanks to I. Le Goff for her technical help in the lab, and to S. Caillaut for his help with maps. The “Région Bretagne” and the “Conseil Général du Morbihan” funded this study. Eric Petit and Didier Peltier provide helpful comments on the manuscript.

References

Abdelkrim, J., Pascal, M., Calmet, C., Samadi, S., 2005. Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: examples from insular Norway rat populations. Conservation Biology 19: 1509-1518.

Abdelkrim, J., Pascal, M., Samadi, S., 2007. Establishing causes of eradication failure based on genetics: case study of ship rat in Ste. Anne archipelago. Conservation Biology 21: 719-730.

Banks, P.B., Norrdahl, K., Nordström, M., Korpimaki, E., 2004. Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. Oikos 105:79-88.

Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N., Bonhomme, F., 1996-2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).

Belliveau, A.M., Farid, A., O'Connell, M., Wright, J.M., 1999. Assessment of genetic variability in captive and wild American mink (*Mustela vison*) using microsatellite markers. Canadian Journal of Animal Science 79: 7-16.

Bonesi, L., Palazon, S., 2006. The American mink in Europe: Status, impacts, and control. Biological Conservation 134: 470-483.

Corander, J., Waldmann, P., Sillanpaa, M.J., 2003. Bayesian analysis of genetic differenciation between populations. Genetics 163: 367-374.

Corander, J., Waldmann, P., Marttinen, P., Sillanpaa, M.J., 2004. BAPS 2: enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. Bioinformatics 20: 2363-2369.

Cornuet, J.M., Luikart, G., 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. Genetics 144: 2001-2014.

Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.F., Angibault, J.M.A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M., Hewison, A.J.M., 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. Molecular Ecology 15: 1669-1679.

Dunstone, N., 1993. The mink. Poyser, London.

Ellstrand, N.C., Schierenbeck K.A., 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 97: 7043–7050.

Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology 14: 2611-2620.

Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K., 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. Genetics 164: 1567-1587.

Fleming, M.A., Ostrander, E.A., Cook, J.A., 1999. Microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*). Molecular Ecology 8: 1351-1362.

Frank, L.G., Woodroffe, R., 2001. Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. In Cambridge University Press (Eds.), Carnivore conservation. The Zoological Society of London, London, pp. 419-442.

Gerell, R., 1970. Home ranges and movements of the mink *Mustela vison* Shreber in Southern Sweden. Oikos 21: 160-173.

Goudet, J., 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3), updated from Goudet 1995.

Guillot, G., Mortier, F., Estoup, A., 2005. GENELAND: a computer package for landscape genetics. Molecular Ecology Notes 5: 712-715.

Halliwell, E.C., Macdonald, D.W., 1996. American mink *Mustela vison* in the Upper Thames catchment: relationship with selected prey species and den availability. Biological Conservation 76:51-56.

Hardy, O.J., Vekemans, X., 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. Molecular Ecology Notes 2: 618-620.

Herborg, L.M., D. Weetman, C. Van Oosterhout, and B. Hänfling (2007) Genetic population structure and contemporary dispersal patterns of a recent European invader, the Chinese mitten crab, Eriocheir sinensis. Molecular Ecology 16: 231-242.

Kolbe, J.J., Glor, R.E., Schettino, L.R., Lara, A.C., Larson, A., Losos, J.B., 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. Nature 431: 177–181.

Lavergne, S., Molofsky, J., 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104: 3883–3888.

Léger, F, Ruette, S., 2005. Le Vison d'Amérique, une espèce qui se développe en France: résultat d'une enquête nationale réalisée en 1999. Gibier Faune sauvage 266: 29-36.

Macdonald, D.W., Harrington, L.A., 2003. The American mink: the triumph and tragedy of adaptation out of context. New Zealand Journal of Zoology 30: 421-441.

Mack, R.N., Simberloff, D., Londsale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications 10: 689-710.

Maran, T., Macdonald, D.W., Kruuk, H., Sidorovich, V., Rozhnov, V.V., 1998. The continuing decline of the European mink Mustela lutreola: evidence for the intraguild aggression hypothesis. Symposia of the Zoological Society of London 71: 297-323.

Michaux, J.R., Hardy, O.J., Justy, F., Fournier, P., Kranz, A., Cabria, M., Davison, A., Rosoux, R., Libois, R., 2005. Conservation genetics and population history of the threatened European mink *Mustela lutreola*, with an emphasis on the west European population. Molecular Ecology 14:2373-2388.

Møller, T.B., Pertoldi, C., Madsen, A.B., Asferg, T., Frydenberg, J., Hammershøj, M., Loeschcke, V., 2004. Genetic variability in Danish polecats *Mustela putorius* as assessed by microsatellites. Wildlife Biology 10: 25-33.

Phelipot, P., 1974. Un nouvel occupant en Bretagne: le vison d'Amérique. Penn ar Bed 83 : 245-247.

Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945-959.

Randi, E., Davoli, F., Pierpaoli, M., Pertoldi, C., Madsen, A.B., Loeschcke, V., 2003. Genetic structure in otter (*Lutra lutra*) populations in Europe: implications for conservation. Animal Conservation 6: 93-100.

Raymond, M., Rousset, F., 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86: 248-249.

Rousset, F., 2000. Genetic differentiation between individuals. Journal of Evolutionary Biology 13: 58-62.

Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 305-332.

Slatkin, M. (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. Evolution 47: 264-279.

Stevens, R.T., Kennedy, M.L., Kelley, V.R., 2005. Genetic structure of American mink (*Mustela vison*) populations. The Southwestern Naturalist 50: 350-355.

Vincent, I.R., Farid, A., Otieno, C.J., 2003. Variability of thirteen microsatellite markers in American mink (*Mustela vison*). Canadian Journal of Animal Science 83: 597-599.

Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek M., Westbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology 21: 1-16.

Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-statistic for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358-1370.

Williamson, M., 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London.

Table legends

Table 1. Summary of basic population genetic analyses for the whole sample of feral mink, the three inferred populations with STRUCTURE 2.2 and GENELAND 2.1.0, and the farmed mink.

Table 2. Pairwise F_{ST} estimates ($\hat{\theta}$) of feral mink populations from three localities (western, southwestern, and southeastern populations) and farmed mink. Asterisks indicate significant values according to α=0.05.

Figure legends

Figure 1. A) Distribution of feral mink (*Mustela vison*) populations in France (the shaded zones correspond to the distribution area of the species according to Léger and Ruette, 2005). B) Geographic distribution of mink farms in Brittany (the black triangles represent old farms closed in the 80-90s, and the hatched ones represent the two farms in activity). In each area, the number of feral mink samples (*n*) is mentioned.

