

EMMANUEL MILOT

**DISPERSION ET GÉNÉTIQUE CHEZ UN OISEAU
MARIN LONGÉVIF : L'ALBATROS HURLEUR**
**Dynamique de population, structure et diversité génétiques,
consanguinité**

Thèse présentée
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de doctorat en biologie
pour l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph. D.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES ET GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2009

© Emmanuel Milot, 2009



Pointe Basse, Crozet, janvier 2004

Résumé

L'impact écologique et évolutif de la dispersion et de la consanguinité peut être exacerbé chez les espèces insulaires. Les albatros, en particulier, ont un mode de vie exceptionnel qui soulève plusieurs questions à cet égard. Dans cette thèse j'aborde certaines de ces questions. En introduction (chapitre 1), j'énonce des hypothèses spécifiques à l'espèce d'étude, l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*), en lien avec la dispersion, la dynamique des populations, et la génétique. Cependant, la découverte fortuite d'une diversité génétique très pauvre chez cette espèce a nécessité une redéfinition majeure des objectifs et hypothèses initiaux de la thèse. Donc, les patrons de diversité génétique chez deux espèces « sœurs », les Albatros hurleurs et d'Amsterdam (*D. amsterdamensis*), sont d'abord étudiés au chapitre 2. Des simulations supportent l'hypothèse voulant que ces deux espèces aient hérité leur faible diversité de leur ancêtre commun qui vivait il y a quelque 0,8 million d'années. Par conséquent, les albatros semblent défier l'opinion répandue voulant qu'une faible diversité génétique réduit nécessairement la viabilité d'une espèce. L'objectif du chapitre 3 était d'identifier explicitement le modèle de dynamique populationnelle correspondant le mieux à la réalité des Albatros hurleurs. Les populations de l'ensemble de l'aire de répartition s'avèrent très peu différenciées au plan génétique. Tous les génotypes forment un seul groupe homogène selon une analyse de groupement, suggérant que les colonies actuelles pourraient descendre d'une même population ancestrale qui avait une faible diversité génétique. À l'opposé, les données de relecture de bagues indiquent qu'environ un oiseau par cohorte a émigré de son île natale au cours des dernières décennies. De ce fait, les données génétiques ne reflètent pas les faibles taux de dispersion contemporains, vraisemblablement parce que les populations n'ont pas atteint l'équilibre migration-dérive. Un modèle de dynamique de métapopulation impliquant la colonisation récente de plusieurs îles semble compatible avec les bas niveaux de diversité et de structure génétiques, bien que d'autres facteurs ont sans doute contribué au façonnement du patron génétique. La diversité et la structure génétiques limitées soulèvent des questions à propos de la consanguinité et de ses effets. Dans le chapitre 4, les données probantes relatives à la consanguinité chez l'Albatros hurleur sont passées en revue. L'hypothèse que le succès reproducteur décroît avec l'accroissement de la similarité génétique des partenaires a aussi été testée en utilisant des données moléculaires et sur l'histoire reproductive des couples.

Bien que l'analyse ne supporte pas cette hypothèse, on ne peut exclure la possibilité que ce résultat découle du manque de résolution des marqueurs étant donné la très faible diversité génétique des albatros. Quelques perspectives sur des aspects liés à la consanguinité (p. ex. son évitement, la purge génétique), basées sur la littérature récente, sont également proposées. En somme, l'étude du cas « albatros » mène à plusieurs hypothèses stimulantes et démontre la complexité de mettre au jour la dynamique de la consanguinité chez les espèces longévives. Dans le chapitre 5, à défaut de pouvoir faire des analyses d'assignation populationnelle (en raison du manque de résolution génétique), le jeu de données sur les albatros, ainsi qu'un second jeu sur le Saumon Atlantique (*Salmo salar*), ont servi à explorer le comportement d'une méthode d'assignation appliquée de façon routinière en biologie. Les résultats démontrent que des aspects importants (estimation du taux d'erreur, détection de migrants) sont liés à la conformité des données empiriques aux prémisses des tests. Ils soulignent aussi l'importance de valider la procédure d'assignation à l'aide de simulations préliminaires. Cette contribution méthodologique se veut en quelque sorte une réponse au manque d'uniformité dans l'application de ces méthodes. Pour conclure, je passe en revue l'ensemble des connaissances sur la dispersion des Albatros hurleurs et je propose une perspective sur les causes de la dispersion et de son évolution chez ces oiseaux. Cette thèse apporte un éclairage nouveau sur la signification et l'impact du monomorphisme génétique dans les populations naturelles, sur la dispersion et la dynamique populationnelle chez une espèce longévive, et propose une vision sur l'interaction entre ces facteurs et l'histoire de vie.

Abstract

The ecological and evolutionary impact of dispersal and inbreeding may be exacerbated in insular species. Albatrosses, in particular, have an extreme way of life raising several questions in that regard. In this thesis, I address some of these questions. In the introduction (chapter 1), I enounce hypotheses that are specific to the study species, the wandering albatross (*Diomedea exulans*), in relation to dispersal, population dynamics, and genetics. However, the fortuitous discovery of a very poor genetic diversity in this species led to substantial modifications of the initial objectives and hypotheses of the thesis. Thus, the patterns of genetic diversity in two sister species, the wandering and Amsterdam (*D. amsterdamensis*) albatrosses, are studied in chapter 2. Simulations support the hypothesis that the two species inherited a poor genetic diversity from their common ancestor, some 0.8 million years ago. Albatrosses thus appear to challenge the widespread view about the negative consequences of genetic depletion on species survival. In chapter 3, the objective was to identify explicitly which model of population dynamics best applies to the wandering albatross. Populations exhibited little genetic differentiation across the species' range. All genotypes grouped together in a cluster analysis, suggesting that current colonies have derived from one ancestral source that had a low genetic diversity. In contrast, band re-sighting data indicated that about one bird per cohort has dispersed among islands in the past decades. Therefore, low contemporary dispersal rates are not mirrored by genetic data, presumably because populations are not at migration–drift equilibrium. A metapopulation dynamics model involving the recent colonization of several islands seems consistent with the very low levels of both genetic diversity and structure within the wandering albatross. Yet, other factors likely contributed to shape current genetic patterns. The limited genetic diversity and structure raise questions about inbreeding and its effect. Thus, in chapter 4, evidence for inbreeding in the wandering albatross is reviewed. The hypothesis that reproductive success decreases with increasing genetic similarity between mates was also tested using molecular data and pair breeding histories. While the hypothesis was not supported, a lack of resolution from the markers cannot be ruled out given the very poor genetic diversity in albatrosses. Some perspectives about inbreeding-related aspects (e.g. inbreeding avoidance, purging) based on recent literature are also proposed. Overall, this wandering albatross case study leads to several stimulating hypotheses and shows how

complex the understanding of inbreeding dynamics in a long-lived species may be. In chapter 5, failing to successfully apply population assignment methods (because of the lack of genetic resolution), data on Atlantic salmon (*Salmo salar*) were used in addition to the albatross dataset to explore the performance of an assignment method routinely used in biological investigations. Results show that critical aspects (error rate estimation, migrant detection) relate to how test assumptions are met by empirical data. They also stress the need to validate the assignment procedure with preliminary simulations. This methodological contribution is to some extent a response to the absence of uniformity in the way these methods are generally applied. To conclude, using empirical evidence on dispersal in wandering albatrosses, I suggest perspectives on the causes and the evolution of dispersal in these birds. This dissertation provides new insights about the significance and implications of genetic monomorphism in natural populations, about dispersal and population dynamics in a longlived seabird, and proposes a vision about the interaction between these factors and life history.

Avant-Propos

Pourquoi quitter le sol natal et émigrer quand on peut rester tranquillement dans son chez-soi douillet et familial, pour justement y élever sa petite famille ? C'est du moins ce que semblent se demander les albatros. De notre point de vue d'Occidentaux bénéficiant du confort de la vie moderne, la sédentarité, avec ce qu'elle implique d'économie d'énergie, est attrayante. On dit pourtant de l'Homme moderne qu'il est de plus en plus nomade. Mais pourquoi les albatros, eux, s'obstinent à nicher à quelques mètres du lieu qui les a vu naître ? Ils sont pourtant capables de parcourir en une journée, et sans trop d'effort, des centaines de kilomètres d'océan pour s'alimenter.

Essayer de comprendre un peu mieux comment et pourquoi les albatros bougent ou ne bougent pas était le thème de cette thèse. Au tout début de mes études de doctorat, on m'avait en effet confié le mandat d'étudier la dispersion chez l'Albatros hurleur. Le problème se posait alors en termes plutôt simples : quantifier ce paramètre et en évaluer le rôle dans la dynamique des populations. On avait pourtant affaire à une espèce dont la démographie était déjà très bien connue à l'époque ; dans au moins trois des quatre archipels accueillant la quasi-totalité des effectifs de cette espèce, des programmes de suivi démographique avaient été initiés depuis quelques décennies déjà. Grâce à ces programmes basés sur le baguage des oiseaux, nous disposons de données solides sur des paramètres tels que la taille et la structure d'âge des populations, le taux de survie des oiseaux, leur fécondité ou l'âge à maturité — pour ne nommer que ceux-ci. Toutefois, ce portrait démographique demeurerait incomplet sans l'examen d'un autre paramètre fondamental : la dispersion. Sans une connaissance précise de la dispersion, il est impossible de quantifier les flux migratoires et par là de saisir la dynamique des populations, ni de comprendre l'impact qu'ont sur cette dynamique les changements spatio-temporels dans l'environnement. De plus, il est impossible de faire des prédictions fiables sur l'évolution des effectifs. Cela est particulièrement vrai lorsqu'on a affaire à une espèce dont l'aire de répartition est très fragmentée.

Deux raisons expliquaient ce déficit de connaissances sur la dispersion. Premièrement, de bien connaître les mouvements des oiseaux entre les colonies, les îles, et les archipels, requerrait de mener des campagnes répétées de marquage et de recapture dans

la plupart, sinon toutes les colonies existantes. Les moyens logistiques et financiers qu'impliquent une telle tâche ne sont toujours pas disponibles aujourd'hui. Malgré les programmes mis en place depuis les années 1960 et 1970 par les équipes française, anglaise, sud-africaine et australienne, il n'y a pas plus d'une colonie ou d'une île par archipel qui fasse l'objet d'un suivi intensif. Cela est certes déjà beaucoup, mais insuffisant. Deuxièmement, pour estimer précisément le taux de dispersion entre les colonies, il faut construire des modèles qui prennent simultanément en compte d'autres paramètres comme la survie et la probabilité de capture. Pour ce faire, on doit disposer d'un bon nombre d'histoires de capture individuelles. Malheureusement, la rareté des mouvements migratoires effectués par les Albatros hurleurs entre les îles et les archipels — depuis les années 1960, on n'a détecté qu'une cinquantaine d'oiseaux migrants — ne permettait pas d'utiliser cette approche analytique. À tout le moins on pouvait en conclure que de tels mouvements sont plutôt rares.

Nous avons pensé que la génétique apporterait une réponse plus tranchée là où le marquage d'individus ne semblait pas pouvoir le permettre. Une série de chapitres de thèse ont été établis en accord avec une thématique générale de recherche, laquelle visait à mettre à profit à la fois les outils génétiques et les données de marquage-recapture pour mieux décrire la dispersion et comprendre son rôle dans la dynamique démographique des albatros. Ainsi, l'idée était d'utiliser un grand nombre de marqueurs moléculaires pour étudier la dispersion à différentes échelles spatiales et temporelles (chapitres 2 et 3 du plan initial) et d'intégrer cette information à celle provenant des suivis démographiques afin de construire un modèle de population réaliste à partir de l'ensemble des paramètres (survie, reproduction, dispersion, etc.) mesurés chez cette espèce (chapitre 4). De plus, il était prévu de tester certaines hypothèses concernant les pressions sélectives, en particulier la consanguinité, pouvant agir sur l'évolution de la dispersion (chapitres 1 et 2).

Par une ironie du sort, les données génétiques se sont révélées moins informatives sur la dispersion que les données de marquage-recapture. En effet, l'examen de centaines de marqueurs AFLP allait lever le voile sur une réalité inattendue : le génome des albatros ne contient qu'extrêmement peu de polymorphismes. Pour tout dire, la diversité génétique à l'intérieur de cette espèce est si faible que nous croyons pensable qu'il n'existe que quelques autres espèces de vertébrés, voire aucune autre, montrant une diversité si réduite.

Dans un premier temps, cette conclusion a eu l'effet d'une douche froide. C'est qu'après plus de deux ans de travail sur le terrain et en laboratoire, l'observation d'une diversité génétique extrêmement faible chez les albatros venait remettre en question la réalisation de trois des quatre chapitres initiaux prévus à la thèse. Pour l'étudiant voyant ainsi son projet de recherche compromis, c'était la catastrophe !

Il faut quand même préciser que nous nous attendions dès le départ à une diversité génétique qui soit plutôt modérée chez l'Albatros hurleur. Des premiers résultats obtenus par une équipe anglaise sur des marqueurs microsatellites avaient rapporté une diversité modérément faible, mais pas *extrêmement* faible. D'ailleurs, ce sont ces recherches qui nous ont poussé à choisir les AFLP, marqueurs qui devaient nous permettre — théoriquement — d'ajuster facilement le niveau de résolution génétique du jeu de données.

Une autre complication s'est présentée sous la forme d'une quasi-absence de structure génétique de population à l'échelle de l'espèce. À noter que cette situation ne découle pas de la faible diversité génétique en soi, bien que la conjonction des deux phénomènes s'explique vraisemblablement par la dynamique des populations d'albatros. En pratique, le problème de la faible structure génétique tenait au fait que celle-ci venait achever d'anéantir toute possibilité de recours à l'assignation populationnelle pour identifier les immigrants sur la base de leur génotype (chapitres 3 et 4 initiaux), une méthode dont l'utilisation était déjà compromise par la faible diversité génétique elle-même.

Ces résultats ont nécessité une réorganisation complète de la thèse. Je me suis d'abord intéressé de plus près à ce « manque » de diversité génétique, qui est en soi un résultat exceptionnel. Ensuite, plutôt que d'essayer d'établir les patrons relatifs de dispersion entre les îles et les archipels, j'ai plutôt tenté d'identifier le type de dynamique de population qui prévaut à l'échelle de l'espèce, cette dynamique étant nécessairement le reflet d'un modèle précis de dispersion. À défaut de pouvoir appliquer la méthode de l'assignation populationnelle, j'en ai exploré le comportement pour en tirer quelques « leçons » qui pourront servir même aux chercheurs disposant de jeux de données plus puissants que le mien. Partant de maigres données mais d'une longue réflexion, je me suis aussi penché sur la question de la consanguinité chez les albatros, laquelle joue peut-être un

rôle prépondérant dans l'évolution de certains traits, incluant la dispersion. Enfin, en collaboration avec Gilles Gauthier et Henri Weimerskirch, j'ai participé à une étude de la dispersion à fine échelle (~20 km) chez l'Albatros hurleur, soit la seule échelle spatiale pour laquelle il était possible d'ajuster des modèles démographiques à partir des histoires de capture individuelles. Cette étude n'est pas incluse dans cette thèse mais j'y fais référence à plusieurs reprises.

Malgré la pauvreté des résultats génétiques et la réorganisation nécessaire de la thèse qui s'en est suivie, je me suis donc efforcé de garder, autant que possible, le cap sur l'objectif initial qui était l'étude de la dispersion. C'est pourquoi j'ai orienté la conclusion générale en ce sens. Néanmoins, des conclusions étonnantes à propos de la génétique de ce système ont émergé de ce jeu de données qui paraissait décevant au premier abord. Par exemple, la possibilité que deux espèces d'albatros aient vécu avec une faible diversité génétique depuis leur spéciation bouleverse une certaine idée que nous entretenons sur l'importance de la diversité génétique pour la pérennité d'une espèce. De plus, l'étude de la consanguinité suggère des pistes de recherche fort intéressantes pour l'avenir.

En voyant mes premiers résultats, j'aurais pu conclure que mon jeu de données n'avait pas la puissance requise pour tirer quelque conclusion que ce soit sur les populations d'albatros, ou encore que celles-ci sont tout simplement panmictiques, puis fermer le dossier. Ce genre de raccourci est malheureusement trop fréquent dans la littérature scientifique. Cela n'aurait toutefois été ni profitable pour la science ni salubre pour ma thèse. Après m'être cassé les dents pendant quelques années sur le mur de l'uniformité génétique, il y avait, tout compte fait, un certain avenir dans l'étude du monomorphisme !

Montréal, novembre 2008

Remerciements

Une thèse en biologie est nécessairement un travail de collaboration. Je tiens donc à remercier les très nombreuses personnes ayant rendu possible son achèvement. Au premier chef, je remercie très sincèrement mes deux directeurs de thèse, Louis Bernatchez et Henri Weimerskirch, pour s'être embarqués avec moi vers l'inconnu, dans ce projet.

Louis, je me rappelle de ton enthousiasme débordant lors de notre première rencontre ; cela a véritablement donné le coup d'envoi au projet. Tu as gardé cette curiosité pour la connaissance et cet émerveillement devant les nouvelles découvertes, qui malheureusement se perdent parfois avec les années. Tes accomplissements exceptionnels en science en témoignent. Tu fais confiance aux gens, une qualité essentielle pour un directeur. Ainsi, tu m'as laissé le champ libre tout en m'apprenant à mieux travailler. Tu as toujours été de très bon conseil. Merci pour ton soutien au cours de ces longues années.

Henri, je te remercie pour cette chance incroyable que tu m'as offerte d'aller dans ces îles subantarctiques magnifiques et auxquelles l'accès est extrêmement restreint. Vivre au bout du monde pour quelques temps change durablement la vie et le caractère d'une personne. Merci aussi pour la confiance que tu m'as témoignée. Comme tu as pu t'en rendre compte, l'achèvement d'une thèse en Amérique peut prendre un certain temps... et pas mal de retard ! Merci à toi et à Joëlle pour votre accueil chaleureux à Chizé et à la Réunion. Enfin, merci pour m'avoir initié à la cuisine réunionnaise un soir d'hiver, ici à Québec.

Du côté ouest de l'océan Atlantique

Je remercie très sincèrement les membres de mon comité d'encadrement, Gilles Gauthier et Julie Turgeon, dont les conseils et les encouragements ont guidé mon parcours et permis de rectifier le tir lorsque nécessaire. Je tiens également souligner le soutien moral de Julie à un moment où je remettais en question la poursuite de cette aventure. Elle a trouvé les mots qu'il faut pour m'inciter à persévérer.