Figure 2 A. Results of the Bayesian clustering analysis performed with STRUCTURE 2.2: plot of the estimated logarithms of data (LnP(D)) against the number of populations tested (*K*). Bars show standard deviation.

B. Estimated population structure inferred from the whole feral mink samples for *K*=3. Individuals are ranked according to their geographic location along the x-axis. Each individual is represented by a thin vertical line, which is partitioned into *K* coloured segments representing the individual's estimated membership fraction in *K* clusters. Dotted lines indicate the three groups of individuals determined by their geographic origin and because most of the individuals are genetically assigned to one main cluster (q>0.7). These groups are regarded as W, SW and SE populations. In those populations, individuals not assigned to the main cluster were considered as migrants (or represented assignment uncertainty, possibly arising from homoplasy, rather than real migrants) and were excluded of the genetic analyses concerning W, SW and SE populations.

Figure 3. Geographic distribution of feral mink samples (BD CARTHAGE®© IGN-MATE (2005)). Circles correspond to results of the clustering analysis performed with STRUCTURE 2.2: white circles correspond to individuals assigned to W population, grey circles to

individuals assigned to SW population, and black circles to individuals assigned to SE population (according to q>0.70). The size of the circle depends of the number of individuals analysed. Dotted lines roughly indicate the W, SW, and SE populations defined using STRUCTURE 2.2. Contact areas are presumed outside these lines.

Figure 4. GENELAND assignment of individuals for K=3 and 100 000 MCMC iterations. Plots correspond to the geographical location of feral mink individuals (one plot could represent several individuals from the same origin) (BD CARTHAGE®© IGN-MATE (2005)). Each color represents a distinct genetic unit.

Figure 5. Genetic differentiation in feral American mink. Pairwise genetic differentiation between individuals ($\hat{a}$) are plotted against logarithm of distance (in metres).

Table 1.

	Whole sample				W population				SW population				SE population				Farmed mink			
n	147				25				31				19				21			
locus	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*	*H* o	*H* e	$\hat{f}$	*P-val*
1321	0.6529	0.6552	0.038	0.8959	0.4400	0.5633	0.222	0.2799	0.5328	0.7400	-0.075	0.8917	0.8500	0.7667	-0.114	0.2788	0.8095	0.8630	0.063	0.4646
1322	0.6897	0.8046	0.143	**0.0000**	0.7083	0.8112	0.129	0.2990	0.6000	0.6124	-0.020	0.6548	0.6000	0.8293	0.285	**0.0058**	0.4286	0.6806	0.376	**0.0066**
1341	0.7172	0.7734	0.073	0.0653	0.8333	0.7296	-0.146	0.6893	0.6800	0.7076	0.043	**0.0344**	0.5000	0.5391	0.043	0.5622	0.8571	0.7700	-0.116	0.5685
1302	0.6718	0.7753	0.134	**0.0000**	0.6364	0.5381	-0.188	0.8676	0.8750	0.7421	-0.246	0.4098	0.5000	0.7041	0.299	0.0597	0.3500	0.7449	0.537	**0.0000**
1273	0.5797	0.6871	0.157	**0.0001**	0.7727	0.6850	-0.132	**0.0000**	0.3043	0.4561	0.224	0.5063	0.4000	0.4310	0.098	0.5258	0.4545	0.6840	0.346	0.243
1272	0.7305	0.7703	0.052	**0.0046**	0.6957	0.6135	-0.137	0.4040	0.6522	0.6812	0.029	0.7088	0.8000	0.6671	-0.156	0.5341	0.8125	0.8206	0.010	0.2639
all loci	0.6698	0.7443	0.100	**0.0000**	0.6811	0.6568	-0.038	**0.0000**	0.6158	0.6220	-0.024	0.4744	0.6083	0.6562	0.081	**0.0355**	0.6187	0.7605	0.191	**0.0000**

H_o and H_e, observed and expected heterozygosity, $\hat{f}$ estimates of F_{IS} values, P values for the 'exact Hardy-Weinberg test' from GENETIX.

Table 2.

Locality	W	SW	SE	Farmed
W				
SW	0.102*			
SE	0.163*	0.177*		
Farmed	0.142*	0.103*	0.103*	

Figure 1

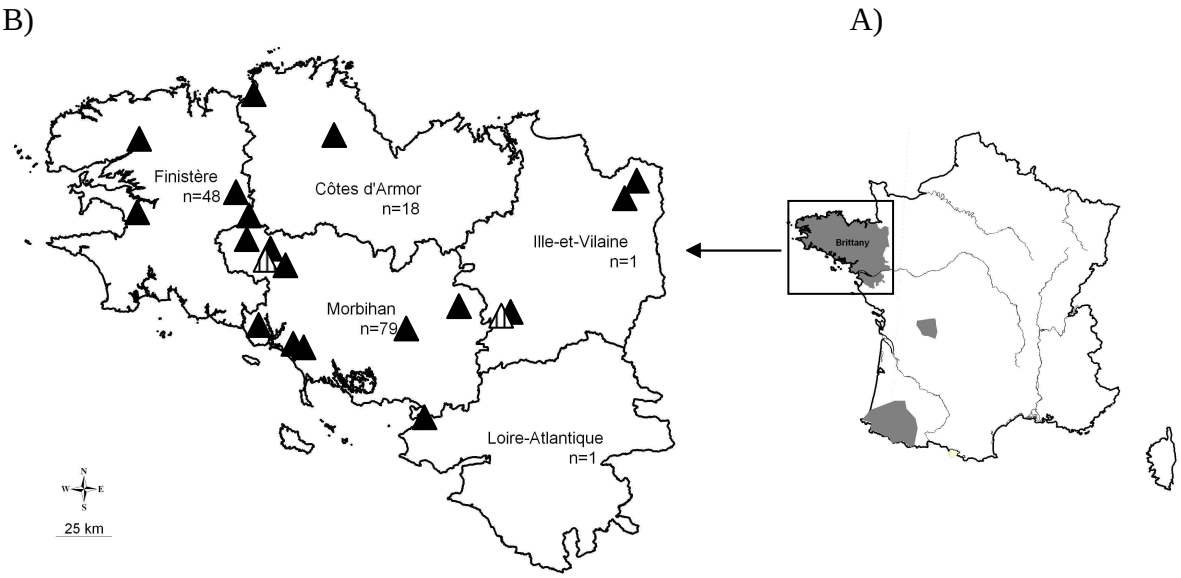
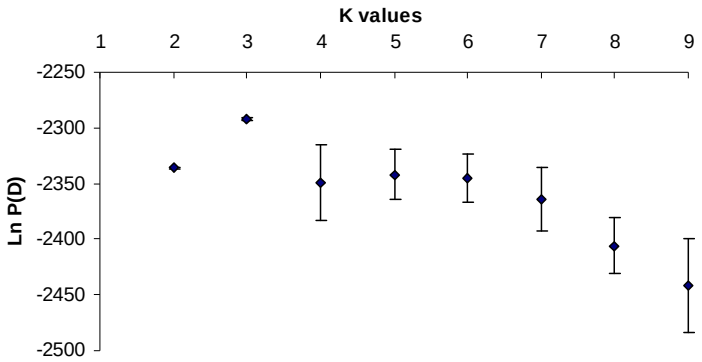