Au laboratoire Bernatchez, je remercie tout spécialement Lucie Papillon et Vicky Albert qui m'ont fourni une aide indéfectible au plan technique. Les AFLP, ça forme le caractère !

Sans l'existence de Pierre Duchesne, mon séjour dans le monde du monomorphisme eut été assez... monotone. Merci Pierre, non seulement pour ton importante contribution au deuxième chapitre de cette thèse, mais aussi pour les très nombreuses discussions sur mille sujets, tous pertinents il va s'en dire (deux « gars de Yamachiche » sont faits pour se comprendre). Pierre m'a aussi initié aux subtilités de l'assignation populationnelle, me donnant l'assurance d'écrire un chapitre complet sur cette question.

Merci à Mélanie Dionne qui a accepté avec son enthousiasme légendaire de collaborer au chapitre 4. Cette collaboration, ainsi que nos discussions sur l'assignation populationnelle et autres sujets ont été fort enrichissantes. Merci à Justin Roy pour les nombreux échanges scientifiques et pour m'avoir fait découvrir le tuco-tuco. Julien April m'a non seulement accueilli pendant de nombreux mois au célèbre 1272, avec ses colocataires bigarrés Simon, Émilie et Olivier, mais il m'a aussi appris l'expression *taxonomic inflation* et je lui en suis très reconnaissant. Je remercie David Veliz pour son amitié et pour les discussions animées sur la génétique, les statistiques et la politique chilienne. Merci à Christian Roberge pour les échanges sur la science et la musique. Merci à Sean Rogers pour ses encouragements. Il est sans doute le premier qui m'ait incité à considérer la faible diversité génétique des albatros comme un résultat excitant en soi. Marika Gauthier-Ouellet a partagé avec moi son expérience en analyses de stocks mixtes et sa condition de Montréalais(e). Nathalie Brodeur et Andrew Whiteley ont patiemment relevé les affronts que je faisais à la langue anglaise. Je remercie également Pierre-Philippe et Catherine, deux ex-collègues de bureau. Ces deux là dans la même pièce mettent une ambiance du tonnerre.

Bérénice Bougas m'a témoigné une amitié et un soutien moral indéfectibles malgré mes humeurs variables (sans compter le soutien logistique ; j'en profite d'ailleurs pour saluer bien bas le sofa de Bérénice et de Vicky). Bérénice, j'espère que tu adopteras le Québec pour de bon (tu es bien partie semble-t-il).

Je tiens enfin à remercier l'ensemble de mes collègues du laboratoire Bernatchez pour tous les bons moments passés ensemble, malgré mon absentéisme incurable (montréalité oblige) : Jonathan Blais, Simon Blanchet, Vincent Bourret, Marylène Boulet, Mathieu Caron, Caroline Côté, Guillaume Côté, Nicolas Derôme, Dylan Fraser, Anne-Marie Gale, Julie Jeukens, Alexis Crête-Lafrenière, Lysandre Landry, Fabien Lamaze, Émilie Leclerc, Jesus Mavarez, Scott McCairns, Arne Nolte, Éric Normandeau, Sébastien Renault, Jérôme St-Cyr.

Plusieurs personnes de l'université Laval m'ont procuré une aide très précieuse. Richard Marquis et Didier Brison m'ont fourni un support informatique indispensable. Merci à Jérôme Laroche du centre de bioinformatique pour ses conseils et pour les discussions sur maints sujets. Je tiens à souligner le soutien du personnel logistique du pavillon Marchand (service d'autoclave, expédition et livraison), sans lequel aucun travail en laboratoire ne serait possible. Merci à Gaétan Daigle et Olga Gordynska du service de support statistique dont l'aide s'est avérée essentielle pour certaines analyses présentées dans cette thèse. Je remercie les membres du secrétariat de biologie qui ont toujours répondu avec patience et sourire à l'indiscipliné administratif que je suis. Un gros merci à Louise Lapointe pour son rôle dans la gestion des aspects financiers. Louise est une personne très professionnelle et toujours très accommodante malgré la fâcheuse tendance de certains (dont moi) à régler les questions financières de façon un peu improvisée. Je remercie le personnel de Québec Océan pour son soutien administratif et sa grande amabilité.

Du côté est de l'océan Atlantique

Plusieurs personnes du Centre d'études biologiques de Chizé ont contribué à ce projet. Dominique Besson a joué un rôle significatif tant au plan de la gestion de la base de données démographiques qu'au niveau du planning logistique des campagnes de terrain. Avec une gentillesse et une patience infinies, elle a répondu à toutes mes requêtes. Sans elle, ce projet n'aurait pas été possible. Stéphanie Dano a extrait l'ADN des Albatros d'Amsterdam et a éclairé mes lanternes sur les méthodes d'extraction. Je la remercie, ainsi que sa famille, pour son accueil chaleureux à Beauvoir. Je remercie le personnel de soutien

du CEBC pour l'accueil très amical fait au cousin québécois. Enfin, un immense merci à Philippe et Magali Migaud, ainsi qu'à Christophe Guinet et à sa famille, pour leur accueil formidable dans la campagne charentaise lors de notre séjour à Chizé.

Richard Philips (British Antarctic Survey) et Peter Ryan (Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology) ont fourni les échantillons provenant de la Géorgie du Sud et des îles du Prince-Édouard.

Jinliang Wang a aimablement commenté une version préliminaire du chapitre 5. Je remercie Staffan Bensch et Per Erik Jorde pour leurs précieux conseils. Sin-Yeon Kim m'a gentiment fourni le manuscrit en préparation de Drummond *et al.*

Du côté sud de l'océan Indien

Les campagnes de terrain dans les îles subantarctiques seraient impossibles sans les moyens logistiques et la formidable organisation de l'Institut polaire français Paul-Émile-Victor (IPEV). Je remercie tout particulièrement Alain Lamalle et Nicolas Le Viavant pour avoir rendu possible mes visites dans les coins les plus reculés de Kerguelen. À Crozet, Julien Dutel a organisé le planning de terrain et acquiescé à mes nombreuses demandes de changements. Merci à l'administration des Terres Australes et Antarctiques Françaises pour le permis de séjour et le soutien logistique au cours des campagnes de terrain. Philippe Le Prieur, chef de district, s'est dévoué pour assurer la bonne marche des projets de recherche à Crozet. Je le remercie également pour son amitié. Merci aux équipages de la Curieuse et de l'Aventurier II qui m'ont permis de naviguer vers plusieurs sites d'échantillonnage.

Dans les îles subantarctiques, toutes les sorties sur le terrain se font avec l'aide de « manipeurs » bénévoles. Cédric Marteau, Marie-Hélène Burle et Jean-Marie Vuillat ont contribué de façon exceptionnelle à la réussite des campagnes à Kerguelen et à Crozet. Merci à mes deux compères ornitho, Vivien Chartendault et Nicolas Delelis, pour m'avoir appris à manipuler les oiseaux marins et pour leur complicité. Je tiens aussi à remercier tous les autres manipeurs dont l'aide a été essentielle, de même que les collègues avec qui j'ai partagé de bons moments sur le terrain : Christophe Barbraud, Jean-Luc Chil, Larent De Bock, Karine Delord, Justine Leneveu, Laurent Longuevergne, Christian Louis, Fred Mathieu, Julie Métivier, Henri Perrau, Petit Pierre, Christophe Reynier, Christophe Tonin.

J'aurais pu mettre Cathy Bajzak dans toutes les sections des remerciements, puisqu'elle est géographiquement partout. Cathy, un très gros merci pour tous les bons moments partagés depuis le Marion Dufresne jusqu'à Montréal, et pour ton aide en statistiques. Je suis très heureux que tu sois venue au Québec, sûrement motivée à poursuivre notre discussion sur les albatros de Pointe Morne...

Je tiens à souligner le travail du personnel des bases subantarctiques (cuisines, poste, météo, énergie) pour la qualité de vie qu'il nous permet d'avoir malgré les conditions austères de ces îles éloignées.

À l'ouest de Québec

Hugues Brunoni a effectué la correction linguistique des parties françaises du texte avec une rigueur exemplaire. J'ai toutefois l'entière responsabilité des fautes qui pourraient subsister.

Merci à Jean-Christophe et Hilda pour leur accueil à Québec et pour leur amitié. Les discussions animées avec Jean-Christophe sur la science, sur son utilité ou sa futilité (selon les humeurs du moment), m'ont permis de prendre un recul salutaire par rapport à la pression qu'impose le travail de scientifique.

Je remercie Marta et Jorge, mes beaux-parents, pour leur soutien inconditionnel, leur affection et leur immense générosité envers notre famille tout au long des sept dernières années. Ils nous ont énormément facilité la vie alors que le doctorat occupait tout mon temps.

Je dédie cette thèse à mes parents qui ont attisé ma curiosité intellectuelle dès le plus jeune âge. Sans cela, je ne serais pas aujourd'hui sur le point de commencer un post-doctorat. Mais ce que j'accomplirai ou n'accomplirai pas au plan professionnel a peu d'importance en comparaisons des valeurs humaines auxquelles on adhère. J'espère réussir à retransmettre à mes enfants ces valeurs familiales, de solidarité, de dévouement et d'empathie envers autrui héritées de mes parents.

Un mot, enfin, pour ma compagne depuis sept ans, ma Tinita, qui peut se vanter d'avoir fait ce doctorat en même temps que moi. Elle en a vécu les hauts et les bas au

quotidien. Elle m'a patiemment attendu pendant les longs mois passés dans les îles subantarctiques. Je la remercie pour sa présence rassurante, son amour indéfectible et sa compréhension. Ce doctorat a souvent été une épreuve vécue à deux. Sans ma Tinita, je n'y serais pas parvenu. Je remercie aussi Esteban, mon petit bonhomme né en 2006, qui sans le savoir a réussi à me remettre les deux pieds sur terre à maintes reprises...

Organismes subventionnaires

Je remercie les organismes suivants qui ont financé ce projet doctoral :

- Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada
- Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies
- Chaire de recherche du Canada en génomique et conservation des ressources aquatiques
- Institut polaire français Paul-Émile-Victor
- Département de biologie, Université Laval
- Québec Océan
- Centre national de la recherche scientifique
- Terres australes et antarctiques françaises

Organisation de la thèse

Cette thèse compte six chapitres dont l'introduction et la conclusion générales (chapitres 1 et 6). Les quatre autres sont sous forme d'articles scientifiques dont deux sont publiés à ce jour :

Le **chapitre 2** est publié sous Milot E, Weimerskirch H, Duchesne P, Bernatchez L (2007) Surviving with low genetic diversity: the case of albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**, 779-787.

Le **chapitre 3** est publié sous Milot E, Weimerskirch H, Bernatchez L (2008) The seabird paradox: dispersal, genetic structure and population dynamics in a highly mobile, but philopatric albatross species. *Molecular Ecology* **17**, 1658–1673.

Les **chapitres 4 et 5** seront soumis peu après le dépôt initial de la thèse. Les coauteurs sont : Henri Weimerskirch et Louis Bernatchez pour ces deux chapitres et Mélanie Dionne pour le chapitre 5.

Emmanuel Milot a élaboré les problématiques de recherche, réalisé l'analyse des résultats et fait la rédaction de chaque chapitre, sous la supervision de Louis Bernatchez et de Henri Weimerskirch, qui ont participé aux idées, commenté et révisé les manuscrits et fait de nombreuses suggestions. Pierre Duchesne a développé les simulations utilisées dans le chapitre 2, commenté le texte et fait une révision linguistique de ce chapitre. Mélanie Dionne a fourni les données sur les saumons utilisées au chapitre 4 et fait certaines analyses sur ce jeu de données. Dominique Besson a extrait l'information nécessaire de la banque de données démographiques du CEBC.

Table des matières

| | |
|--|------|
| Résumé | i |
| Abstract | iii |
| Avant-Propos | v |
| Remerciements..... | ix |
| Organisation de la thèse..... | xv |
| Table des matières | xvi |
| Liste des tableaux | xx |
| Liste des figures | xxii |
| | |
| Chapitre 1. Introduction générale | 1 |
| 1.1 Une définition de la dispersion..... | 3 |
| 1.2 La dispersion et ses domaines d'influence..... | 4 |
| 1.3 La dispersion et son évolution..... | 8 |
| 1.4 La dispersion et l'évolution des traits d'histoire de vie..... | 10 |
| 1.5 La dispersion chez les oiseaux marins..... | 12 |
| 1.6 L'Albatros hurleur..... | 14 |
| 1.6.1 Taxinomie et répartition..... | 15 |
| 1.6.2 Écologie alimentaire..... | 16 |
| 1.6.3 Reproduction..... | 18 |
| 1.6.4 Démographie..... | 19 |
| 1.6.5 Génétique des populations..... | 20 |
| 1.7 Les albatros comme modèle d'étude..... | 21 |
| 1.8 Objectifs initiaux de la thèse..... | 22 |
| 1.9 Objectifs finaux et structure de la thèse..... | 24 |
| | |
| Chapitre 2. Surviving with low genetic diversity: the case of albatrosses | 28 |
| 2.1 Résumé..... | 29 |
| 2.2 Abstract..... | 30 |
| 2.3 Introduction..... | 31 |
| 2.4 Material and methods..... | 33 |
| 2.4.1 Sampling and AFLP amplification..... | 34 |
| 2.4.2 Polymorphism and genetic diversity..... | 34 |
| 2.4.3 Simulations to estimate ancestral polymorphism..... | 35 |
| 2.5 Results..... | 36 |
| 2.5.1 Polymorphism and heterozygosity in the wandering albatross..... | 36 |
| 2.5.2 Comparison between wandering and Amsterdam albatrosses..... | 37 |
| 2.6 Discussion..... | 39 |
| 2.6.1 Origin of impoverished genetic diversity in albatrosses..... | 40 |
| 2.6.2 Genetic diversity in other species..... | 42 |
| 2.6.3 Surviving with a low genetic diversity..... | 43 |
| 2.7 Acknowledgements..... | 44 |
| 2.8 Tables..... | 45 |
| 2.9 Figures..... | 48 |
| 2.10 Appendices..... | 50 |

| | |
|---|----|
| Appendix 2.1 : Estimating ancestral polymorphism..... | 50 |
| Appendix 2.2 : DNA quality, genotyping errors and homoplasy | 53 |
| Appendix 2.3 : Allocation tests..... | 56 |
| Appendix 2.4 : Single-locus drift simulations | 59 |
| Appendix 2.5 : Microsatellite diversity in albatrosses..... | 61 |

| | |
|---|-----|
| Chapitre 3. The seabird paradox : dispersal, genetic structure and population dynamics in a highly mobile, but philopatric albatross species | 64 |
| 3.1 Résumé..... | 65 |
| 3.2 Abstract..... | 67 |
| 3.3 Introduction..... | 68 |
| 3.4 Methods | 71 |
| 3.4.1 DNA sampling and AFLP amplification | 71 |
| 3.4.2 Genetic diversity..... | 73 |
| 3.4.3 Analysis of population genetic structure | 73 |
| 3.4.4 Demographic data | 75 |
| 3.5 Results..... | 77 |
| 3.5.1 Population genetic structure..... | 77 |
| 3.5.2 Demographic data | 80 |
| 3.5.3 Nm estimates from demographic data vs. F_{ST} values..... | 81 |
| 3.6 Discussion..... | 83 |
| 3.6.1 Migration–drift disequilibrium | 83 |
| 3.6.2 Population dynamics in the wandering albatross..... | 85 |
| 3.6.3 Congruence with other wandering albatross genetic studies | 88 |
| 3.6.4 Population structure in seabirds..... | 89 |
| 3.6.5 Conclusion | 90 |
| 3.7 Acknowledgements..... | 91 |
| 3.8 Tables..... | 92 |
| 3.9 Figures | 101 |
| Chapitre 4. Inbred and happy? An albatross' perspective of genetic uniformity | 103 |
| 4.1 Résumé..... | 104 |
| 4.2 Abstract..... | 105 |
| 4.3 Introduction..... | 106 |
| 4.4 Empirical evidence for inbreeding and its effect in albatrosses | 108 |
| 4.4.1 Genetic similarity vs. reproductive success..... | 108 |
| 4.4.2 Mating between close relatives..... | 109 |
| 4.5 New data | 110 |
| 4.5.1 Measures of genetic similarity and breeding success | 111 |
| 4.5.2 Reproductive success model description | 112 |
| 4.5.3 Model results..... | 113 |
| 4.5.4 Per generation increase in \bar{F} | 114 |
| 4.6 Discussion and perspectives | 115 |
| 4.6.1 System of mating and inbreeding coefficients..... | 116 |
| 4.6.2 Mate choice and inbreeding avoidance..... | 117 |
| 4.6.3 Optimal outbreeding | 119 |

| | |
|---|------------|
| 4.6.4 Purging of the genetic load..... | 119 |
| 4.6.5 Variation in purging among individuals and families | 121 |
| 4.6.6 Inbreeding and dispersal | 123 |
| 4.7 Conclusions..... | 124 |
| 4.8 Acknowledgements..... | 125 |
| 4.9 Tables..... | 126 |
| 4.10 Figures | 129 |
| Chapitre 5. Accuracy of assignment tests and migrant detection: lessons from empirical datasets with different statistical power | 130 |
| 5.1 Résumé..... | 131 |
| 5.2 Abstract..... | 132 |
| 5.3 Introduction..... | 133 |
| 5.4 Datasets..... | 136 |
| 5.4.1 Wandering Albatross: weak population differentiation and low expected power | 136 |
| 5.4.2 Atlantic salmon: moderate population differentiation and expected power | 137 |
| 5.5 Assignment tests | 138 |
| 5.5.1 Likelihood and exclusion probability | 138 |
| 5.5.2 Re-allocation methods | 138 |
| 5.5.3 Software | 143 |
| 5.6 Results..... | 144 |
| 5.6.1 Albatrosses..... | 144 |
| 5.6.2 Atlantic salmon..... | 146 |
| 5.6.3 Migrants detected with the direct re-allocation vs. two-steps methods..... | 148 |
| 5.7 Discussion..... | 149 |
| 5.7.1 Error rates at various confidence thresholds..... | 149 |
| 5.7.2 Departure from assignment test assumptions | 152 |
| 5.7.3 Bias in allelic frequencies and admixture linkage disequilibrium due to migration | 153 |
| 5.7.4 Two-step vs. direct re-allocation methods..... | 154 |
| 5.7.5 Proportion of migrants..... | 155 |
| 5.7.6 Limitations of our method | 156 |
| 5.7.7 Population allocation | 157 |
| 5.7.8 Conclusion | 158 |
| 5.8 Acknowledgements..... | 158 |
| 5.9 Tables..... | 159 |
| 5.10 Figures | 162 |
| 5.11 Appendix..... | 166 |
| Appendix 5.1 : Supplementary tables..... | 166 |
| Chapitre 6. Conclusion générale : Perspectives sur la dispersion chez une espèce d'oiseau longévie | 169 |
| 6.1. Dispersion chez l'Albatros hurleur : les données empiriques..... | 170 |
| 6.1.1 Dispersion post-natale sur de longues distances..... | 171 |
| 6.1.2 Dispersion post-natale sur de courtes distances..... | 172 |
| 6.1.3 Dispersion adulte | 174 |

| | |
|--|------------|
| 6.2 Dispersion et philopatrie : un survol des causes possibles | 176 |
| 6.2.1 Causes improbables de la dispersion ou de la philopatrie | 177 |
| 6.2.2 Hétérogénéité environnementale et philopatrie | 179 |
| 6.2.3 Choix de partenaire, fidélité et attraction conspécifique | 181 |
| 6.2.4 Dispersion et compétition entre individus apparentés | 182 |
| 6.2.5 Dispersion et évitement de la consanguinité..... | 183 |
| 6.2.6 Démographie, rapport des sexes et dispersion biaisée selon le sexe | 184 |
| 6.3 Dispersion et dynamique de métapopulation..... | 186 |
| 6.3.1 Modèle de Matthiopoulos, Hardwood et Thomas | 187 |
| 6.3.2 Modèle d'Inchausti et Weimerskirch..... | 189 |
| 6.3.3 Patron génétique et modèle de métapopulation | 191 |
| 6.4 Évolution de la dispersion chez les oiseaux marins pélagiens..... | 193 |
| 6.4.1 « L'effet métapopulation » | 194 |
| 6.4.2 Fluctuations temporelles de l'environnement et réponse adaptative | 195 |
| 6.5 Dispersion et évolution de l'histoire de vie des albatros | 197 |
| 6.6 Diversité génétique | 201 |
| Bibliographie | 204 |