B)
A)
Finistère
n=48
Côtes d'Armor
n=18
Ille-et-Vilaine
n=1
Morbihan
n=79
Loire-Atlantique
n=1
N
W
E
S
25 km
Brittany

Figure 2

A


K values
1
2
3
4
5
6
7
8
9
-2250
-2300
-2350
-2400
-2450
-2500
Ln P(D)

B

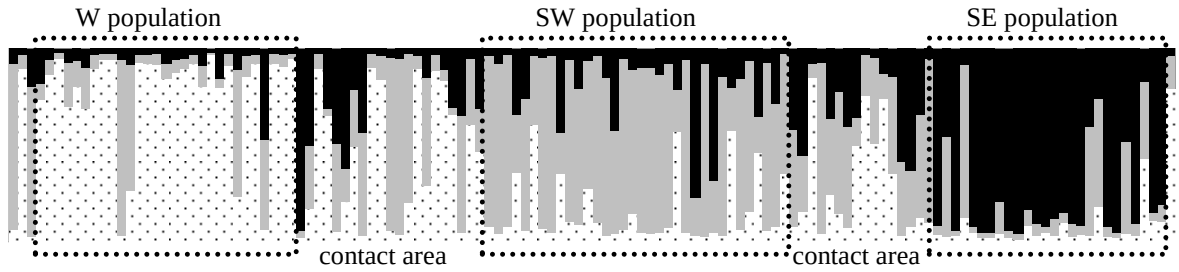

W population
SW population
SE population
contact area
contact area

Figure 3

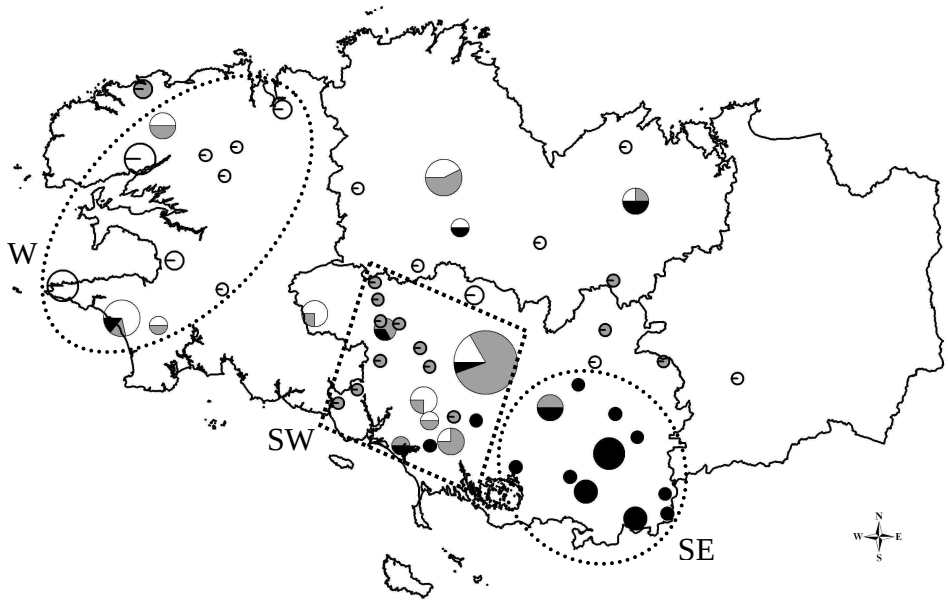


Figure 4

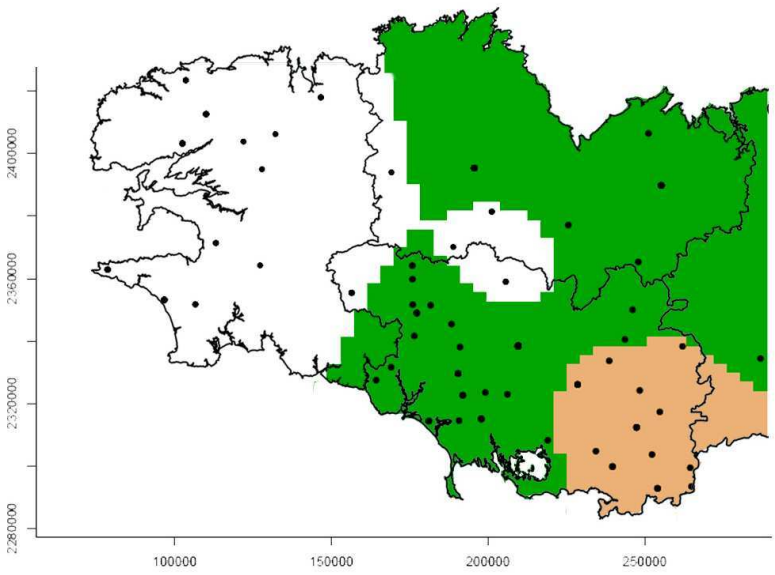
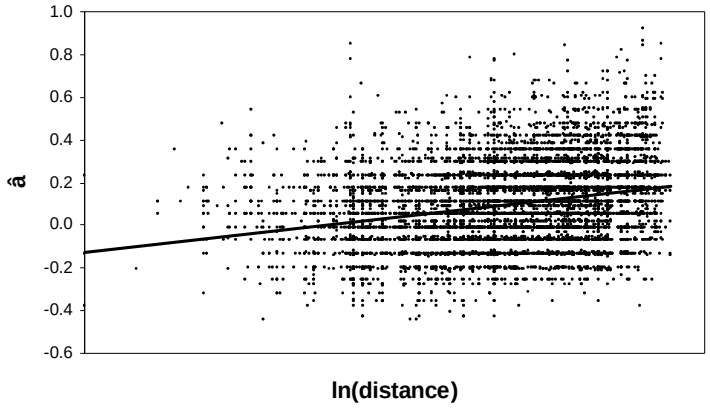

2400000
2360000
2320000
2280000
100000
150000
200000
250000

Figure 5



Annexe 4

Glossaire de génétique

ADN: acide désoxyribonucléique, organisé en structures appelés chromosomes. C'est le support de l'hérédité, il se transmet en totalité ou en partie lors des processus de reproduction.