Liste des tableaux

Chapitre 2

| | |
|--|----|
| Table 2.1 Within-colony and global genetic diversity at AFLPs in wandering and Amsterdam albatrosses | 45 |
| Table 2.2 Genetic diversity at AFLPs in albatrosses and other vertebrates in the literature. | 46 |
| Table A2.2.1 Polymorphism in wandering and Amsterdam albatrosses for different ranges of AFLP fragment size..... | 55 |
| Table A2.3.1 Marker frequencies at 5 %-polymorphic loci in wandering (WAAL) and Amsterdam (AMAL) albatrosses..... | 57 |
| Table A2.4.1 Time to fixation in single-locus simulations under varying settings of population size, generation overlap, lifespan and age at first reproduction. | 60 |
| Table A2.5.1 Genetic variation at microsatellite loci in albatrosses..... | 62 |
| Table A2.5.2 Genetic diversity at four microsatellite markers for which data exist for both the wandering and at least one other albatross species..... | 63 |

Chapitre 3

| | |
|---|-----|
| Table 3.1 Primer combinations used in selective amplification of AFLPs, and number of polymorphic markers selected for each combination. | 92 |
| Table 3.2 Expected heterozygosity within albatross colonies and per cent of the total variance attributable to sampling of individuals (%Var _I) and of loci (%Var _L). | 93 |
| Table 3.3 Fitting of albatross AFLP data to Bayesian population models..... | 94 |
| Table 3.4 Analysis of molecular variance on AFLP data of albatrosses from 10 colonies and four archipelagos..... | 95 |
| Table 3.5 F_{ST} between pairs of albatross colonies as computed from the square root (above diagonal) and Bayesian (below diagonal) estimates of allele frequencies. | 96 |
| Table 3.6 Inference of the number of clusters (populations) from which the albatross genotypes sampled are drawn..... | 97 |
| Table 3.7 Known movements of wandering albatrosses among the islands of the Southern Ocean for the period extending from ~1960 to 2006..... | 98 |
| Table 3.8 Number of migrants per generation (Nm) as estimated from BR data, along with F_{ST} values from AFLP data. | 100 |

Chapitre 4

| | |
|--|-----|
| Table 4.1 The effect of genetic similarity between mates, pair experience and mid age of parents at first breeding on the total reproductive success of wandering albatrosses. | 126 |
| Table 4.2 Comparison of models for total reproductive success in wandering albatrosses using the Akaike Information Criterion (AIC). | 127 |
| Table 4.3 The effect of genetic similarity between mates, mid age of parents and rank on the outcome of a reproductive attempt by wandering albatrosses..... | 128 |

Chapitre 5

| | |
|--|-----|
| Table 5.1 Re-allocation of albatrosses excluded from their sampling (nesting) archipelago on the basis of their probability as estimated from Monte Carlo resampling..... | 159 |
| Table 5.2 Re-allocation of salmon identified as migrants in exclusion tests..... | 160 |
| Table 5.3 Number of misallocations (direct re-allocation method) and excluded individuals (two-step method) for each dataset and MLD thresholds..... | 161 |
| Table A5.1.1 Example of allele frequencies at two loci in a virtual salmon sample created by Monte Carlo resampling. | 166 |
| Table A5.1.2 Re-allocation of salmon excluded from their sampling river based on their probability as estimated from Monte Carlo resampling. | 167 |

Liste des figures

Chapitre 2

- Figure 2.1** (A) Breeding islands of the wandering albatross (black dots) and the Amsterdam albatross (open dot : Amsterdam Island) across the Southern Ocean... (B) Close-up of île de la Possession showing the location of the three breeding zones of wandering albatrosses. 48
- Figure 2.2** Likelihood that a set AL_{total} of ancestral AFLP loci, among which a number AL_{fixed} are fixed, leads to the observed pattern of fixation in the two albatross species after their divergence. 49
- Figure A2.3.1** Reallocation of individual wandering and Amsterdam albatrosses using 15 polymorphic loci. 58

Chapitre 3

- Figure 3.1** (A) Breeding islands of the wandering albatross across the Southern Ocean... (B) Close-up of la Possession Island showing the location of the three breeding zones of wandering albatrosses. 101
- Figure 3.2** Pairwise F_{ST} values (from Bayesian allele frequency estimates) plotted against geographical distances. 102

Chapitre 4

- Figure 4.1** Distribution of the estimates of genetic similarity between mates. 129

Chapitre 5

- Figure 5.1** Re-allocation of wandering albatrosses to their putative archipelago of origin. 162
- Figure 5.2** Re-allocation scores of wandering albatrosses (A – C) and Atlantic salmon (D – F) for a range of confidence (MLD) thresholds. 163
- Figure 5.3** Re-allocation scores of albatrosses from each archipelago. 164
- Figure 5.4** (A) Expected re-allocation error rates for each Atlantic salmon river sampled, as a function of confidence level (MLD)... (B) Proportion of the total number of errors for a given river that is attributed to each of the three other rivers at $MLD = 0$ 165

Chapitre 1. Introduction générale

Naissance, mort, immigration et émigration rendent compte de l'ensemble des changements démographiques d'une population dans l'espace et dans le temps. Pour des raisons historiques et pratiques, la biologie des populations a davantage porté son attention sur les deux premiers types d'événements que sur les deux derniers. De fait, l'étude de la démographie d'une espèce commence typiquement par l'examen des processus « locaux » que sont la fécondité et la survie à l'intérieur de ce qui est perçu *a priori* comme étant les limites d'une population¹. Il est en réalité plus simple d'étudier la dynamique d'une population circonscrite et close que celle d'un ensemble de demeures plus ou moins interconnectés et distants. En général, le « local » a donc eu prépondérance sur le « global » ou l'« ailleurs » dans les études démographiques animales.

L'examen des mouvements migratoires apparaît donc comme la suite naturelle et logique de l'étude de la fécondité et de la survie, permettant de compléter notre compréhension des changements démographiques d'une population. Toutefois, immigration et émigration ne se réduisent pas à un simple apport qui s'ajouterait directement à la natalité et à la mortalité. Autrement dit, l'impact de l'arrivée d'un immigrant n'équivaut pas à celui d'une naissance, tout comme celui du départ d'un émigrant à l'impact d'un décès.

Pensons simplement au fait que tous les nouveaux-nés intègrent nécessairement la population lorsqu'ils sont d'âge 0, tandis qu'un immigrant peut arriver en théorie à tout âge. Une conséquence importante de cette variabilité dans l'âge des immigrants au moment de leur arrivée est que leur contribution démographique future à la population d'accueil, par le biais de la reproduction, risque d'être aussi plus variable que celle des individus locaux, toutes choses étant par ailleurs égales. Une autre distinction entre natalité et immigration tient à la nature même des individus en cause. Les immigrants peuvent posséder des caractéristiques bien différentes, en particulier un bagage génétique distinct, des individus

¹ La question de « qu'est-ce qu'une population ? » ne trouve pas de réponse simple et est toujours vivement débattue en biologie. Opter pour une définition unique n'est probablement pas une solution souhaitable; voir à ce sujet la discussion récente de Waples et Gaggiotti (2006).

locaux. Leur arrivée va donc modifier jusqu'à un certain point les attributs de la population d'accueil. Quant aux émigrants, leur disparition soudaine d'une population peut s'apparenter, démographiquement parlant et à court terme, à la mortalité. Toutefois, l'âge et les caractéristiques des individus qui émigrent diffèrent généralement de ceux qui trépassent. De plus, les émigrants iront grossir les rangs d'autres populations locales, contrairement aux disparus. Sans compter que toute nouvelle population doit nécessairement être fondée par des colonisateurs. En conséquence, l'émigration aura une influence sur l'ensemble d'une métapopulation² (par exemple sur son risque d'extinction), et va donc aussi affecter indirectement le sort de la population quittée.

Sans pousser davantage l'étude des différences entre natalité, mortalité, immigration et émigration, nous avons souligné quelques points qui permettent de comprendre une chose essentielle : s'il suffit d'additionner (ou soustraire) directement les individus représentés par ces quatre types d'événements pour décrire les fluctuations numériques d'une population, en revanche ces événements n'ont pas un impact équivalent sur ses attributs phénotypiques et génétiques. La sélection naturelle dispose donc de cibles pour agir, soit les gamètes (Templeton 2006) immigrants et locaux pouvant présenter différentes valeurs sélectives (fitness) selon le contexte. Ces différences de valeur sélective se répercuteront dans la contribution des deux catégories d'individus au taux d'accroissement de la population (Coulson *et al.* 2006). Par conséquent, les paramètres décrivant les échanges démographiques entre les populations *évoluent* dans le temps au sens darwinien du terme. L'étude de cette évolution a connu un essor important depuis la publication d'articles phares comme ceux de Van Valen (1971), Hamilton et May (1977) ou Greenwood (1980) — pour ne nommer que ceux-ci — qui se sont intéressés aux causes évolutives sous-jacentes à la dispersion et aux mécanismes maintenant une variation dans ce trait dans les populations naturelles. L'intérêt ainsi suscité est allé en s'accroissant depuis une vingtaine d'années (p. ex. Johnson et Gaines 1990; Olivieri et Gouyon 1997; Paradis *et al.* 1998; Bohonak 1999; Clobert *et al.* 2001; Amarasekare 2004; Parvinen 2007; Phillips *et al.* 2008a). La théorie de l'évolution de la dispersion constitue un cadre référentiel important pour cette thèse.

² Le terme métapopulation étant ici défini au sens très large d'une population de populations locales occupant des parcelles d'habitats (Parvinen 2007).

1.1 Une définition de la dispersion

Pour l'écologiste, la séquence d'actions consistant à quitter une population (émigrer), à parcourir une certaine distance (transiter), et à s'installer dans une autre population (immigrer) est un événement qualifié de « dispersion ». Le terme s'applique aussi dans le cas d'un animal qui change de domaine vital à l'intérieur d'une même parcelle d'habitat. Plus précisément, la dispersion réfère habituellement au mouvement d'individus qui se reproduisent à un endroit différent soit de leur lieu de naissance (dispersion post-natale ; en anglais *natal dispersal*)³, soit d'un lieu de reproduction antérieur (dispersion adulte ; en anglais *breeding dispersal* ; (Greenwood et Harvey 1982)). Dans le premier cas le mouvement a lieu par définition avant la première reproduction. Ces deux sens complémentaires du mot dispersion sont employés dans cette thèse.

Soulignons cependant que le terme dispersion peut avoir une acception plus large en écologie. On peut par exemple parler de la dispersion dans l'espace ou dans le temps d'une progéniture à la suite de sa production (naissance) dans un endroit donné, sans égard explicite à la reproduction ultérieure. Cet emploi est probablement plus fréquent lorsqu'on réfère à des semences de plantes ou à des animaux immatures ne s'étant pas encore établis en vue de la reproduction. De même, certains auteurs emploient le mot pour décrire le mouvement des adultes après la reproduction (*post-breeding dispersal* ; p. ex. Forester *et al.* 2006). Pour éviter toute confusion, mentionnons qu'on qualifie parfois de dispersion la répartition en mer des oiseaux marins — en particulier les albatros (p. ex. Hyrenbach et Dotson 2003; Weimerskirch *et al.* 2006) qui sont le sujet de cette thèse —, un sens qui n'est cependant pas repris dans ce texte.

Bien que la définition adoptée ici soit largement répandue parmi les biologistes, il serait sans doute plus exact de parler de « migration » quand on renvoie à la décision prise par un animal de « se disperser ». En effet, le mot dispersion signifie plutôt « dissémination », « éparpillement ». Schneider (1962) l'opposait d'ailleurs à « contraction »⁴. À noter toutefois que le mot migration a un autre sens en écologie, soit le mouvement récurrent (p. ex. saisonnier) d'un animal entre un site de reproduction et un site

³ La fidélité au site de naissance est appelée « philopatrie ». Le terme est parfois utilisé pour désigner la fidélité à un groupe social (Greenwood 1980).

d'hivernage ou d'alimentation. Pour distinguer les deux sens, certains auteurs insistent sur la permanence (et la non-directionnalité) du mouvement d'émigration – immigration (p. ex. Olivieri et Gouyon 1997; Roff 2002).

1.2 La dispersion et ses domaines d'influence

Quoique assez aisément définissable, la dispersion demeure en écologie une idée complexe et aux multiples déclinaisons; son rôle dans les processus biologiques est difficilement saisissable dans son entièreté. On pourrait dire que les domaines d'influence de la dispersion se situent à quatre niveaux d'organisation de la vie : démographique, écologique, génétique et évolutif.

Le niveau démographique est sans doute celui que l'on peut saisir le plus intuitivement. Car d'emblée on associe la dispersion à la répartition spatiale des individus d'une population ou d'une espèce. Au premier plan, la dispersion détermine l'occupation géographique d'une population et la densité des individus à l'intérieur d'une parcelle d'habitat. En cela, elle dépend étroitement de la territorialité des individus (Murray 1967). À plus grande échelle, elle permet l'émergence d'une dynamique globale des populations qui modifie les processus démographiques locaux. En particulier, la dispersion joue un rôle prépondérant au sein des populations fragmentées. Elle influence bien entendu le taux d'accroissement des effectifs locaux — par le biais de l'immigration et de l'émigration —, mais aussi le mécanisme de régulation de l'effectif global (densité-dépendance, stochasticité, etc.), la variance temporelle de cet effectif, la connectivité entre les populations locales et le synchronisme de leurs fluctuations démographiques (Roff 1974; Vance 1980; Paradis *et al.* 1999; Kendall *et al.* 2000). Les échanges entre les populations ne seront pas nécessairement symétriques, avec en bout de ligne un potentiel pour le développement de diverses dynamiques (Stacey *et al.* 1997; Kawecki et Holt 2002). Enfin, l'expansion géographique d'une espèce dépend étroitement du taux de dispersion et de sa variation temporelle (Phillips *et al.* 2008a).

⁴ En anglais la confusion est peut-être un peu moindre du fait de l'existence de deux mots, *dispersal* et *dispersion*, qui réfèrent à des idées différentes mais regroupée sous le vocable « dispersion » en français.

Au plan écologique, la dispersion est généralement étudiée en tant que processus. D'abord le processus de mouvement lui-même, qui peut se décortiquer en plusieurs étapes — départ, déplacements, séjour dans des habitats de transit, arrivée — auxquelles peuvent être associés des risques spécifiques (prédation, traversée d'habitats inhospitaliers, etc.) et des coûts énergétiques variables. Mais plus fondamentalement, chez beaucoup d'animaux la dispersion relève d'un processus de décision : celle de « rester ou partir ». L'étude des facteurs à l'œuvre dans cette prise de décision s'inscrit généralement dans la théorie de la sélection de l'habitat (Fretwell et Lucas 1970; Stamps 2001). Essentiellement, la sélection de l'habitat consiste en une réponse comportementale qui vise à améliorer les chances de survie et les perspectives de fitness d'un individu (Jones 2001).⁵ Les causes immédiates pouvant pousser un individu à quitter un territoire, un domaine vital ou une parcelle d'habitat pour s'établir dans une autre sont multiples : compétition (Waser 1985; Amarasekare 2004), prédation (Hakkarainen *et al.* 2001), rang social (Gese *et al.* 1996), opportunités d'appariement (Pruett-Jones et Lewis 1990), et autres (Clobert *et al.* 2001). Une conséquence écologique fondamentale de la dispersion est la répartition spatiale des individus apparentés (*kin*), qui déterminera les interactions entre eux et façonnera l'organisation sociale au sein d'une population (p. ex. Mansergh et Scotts 1989; Brockelman *et al.* 1998; Coltman *et al.* 2003). Enfin, la dispersion a un effet structurant sur les communautés, de par son impact sur la coexistence d'espèces compétitrices (Lou 2008), sur les relations entre prédateurs et proies (Holyoak et Lawler 1996) ou celles entre hôtes et parasites (Gandon *et al.* 1996), ou encore sur les interactions entre les espèces et le biotope (Brown 1985).

Au plan génétique, l'idée que la dispersion opère un brassage des populations tombe sous le sens. Effectivement, la dispersion se traduit par un échange de gènes⁶ (flux génique) entre les populations locales qui détermine la structure génétique de celles-ci (Bohonak 1999). En général, la dispersion est un processus qui limite la différenciation des

⁵ Il ne faut toutefois pas déceler ici une allusion téléologique dans l'évocation de la décision de « rester ou partir ». Celle-ci est plutôt l'expression d'une réponse adaptative mise en place au cours de l'évolution; elle n'implique aucunement que l'animal poursuit consciemment le but de maximiser sa survie ou sa reproduction.

⁶ Ici j'adopte les mots « gène » et « allèle » dans le sens de Rousset (2004) qui, dans le contexte de la génétique des populations, définit le premier comme « toute copie d'une pièce d'information qui est héritée » et le second comme une « classe de gène » (c.-à-d. une variante). Ainsi deux gènes peuvent être identiques

populations en faisant contrepoids aux forces que sont la dérive génétique et la mutation. Une des premières avancées importantes de la génétique des populations a d'ailleurs été de démontrer que les différences de fréquences d'allèles entre les populations locales chutent rapidement dès que ces populations échangent collectivement au moins un migrant par génération (Wright 1931)⁷. Cela implique qu'il suffit habituellement d'une infime proportion de migrants par rapport à l'effectif global pour homogénéiser les populations. Cette conclusion théorique perd toutefois quelque peu de sa généralité si on prend en compte plus explicitement la dimension spatiale de la dispersion, c'est-à-dire l'échelle géographique des mouvements. Par exemple, un modèle bien connu est celui de l'isolement par la distance, qui prédit une relation positive entre les distances géographiques et génétiques mesurées entre les individus (Wright 1943; Slatkin 1993). Ce modèle est associé à des mouvements s'effectuant sur de courtes distances par rapport à l'aire géographique occupée par l'espèce ou la population. Outre son impact sur la structure de population, le flux génique causé par la dispersion en a aussi un sur la diversité génétique d'une population et le niveau de consanguinité des individus (Frankham *et al.* 2002). Plus généralement, la lutte à laquelle se livrent la mutation, le flux génique et la dérive génétique peut aboutir à une diversité de patrons qui sont dits neutres lorsqu'ils concernent des gènes qui ne sont pas soumis à l'influence de la sélection naturelle (Barton et Whitlock 1997; Pannell et Charlesworth 1999; Whitlock 2001).

Mais, la dispersion interagit également avec la sélection naturelle pour influencer le cours de l'évolution. À la base elle détermine directement les possibilités d'appariement entre les individus, donc les génotypes pouvant exister à un moment précis dans un endroit donné et, par conséquent, l'éventail des conditions environnementales auxquelles seront exposés ces génotypes. Le plus souvent on considère la dispersion comme un facteur qui ralentit l'adaptation d'une population aux conditions locales de l'environnement en introduisant des allèles soit délétères, soit moins bien adaptés dans la population d'accueil que dans celle de départ (*migration load* ; Lenormand 2002). Mais à l'opposé, le flux génique que génère la dispersion peut répandre dans toute une espèce de nouveaux allèles

mais deux allèles ne le sont pas, et un individu diploïde hérite de deux gènes à un locus (un de chacun de ses parents) mais pas nécessairement de deux allèles.

⁷ Ce résultat de « un migrant par génération » s'applique plus spécifiquement au modèle théorique de populations en îles.

ou combinaisons d'allèles avantageux apparus par mutation ou par recombinaison dans une population donnée. À cet égard, le célèbre modèle de la *shifting balance theory* proposé par Wright (1931) stipule que, dans un premier temps, la dérive génétique puis la sélection naturelle à l'intérieur des populations locales permettent d'explorer (échantillonner) le « paysage adaptatif » représenté par un ensemble d'architectures génétiques⁸ possibles, et, dans un second temps, la dispersion permet de répandre dans toutes les populations les combinaisons de gènes les plus avantageuses explorées localement (représentant des pics adaptatifs). Cependant, la plausibilité de ce modèle et les conditions nécessaires à sa concrétisation sont encore matière à débat aujourd'hui (Coyne *et al.* 2000; Goodnight 2006).

Bien que cela puisse paraître contre-intuitif, la dispersion peut aussi accentuer la divergence évolutive des populations, sous certaines conditions (Garant *et al.* 2005). Théoriquement, les résultats les plus marqués se produisent dans les systèmes où les taux de dispersion sont intermédiaires (Gandon *et al.* 1996; Barton et Whitlock 1997). Une étude récente sur les cichlidés du lac Victoria en fournit une illustration remarquable : Seehausen *et al.* (2008) ont montré empiriquement que la spéciation sympatrique était possible lorsque deux sous-populations, occupant une même rive mais vivant à des profondeurs légèrement différentes, échangent une proportion de migrants qui est modérée mais non négligeable. On le voit aussi par cet exemple, la dispersion est au cœur de certains changements macro-évolutifs qui surviennent dans l'histoire des populations et des espèces. Elle est impliquée dans l'évolution de comportements sociaux comme l'altruisme (Koella 2000), dans certains processus de spéciation (Coyne et Orr 2004) et dans l'évolution de la structure des communautés (Ronce *et al.* 2001). Enfin, nous verrons dans la prochaine section que la dispersion évolue elle-même, souvent en étroite interdépendance avec les autres traits dont elle influence l'évolution.

⁸ L'architecture génétique est le nombre et la fréquence des allèles impliqués dans des traits phénotypiques quantitatifs, leurs interactions d'épistasie ainsi que les interactions de type génotype × environnement (Mitchell-Olds *et al.* 2007).

1.3 La dispersion et son évolution

La dispersion ne peut s'imaginer sans son corollaire essentiel : le fitness darwinien des individus qui se dispersent (ω_d) pourra différer de celui des individus qui ne le font pas (les résidents; ω_r). Dès que $\omega_d \neq \omega_r$, une sélection s'opère en faveur d'une des deux stratégies⁹. Si ces stratégies ont une base génétique héritable, une réponse à la sélection peut avoir lieu et, partant, un processus de microévolution s'accomplir.

Dans ce contexte évolutif, les causes qui poussent les individus à se disperser devraient donc idéalement leur permettre d'augmenter leur fitness ; autrement la sédentarité devient plus avantageuse. Ces causes sont classables en deux types appelés facteurs proximaux et ultimes (Clobert *et al.* 2001). Les premiers agissent sur les individus eux-mêmes, entraînant leur dispersion passive ou active. Il peut s'agir de traits phénotypiques tels que la condition corporelle (Barbraud *et al.* 2003), l'âge (Andreu et Barba 2006), le sexe (Tiedemann *et al.* 1999), la personnalité (Cote et Clobert 2007) ou même la réponse immunitaire (Snoeijs *et al.* 2004), comme il peut s'agir de facteurs liés à la présence d'autres individus (compétiteurs, prédateurs, parasites) ou à la qualité de l'habitat (Boulinier et Lemel 1996; French et Travis 2001; Hakkarainen *et al.* 2001; Mabry et Stamps 2008). L'information disponible à propos du succès reproducteur attendu dans une parcelle peut aussi motiver un organisme à quitter cette parcelle ou à y rester (Boulinier et Lemel 1996; Danchin *et al.* 2001).

Les facteurs ultimes, quant à eux, agissent sur les gènes par l'intermédiaire des individus. Ils sont dits ultimes car responsables de l'évolution de la dispersion¹⁰. Ce sont eux qui font en sorte que $\omega_d \neq \omega_r$. Cependant, ils ne peuvent être effectifs que si cette différence de fitness est héritable (Massot et Clobert 2000; Roff et Fairbairn 2001). Les principaux facteurs ultimes qui sélectionnent en faveur d'une augmentation de la probabilité de dispersion ($\omega_d > \omega_r$) sont la variabilité spatio-temporelle de l'environnement (Roff 1974; Gillespie 1977), l'évitement de la consanguinité (Bengtsson 1978; Perrin et

⁹ Pour fins de simplicité, je considère ici seulement deux stratégies, en regroupant ensemble tous les individus dispersants, quels que soient la distance de leur déplacement ou le stade de vie auquel il l'effectuent.

Goudet 2001), la compétition entre individus apparentés (Hamilton et May 1977; Rousset et Gandon 2002) et l'instabilité démographique (Murrell *et al.* 2002). Le coût de la dispersion en terme de survie et de fitness (ω_d) fait contrepoids à ces facteurs.

Les deux types de facteurs, soit proximaux et ultimes, sont interreliés, les premiers pouvant être vus comme des moyens phénotypiques (morphologiques, physiologiques, cognitifs) mis en place au cours de l'évolution en réponse à la sélection naturelle s'opérant sur les gènes impliqués dans la dispersion. Cela suppose que certains traits phénotypiques agissant comme facteurs proximaux intrinsèques seront génétiquement corrélés à ces gènes (Roff et Fairbairn 2001).

Dans l'étude des facteurs ultimes, il est impératif d'identifier la fonction de fitness optimisée par la stratégie de dispersion sélectionnée au cours de l'évolution : le fitness immédiat, inclusif, la variance dans le fitness, etc. (Ronce *et al.* 2001). Il faut faire ici une distinction essentielle entre le point de vue du parent et celui de sa progéniture (Hamilton et May 1977). Dans le premier cas, la proportion de rejetons dispersants produits pourra être ciblée par la sélection naturelle, par exemple. Pour le parent, cela équivaut à un problème d'allocation des ressources dans chacun des deux types de rejetons (Murren *et al.* 2001). Dans le second cas, la dispersion se présente comme un problème de prise de décision pour le rejeton. Un conflit peut exister entre ces points de vue, notamment parce que les comportements de dispersion altruistes sont généralement plus rentables pour le parent tandis que le coût de la dispersion est davantage assumé par les rejetons eux-mêmes (Motro 1983; Murren *et al.* 2001).

Une multitude de modèles théoriques ont été développés afin d'étudier la contribution des différents facteurs dans l'évolution de la dispersion, modèles faisant intervenir différentes fonctions de fitness. Une partie de cette abondante littérature s'intéresse à prédire les stratégies stables de dispersion (*evolutionary stable strategies* ; ESS) (Olivieri *et al.* 1995; Gandon et Michalakis 2001; Rousset et Gandon 2002; Parvinen *et al.* 2003; Amarasekare 2004; Parvinen 2007). Si un paramètre décrivant la dispersion réalisée dans un système biologique équivaut à une ESS, la population ne peut être envahie

¹⁰ Par « évolution de la dispersion » j'entends ici l'évolution de toute fonction qui décrit le phénomène de dispersion (p. ex. le taux de dispersion, la distribution des distances de dispersion) ou qui détermine la probabilité de dispersion selon les attributs des individus (âge, sexe, etc.).

par une autre stratégie¹¹. Les modèles théoriques d'ESS revêtent une importance fondamentale parce qu'ils permettent de faire des prédictions sur les patrons de dispersion attendus sous différentes conditions environnementales, écologiques et démographiques. Par conséquent, ils constituent des outils utiles pour interpréter le comportement de systèmes biologiques réels. Par exemple, une observation récurrente dans la nature est celle d'une dispersion biaisée selon le sexe (Greenwood 1980). Les modèles d'ESS permettent de prédire quelles conditions sont à même de mener à l'évolution d'une telle stratégie (Johnson et Gaines 1990).

Les considérations précédentes pourraient laisser croire qu'un système évolue nécessairement vers l'adoption de stratégies fixes au déterminisme génétique complet (dispersion inconditionnelle). Cependant, ce serait là négliger le rôle fondamental joué par la plasticité phénotypique dans l'évolution de plusieurs stratégies dites conditionnelles (Ims et Hjermann 2001). Par exemple, une plasticité phénotypique est implicite chez un animal qui acquiert de l'information en vue de décider s'il émigrera ou de sélectionner un habitat. Or, la plasticité phénotypique est aussi une forme d'adaptation pouvant être modelée par la sélection naturelle (Houston et McNamara 1992; Nussey *et al.* 2005); elle est donc à même d'évoluer pour permettre l'expression de stratégies de dispersion flexibles lorsque cela est avantageux. Par exemple, chez les Mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*), la décision d'un individu de changer ou non de site de nidification à la suite d'un échec reproducteur variera selon la performance de ses reproductions précédentes, ce qui suggère la coexistence de plusieurs stratégies assurée par une plasticité comportementale (Naves *et al.* 2006).

1.4 La dispersion et l'évolution des traits d'histoire de vie

Il existe des liens fondamentaux entre la dispersion et l'histoire de vie. Premièrement, les traits d'histoire de vie¹² comme la longévité, l'âge à maturité ou la fréquence de reproduction déterminent largement les opportunités de dispersion dont disposera un animal au cours de sa vie. Par exemple, chez les espèces longévives itéropares, les

¹¹ Les critères déterminant une stratégie évolutivement stable sont décrits par Maynard Smith (1982).

¹² Aussi appelés « traits biodémographiques ». En général, la dispersion est elle-même considérée comme un trait d'histoire de vie.

intersaisons qui séparent les multiples épisodes de reproduction offrent une certaine occasion de réévaluer régulièrement la convenance de l'habitat et au besoin prendre la décision de quitter une parcelle. Plus fondamentalement, la biologie théorique démontre que les valeurs des traits d'histoire de vie qui mènent au fitness le plus élevé dépendent du taux de dispersion, en particulier dans les environnements hétérogènes (Roff 2002). La dispersion agit donc sur les stratégies évolutivement stables (ESS) à d'autres traits et vice-versa. À cet égard, deux résultats importants doivent être mentionnés ici. Tout d'abord, plusieurs études empiriques ont démontré l'existence d'une héritabilité dans la propension à se disperser ou dans des traits phénotypiques corrélés à la dispersion (Greenwood *et al.* 1979; Li et Margolies 1994; Schumacher *et al.* 1997; Hansson *et al.* 2003; Krackow 2003), impliquant l'existence d'une variance génétique additive dans ces traits. Ensuite, des corrélations génétiques entre la dispersion et d'autres traits d'histoire de vie comme la fécondité ou la longévité ont été mises au jour (Olivieri et Gouyon 1997; Roff et Fairbairn 2001). En conséquence, il se produit une coévolution entre la dispersion et d'autres traits d'histoire de vie, qui peut impliquer le développement de compromis évolutifs entre eux.

Cette coévolution frappe par la diversité des stratégies d'histoire de vie qu'elle engendre dans la nature. Les oiseaux marins pélagiens appartenant à l'ordre des Procellariiformes (albatros, pétrels, fulmars, océanites, puffins et puffinures) sont fascinants à cet égard. L'aire de nidification de plusieurs de ces espèces est limitée à quelques îles isolées, ce qui impose d'emblée une contrainte quant aux endroits où nicher et, partant, quant aux mouvements de dispersion possibles. D'autre part, ces oiseaux comptent parmi les animaux les plus mobiles qui soient. Paradoxalement, la plupart sont extrêmement fidèles à leur site de naissance et montrent une réticence évidente à émigrer. Enfin, plusieurs espèces de ce groupe, notamment les albatros, se situent à l'extrémité dite « lente » du spectre des stratégies d'histoire de vie animales, étant caractérisées par leur grande longévité, leur maturité tardive, leur fécondité réduite et leur grande taille. Sans doute que le milieu océanique, son étendue, son hétérogénéité spatiale (pas toujours évidente pour nous humains) et sa variabilité temporelle ont favorisé une coévolution étroite entre la dispersion et d'autres traits biodémographiques pour aboutir à la stratégie d'histoire de vie hors du commun qui est celle de ces oiseaux. La présente thèse s'inscrit implicitement dans cette idée générale.

1.5 La dispersion chez les oiseaux marins

Malgré des avancées théoriques considérables, l'interprétation des patrons de dispersion observés dans les systèmes biologiques réels reste un grand défi. Un effort de recherche important a été entrepris pour élucider les mécanismes écologiques et évolutifs responsables de la dispersion observée chez les oiseaux marins, en particulier du point de vue de la sélection de l'habitat (p. ex. Boulinier et Lemel 1996; Danchin et Cam 2002; Hamer *et al.* 2002; Kim *et al.* 2007a). À cet égard, un individu peut baser sa décision de « rester ou partir » sur une évaluation directe de la qualité de l'habitat, sur son succès reproducteur propre (information « privée ») ou sur celui des autres individus de la même espèce (information « publique ») (Danchin et Wagner 1997). On peut dire que les oiseaux marins ont véritablement servi de modèles pour l'études de ces questions (Boulinier *et al.* 1996; Boulinier et Lemel 1996; Spear *et al.* 1998; Cam *et al.* 2004; Stenhouse et Robertson 2005; Naves *et al.* 2006), certaines étant probablement liées à l'évolution de la colonialité (Danchin et Wagner 1997; Danchin *et al.* 1998).

Il est généralement admis que, chez les oiseaux marins, la fidélité au site de naissance (philopatrie) est élevée tandis que celle au site de reproduction (en anglais *site fidelity* ou *site tenacity*) est très élevée. Cependant, il s'agit là d'une généralisation excessive compte tenu des données empiriques existantes, et plusieurs espèces incluant des sternes, des goélands, des alcidés, des cormorans et des pétrels n'obéissent pas à ce patron général (Weimerskirch 2002; Coulson et Coulson 2008). En fait, la très grande mobilité des oiseaux marins, ainsi que leurs traits d'histoire de vie spécifiques (maturité souvent tardive, grande longévité, multiples reproductions) devraient plutôt leur procurer une grande flexibilité pour ajuster leurs stratégies de dispersion.

Néanmoins, la philopatrie — autrement dit l'absence de dispersion post-natale — est un thème récurrent dans la littérature sur les oiseaux marins. Car, bien qu'elle ne constitue pas une stratégie partagée par toutes les espèces, elle n'en demeure pas moins fréquente (Coulson 2002). L'étendue géographique du dit « lieu de naissance » auquel l'individu semble fidèle varie selon les espèces ou l'échelle spatiale de l'étude : nid, périmètre restreint autour du nid, territoire, sous-colonie, colonie, île, ou encore archipel, s'agissant d'espèces coloniales insulaires. Souvent, cette étendue est étonnamment

restreinte compte tenu de la grande mobilité des oiseaux en question. Par exemple, Steiner et Gaston (2005) rapportent qu'environ 60 % des Guillemots de Brünnich (*Uria lomvia*) bagués au stade de poussin se sont reproduits le moment venu dans un rayon de quatre mètres de leur site de naissance (dans ce cas une saillie de falaise), tandis que moins de 10 % se sont installés à plus de 16 mètres. Dans une population de Puffins cendrés (*Calonectris diomedea*) étudiée par Rabouam *et al.* (1998), respectivement 95 % et 46 % des mâles et des femelles suivis depuis la naissance se sont installés à moins de 200 mètres de leur terrier natal pour nicher, le reste s'étant dispersé dans des colonies voisines. Chez l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*), Barrat *et al.* (1976) rapportent une distance moyenne de dispersion post-natale de 4,3 km, ce qui est infime considérant que ces oiseaux peuvent parcourir jusqu'à 250 000 km en mer par année pour s'alimenter. Une étude expérimentale de translocation sur des Puffins à bec grêle (*Puffinus tenuirostris*) suggère que l'imprégnation des oiseaux à leur lieu de naissance est géographiquement très spécifique et se fait avant l'envol (Serventy *et al.* 1989). La philopatrie est également très marquée chez plusieurs autres oiseaux marins incluant des frégates (Dearborn *et al.* 2003), des fous (Schreiber *et al.* 1996; Mowbray 2002; Kim *et al.* 2007a), des phaétons (Schreiber et Schreiber 1993), des pétrels (Ovenden *et al.* 1991; Warham 1996), des goélands (Spear *et al.* 1998) et des pingouins (Lavers *et al.* 2007). Toutefois, cette liste est sans doute loin d'être exhaustive.