ADN mitochondrial: molécule d'ADN circulaire contenue dans les mitochondries (organites produisant l'énergie cellulaire). Présent en quantité abondante dans les cellules, l'ADN mitochondrial présente un fort taux de mutation dans le règne animal (ce qui permet de détecter des évolutions récentes) et est généralement transmis uniquement par la mère. Ces caractéristiques en font un marqueur de choix pour détecter l'origine des populations.

Allèle: une des formes d'un gène héritée à un locus particulier qui diffère par la séquence nucléotidique. Dans une cellule diploïde, il y a deux allèles pour chaque gène: un allèle transmis par chaque parent. Les allèles transmis par les parents peuvent être identiques (l'individu est dit homozygote pour ce gène) ou non (l'individu est dit hétérozygote pour ce gène). Un allèle est dit récessif si l'homozygotie est nécessaire pour son expression, au contraire d'un allèle dominant.

Allèle nul: allèle qui ne fournit pas un produit identifiable.

Codominance: les deux allèles du gène sont exprimés.

Consanguinité: Croisement entre individus apparentés. Elle se caractérise par une diminution de l'hétérozygotie de la population pour l'ensemble des locus.

Dérive génétique: modifications au hasard des fréquences alléliques. La dérive génétique, par simple processus d'échantillonnage, peut conduire à la perte d'allèles qui ne seront donc pas représentés dans la nouvelle génération. La dérive va entraîner une perte de la variabilité génétique et ses effets sont d'autant plus importants que les effectifs sont faibles.

Déséquilibre de liaison: l'association des allèles à certains locus ne se fait pas de manière aléatoire (il existe des associations préférentielles entre les allèles des deux locus).

Diversité génétique: mesurée par différents indicateurs (hétérozygotie, nombre de locus polymorphes, nombre d'allèles/locus...), elle reflète la diversité d'une espèce, son potentiel évolutif, sa capacité à s'adapter à d'éventuelles variations des conditions du milieu.

Effet fondateur: création d'une nouvelle population à partir d'un faible nombre d'individus fondateurs portant seulement une fraction de la variabilité génétique totale de la population d'origine. Les fréquences alléliques peuvent différer entre la nouvelle population et la population parentale et certains allèles peuvent être perdus. Ceci a pour effet une perte de diversité génétique pour la population nouvellement créée.

Effet Wahlund: déficit en hétérozygotes dû à la structure génétique à l'intérieur d'un échantillon (un échantillon a été considéré comme issu d'une seule population alors qu'il est constitué d'individus provenant de plusieurs populations).

F_{IS} (coefficient de consanguinité): mesure l'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg à l'intérieur d'une sous-population. Si les populations sont à l'équilibre alors $F_{IS} = 0$ .Si F_{IS} est négatif les sous populations présentent un excès d'hétérozygotie. Un F_{IS} positif traduit quant à lui un déficit en hétérozygotes.

Flux génique : mouvement des gènes entre les populations. Cela nécessite la migration des individus d'une population à une autre et la réussite subséquente de la reproduction.

F_{ST}: proportion de la variance génétique totale présente dans une sous-population. F_{ST} mesure la réduction relative des hétérozygotes, lié aux différences alléliques entre populations. C'est un indice de diversification des populations compris entre 0 et 1 (0 pas de différenciation, 1 forte différenciation).

Gène: fragment d'ADN par lequel sont transmis les caractères héréditaires de l'individu.

Génotype: ensemble de l'information génétique d'un individu.

Goulot d'étranglement: période durant laquelle seuls quelques individus survivent et permettent la pérennité de la population.

Hardy-Weinberg (équilibre de): Dans une population isolée de taille infinie, non soumise à la sélection, et dans laquelle il n'y a ni migrations ni mutations (pas de perte/gain d'allèle), les fréquences alléliques restent constantes. Si les accouplements se font au hasard, les fréquences génotypiques se déduisent directement des fréquences alléliques et restent également constantes. Dans ces conditions, la diversité génétique de la population se maintient et doit tendre vers un équilibre stable de la distribution génotypique.
Quand les hypothèses du principe de Hardy-Weinberg ne sont pas réunies, ceci peut causer un écart significatif à l'équilibre, c'est à dire que les fréquences génotypiques observées seront différentes des attendus théoriques. Les déviations observées peuvent être dues à une structuration non détectée de la population (effet Wahlund), à la dépression de consanguinité, par dérive génétique, etc.

Hétérozygote: individu ayant deux allèles différents pour un locus génétique particulier.

Homozygote: individu présentant deux copies du même allèle à un locus particulier.

Isolement par la distance: la différenciation génétique entre individus (ou populations) augmente avec la distance géographique car les flux de gènes diminuent.

Locus: emplacement d'un gène sur un chromosome. Un locus polymorphe est un locus présentant plusieurs allèles différents dans une population.

Microsatellites: courtes séquences d'ADN formées par une répétition en tandem de motifs de 1 à 4 nucléotides. La répétition de séquences courtes est la cause d'erreurs au cours de la réplication de l'ADN, ce qui rend ces séquences variables d'un individu à l'autre. On utilise ce polymorphisme comme marqueur génétique.

Mutation: modification irréversible de l'information génétique et héréditaire (sauf mutation inverse). Les mutations peuvent être dues à des erreurs de copie du matériel génétique, ou à l'exposition à des agents mutagènes (radiations, agents chimiques, virus).

PCR: réaction de polymérisation en chaîne. Technique de réplication ciblée de l'ADN *in vitro*. Elle permet d'obtenir d'importantes quantités d'un fragment d'ADN spécifique et de longueur définie.

Sélection naturelle: processus par lequel dans une population les formes d'un organisme les mieux adaptées à l'environnement augmentent en fréquences par rapport aux formes moins bien adaptées au cours des générations.