Les hypothèses évoquées pour expliquer la philopatrie s'inscrivent généralement dans le contexte écologique contemporain auquel sont exposés les oiseaux marins : absence d'autres îles où s'installer (Hamer *et al.* 2002), bénéfices de la proximité avec de proches parents (Drummond *et al.*, soumis), avantage compétitif ou lié à la connaissance préalable de l'habitat (Spear *et al.* 1998), par exemple. Dès lors qu'une dispersion est mesurée, même à très petite échelle, on tente généralement de l'expliquer par des facteurs écologiques qui défavorisent la philopatrie. Cependant, même si de tels facteurs peuvent pousser certains oiseaux à se disperser, cela n'exclut pas chez eux une propension philopatrisque. Souvent, un oiseau marin retournera *d'abord* vers son lieu natal puis s'installera à une distance plus ou moins grande de celui-ci (se dispersera) selon les contraintes qu'il rencontrera (par exemple des compétiteurs). Ainsi, les jeunes Fous à pieds bleus (*Sula nebouxii*) qui se dispersent le plus nichent à quelque 100 mètres de leur territoire natal (Kim *et al.* 2007b).

Peut-on réellement considérer ces oiseaux comme « moins philopatrics » que leur congénères moins « aventureux » ?

Dans la littérature traitant des oiseaux marins, la philopatrie n'est à peu près jamais considérée dans un contexte évolutif à long terme. Pourtant, cette stratégie pourrait être apparue pour d'autres raisons que celles testées dans les études écologiques. Ainsi, la philopatrie est possiblement un élément clé dans l'évolution des stratégies d'histoire de vie de certaines espèces. À ce propos, citons Kim *et al.* (2007b, p. 1137) :

It is possible that limited natal dispersal and lifelong philopatry both confer such substantial benefits that natural selection has eliminated variation in these traits from the population. The population's remaining variation in dispersal and lifelong philopatry within the colony [...] may be of minor importance.

Si tel est le cas, les études qui se concentrent sur les facteurs écologiques contemporains ne risquent guère d'apporter une réponse satisfaisante à la question suivante : pourquoi certaines espèces sont fondamentalement philopatrics ? Curieusement, cette question n'est pratiquement jamais soulevée par les chercheurs. Elle sera abordée dans le chapitre 3 et plus en détails dans la *Conclusion générale*.

1.6 L'Albatros hurleur

À plusieurs égards, les quelque vingt espèces d'albatros présentent des stratégies vitales extrêmes. De grande taille, ces oiseaux insulaires ont une fécondité très basse, un cycle reproducteur lent (Tickell 2000) et leur longévité peut dépasser les 50 ans (Sagar et Warham 1993; Cooper *et al.* 2003). Pélagiens, ils se nourrissent essentiellement en haute mer, la plupart du temps à des centaines ou des milliers de kilomètres des îles où ils nichent (Prince *et al.* 1998; Weimerskirch 1998; Phillips *et al.* 2008b). Une adaptation remarquable aux conditions marines leur permet de voyager à faible coût énergétique (Pennycuik 1982; Weimerskirch *et al.* 2000b). En dépit de cette grande mobilité, les albatros démontrent une fidélité très marquée envers le lieu de leur naissance, ou celui des reproductions antérieures

(Harris 1973; Prince *et al.* 1994b; Weimerskirch *et al.* 1997a; Sagar *et al.* 1998; Van Bekkum *et al.* 2006). Comme nous le verrons dans la section suivante, la biologie de ces oiseaux soulève des questions importantes en lien avec la dispersion. Mais auparavant, un résumé de quelques aspects de la biologie de l'espèce étudiée ici s'impose.

L'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*) a été retenu aux fins de la présente étude. Des données de suivi démographique sont disponibles pour quatre populations différentes et ce, pour une période qui s'étend de 20 à 40 ans. Ces suivis, effectués par des équipes française (Weimerskirch *et al.* 1997a), anglaise (Croxall *et al.* 1990), sud-africaine (Nel *et al.* 2003) et australienne (Terauds *et al.* 2006), ont permis de quantifier certains paramètres démographiques. De plus, une littérature abondante existe sur l'écologie de la reproduction, la quête alimentaire, la physiologie, la biomécanique et la dynamique des populations de cette espèce. Cette manne d'information fut précieuse pour énoncer les hypothèses examinées dans cette thèse et, à terme, pour raffiner l'interprétation des résultats.

1.6.1 Taxinomie et répartition

Le nom « Albatros hurleur » (*Wandering Albatross*) regroupe en réalité un complexe d'espèces de l'hémisphère austral dont la répartition couvre onze îles et archipels entre les 37° et 55° degrés de latitude Sud (Marchant et Higgins 1990; Tickell 2000). Toutefois, toutes ces populations étaient jusqu'à récemment regroupées dans une seule et même espèce, nommée *Diomedea exulans* par Linné. Sur la base de critères morphologiques, phénologiques et génétiques, certains auteurs ont proposé de reconnaître trois (Burg et Croxall 2004) ou quatre espèces (Gales 1998; Robertson et Nunn 1998). Selon ces révisions taxinomiques, *D. exulans* n'inclurait plus que les oiseaux habitant l'Atlantique Sud (archipel de la Georgie du Sud) et l'océan Indien (archipels Crozet, Kerguelen et Prince Edward, île Macquarie)¹³. C'est cette « espèce » qui est le sujet de cette thèse et à laquelle je réfère lorsque je parle de l'Albatros hurleur. Sa répartition géographique s'organise sur quatre niveaux hiérarchiques : colonie, île, archipel et océan. La définition

¹³ Les autres espèces étant l'Albatros de Tristan (*D. dabbenena*) de l'archipel Tristan da Cunha, l'Albatros des Antipodes (*D. antipodensis*) et l'Albatros de Gibson (*D. gibsonii*), tous deux nichant sur des îles au large de la Nouvelle-Zélande. Une espèce apparentée, l'Albatros d'Amsterdam (*D. amsterdamensis*), nichant sur l'île d'Amsterdam dans l'océan Indien, était déjà reconnue comme distincte de l'Albatros hurleur depuis 1983.

d'une colonie s'avère quelque peu arbitraire car la distance entre deux nids voisins varie énormément, allant de moins de deux mètres à plus d'un kilomètre (E. Milot, obs. pers.), créant d'importantes variations de densité à l'intérieur d'une même colonie et entre les colonies (Weimerskirch et Jouventin 1987). La taille des colonies varie de moins de dix couples nicheurs à environ 3 000 couples. L'effectif total de l'espèce avoisine les 8 500 couples nicheurs annuellement. L'Albatros hurleur étant un nicheur biennal, les oiseaux se reproduisant dans une colonie lors de deux années consécutives ne sont pas tous les mêmes, d'où le fait que les quelque 8 500 couples dénombrés annuellement représenteraient environ 28 000 oiseaux matures, plus un certain nombre d'immatures d'âge variable (Croxall et Gales 1998; Gales 1998; Tickell 2000; Delord *et al.* 2008).

1.6.2 Écologie alimentaire

Les Albatros hurleurs s'alimentent dans l'océan austral entre les 24° et 68° degrés de latitude (Marchant et Higgins 1990). En période de nidification, les adultes effectuent leur quête alimentaire dans un rayon de plusieurs centaines à quelques milliers de kilomètres de la colonie (Jouventin et Weimerskirch 1990; Weimerskirch *et al.* 1993; Prince *et al.* 1998; Xavier *et al.* 2004). Toutefois, ce rayon est réduit durant la période de couvaison du poussin. Une fois la reproduction complétée, les albatros parcourent rapidement de grandes distances pour atteindre des zones océaniques (p. ex., plateau continental de l'Afrique du Sud, ouest de l'Australie) où ils séjourneront un certain temps avant de changer de secteur ou de retourner nicher (Prince *et al.* 1998; Weimerskirch et Wilson 2000). Pendant cette année dite sabbatique, certains individus peuvent ainsi accomplir une circonvolution complète autour de l'océan Austral (Prince *et al.* 1998). Il y a une ségrégation spatiale partielle des oiseaux dans les zones océaniques selon leur population d'origine, leur sexe, leur l'âge et leur état reproducteur (année de reproduction ou année sabbatique) (Weimerskirch *et al.* 1993; Åkesson et Weimerskirch 2005; Weimerskirch *et al.* 2006). La ségrégation selon le sexe et l'âge serait le résultat de différences fonctionnelles dans le phénotype des individus (charge alaire, biométrie) et de la compétition intraspécifique (Shaffer *et al.* 2001). L'espèce se nourrit préférentiellement de céphalopodes morts ou moribonds, de poissons et, dans une moindre de mesure, de divers autres organismes sous

forme vivante ou plus souvent de carcasses, recueillis à la surface de l'eau (Cherel et Klages 1998), détectés à la vue ou à l'odorat (Nevitt *et al.* 2008).

La répartition et l'abondance de ces aliments n'est ni uniforme ni prévisible (Weimerskirch *et al.* 1994), non seulement de par leur nature même, mais également du fait que les albatros ne peuvent qu'en exploiter la fraction remontant à la surface de la colonne d'eau (Prince et Morgan 1987; Prince *et al.* 1994a). En outre, la mer est un milieu hautement hétérogène, tant au plan spatial que temporel (Hunt et Schneider 1987; Shealer 2002). Les Albatros hurleurs tamponnent cette imprévisibilité dans la répartition des ressources alimentaires de plusieurs façons. Premièrement, grâce à leur morphologie alaire et à leur biomécanique singulières, les albatros pratiquent le « planage dynamique » (*dynamic soaring*) qui leur permet de parcourir d'énormes distances à faible coût énergétique (Pennycuik 1982; Weimerskirch *et al.* 2000b), et d'échantillonner ainsi l'écosystème marin d'une façon adaptée à l'imprévisibilité des ressources. Par exemple, les oiseaux utilisent différentes stratégies de recherche (trajectoires) selon la productivité des zones où ils se trouvent (Weimerskirch *et al.* 1997b; Pinaud et Weimerskirch 2007). De même, ils peuvent orienter leur vol par rapport au vent de manière à faciliter la détection du panache odoriférant des carcasses (Nevitt *et al.* 2008). Deuxièmement, les oiseaux équilibrent leur budget énergétique par une série de réponses comportementales et physiologiques. Ainsi, la stratégie d'allocation des ressources est continuellement ajustée aux conditions environnementales, à la condition corporelle du parent, aux besoins du poussin et au stade de la reproduction (Weimerskirch 1992; Weimerskirch et Lys 2000). L'alternance entre différents types de voyage en mer (courts, longs, recherche en boucles, aller-retour vers des sites précis) est l'un des pivots de cette stratégie d'allocation (Weimerskirch *et al.* 1993). Possiblement, il y aurait même une manipulation du sexe des rejetons selon les besoins énergétiques et les chances de survie des poussins mâles et femelles, de même que l'état corporel, l'âge et l'expérience des parents (Weimerskirch *et al.* 2000a; Blanchard *et al.* 2007). En réponse à ces adaptations des adultes, la courbe de croissance et le taux métabolique des poussins peuvent eux-mêmes s'ajuster aux variations dans l'approvisionnement par les parents au cours de la saison de croissance (Mabille *et al.* 2004). Enfin, une illustration surprenante de l'ajustement fin du budget énergétique nous est fournie par la mue des plumes de vol. Le nombre exact de plumes qui muent à chaque

année dépend de l'état reproducteur de l'adulte et de son sexe (Weimerskirch 1993). Notamment, les femelles vont renouveler une plume de moins par aile que les mâles lorsqu'elles doivent compenser pour la dépense énergétique supplémentaire que représente la production d'un œuf. Il ne s'agit là que de quelques exemples de cette stratégie de « tamponnement » de l'environnement marin. Celle-ci est efficace puisque le succès reproducteur moyen des albatros varie peu d'année en année malgré les variations dans les conditions océanographiques (Delord *et al.* 2008).

1.6.3 Reproduction

Les partenaires d'un couple d'albatros sont généralement fidèles pour la durée de leur vie reproductive et les divorces sont rares (Bried *et al.* 2003). Sachant que la reproduction nécessite un investissement intensif de la part des deux parents (Weimerskirch *et al.* 2000a; Weimerskirch et Lys 2000), cette fidélité offre une série d'avantages comme le développement graduel d'une meilleure coordination des activités parentales (Weimerskirch *et al.* 2000a ; voir Hamer *et al.* (2002) pour un survol de ces avantages). La reproduction est biennale, le couple produisant typiquement un seul œuf aux deux ans (Tickell 1968). En conséquence, l'aboutissement d'un épisode de reproduction est soit le succès complet (un poussin mené à terme) ou l'échec total. Une reproduction réussie est suivie d'une année sabbatique. La majorité des couples (> 80 %) ayant échoué lors d'une année donnée s'investiront dans une nouvelle tentative dès l'année suivante (Jouventin et Weimerskirch 1988). Un couple réussit à produire un poussin à l'envol en moyenne une fois aux trois ans (Jouventin et Weimerskirch 1988). Une saison de reproduction complète s'étend sur 360 jours, depuis la ponte jusqu'à l'envol du jeune (Weimerskirch *et al.* 1986). La grande taille de l'Albatros hurleur et les longs parcours qu'il doit effectuer pour acquérir sa nourriture seraient en lien avec le cycle reproducteur très lent de cette espèce, en particulier avec le fait qu'il s'agisse d'un nicheur biennal (Jouventin et Dobson 2002). Le juvénile passe les premières années de sa vie en mer et revient visiter les colonies en moyenne à l'âge de cinq ans dans le but de trouver un partenaire, un processus qui demande en général entre deux et quatre ans (Jouventin *et al.* 1999). L'âge moyen à la première

reproduction oscille entre neuf et 11 ans (Weimerskirch *et al.* 1997a; Gauthier *et al.* soumis).

1.6.4 Démographie

Les albatros ont un taux de survie naturelle adulte élevé, typiquement de l'ordre de 95 % annuellement (Weimerskirch *et al.* 1987; Weimerskirch et Jouventin 1998). Les traits d'histoire de vie de ces oiseaux prémunissent leurs populations — plus que chez tout autre espèce d'oiseau — contre les fluctuations dans le taux d'accroissement causées par la stochasticité démographique (Sæther *et al.* 2004). Néanmoins, depuis les années 1960, la mortalité accidentelle attribuable aux activités de pêche commerciale (*fishery bycatch*) a touché plusieurs colonies, entraînant une baisse importante dans le recrutement et dans la survie adulte. Ainsi, la population de l'océan Indien a connu un déclin rapide entre la fin des années 1960 et les années 1980, puis une hausse progressive dans les années 1990 (Weimerskirch *et al.* 1997a; Nel *et al.* 2002; Delord *et al.* 2008). Ces tendances ont coïncidé avec les variations dans l'intensité des opérations des palangriers dans la région, notamment ceux ciblant les thons (Nel *et al.* 2002). Une étude par Tuck *et al.* (2001) démontre que cette pêche est probablement la cause des fluctuations de la population de l'océan Indien. La population de l'Atlantique quant à elle, a subi plus fortement l'impact des pêches à partir des années 1990 (Prince *et al.* 1998). La mortalité accidentelle des oiseaux liée aux pêches est considérée comme la menace la plus sérieuse à laquelle sont exposés les albatros, toutes espèces confondues (Brothers 1991; Gales 1998; Melvin et Parrish 2001; Tuck *et al.* 2001; Xavier *et al.* 2004; Dunn *et al.* 2008).

Si la dynamique des effectifs locaux est bien connue pour quelques colonies individuelles, celle qui a cours à plus grande échelle (métapopulation) nous échappe toujours. La dispersion postnatale n'est bien documentée que pour les albatros de l'île de la Possession, à Crozet (Weimerskirch et Jouventin 1987; Weimerskirch *et al.* 1997a; Bried *et al.* 2006; Gauthier *et al.* soumis). En bref : 1) la majorité des oiseaux (> 75 %) sont fidèles à leur colonie natale ; 2) la plupart des mouvements de dispersion se font à petite échelle, soit entre les colonies de cette île, et moins de 1 % des oiseaux nés à la Possession iraient nicher sur une autre île ; 3) le taux de fidélité des adultes à leur colonie de reproduction est

de plus de 97 % ; 4) les femelles semblent moins fidèles que les mâles à leur lieu de naissance. Avant le début de la présente étude (2002), les informations publiées sur la dispersion inter-archipel se limitaient à l'observation de huit albatros bagués à Crozet lorsqu'ils étaient encore poussins puis retrouvés nicheurs sur l'île Marion, dans l'archipel Prince Edward (Weimerskirch *et al.* 1985; Weimerskirch *et al.* 1997a). Dans une compilation plus récente, Cooper et Weimerskirch (2003) rapportaient moins d'une vingtaine de cas d'albatros qui auraient migré entre ces deux îles (majoritairement de la Possession vers Marion) entre 1960 et 2003. Un portrait à jour des patrons de dispersion est présenté dans le chapitre 3 et dans la *Conclusion générale*. Bien que la grande philopatrie des Albatros hurleurs implique une certaine indépendance démographique des colonies, une étude par Inchausti et Weimerskirch (2002) suggère l'existence d'une dynamique de métapopulation de type source-puits chez *D. exulans*. Cette possibilité est réévaluée dans la *Conclusion générale*.

1.6.5 Génétique des populations

Quelques études ont été faites sur la génétique des Albatros hurleurs avant cette thèse. Viot *et al.* (1993) n'ont pas trouvé de variation génétique à des marqueurs allozymes chez 106 oiseaux de Crozet. Ces auteurs fournissent malheureusement trop peu d'information sur l'échantillonnage, la méthodologie et le choix des marqueurs pour permettre une interprétation limpide de ce résultat. Les principaux résultats génétiques proviennent toutefois des travaux de doctorat de Theresa Burg (2000), repris dans Burg (1999; 2008), Amos *et al.* (2001) et Burg et Croxall (2004; 2006) et complétés par Alderman *et al.* (2005), Dubois *et al.* (2005) et Bried *et al.* (2006). En résumé, des microsatellites et des séquences d'ADN mitochondrial ont été utilisés pour étudier le complexe d'espèces décrit plus haut. En ce qui concerne *D. exulans*, soit l'espèce visée par la présente thèse, la diversité génétique était modérée aux microsatellites et relativement élevée au niveau mitochondrial. La structure génétique des populations, peu développée, n'est pas celle à laquelle on s'attendrait chez une espèce très philopatride. Au moment d'initier mes travaux de recherche, il n'était pas clair dans quelle mesure cette faible structuration était le résultat d'un manque de résolution des marqueurs, d'un échantillonnage limité ou de la

possibilité que le système ne soit pas en équilibre migration–dérive. Les travaux de ces auteurs seront détaillés davantage dans les différents chapitres.