Annexe 5

Available online at www.sciencedirect.com
SCIENCE DIRECT®
Biological Conservation 126 (2005) 523–527
BIOLOGICAL CONSERVATION
www.elsevier.com/locate/biocon

Efficiency of conservation shortcuts: An investigation with otters as umbrella species

Aline Bifolchi *, Thierry Lodé

Laboratoire d'Ecologie animale, UMR MA105 Paysages et Biodiversité, Faculté des Sciences, Campus Belle-Beille, 2 bd Lavoisier, F-49045 Angers Cedex, France

Received 9 March 2005
Available online 22 August 2005

Abstract

The use of shortcuts is widespread in conservation practices to help ensure biodiversity conservation with minimal expenditures. An umbrella species is a species whose conservation confers protection to a large number of naturally co-occurring species. The aim of this study is to test the usefulness of the umbrella species concept for conservation management. As our umbrella, we chose a wide-ranging and flagship species, the European otter (*Lutra lutra*). Otters are widely distributed predators with numerous genera and species, so otter occurrence could virtually be used as "umbrella" in every freshwater habitat. To test the usefulness of the concept, we investigated whether an umbrella species might protect other species in the long term. We compared (1) bird and amphibian species richness in 1993 and in 2003 on nine sites where otters were monitored for 20 years, and (2) bird, amphibian and mollusc species richness between the previous sites and nine bio-equivalent sites where no otter occurrence has been detected for 20 years. The study was carried out for two spatial scales: total otter home range and core areas (most intensely exploited areas). Our results show that species richness was significantly different between years on sites inhabited by otters. However, we showed that biodiversity did not differ between pairs of bio-equivalent sites inhabited or deserted by otters, whatever the estimation method. Our results cast doubt on the validity of umbrella species use as an objective tool for conservation. However, the keystone functional role that otters could play in ecosystems might be an interesting way to reconsider the purpose of the umbrella species concept.
© 2005 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Umbrella species; Biodiversity conservation; European otter; *Lutra lutra*

1. Introduction

Facing the increasing loss of biodiversity, conservationists have developed shortcuts directing toward one or a few focal species (Simberloff, 1998). Depending on conservation goals, several concepts of focal species have been distinguished (Caro and O'Doherty, 1999). The umbrella species concept has been proposed as a way to manage entire communities by focusing on the area requirements of the most demanding species (Lambeck, 1997). The objective is that preserving a viable population of a large-bodied and wide-ranging species could protect other members of the natural community (Berger, 1997). Several definitions of umbrella species have been proposed, but recently, Roberge and Angelstam (2004) suggested a consensual definition: "a species whose conservation confers protection to a large number of naturally co-occurring species". The umbrella species concept is appealing because it could allow the management of communities with minimal expenditures. However, despite the widespread mention of umbrellas, the use of such a concept in conservation strategies has given rise to much controversy. Some authors thought the concept may be effective (Fleishman et al., 2000, 2001; Suter et al., 2002; Caro, 2003; Kerley et al., 2003), nevertheless, several studies showed the use of the concept was limited or ineffective (Berger, 1997;

* Corresponding author. Tel.: +33 2 41 73 52 75.
E-mail address: aline.bifolchi@univ-angers.fr (A. Bifolchi).

0006-3207/$ - see front matter © 2005 Elsevier Ltd. All rights reserved.
doi:10.1016/j.biocon.2005.07.002

Martikainen et al., 1998; Andelman and Fagan, 2000; Caro, 2001; Poiani et al., 2001; Rubinoff, 2001). In fact, there is little evidence that the requirements of a single species can encompass those of an entire community (Andelman and Fagan, 2000).

To what extent are these concerns about the efficiency of the umbrella species use justified in biodiversity conservation? Actually, the umbrella species concept could be helpful especially for the definition of size and type of habitats to protect (Caro and O'Doherty, 1999). Nevertheless, few studies have rigorously tested the usefulness of the concept for conservation planning (Roberge and Angelstam, 2004), and only two studies investigated umbrella species in the long term (Berger, 1997; Caro, 2003).

The aim of this paper is to test the efficiency of the umbrella species concept in conservation management. We selected a top predator, the European otter (*Lutra lutra*), as an umbrella species considering its large spatial requirements. Otters form a widely distributed subfamily with numerous genera and species, so otter occurrence could virtually be useful as "umbrella" in every freshwater habitat. European otters usually exploit a linear home range reaching 5–20 km of river banks and encompassing the surrounding wetlands (Green et al., 1984; Chanin, 1985). Otters are sensitive to pollution (Mason, 1996; Yamaguchi et al., 2003), and the species suffered a severe decline in most European countries (MacDonald, 1996; Robitaille and Laurence, 2002).

To test the usefulness of the concept, we investigated whether an umbrella species might protect other species in the long term. We then asked the following questions: (1) Does the protection of the European otter over several years permitted an increase in biodiversity? We analysed bird and anuran diversities (as they are good indicators of habitat quality) in 1993 and in 2003 on nine sites where a long term monitoring of otter populations has been carried out (i.e. 20 years of survey). (2) Does otter presence favor an increase in biodiversity compared to ecologically similar sites where this species is absent? We compared species richness of the nine previous sites with species richness of nine bio-equivalent sites where otter was considered as absent for the last 20 years. Moreover, the efficiency of an umbrella species in providing long-term conservation for other species mainly depends upon the fact that their life cycles are mostly achieved inside the umbrella species range (Caro, 2003). Thus, measurements of species richness were carried out at two spatial scales considering the life history traits of species.

2. Methods

The study was carried out in the Pays de Loire region, Western France. The climate is temperate and influenced by the nearby ocean: precipitation range from 600 to 800 mm per year, and average temperatures vary from 6.5 °C (January) to 16 °C (July). All study sites were located on the Armorican massif, and altitudes vary from 0 to 80 m. The area is largely covered by wooded farmlands (i.e. field surrounded by hedges of oaks and ashes). The hydrographical system is quite extensive in the region, and includes the Loire River.

Firstly, to assess whether the protection of the European otter led to an increase in biodiversity, we selected nine sites (one pond and eight sites on streams) where otter occurrence was surveyed consecutively for several years. Otter distribution was mapped in the Pays de Loire region since 1984 (Lodé, 1993). The method consists in searching for otter spraints by prospecting riverbanks on 600 m around an access point to the river (Reuther et al., 2000). Each study site corresponded to a mean adult male home range, namely 6 km (6.09 ± 1.39 km) of linear bank for streams or perimeter for pond. In otters, home range occupation is heterogeneous and patches of habitats are most intensely exploited (Green et al., 1984). On each site, a core area was defined (2.84 ± 0.87 km in length), using sprainting variations (Chanin, 1985; Lodé, 1996). On this area, otter activity is intense and quasi-constant.

Secondly, to assess whether the activity of the European otter resulted in an increase in biodiversity, species richness of the nine previous sites was compared to nine ecologically similar sites where no otter activity has been detected since 1984. When no signs of otter presence have been detected for 20 years despite a regular survey, it is reasonable to assume that the species is absent or rare in the area. To use the comparative method, pairs of sites must share similar ecological features. Consequently, we examined hydrologic characteristics of watercourses (width, water quality, and connection with the river Loire), and climatic and geologic conditions. Moreover, we recorded bank cover (percentage of ground vegetation, shrub layer and canopy cover) on each site. Sites were prospected by bands of 100 m in length and 50 m wide by two people who walked down the bank. Sites surroundings (general context, e. g. farmland) have also been checked.