1.7 Les albatros comme modèle d'étude

La biologie des albatros soulève d'importantes questions en lien avec la dispersion :

1. *Au plan des patrons de dispersion* : en pratique la capacité de mouvement des albatros est peu ou pas limitée en termes de distance. Quel est l'effet de ces traits apparemment en opposition que sont la philopatrie et la mobilité sur la dispersion réalisée à différentes échelles spatiales ?
2. *Au plan de la dynamique et de la génétique des populations* : l'aire de nidification de la majorité des espèces d'albatros est fragmentée en colonies, îles et archipels, résultant en une structure hiérarchique sur plusieurs échelles spatiales. Par conséquent, la dispersion n'est possible que sur quelques classes de distances non contiguës. Quels types de dynamique de population et de structure génétique émergeront dans un tel système? De plus, si les paramètres démographiques (densité, survie, etc.) varient d'une colonie à l'autre, quels seront les liens entre ces processus locaux, le degré d'asymétrie de la dispersion, la dynamique démographique et la structure génétique des populations ?
3. *Au plan de la sélection de l'habitat* : chez les albatros, il y a totale déconnexion entre la qualité de l'habitat de nidification (situé sur la terre ferme) et la disponibilité de la nourriture (recherchée très loin en mer). De plus, les albatros ont développé des adaptations leur permettant de tamponner les variations spatio-temporelles, donc l'imprévisibilité des ressources dans l'environnement marin. Dans ce contexte, quelles causes évolutives motivent les mouvements de dispersion ou, inversement, la philopatrie à différentes échelles spatiales ? Quel est le rôle de la dispersion dans l'évolution d'une telle stratégie de « tamponnement » de l'hétérogénéité de l'habitat?
4. *Au plan des interactions entre individus apparentés* : la stratégie d'histoire de vie « lente » des albatros (grande longévité, maturité tardive, faible taux de

reproduction) implique un chevauchement important des générations et, chez plusieurs espèces, des colonies de petite taille. Associés à la philopatrie, ces facteurs encourageront le côtoiement d'individus reproducteurs apparentés (parents-enfants, frères et sœurs, cousins, etc.). Cette situation peut favoriser la consanguinité et la compétition entre parents, deux facteurs identifiés par les modèles théoriques comme des causes ultimes de l'évolution de la dispersion. La dispersion pourrait-elle alors agir comme moyen d'évitement de ces désavantages ? Si oui à quelle échelle ?

5. *Au plan des fluctuations temporelles de l'habitat* : les albatros vivent dans des régions qui ont subi d'importantes fluctuations climatiques au cours des millénaires (Hall 2002), ce qui signifie que, vraisemblablement, la répartition des habitats insulaires propices à la nidification n'a pas été immuable. De même, les régions océaniques propices à l'alimentation ont nécessairement changé. Comment une espèce très philopatrise arrive-t-elle à s'ajuster à de tels changements à long terme et à « suivre » les bons habitats lorsque la répartition de ceux-ci change ? Quelles sont les interactions entre l'évolution de la dispersion et l'hétérogénéité spatiotemporelle de l'environnement marin ?

1.8 Objectifs initiaux de la thèse

Pour faire suite aux considérations précédentes, trois objectifs généraux avaient été initialement établis pour ce projet doctoral :

1. Décrire la dispersion et la structure de population à différentes échelles chez une espèce d'albatros à répartition fragmentée de façon hiérarchique ;
2. Étudier les mécanismes (pressions de sélection, processus démographiques) qui agissent sur la dispersion et, par conséquent, sur la structure des populations ;
3. Suivre l'évolution des populations en construisant un modèle intégrant données démographiques et génétiques.

Cette recherche se voulait intégrative, en tentant de faire le pont entre les processus locaux et la structure globale de population. Une telle intégration se basait sur l'utilisation simultanée 1) de marqueurs moléculaires, desquels on peut tirer des informations sur les échanges à court et long terme entre les populations ; 2) d'un suivi démographique permettant de mesurer des paramètres tels que la survie, la dispersion et le succès reproducteur.

Une série de quatre objectifs spécifiques, devant correspondre à quatre chapitres de thèse, furent définis initialement. Ceux-ci s'inscrivaient dans les objectifs généraux énoncés ci-dessus et visaient à approfondir certaines des questions fondamentales énumérées à la section 1.7. Brièvement, ces objectifs spécifiques étaient : 1) étudier le lien potentiel entre la consanguinité et le fitness; 2) étudier la dispersion et la structure génétique à une échelle microgéographique; 3) décrire la dispersion et ses liens avec la démographie et la structure génétique à une échelle macrogéographique; 4) construire un modèle de métapopulation pour suivre l'évolution des effectifs d'albatros.

Tous ces objectifs requéraient l'obtention de données génétiques offrant un certain niveau de résolution, c'est-à-dire de variation interindividuelle (le niveau requis variait selon l'objectif). Or il s'est avéré que la diversité génétique observée chez l'Albatros hurleur était basse à un point tel qu'une redéfinition des objectifs de la thèse était nécessaire¹⁴, au risque de rendre le contenu de la thèse plus hétéroclite : les objectifs 2 et 4 ont été abandonnés; l'objectif 1 a produit des résultats négatifs probablement en raison du manque de résolution génétique, mais certains de ces résultats sont quand même rapportés dans le chapitre 4 actuel. Seul l'objectif 3 ne fut pas trop compromis et fait l'objet du chapitre 3 actuel. De nouvelles questions s'imposaient face à cette situation inattendue : le manque de diversité génétique n'était-il pas en soi une information essentielle pour la compréhension de ce système biologique ? Et que faire pour tirer au mieux profit des centaines de marqueurs AFLP générés en laboratoire ? Partant de ces deux questions, une réflexion et une réorganisation de la thèse ont été entreprises pour en redéfinir les objectifs.

¹⁴ J'épargne ici au lecteur les détails de cette « aventure au pays du monomorphisme génétique ». On trouvera quelques précisions dans l'avant-propos.

1.9 Objectifs finaux et structure de la thèse

Cette thèse compte quatre chapitres (chap. 2 à 5, en anglais) correspondant chacun à un objectif spécifique élaboré sous forme d'article, dont deux (chap. 2 et 3) sont publiés à ce jour. Elle est complétée par la présente introduction et par une conclusion générale (en français).

Objectif 1 : Étudier l'origine de la faible diversité génétique des albatros

Un premier objectif a été de tenter de mieux comprendre l'origine de la très faible diversité génétique aux marqueurs AFLP découverte chez l'Albatros hurleur. Ayant constaté une variation modérée aux marqueurs microsatellites, certains auteurs (Nicolaus 2003; Bried *et al.* 2006) ont émis l'hypothèse que la chute des effectifs découlant de la mortalité accidentelle par les pêches a pu réduire la diversité génétique chez cette espèce. Toutefois, étant donné la récence de ce goulot d'étranglement hypothétique, soit trois à quatre décennies, cette hypothèse me semblait peu crédible. Premièrement, elle ne s'accorde pas avec les modèles classiques de la génétique des populations, qui ne prédisent pas une baisse si rapide de la diversité génétique. Deuxièmement, il est connu que les espèces longévives perdent moins rapidement leur diversité génétique lorsque qu'il y a une baisse des effectifs (p. ex. Lippé *et al.* 2006). L'idée que la faible diversité était peut-être un état « naturel » chez l'Albatros hurleur s'est alors manifestée. Une comparaison avec l'Albatros d'Amsterdam (*D. amsterdamensis*) a permis d'explorer cette question, notamment en testant l'hypothèse que la faible diversité était déjà présente chez l'ancêtre commun des deux espèces.

Objectif 2 : Décrire la dispersion et la structure génétique à une échelle macrogéographique

Cet objectif visait d'une part à établir la structure génétique des populations d'Albatros hurleurs à différentes échelles spatiales, et d'autre part à documenter les mouvements de

dispersion contemporains entre les îles et les archipels. L'examen simultané des données génétiques et de relecture de bagues (marquage-recapture) a permis certaines inférences sur les patrons de dispersion et sur la dynamique de la population globale, notamment en testant différents modèles. L'objectif était donc d'apporter des éléments de réponse aux questions 1 et 2 de la section 1.7. À noter que les deux premiers objectifs étaient en étroite relation. En effet, l'information sur la diversité génétique a été cruciale pour identifier un modèle plausible de dynamique des populations chez l'Albatros hurleur.

Objectif 3 : Étudier le lien potentiel entre la consanguinité et le fitness

Le croisement entre des individus génétiquement apparentés augmente la probabilité d'homozygotie chez les rejetons. La dépression de consanguinité se produit lorsque cet accroissement d'homozygotie réduit le fitness, en exposant des allèles récessifs délétères ou en causant une perte de l'avantage conféré par l'état d'hétérozygotie à certains loci (Dudash et Fenster 2000 ; Hedrick et Kalinowski 2000). Comme nous l'avons déjà mentionné, l'évitement de la consanguinité est l'une des pressions sélectives qui peut favoriser la dispersion. Cette pression pourrait s'avérer particulièrement forte chez les albatros car la philopatrie et le chevauchement des générations augmentent probablement les chances d'appariement entre individus apparentés. Mais avant d'établir un lien entre la dispersion et la consanguinité, il faut documenter l'effet potentiel de cette dernière sur le fitness. La distribution du succès reproducteur observée pour les oiseaux de Crozet indique l'existence de « bons » et de « mauvais » couples reproducteurs (Weimerskirch *et al.* 2005). Étant donné que la production d'un jeune nécessite un investissement énergétique intense de la part des deux parents, la seule dépression de consanguinité est peut-être suffisante pour franchir la mince ligne qui sépare le succès de l'échec total. Selon l'hypothèse de la « qualité du rejeton », un jeune peut être consanguin et moins viable du fait que ses géniteurs sont apparentés (Amos *et al.* 2001). Cette hypothèse a été testée dans le chapitre 4. Gardant à l'esprit que les résultats pouvaient être compromis par le manque de résolution génétique, j'ai profité de ce chapitre pour présenter quelques perspectives sur la consanguinité et son lien éventuel avec la dispersion, basées sur la littérature.

Objectif 4 : Étudier la performance des méthodes d'assignation populationnelle appliquées à des jeux de données offrant différents niveaux de puissance

Parmi les objectifs initiaux, deux impliquaient l'utilisation de méthodes d'assignation individuelle pour déterminer, à l'aide de marqueurs moléculaires, la population d'origine de chaque oiseau récolté afin de repérer d'éventuels migrants dans les colonies. La mise au jour des patrons de dispersion chez les albatros reposait en partie sur ce type d'analyse (Berry *et al.* 2004; Paetkau *et al.* 2004). Malheureusement, le jeu de données génétiques n'offrait pas assez de puissance à cette fin. Au très faible niveau de diversité génétique, qui limitait déjà à une poignée les marqueurs AFLP utiles pour ce type d'analyse, s'ajoutait un autre handicap, soit la quasi absence de structure génétique des populations (objectif 2, chapitre 3). Néanmoins, un questionnement d'un autre type a surgi lorsque je me mis à effectuer des tests sur les albatros en variant les paramètres d'analyse de diverses façons. J'ai constaté que dans le détail — type de test, paramètres spécifiés, seuil de confiance adopté, etc. — il y a presque autant de manières de faire qu'il y a d'auteurs. L'application des méthodes d'assignation populationnelle me semblait souffrir d'un certain manque d'uniformité. La validité de certaines pratiques, comme celle du test dit de ré-allocation, me semblait douteuse. En conséquence, à la fois pour étudier plus formellement ces aspects et pour tirer profit de l'important jeu de données génétique sur les albatros, ce quatrième objectif visait à explorer le comportement d'une méthode d'assignation particulière lorsque celle-ci est appliquée à des données offrant différents niveaux de puissance. Pour ce faire, un deuxième jeu de données, sur le saumon atlantique (*Salmo salar* ; Dionne *et al.* 2008), a complété l'analyse. Ce chapitre ne traite donc pas en soi d'un aspect de la biologie des albatros, mais il demeure lié au fil conducteur de la thèse puisqu'il traite de méthodes servant à documenter les mouvements de dispersion.

Conclusion générale : perspectives sur la dispersion chez une espèce longévive

En accord avec le mandat initial de cette thèse (voir l'avant-propos), le défi que je me suis fixé pour la conclusion générale était de dégager de la somme d'information contenue dans cette thèse, et dans d'autres sources, une perspective sur la dispersion, ses causes, ses conséquences et son évolution chez l'Albatros hurleur. Ce faisant, j'ai accordé une

importance particulière aux liens que la dispersion entretient avec la stratégie d'histoire de vie « lente » de cette espèce. Il s'agit donc d'une réflexion sur ce système biologique, faisant intervenir des éléments souvent assez spéculatifs, plutôt qu'une liste de conclusions non équivoques.

Chapitre 2. Surviving with low genetic diversity: the case of albatrosses

Publié sous :

Milot E, Weimerskirch H, Duchesne P, Bernatchez L (2007) *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**, 779-787.

2.1 Résumé

On considère généralement qu'une faible diversité génétique a un impact négatif sur la viabilité d'une espèce. Dès lors, la possibilité que certaines espèces puissent prospérer en dépit d'une diversité limitée est rarement évoquée. Les Albatros hurleurs et d'Amsterdam (*Diomedea exulans* et *Diomedea amsterdamensis*) sont des oiseaux marins longévifs qui occupent une position extrême dans l'échelle des histoires de vie animales, caractérisés par des traits pouvant favoriser la consanguinité et le développement d'une faible diversité génétique. Le temps écoulé depuis le début de la divergence des deux espèces est estimé à 0,84 million d'années selon une horloge moléculaire basée sur le cytochrome *b*. Nous avons testé l'hypothèse que les deux espèces d'albatros ont hérité leur faible diversité génétique de leur ancêtre commun. Chez l'Albatros hurleur, le pourcentage de loci polymorphes et l'hétérozygotie attendue aux marqueurs AFLP (*amplified fragment length polymorphisms*) n'atteignent que le tiers, environ, des valeurs minimales rapportées pour les autres vertébrés. Chez l'Albatros d'Amsterdam qui se remet présentement d'un effet de goulot d'étranglement populationnel très sévère, le niveau de diversité génétique s'avère deux fois plus bas que chez l'Albatros hurleur. Les résultats de simulations appuient l'hypothèse que la diversité génétique de l'ancêtre commun aux deux espèces était déjà basse. Étant donné leur succès de reproduction plutôt élevé, les Albatros hurleurs et d'Amsterdam ne semblent pourtant pas souffrir spécialement de leur uniformité génétique relative. Nous ne pouvons dire si ces oiseaux sont uniques à cet égard, mais ils défient l'opinion généralement admise voulant qu'une diversité génétique limitée entraîne nécessairement des conséquences négatives pour la survie d'une espèce.

2.2 Abstract

Low genetic diversity is predicted to negatively impact species viability and has been a central concern for conservation. In contrast, the possibility that some species may thrive in spite of a relatively poor diversity has received little attention. The wandering and Amsterdam albatrosses (*Diomedea exulans* and *Diomedea amsterdamensis*) are long-lived seabirds standing at an extreme along the gradient of life strategies, having traits that may favour inbreeding and low genetic diversity. Divergence time of the two species is estimated at 0.84 million years ago from cytochrome *b* data. We tested the hypothesis that both albatrosses inherited poor genetic diversity from their common ancestor. Within the wandering albatross, per cent polymorphic loci and expected heterozygosity at amplified fragment length polymorphisms were approximately one-third of the minimal values reported in other vertebrates. Genetic diversity in the Amsterdam albatross, which is recovering from a severe bottleneck, was about half as high as in the wandering albatross. Simulations supported the hypothesis that genetic diversity in albatrosses was already depleted prior to their divergence. Given the generally high breeding success of these species, it is likely that they are not suffering much from their impoverished diversity. Whether albatrosses are unique in this regard is unknown, but they appear to challenge the classical view about the negative consequences of genetic depletion on species survival.

2.3 Introduction

Theory predicts that species with higher genetic diversity may enjoy a lower risk of inbreeding depression, increased fitness through heterozygote benefits and better evolutionary potential than species with more limited diversity (Sherwin and Moritz 2000; Frankham *et al.* 2002). While these predictions have received empirical or experimental support (e.g. Saccheri *et al.* 1998; England *et al.* 2003; Spielman *et al.* 2004), they have also contributed to the spread of the idea that having low genetic diversity is necessarily bad. Such a perception is widely acknowledged, explicitly or implicitly, in both scientific and popular publications, and perhaps strengthened by the frequent attribution (rightly or wrongly) of low levels of genetic diversity to population bottlenecks (O'Brien 1994; Hoelzel *et al.* 2002; Russello *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2004). Since a bottleneck is a period of severe demographic contraction where a species or a population may approach extinction, this might reinforce the idea that exhibiting low genetic diversity cannot be a normal state in a 'healthy' species. Hence, while conservation concerns regarding genetically depleted populations have been widely discussed, the possibility that some species may thrive in spite of relatively poor genetic diversity has received little attention from empirical investigations.

A number of studies that examined both historical (prior to known bottleneck) and contemporary samples, or that compared closely related species or populations, showed that bottlenecks can reduce genetic diversity to different extents in different species (e.g. Groombridge *et al.* 2000; Wisely *et al.* 2002; Bellinger *et al.* 2003). However, claims about the role of bottlenecks in depleting genetic diversity are not always realistic with regards to theoretical expectations (Amos and Balmford 2001). For example, to actually have its heterozygosity decrease substantially, a population must usually experience an extreme contraction over a large number of generations. Even species notoriously depleted, such as the African Cheetah (*Acinonyx jubatus*), might not have experienced such conditions (Merola 1994; Amos and Harwood 1998; Amos and Balmford 2001). Alternatively, life-history traits might cause some species to retain little genetic variability. Demographic patterns associated with life history (e.g. low fecundity or metapopulation dynamics) may result in a small effective population size (N_e) and associated loss of genetic diversity over

long evolutionary times (Frankham *et al.* 2002). Likewise, recovery of genetic diversity following a bottleneck or a founder event will depend upon the specific demography of each species. For instance, the dating of the cheetah's last bottleneck as 6000–20 000 years ago (Menotti-Raymond and O'Brien 1993) is indicative of the species' slowness to re-establish its genetic diversity.