Species richness and biodiversity indices were compared between years for sites with otter occurrence, and between similar sites with and without otter occurrence. In the standard acceptation of the umbrella species concept, relationships between the umbrella and the community are poorly established (Zacharias and Roff, 2001). We then selected three taxa poorly affected by otter predation: birds, anurans and mollusks. In addition, mollusc species richness allowed us to assess whether the protection of a vertebrate umbrella species could benefit invertebrate cohabitants. Birds, amphibians and mollusks were selected because they co-occur with otters in freshwater habitats, nevertheless for birds

and mollusks which can belong to more terrestrial systems, aquatic species have been distinguished. Fish form the bulk of otters' diet, however the species is an opportunistic predator and variations in otter's diet are observed throughout its range (Chanin, 1985; Clavero et al., 2003).

The method used to assess bird diversity consists in identifying breeding species in a fixed sampling spot where all birds seen or heard are recorded. Two point counts were carried out on each site: between 15 April and 15 May, and between 20 May and 16 June.

To assess anuran diversity we searched for calling males and clutches to identify breeding sites. Depending on species, clutches are laid from February (e.g. *Rana dalmatina*) to May (e.g. *Rana kl. esculenta*). Because censuses of calling males can misrepresent population size, we took into account the presence or absence of species rather than their relative abundances.

To assess mollusk diversity, largest and most common species (e.g. *Helix aspersa*) were identified *in situ*. Samples of soil and litter were gathered and sieved (5 mm-mesh) in order to collect smallest species. Remains (shellfish) left on river banks have also been checked.

Two diversity indices were estimated: the Simpson diversity index: $D = 1/\sum(n_i/N)^2$, and the Shannon–Weaver Diversity Index: $H' = -\sum(n_i/N) \cdot \log_2(n_i/N)$, where n_i represents the number of individuals in group i, N represents the total number of individuals.

Patterns of co-occurrence of species strongly depend on the scale of the study, and populations of different taxa are evolving at different scales (Wugt Larsen and Rahbek, 2003). Core areas were defined more on sprainting regularity than on sprainting quantity which strongly depends on consumed preys. For birds, the study was conducted at the two spatial scales, whereas for anurans and molluscs the study was conducted only on core areas.

3. Results

Sites can be paired with respect to their hydrological characteristics. Percentage of bankside cover did not differ significantly between sites (ground vegetation: Mann–Whitney, $U = 39.0$, $p = 0.93$, $n = 18$; shrub layer: $U = 38.0$, $p = 0.86$, $n = 18$; canopy cover: $U = 32.0$, $p = 0.49$, $n = 18$). Moreover, all sites were selected on the same general context which consists in dispersed habitats with cultivated lands and breeding farms. These results suggested that sites were similar and the comparative method can be applied to detect differences in the diversity of sites with and without otters.

A total of 59 different bird species were recorded in 1993 and in 2003 on sites where otter occurrence was monitored for a long time (list of species available upon request). We performed Welch's approximate t-tests which do not assume the equality of the two sample variances. On each site, the number of bird species was significantly different ($t_{\text{Welch}} = 8.6$, $p < 0.0001$, 12 df), with a lower number of species encountered by site in 1993 than in 2003. Aquatic bird species richness differed marginally significantly between years ($t_{\text{Welch}} = 2.1$, $p = 0.05$, 15 df). When considering core areas, the number of species by site was significantly lower in 1993 than in 2003 ($t_{\text{Welch}} = 4.4$, $p = 0.001$, 11 df).

We encountered 59 bird species on sites where otters were present vs. 62 species on bio-equivalent sites with no otter occurrence. The number of species did not differ significantly between sites with or without otters ($t_{\text{Welch}} = 0.2$, $p = 0.81$, 13 df). Nevertheless, sites with otters had marginally significantly more aquatic species than bioequivalent sites with no otters ($t_{\text{Welch}} = 2.0$, $p = 0.07$, 15 df). In addition, our results showed no significant differences between the two types of sites when considering the total number of species on core areas ($t_{\text{Welch}} = 0.8$, $p = 0.43$, 15 df). Nevertheless, core areas of sites with otters had significantly more aquatic bird species than core areas with no otters ($t_{\text{Welch}} = 2.4$, $p = 0.03$, 12 df). Moreover, there was no significant relationship between mean number of species and total site length ($r_S = -0.61$; $p = 0.11$).

Seven anuran species were recorded in 1993 and in 2003 on sites with otter occurrence. Species richness did not differ significantly between years ($t_{\text{Welch}} = 0.8$, $p = 0.4$, 13 df).

Seven anuran species were encountered on sites with otter vs. six species on bioequivalent sites with no otter occurrence. Species richness did not differ significantly between sites ($t_{\text{Welch}} = 1.7$, $p = 0.11$, 15 df). Moreover, no significant correlation was found between mean number of species encountered and the length of the core area ($r_S = -0.22$; $p = 0.60$).

A total of 23 mollusk species were encountered on sites with otters vs. 24 species on bio-equivalent sites with no otter occurrence. Mollusk species richness did not differ significantly between sites neither when considering all species ($t_{\text{Welch}} = 1.2$, $p = 0.88$, 6 df) nor when considering aquatic species ($t_{\text{Welch}} = 1.4$, $p = 0.21$, 7 df).

The mean number of species recorded by site (Table 1) was significantly lower in 1993 than in 2003 on sites with otters ($t_{\text{Welch}} = 4.3$, $p = 0.001$, 12 df). Both the Simpson Diversity Index (D, Table 1) and the Shannon Diversity Index (H', Table 1) differed significantly between this two time periods (D: $t_{\text{Welch}} = 2.6$, $p = 0.02$, 13 df, and H': $t_{\text{Welch}} = 2.6$, $p = 0.02$, 15 df).

The mean number of species recorded on sites with otter occurrence and bio-equivalent sites without otters (Table 2) did not differ significantly ($t_{\text{Welch}} = 0.3$, $p = 0.79$, 15 df). In addition, neither the Simpson Diversity Index (D, Table 2) nor the Shannon Diversity Index

Table 1
Mean values and standard deviations of the number of species (S), Simpson Diversity Index (D) and Shannon Diversity Index (H') on sites with otter occurrence in 1993 ($n = 9$) versus in 2003 ($n = 9$), (***$p < 0.001$, *$p < 0.05$)

	Otter 1993	Otter 2003	t_{Welch}
S	22 ± 3	30 ± 5	4.3***
D	1.49 ± 0.10	1.39 ± 0.06	2.6*
H'	0.73 ± 0.08	0.65 ± 0.06	2.6*

Table 2
Mean values and standard deviations of the number of species (S), Simpson Diversity Index (D) and Shannon Diversity Index (H') on sites with otter occurrence ($n = 9$) versus bio-equivalent sites without otters ($n = 9$), (ns: not significant)

	Otter 2003	No Otter	t_{Welch}
S	34 ± 7	33 ± 9	0.3 ns
D	1.70 ± 0.31	1.79 ± 0.38	0.5 ns
H'	1.00 ± 0.30	1.02 ± 0.36	0.2 ns

(H', Table 2) differed significantly between this two categories of sites (D: $t_{Welch} = 0.5$, $p = 0.62$, 15 df and H': $t_{Welch} = 0.2$, $p = 0.87$, 15 df).

4. Discussion

The European otter usually occupies a large home range, an essential quality for an umbrella species. Moreover, most common criteria for selecting umbrella species are medium rarity, sensitivity to human disturbance and mean percentage of co-occurring species (Fleishman et al., 2000, 2001). Otter satisfied all criteria, and with numerous genera and species all around the world, otters could be helpful in conservation management, for instance to delineate areas of conservation. However, the usefulness of the umbrella species concept in conservation management is not well supported by this study.

Our results showed an increase in species richness between 1993 and 2003 on sites with otter occurrence. This results from an increase in bird species richness, whereas anuran species richness did not differ. Bird community composition in riparian zones mainly depends on landscape characteristics as riparian vegetation structure (Sanders and Edge, 1998; Jansen and Robertson, 2001). Birds could belong to more terrestrial communities than the proportion that otter use them. Functionally, this group may form different assemblages compared to the freshwater proportion of habitat used by otters. On sites with otter occurrence, management efforts were realized especially for preserving bankside vegetation. The conservation of good quality habitats for otters could then benefit some other species in the long term. Nevertheless, no differences were observed between bio-equivalent sites with and with no otters whatever the taxa or the estimation method. Only aquatic birds were positively associated with otter presence on core areas. In fact, our results suggested that the increase in species richness was due to the global amelioration of habitat quality in the time period considered and was not associated with the presence of otters. Consequently we could allege that the European otter is a poor umbrella species.

It could be objected that sampling is not large enough to be representative. Nevertheless, three taxonomic groups were taken into account on 18 study sites whereas most of the previous studies investigating the umbrella species concept considered one or two taxa (Berger, 1997; Martikainen et al., 1998; Rubinoff, 2001; Fleishman et al., 2001). In addition, sites were selected for their similarity and general context was checked to be equivalent between sites with and without otters.

It can be assumed that biodiversity did not differ between sites with and without otter occurrence because taxa like amphibians and molluscs are not sensitive to the same environmental features than otters. Anuran distribution is mainly affected by the amount and distribution of suitable breeding habitats (Parris and MacCarthy, 1999). Mollusc community composition is largely influenced by climatic factors and habitat heterogeneity (number of substrate type present) (Harman, 1972). In fact, the conservation of otters' habitats did not benefit these species because they seem to be affected by ecological factors which did not influence otter distribution. Through usually considered as fish-eaters, otters are opportunistic predators which can compensate for the lower abundance of fish by preying more on other aquatic preys like crayfish, amphibians and aquatic invertebrates (Clavero et al., 2003). It could be noticed that the umbrella species concept does not imply ecological requirements a priori. In addition, pairs of sites with and without otter occurrence were selected for their ecological similarity. Here, there is no ecological evidence that otter's home range is more diversified than a bio-equivalent site without otters.

Actually, the umbrella species concept seems to be quite unrealistic because this concept purports to join the advantages of a flagship species (supposing no ecological requirements) and the effectiveness of a keystone species conservation (supposing an understanding of ecological processes). Fleishman et al. (2000, 2001) suggest that by selecting a set of species used together, umbrella species might constitute effective tools for conservation management. Additionally, Martikainen et al. (1998) proposed that the assumed umbrella species and 'target species' must share similar ecological requirements, in spite of the fact that large area theoretically provides habitats for a larger number of species. Thus, the protection of the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) could only benefit mountain birds (Suter et al., 2002). Otters are habitat specialists so their home range prob-

ably encompasses fewer species than ranges of more generalist carnivores.

Conditions for applying in concrete terms the umbrella species concept should be however definitively reviewed. Focalizing on ecosystem engineers might be an interesting way to reconsider the purpose of the umbrella species concept. Ecosystem engineers are species whose activity is supposed to promote biodiversity by creating new habitats (Jones et al., 1994), like beavers (*Castor canadensis*) or elephants (*Loxodonta africana*). These species might be good umbrellas for sympatric species. Indeed Caro (2003) found that elephants were good umbrella species for reserve design in East Africa.

Anyway, the efficacy of umbrella species (per se) use is dubious for preserving biodiversity. The only way to improve the efficacy of umbrella species should be to take into account most of functional links between umbrella species and other background species, thus changing the umbrella species acceptation. Undoubtedly, the conservation of otters remains a priority in freshwater management considering (i) the important decline the species suffered during the last decades and (ii) the functional role that otters could play in aquatic ecosystems.

Acknowledgements

We thank T. Broquet, E. Leheurteux, J. Fustec, S. Laurence, and O. Pays for technical help in the field. We also thank J.-P. Cormier, S. Questiau, J. Secondi, and two anonymous reviewers for helpful comments.

References

Andelman, S.J., Fagan, W.F., 2000. Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes? Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 97, 5954–5959.

Berger, J., 1997. Population constraints associated with the use of Black Rhinos as an umbrella species for desert herbivores. Conservation Biology 11, 69–78.

Caro, T.M., O'Doherty, G., 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. Conservation Biology 13, 805–814.

Caro, T.M., 2001. Species richness and abundance of small mammals inside and outside an African national park. Biological Conservation 98, 251–257.

Caro, T.M., 2003. Umbrella species: critique and lessons from East Africa. Animal Conservation 6, 171–181.

Chanin, P., 1985. The Natural History of Otters. C. Helm, London.

Clavero, M., Prenda, J., Delibes, M., 2003. Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. Journal of Biogeography 30, 761–769.

Fleishman, E., Murphy, D.D., Brussard, P.F., 2000. A new method for selection of umbrella species for conservation planning. Ecological Applications 10, 569–579.

Fleishman, E., Blair, R.B., Murphy, D.D., 2001. Empirical validation of a method for umbrella species selection. Ecological Applications 11, 1489–1501.

Green, J., Green, R., Jefferies, D.J., 1984. A radio-tracking survey of otters *Lutra lutra* (L.,1758) on a Perthshire river system. Lutra 27, 85–145.

Harman, W.N., 1972. Benthic substrates: their effect on freshwater molluscs. Ecology 53, 271–272.