As the build up of genetic variability is time-bound by the lifespan of each species, it may be that some are unlikely to ever reach the level of genetic diversity observed in others. This might apply to the wandering albatross (*Diomedea exulans*). This long-lived seabird is positioned at the 'slow' end of the gradient of life strategies, characterized by a very low reproductive output (rearing one chick every other year), extensive overlapping generations (lifespan may exceed 50 years), natal and breeding philopatry and small colony size (from less than 10 to less than 2 000 pairs for most colonies; Weimerskirch and Jouventin 1987; Tickell 2000; Inchausti and Weimerskirch 2002). Inbreeding and genetic drift within colonies may be more prevalent under the influence of these traits. Actually, a moderately low level of genetic variation was uncovered at microsatellite loci in that species, as well as a rather shallow mitochondrial DNA (mtDNA) phylogeny (Burg and Croxall 2004; Alderman *et al.* 2005). In addition, in a pilot study conducted with amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers, we found an extremely low genetic diversity.

In this study, we compared AFLP variation in two sister species, the wandering and the Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*) albatrosses, to test the hypothesis that they have had impoverished genetic diversity since their divergence, which began some 0.8 million years ago according to cytochrome *b* sequence data and molecular clock calibration (Nunn *et al.* 1996; Penhallurick and Wink 2004). While the wandering albatross is widespread across the Southern Ocean, the Amsterdam albatross is recovering from an extreme bottleneck (Weimerskirch *et al.* 1997a). Support in favour of our hypothesis would suggest that, despite quite different population histories, these albatrosses never reached levels of diversity observed in other vertebrates.

We chose AFLPs because they generate a larger number of loci (100s, compared to typically 5–20 loci for microsatellites or 1 locus for mtDNA) and do not specifically target

sequences evolving neutrally (Campbell and Bernatchez 2004). Thus, they integrate variation in genetic diversity within a species' whole genome, unlike microsatellite markers which target a specific type of DNA (tandem repeats) and are generally selected on the basis of their level of polymorphism. Moreover, AFLPs will always exhibit a maximum of two alleles, thus ensuring that interspecific comparisons of diversity are not affected by large variation in the number of alleles between loci and between species, as such variation not only reflects intraspecific diversity, but also contingencies (chance and effort invested) during marker development. Thus, AFLPs allow for more straightforward interspecific comparisons of genetic parameters.

So far, empirical studies of the relationship between life-history traits and genetic diversity have provided an ambiguous picture (Amos and Harwood 1998). Here, comparison between wandering and Amsterdam albatrosses helped disentangle the two main factors (bottleneck, life-history traits reducing N_e) potentially responsible for the genetic diversity observed today in albatrosses.

2.4 Material and methods

According to a recent, albeit still debated, taxonomical revision, the wandering albatross (*D. exulans*) breeds on four archipelagos and one isolated island throughout the Southern Ocean (Robertson and Nunn 1998; Burg and Croxall 2004; Alderman *et al.* 2005; see Figure 2.1). Formerly, the species also included two subspecies from islands nearby New Zealand (now referred as Gibson's albatross, *D. gibsoni* and Antipodean albatross, *D. antipodensis*) and one from the Tristan da Cunha archipelago (now the Tristan albatross, *D. dabbenena*). In this study, we examined genetic variation in *D. exulans* as defined according to this new taxonomy. This species numbers approximately 8 500 annual breeding pairs (Gales 1998). In contrast, Amsterdam albatrosses were represented by only 38 pairs in 2004–2005 (H. Weimerskirch, unpublished), all breeding on Amsterdam Island in the Indian Ocean, but were down to five pairs in 1984 (Weimerskirch *et al.* 1997a).

2.4.1 Sampling and AFLP amplification

Samples of 400 wandering albatrosses were collected at nine breeding colonies from four archipelagos across the species' range (see Figure 2.1 for colony locations and sizes). Altogether, these archipelagos are home to more than 99 % of the world population of *D. exulans*, while more than 60 % of all pairs breed in the colonies sampled for this study. Thirty-four Amsterdam albatross samples were collected in the sole existing colony. Since this species is critically endangered, this study has been approved by the ethics committee of Institut Polaire Français Paul-Emile-Victor and received permission from the French Ministry of Environment for handling protected species. Samples consisted of blood except for Marion Island birds and Amsterdam albatrosses for which feathers were plucked off chicks. DNA was extracted using either the QIAamp DNA blood mini kit from Qiagen (blood samples) or by isoamyl alcohol extraction and ethanol precipitation (feathers; Bello *et al.* 2001).

The AFLP procedure followed the method of Vos *et al.* (1995). Restriction enzymes *EcoRI* and *MseI* were used for digestion of whole genomic DNA. Six *EcoRI/MseI* primer pairs were used in the selective PCR, with each primer ending with three selective nucleotides: AAC/CAT, AAG/CCG, AAG/CGT, ACA/CAC, ACC/CGT and ACT/CCG. PCR products were loaded into an ABI Prism 3100 capillary sequencer (Applied Biosystems) and DNA fragments were analysed with GENEMARKER v. 1.4 (Softgenetics). Only clear peaks in the range of 50–500 bp were retained as markers. Negative controls were included at each step to make sure that no contamination occurred. To test the repeatability of AFLP fragments, DNA was re-extracted for 47 individuals and the whole AFLP procedure was repeated for these individuals.

2.4.2 Polymorphism and genetic diversity

The proportion of polymorphic loci (expressed in per cent) in the two albatross species was calculated as the proportion of loci for which the frequency of the most common allele was less than 0.95 (herein $P_{5\%}$). $P_{5\%}$ is the parameter reported for all organisms to which we compared albatross data, except one (see Results). Markers with a frequency of more than 0 % and less than 5 % are considered monomorphic. This 5 % threshold is intended to

buffer for unequal sample sizes among studies. Fragments present in a single individual were excluded from the dataset, because a single genotyping error (e.g. due a slightly incomplete digestion) would create a false marker and therefore artificially increase the number of monomorphic loci under the 5 % criterion.

We estimated allele frequencies with two methods accounting for the dominant nature of AFLPs. The first method simply uses the square root of the recessive genotype frequency as a maximum-likelihood estimator of the frequency q of the non-amplifying allele (assuming random mating), but is statistically biased particularly for small values of q (Lynch and Milligan 1994). The Bayesian method proposed by Zhivotovsky (1999) provides better estimates of q when the number of null-homozygotes is small or zero, as found in several of our markers. Parameters a and b for the prior beta distribution of genotype frequencies were computed from equation (13) in Zhivotovsky (1999) using data from the 400 wandering and 34 Amsterdam albatrosses for the estimates of q within each species, respectively. Expected heterozygosity was obtained from $H_e = 2q(1-q)$. Within colonies values of $P_{5\%}$ and H_e were calculated for the six colonies for which sample size was greater than or equal to 20 (the minimal size for detecting polymorphism at the 5 % threshold). Sampling locations with $N < 20$ were used to increase geographical coverage when measuring global genetic diversity.

2.4.3 Simulations to estimate ancestral polymorphism

To test the hypothesis that both albatross species have retained a set of AFLP markers which were already fixed in their most recent ancestor, we ran simulations in MAPLE v. 9.0 (Maplesoft) to estimate the total number of ancestral loci (AL_{total}) from which the loci presently fixed in both species are derived, and the number of these ancestral loci which were already fixed for the dominant genotype (AL_{fixed}) at time of speciation (see Appendix 2.1 for details). We define $L_{P5\%}$ as the number of polymorphic loci in the current sample of 400 wandering + 34 Amsterdam albatrosses. An estimate for the number of the ancestral polymorphic loci among those loci that gave rise to the currently observed fixed loci is $[AL_{total} - AL_{fixed}]$ and so an estimate for the total number of ancestral polymorphic loci from which all observed loci were derived (both fixed and polymorphic) is $[AL_{total} - AL_{fixed} +$

$L_{P5\%}$]. Similarly, $[AL_{\text{total}} + L_{P5\%}]$ is an estimate for the total number of ancestral loci (fixed and polymorphic) from which all observed loci were derived. This leads to the following ancestral polymorphism estimate:

$$P_{5\%} = 100 \times (AL_{\text{total}} - AL_{\text{fixed}} + L_{P5\%}) / (AL_{\text{total}} + L_{P5\%})$$

Hence, currently polymorphic loci were assumed to have been polymorphic at the time of speciation. This means that state transformations from fixed (ancestral) to polymorphic (current) due to mutation are not accounted for. Therefore, the above estimate is conservative, given our perspective which is to test whether polymorphism was already low in the ancestral albatross.

2.5 Results

2.5.1 Polymorphism and heterozygosity in the wandering albatross

The six primer pairs used to generate AFLPs led to the amplification of 234 loci that could be unambiguously scored as present (peak) or absent (no peak). DNA quality, genotyping errors and homoplasmy were unlikely to affect our conclusions (see Appendix 2.2 for details). Per cent polymorphic loci ($P_{5\%}$) averaged for six colonies of wandering albatrosses was $5.4 \pm 1.7\%$ (s.d.) and global polymorphism across the species was similar ($P_{5\%} = 5.1\%$; Table 2.1). This level of polymorphism is roughly one-third of the minimum value reported in vertebrate populations for which AFLP data are available (Table 2.2).

Since methylation tends to reduce the relative frequency of CGs in the genome (Beutler *et al.* 1989), AFLP primers containing this dinucleotide at their selective 3'-end were found to amplify a lower number of bands but a higher proportion of polymorphic fragments than other primers (Bensch and Åkesson 2005). This variation has the potential to confound interspecific comparisons when primers differ among studies. Our four primer pairs containing a 'CG' dinucleotide amplified a higher proportion of polymorphic

fragments than the two ‘non-CG’ pairs (one-tailed pair-sample test on arcsin transformed data: $t = 4.82$, d.f. = 6, $n = 7$ colonies (six wandering + one Amsterdam albatrosses), $P < 0.003$; Table 2.1). The difference between ‘CG’ and ‘non-CG’ primers varied with colony and reached a maximum of ten times at Howe and islets. However, $P_{5\%}$ values always remained well below those reported for other vertebrates.

Heterozygosity (H_e) in albatrosses was also much smaller than that found in other species (Table 2.2). However, this comparison is limited to five vertebrate species for which H_e was estimated in a comparable way from AFLP data. Global square root and Bayesian estimates were identical (0.028; Table 2.1), but the second method gave consistently higher estimates of intra-colony heterozygosity (one-tailed pair-sample test on arcsin transformed data: $t = 4.53$, d.f. = 6, $n = 7$ colonies, $P < 0.003$), likely reflecting the bias of the square root estimator when sample size is smaller (Zhivotovsky 1999). However, the magnitude of difference between the two methods was not significantly correlated to within-colony sample size (Spearman’s $r_s = 0.214$, $n = 7$, $P > 0.5$). Likewise, correlation between H_e and sample size ($r_s = 0.639$, $n = 7$ colonies, $0.2 > P > 0.1$) or colony size ($r_s = 0.639$, $n = 7$ colonies, $P > 0.1$) was not significant (results here are for H_e from Bayesian estimates but are alike for square root estimates). Thus, heterozygosity was very low for all colonies regardless of sample sizes or the number of breeding pairs they count.

2.5.2 Comparison between wandering and Amsterdam albatrosses

Genetic diversity was less than half as high in Amsterdam than in wandering albatrosses (Table 2.1). When genotypes from the two species were grouped, $P_{5\%}$ remained identical to that measured in the wandering albatross alone, while heterozygosity slightly increased. Therefore, the pooled genetic diversity of albatrosses is much lower than that uncovered in any other, single, vertebrate population. This last observation did not follow from the unequal sample sizes between the two species. In fact, the Amsterdam albatross has only five polymorphic loci (5 % threshold), two of them being also polymorphic in the wandering albatross. The pooled genetic diversity thus shows that both species almost share the same set of fixed markers. Indeed, out of 234 markers, 184 were fixed for the dominant phenotype in both species while only one was differentially fixed (i.e. present in one

species and absent in the other species). Among the remaining markers, 15 had a frequency between 0.05 and 0.95 in at least one species, and 34 markers were considered as fixed for null-homozygotes because their frequency was less than 0.05 in both albatrosses.

Simulations supported the hypothesis that the large proportion of fixed markers shared by the two albatross species was already fixed in their most recent ancestor. Under a pure drift model, the likelihood that AL_{total} ancestral loci, among which AL_{fixed} were fixed prior to speciation, led to the current pattern of fixation within the two species was maximal for values of $AL_{total} = 185$ and $AL_{fixed} = 184$ (Figure 2.1). Moreover, the likelihood value decreases very quickly as one is moving away from these two values (99 % CI for AL_{fixed} : 179–184 loci). Ancestral polymorphism based on lower and upper bounds of this confidence interval was 8 and 12.8 %, respectively. Since this estimate does not account for monomorphic loci with frequencies between 0 and 5 %, it likely represents an overestimate of ancestral polymorphism.

The interpretation of a shared impoverished genetic diversity that was inherited from an ancestral species implicitly assumes negligible gene flow between the two derived species. Despite their overall high similarity, these species nonetheless exhibited pronounced genetic differences at a few loci. One locus was diagnostic, being present in all wandering, but absent in all Amsterdam albatrosses. Among polymorphic loci, several exhibited sharp frequency differences between species (eight loci with frequency differential greater than 14 %, five of them with differentials greater than 29 %; Appendix 2.3). Assignment tests performed with AFLPOP software (Duchesne and Bernatchez 2002) excluding the diagnostic locus supported a much greater differentiation between the two species than between any pair of wandering albatross colonies (see Appendix 2.3). Moreover, breeding phenology of the two species is distinct, making the occurrence of hybridization events unlikely.

2.6 Discussion

AFLP data revealed an extreme genetic uniformity in the wandering albatross, a species widespread in the Southern Ocean although with limited numbers. Among all vertebrates surveyed for AFLP to date, only the endangered Amsterdam albatross has a lower diversity. Admittedly, however, interspecific comparisons of AFLP variation may be complicated by several factors. First, among-study differences exist in sample size and proportion of species' ranges covered. Nevertheless, we believe that the reduced genetic diversity in albatrosses is not a sampling artefact. Our sampling was extensive: all archipelagos where wandering albatrosses breed were sampled, except for the isolated Macquarie island which housed only 19 pairs in 2004 (Terauds *et al.* 2006). On the other hand, only a fraction of the range was sampled for several species included in Table 2.2. Thus, any additional sampling in those species with limited coverage would be more likely to increase the difference observed with the wandering albatross, not the opposite. Moreover, when comparing within-colonies diversity — which represents much smaller geographical coverage and sample sizes similar to those for less extensively sampled species — wandering albatrosses are still well below other vertebrates. Second, scoring method may vary greatly among studies or investigators (Bonin *et al.* 2004). One way to ensure confidence in genotyping quality is to assess levels of error and their potential effects on estimates of genetic parameters (Pompanon *et al.* 2005). In our case, error rate was too low to have a significant effect on our genetic diversity estimates (Appendix 2.2).

Several studies did not report levels of polymorphism and could not be included in our comparisons. In addition, AFLPs have rarely been used in population genetic studies of animals compared with plants (Bensch and Åkesson 2005). These factors greatly limit the number of species to which albatrosses can be compared. Nevertheless, given their present rank on the diversity scale, it appears very unlikely that albatrosses do not in fact lie at the lower bound of genetic diversity among vertebrates.

2.6.1 Origin of impoverished genetic diversity in albatrosses

Our results suggested that two species of albatross with different population histories have inherited a poor genetic diversity from their common ancestor. Given the available estimate of time since divergence (which is *ca* 0.84 Myr ago based on cytochrome *b*), N_e must have been small over long evolutionary times so that low levels of genetic diversity have been maintained until the advent of contemporary populations. This would not rule out the possibility of bottleneck episodes as well. In particular, the twofold lower heterozygosity in the Amsterdam compared with the wandering albatross colonies may reflect the current bottleneck in that species.

To understand how genetic diversity could remain at low levels, one needs to consider both gains of mutational variants and their eventual loss or fixation through genetic drift (in this case the fixation of either AFLP allele). Obviously, the low annual fecundity of wandering and Amsterdam albatrosses, along with their limited numbers, slow down the generation of mutations relative to species with higher fecundity and/or population sizes (for a given mutation rate). Moreover, Nunn and Stanley (1998) found evidence for a slower rate mtDNA cytochrome *b* evolution in larger procellariiformes. The mutation rate was estimated at 0.62 % per million year for albatrosses, but 0.78 and 0.92 % for intermediate-sized and smallest species of the procellariiformes, respectively. These results were attributed to metabolic rate differences, which are known to correlate with body size (Nunn and Stanley 1998). Therefore, the extreme reduction in genetic diversity we observed in these two albatrosses might be partly attributable to a similar reduction in mutation rate at nuclear loci relative to smaller species.

Small long-term population size thus appears as the basic limiting factor in the generation of new polymorphisms, a phenomenon potentially accentuated by low mutation rates within the albatross lineage. It is hard, however, to identify a single basic factor that might explain the rate of loss of diversity through drift, for it is influenced not only by population size but also by a number of specific life-history traits. Single-locus simulations showed that the combined effect of generation overlap, life expectancy and age at first reproduction of albatrosses, lead to a rate of decay of heterozygosity per generation between two and three times faster than that of an ideal population of equal size (see

Appendix 2.4). This is consistent with the expectations from theoretical population models for overlapping generations under random mating (Rogers and Prügel-Bennett 2000). On the other hand, annual drift rate as estimated from simulations was 13 times slower than that of an ideal population with a 1 year generation time (see Appendix 2.4).

Other factors might have a large effect on the extent of genetic drift. Namely, metapopulation dynamics involving recurrent population extinction–colonization is known to reduce N_e compared to a classical island model of population structure (Whitlock 2003). Indeed, such dynamics represent a plausible alternative hypothesis for the genetic depletion in cheetahs (Hedrick 1996). From an analysis of 40 years of mark–recapture data, Inchausti and Weimerskirch (2002) found evidence for metapopulation dynamics in the wandering albatross. In addition, past glaciations are likely to have provoked frequent colonizations and extinctions of albatross populations (Alderman *et al.* 2005). On the other hand, assortative mating according to age and partner fidelity (Jouventin *et al.* 1999), along with the small variance in family size (Weimerskirch *et al.* 2005), may result in a maximal number of effective breeders contributing to the next generation, for a given census size. Therefore, alleles might be retained for a longer period than expected under a random mating scheme. In addition, Amos *et al.* (2001) reported a slight but significant negative relationship between parental similarity and reproductive success in the wandering albatross. As stated by Amos and Balmford (2001), greater fitness of outbred pairs may provide populations with ‘extra resilience against inbreeding depression and genetic erosion’.