Jansen, A., Robertson, A.I., 2001. Riparian bird communities in relation to land management practices in floodplain woodlands of south-eastern Australia. Biological Conservation 100, 173–185.

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373–386.

Kerley, G.I.H., Pressey, R.L., Cowling, R.M., Boshoff, A.F., Sims-Castley, R., 2003. Options for the conservation of large and medium-size mammals in the Cape Floristic Region hotspot, South Africa. Biological Conservation 112, 169–190.

Lambeck, R.J., 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. Conservation Biology 11, 849–856.

Lodé, T., 1993. The decline of otter *Lutra lutra* populations in the region of the Pays de Loire, western France. Biological Conservation 65, 9–13.

Lodé, T., 1996. Variations de la fréquence de marquage de *Lutra lutra* dans l'ouest de la France. Cahiers d'Ethologie 15, 245–250.

MacDonald, S., 1996. Otter distribution in Europe. Cahiers d'Ethologie 15, 143–148.

Martikainen, P., Kaila, L., Haila, Y., 1998. Threatened beetles in White-Backed Woodpecker habitats. Conservation Biology 12, 293–301.

Mason, C.F., 1996. Impact of pollution on the European Otter. Cahiers d'Ethologie 15, 307–320.

Parris, K.M., MacCarthy, M.A., 1999. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? Austral Ecology 24, 495–502.

Poiani, K.A., Merrill, M.D., Chapman, K.A., 2001. Identifying conservation-priority areas in a fragmented Minnesota landscape based on the umbrella species concept and selection of large patches of natural vegetation. Conservation Biology 15, 513–522.

Reuther, C., Dolch, D., Green, R., Jahrl, J., Jefferies, D.J., Krekemeyer, A., Kucevora, M., Madsen, A.B., Romanowski, J., Roche, K., Ruiz-Olmo, J., Teubner, J., Trindade, A., 2000. Surveying and monitoring distribution and population trends of the Eurasian otter (*Lutra lutra*). Habitat 12, 148 p.

Roberge, J.M., Angelstam, P., 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. Conservation Biology 18, 76–85.

Robitaille, J.F., Laurence, S., 2002. Otter, *Lutra lutra*, occurrence in Europe and in France in relation to landscape characteristics. Animal Conservation 5, 337–344.

Rubinoff, D., 2001. Evaluating the california gnatcatcher as an umbrella species for conservation of southern California coastal sage Scrub. Conservation Biology 15, 1374–1383.

Sanders, T.A., Edge, W.D., 1998. Breeding bird community composition in relation to riparian vegetation structure in the western United States. Journal of Wildlife Management 62, 461–473.

Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? Biological Conservation 83, 247–257.

Suter, W., Graf, R.F., Hess, R., 2002. Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and avian biodiversity: testing the umbrella-species concept. Conservation Biology 16, 778–788.

Wugt Larsen, F., Rahbek, C., 2003. Influence of scale on conservation priority setting–a test on African mammals. Biodiversity and Conservation 12, 599–614.

Yamaguchi, N., Gazzard, D., Scholey, G., Macdonald, D.W., 2003. Concentrations and hazard assessment of PCBs, organochlorine pesticides and mercury in fish species from the upper Thames: river pollution and its potential effects on top predators. Chemosphere 50, 265–273.

Zacharias, M.A., Roff, J.C., 2001. Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 11, 59–76.

Résumé

Les invasions biologiques représentent la deuxième cause de perte de la biodiversité et participent aux changements environnementaux globaux. Parmi les espèces exotiques présentes sur le continent européen, le Vison d'Amérique (*Mustela vison* Schreber, 1777) a été introduit dans les années 1920 pour l'élevage pelletier. Des individus échappés d'élevage ou délibérément relâchés ont fondé des populations férales dans divers pays européens, représentant une sérieuse menace pour la faune autochtone. L'objectif de cette thèse est d'appréhender le fonctionnement de la population férale de Vison d'Amérique installée en Bretagne dans un but de contrôle à long terme de cette population. Pour mener à bien ce travail, études de terrain et analyses génétiques ont été couplées. Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la répartition, aux densités de population ainsi qu'aux paramètres démographiques de la population (fécondité, structure d'âge). Nous avons ainsi pu déterminer que la population férale de Vison d'Amérique en Bretagne manifeste toutes les caractéristiques d'une espèce invasive (densité de population forte, moyenne d'âge jeune, taux de femelles gestantes et nombre de descendants élevés). Une étude expérimentale a ensuite été menée pour tenter de quantifier l'impact de la présence de *M. vison* sur la faune autochtone en Bretagne. Cette étude nous a notamment permis de souligner que les effets d'un prédateur introduit à court terme peuvent être moins évidents que présupposés et de mettre en évidence l'importance de la compétition intraguilde dans l'étude des patrons de prédation. Enfin, nous nous sommes intéressés à la structuration génétique de la population et avons comparé la variabilité présente en Bretagne à celle d'autres populations férales européennes et des populations d'origine en Amérique du Nord. Une forte structuration génétique a été observée en Bretagne, et la présence de zones de contact et de mélange entre les pools génétiques différenciés a été détectée. Ces résultats sont discutés dans une perspective de gestion à long terme des populations invasives de Vison d'Amérique.

Mots-clés: Espèce invasive, prédateurs exotiques, dynamique des populations, flux géniques, Vison d'Amérique, *Mustela vison*.

Abstract

Invasive species represent a major threat to biodiversity and are significant component of human-caused global environmental change. The rate of introduction of exotic species dramatically increases during the last decades. The American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) was introduced in Europe in the 1920s for the purpose of fur farming. Escapes from farms, or deliberately released animals, have lead to the establishment of feral populations in many areas, and represent a major threat to native fauna. The aim of this thesis was to understand the population dynamics of feral mink populations in Brittany, Western France, in order to draw better control strategies. In this aim, field studies and molecular analyses were completed. Firstly, we investigated the population distribution and density, and demographic data (fecundity, age assessment) to improve our understanding of the population functionment. We concluded than the mink population of Brittany was an invasive population (high density, low average age, high reproductive rates). Then, we implement an experimental design to assess the impact of feral mink on native fauna. This study highlighted that the effects of alien predators could be difficult to measure in the short term, and the need to consider intraguild competition when investigating predation patterns. Finally, we investigated the genetic variability and population structure of feral and farmed mink from Brittany as well as mink from other European countries and from North America. A strong genetic structure and the presence of admixture areas were detected in Brittany. The insights of those results for the understanding of the population dynamics of feral American mink are discussed, as well as their consequences for control strategies.

Keywords: Invasive species, population dynamics, gene flow, alien predators, American mink, *Mustela vison*.