Another key factor influencing the rate of genetic drift is temporal fluctuations in N_e . Sæther *et al.* (2004) showed that bird species located towards the slow end of the ‘slow–fast’ gradient of life histories (albatrosses representing the most extreme slow case) are better buffered against demographic stochasticity. In other words, the amplitude of fluctuations in effective population size should be less important. Thus, even if albatross populations remained small, they might have been able to limit further loss of genetic diversity that is expected to be caused by the N_e fluctuations.

One scenario suggested by the above considerations is that albatrosses may have a very low accumulation of mutations coupled with a low rate of heterozygosity loss per year

as compared to most other vertebrates. However, the hypothesis that the peculiar life-history traits of albatrosses may result in the maintenance of a low genetic diversity for the entire species lifespan will need to be confirmed by means of thorough demographically and spatially realistic simulations.

2.6.2 Genetic diversity in other species

Poor genetic diversity has been uncovered in several top predators and/or long-lived species. For some of them such as Mauritius kestrels (*Falco punctatus*; Groombridge *et al.* 2000), data unequivocally point to the effect of recent bottlenecks. In contrast, bottlenecks have had little impact on genetic diversity in fur seals (*Arctocephalus gazella* and *A. tropicalis*; Wynen *et al.* 2000) and on a population of box turtles (*Terrapene ornata*; Kuo and Janzen 2004), while the cause of the low genetic diversity in several of the greater Carnivores remains controversial (Merola 1994; Hedrick 1996; Amos and Balmford 2001). Impoverished genetic diversity in North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) was initially attributed to mass killing during extensive whaling that took place from the seventeenth to mid-twentieth centuries. But this interpretation has been challenged by historical mtDNA samples indicating right whales were possibly genetically depleted well before the seventeenth century (Rastogi *et al.* 2004). However, microsatellite variation in the more numerous South Atlantic right whales (*E. australis*) was about twice as high as in the *E. glacialis* (Waldick *et al.* 2002). Likewise, four microsatellite markers that were used in the wandering and in at least one other albatross species showed that heterozygosity is clearly lower in the former species for some of these markers (see Appendix 2.5). These observations indicate that comparable life histories do not necessarily lead to similar levels of genetic diversity. Arguably, this conclusion based on microsatellites is not robust because some species listed in Tables A2.5.1 and A2.5.2 (Appendix 2.5) were studied using heterospecific primers which can cause ascertainment bias (e.g., Garner *et al.* 2005). Given current knowledge, it is thus hard to tell whether the wandering albatross represents a unique genetic case due to a conjunction of particular life-history traits and population history, or if such a scenario has arisen in other species having similar traits.

2.6.3 Surviving with a low genetic diversity

If species like albatrosses have thrived for nearly one million years (Nunn *et al.* 1996; Penhallurick and Wink 2004) despite an extremely poor genetic diversity, they must have been able to avoid excessive inbreeding depression and erosion of evolutionary potential. To date, we have no indication that inbreeding depression is marked in albatrosses (see chapter 4). Average reproductive (fledging) success of wandering albatrosses is generally high, even higher than that of many other procellariiformes (Weimerskirch and Jouventin 1998). The quick recovery of the Amsterdam albatross colony despite minute genetic variation is also remarkable.

At least two mechanisms may contribute to the reduction of inbreeding depression. First, a species may develop inbreeding avoidance behaviours. Selection favouring mating between partners with dissimilar genotypes might be in action in wandering albatrosses (Amos *et al.* 2001). Whether these birds can recognize and avoid their kin is unknown, but odour-based individual recognition exists in other procellariiformes (Bonadonna and Nevitt 2004). Sex-biased dispersal is generally the rule in birds (Greenwood 1980), and may also limit the occurrence of inbred mating. However, if the whole albatross population is highly inbred owing to long-term small N_e , inbreeding avoidance mechanisms might not be sufficient to explain their reproductive success. Second, inbreeding depression should be more severe in species having high genetic variation, that suddenly decrease dramatically in population size or become inbred for other reasons, as mutation load is expected to be higher for populations of large effective size. In small historically inbred populations, deleterious alleles may be purged faster after their first appearance, thus limiting the burden of mutational meltdown (Crnokrak and Barrett 2002; but see Ballou 1997). For example, in experimentally purged populations of *Drosophila*, inbreeding depression was only one-third of that observed in the original source population, after one generation of full-sib mating (Swindell and Bouzat 2006). A striking finding possibly attributable to purging was that genetic uniformity in a small herd of cattle does not impair animal fertility and viability (Visscher *et al.* 2001).

Albatrosses appear to challenge the classical view about the negative impacts of genetic depletion on populations. Still, our findings do not dispute the importance of

maintaining genetic diversity in natural populations. Several studies, especially those regarding inbreeding depression, have provided convincing evidence that impoverished diversity may cause serious reduction in fitness traits and increase extinction risk (Frankham *et al.* 2002). Nonetheless, in the context of interpreting the consequences of genetic diversity with regards to conservation issues, our results show that some species may behave differently than previously appreciated. Whether this could be a common phenomenon in nature is hard to tell. Likely, two conditions will be necessary to address this question. First, there is a need to conduct studies on a larger number of species using molecular markers allowing genome-wide estimates of genetic diversity (e.g., AFLPs or single nucleotide polymorphisms (SNPs)). Second, and more importantly, a unified theory of the joint evolution of equilibrium levels of genetic diversity, mutation load, mating system, population history and life history is required to make sensible predictions about the expected level of genetic diversity in various organisms. Although elements of this theory already exist separately (such as the relationship between the effective population size and the decrease in heterozygosity), such a unified theory would allow to go beyond *ad hoc* interpretations often based on disparate considerations and to account simultaneously for all important aspects of an organism's biology that may be associated with its genetic diversity.

2.7 Acknowledgements

We thank Richard Philips and Peter Ryan for samples from Bird Island and Marion Island, Cédric Marteau, Marie-Hélène Burle and Jean-Marie Vuailat for field assistance. Stéphanie Dano extracted DNA from feathers. This research was supported by Institut Polaire Paul-Emile-Victor program 109 (H.W.), the Canadian Research Chair in Genomics and Conservation of Aquatic Resources (L.B.), as well as a NSERC scholarship to E.M.

2.8 Tables

Table 2.1 Within-colony and global genetic diversity at AFLPs in wandering and Amsterdam albatrosses.

| Species | Archipelago | Colony | Sample size | % Polymorphic loci | | | Expected heterozygosity | |
|---------------------|-----------------------|------------------|-------------|--------------------|--------------|-------------|-------------------------|--------------------|
| | | | | All loci | CG loci only | Non-CG loci | Square root estimator | Bayesian estimator |
| wandering albatross | Kerguelen | Pointe Morne | 44 | 4.7 | 8.1 | 0.9 | 0.017 | 0.073 |
| | | Howe and islets | 28 | 6.0 | 10.5 | 0.9 | 0.015 | 0.066 |
| | Crozet | Baie du Marin | 83 | 4.3 | 4.0 | 1.8 | 0.018 | 0.075 |
| | | Baie Américaine | 23 | 3.0 | 6.4 | 1.8 | 0.015 | 0.075 |
| | | Pointe Basse | 152 | 6.8 | 11.3 | 1.8 | 0.026 | 0.080 |
| | | Cochons Island | 20 | 7.7 | 12.1 | 2.7 | 0.016 | 0.024 |
| all ^a | all colonies | 400 | 5.1 | 8.1 | 1.8 | 0.028 | 0.028 | |
| Amsterdam albatross | St-Paul and Amsterdam | Amsterdam island | 34 | 2.1 | 2.4 | 1.8 | 0.010 | 0.011 |
| two species pooled | | | 434 | 5.1 | 7.3 | 2.7 | 0.030 | 0.031 |

^a Global genetic variation also includes samples from Baie Larose ($n = 9$), Courbet ($n = 9$), Marion Island ($n = 17$) and Bird Island ($n = 16$; see Figure 2.1).

Table 2.2. Genetic diversity at AFLPs in albatrosses and other vertebrates in the literature.

| Species | Region / area covered | Extensive coverage of species' range ? | Sample size | Number of loci | % polymorphic loci ^a | Expected Heterozygosity | Source ^b |
|---|---------------------------------|--|-------------|----------------|---------------------------------|--------------------------|---------------------|
| wandering Albatross (<i>Diomedea exulans</i>) | Indian and Atlantic Oceans | Yes | 400 | 234 | 5.1 | 0.028 | 1 |
| Amsterdam Albatross (<i>Diomedea amsterdamensis</i>) | Amsterdam island (Indian Ocean) | Yes | 34 | 234 | 2.1 | 0.010 | 1 |
| snow goose (<i>Chen caerulescens</i>) | Bylot Island | No | 745 | 191 | 17.0 | 0.100 | 2 |
| willow flycatcher (<i>Empidonax traillii extimus</i>) | Southwestern United States | No | 290 | 708 | 27.8 | 0.221–0.348 ^c | 3 |
| horned grebe (<i>Podiceps auritus</i>) | Yukon, Québec, Iceland | Yes | 90 | 96 | 29.2 | n.a. | 4 |
| house finch (<i>Carpodacus mexicanus</i>) | North America and Hawaii | Yes | 163 | 269 | 29.9 ^d | 0.100 ^d | 5 |
| bluethroat (<i>Luscinia svecica namnetum</i>) | Northwestern France | No | 162 | 232 | 34.9 | n.a. | 6 |

Table 2.2. (cont.) Genetic diversity at AFLPs in albatrosses and other vertebrates in the literature.

| Species | Region / area covered | Extensive coverage of species' range ? | Sample size | Number of loci | % polymorphic loci ^a | Expected Heterozygosity | Source ^b |
|---|--|--|-------------|----------------|---------------------------------|--------------------------|---------------------|
| warblers (<i>Phylloscopus collybita collybita</i> and <i>P. c. brehmii</i>) | Pyrénées | No | 30 | 251 | 56.2 | n.a. | 7 |
| wild turkey (<i>Meleagris gallopavo</i>) (5 subspecies) | North America and Mexico | Yes | 379 | n.a. | 37–58, 54–73 ^e | n.a. | 8 |
| American eel (<i>Anguilla rostrata</i>) | US Atlantic coast | Yes | 193 | 373 | 51.7 | n.a. | 9 |
| European eel (<i>Anguilla anguilla</i>) | Northeast Atlantic and Mediterranean Sea | No | 186 | 186 | 50.7 | n.a. | 9 |
| blind mole-rats (<i>Spalax galili</i>) | Israel / < 1 ha | No | 20 | 729 | 59.9 | 0.097–0.159 | 10 |
| <i>Anolis</i> lizards (<i>Anolis oculatus</i> & <i>A. roquet</i>) | Caribbean's / transects less than 7 km | No | 48–90 | 310–313 | 61.9–62.9 | n.a. | 11 |
| giant salamander (<i>Dicamptodon tenebrosus</i>) | Southern British Columbia (Canada) | No | 20–28 | n.a. | 53.7–97.6 ^d | 0.192–0.386 ^d | 12 |

^a 5 % criterion except for giant salamander for which it was close or equal to 5 % as sample sizes within populations ranged 20–28.

^b Sources: 1: this study, 2: Lecomte *et al.* (2009), 3: Busch *et al.* 2000, 4: Marylène Boulet (pers. comm.), 5: Wang *et al.* 2003, 6: Questiau *et al.* 1999, 7: Bensch *et al.* 2002, 8: Mock *et al.* 2002, 9: Albert *et al.* 2006, 10: Polyakov *et al.* 2004, 11: Ogden & Thorpe 2002, 12: Curtis & Taylor 2004.

^c Range of values for 20 sampling sites.

^d Average of values within sampling localities.

^e Range of confidence intervals within defined subspecies.

2.9 Figures

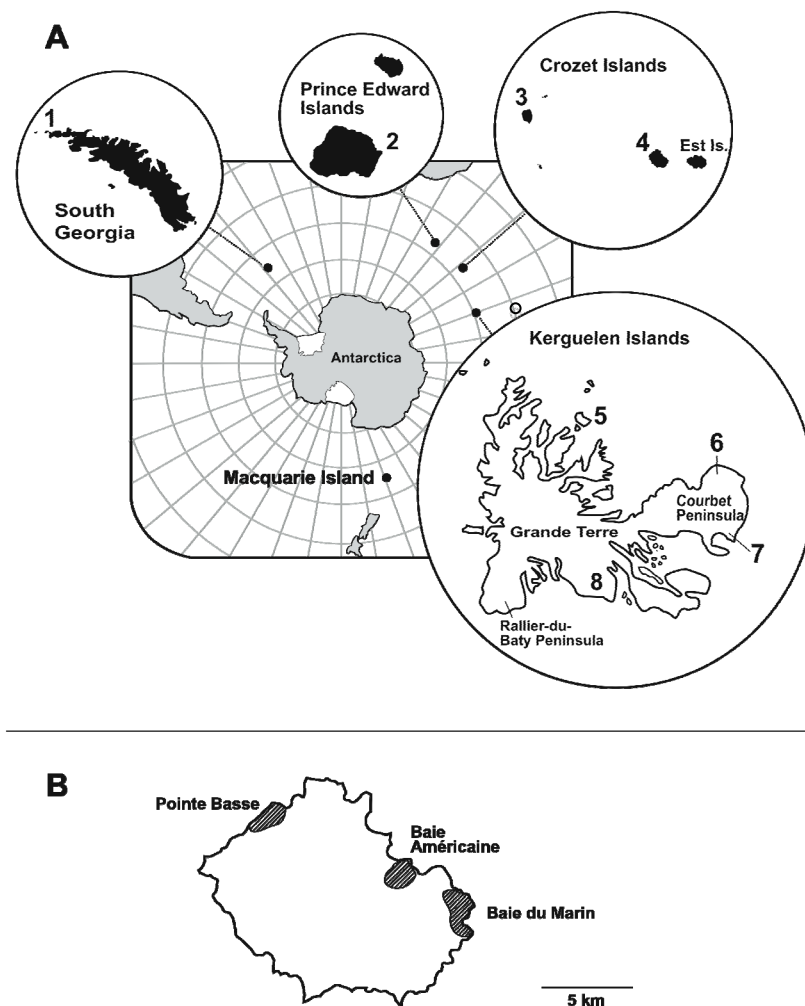


Figure 2.1 (A) Breeding islands of the wandering albatross (black dots) and the Amsterdam albatross (open dot : Amsterdam Island) across the Southern Ocean. Sampling locations are as follows, with sample sizes/approximate number of breeding pairs in brackets: 1. Bird Island (16/1300), South Georgia; 2. Marion island (17/1800), Prince Edward Islands; 3. Cochons Island (20/1260), Crozet Islands; 4. la Possession Island (3 colonies sampled), Crozet Islands; 5. Howe Island and islets (28/30), Kerguelen Islands; 6. Pointe Morne (44/54) and Courbet (9/250), Kerguelen Islands; 7. Baie Larose (9/11), Kerguelen Islands. (B) Close-up of la Possession showing the location of the three breeding zones of wandering albatrosses; sample/colony size were: Pointe Basse 152/200, Baie Américaine 23/25, Baie du Marin 83/150. (colony sizes from field count and Tickell (2000)).

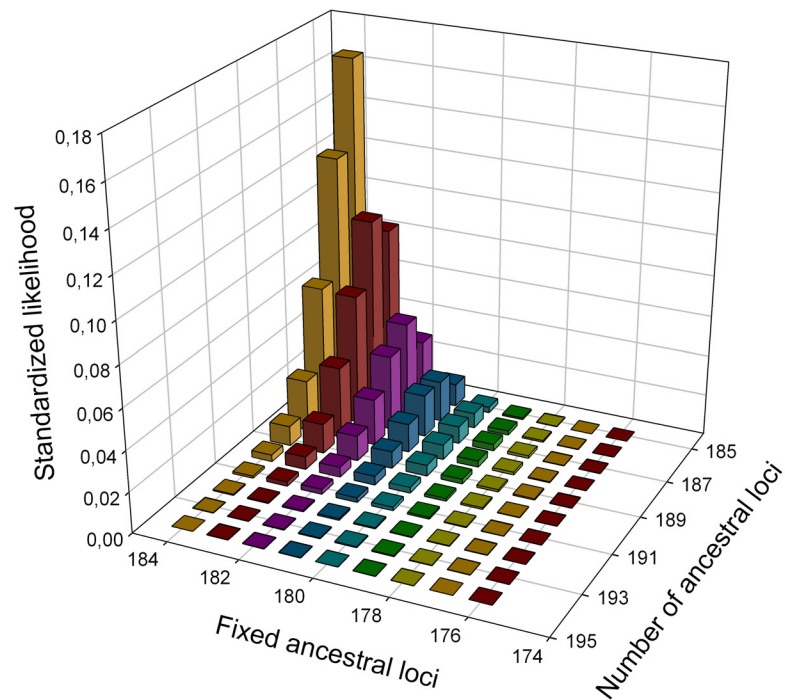


Figure 2.2 Likelihood that a set AL_{total} of ancestral AFLP loci, among which a number AL_{fixed} are fixed, leads to the observed pattern of fixation in the two albatross species after their divergence. The current pattern is 184 loci fixed in both species and one locus fixed differentially (i.e., present in the wandering albatross and absent in the Amsterdam albatross). Results are from 10 000 simulations for each starting value of AL_{total} and AL_{fixed} . Note that the maximum number of fixed ancestral loci cannot exceed its current number (184) since pure drift will maintain monomorphic loci as monomorphic. In addition, the number of ancestral loci has to be at least as large as the number of loci found in the dataset (185) since loci subjected to pure drift can only disappear through drift, i.e. after fixating for absence in both species (see the worked out example in Appendix 2.1).

2.10 Appendices

Appendix 2.1 : Estimating ancestral polymorphism

Suppose we are provided with a sample of genotypes for species A and B over some common set of AFLP loci. Fixed absence or fixed presence at a given locus are represented by scores 0 and 1, respectively. We consider only those loci for which there is fixation within each of species A and B, possibly to two different scores. We retain the largest subset for which a single species shows fixation for presence (1s) at all loci. For instance, from the following arrays of frequencies:

| | | | | | | | | | | | | | |
|------------|------|---|---|---|---|------|---|------|---|------|------|---|---|
| species A: | 0.25 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0.47 | 1 | 0.12 | 1 | 0.73 | 0.17 | 1 | 1 |
| species B: | 0.25 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0.47 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0.19 | 1 | 1 |

we would keep the subarrays:

| | | | | | | | |
|------------|---|---|---|---|---|---|---|
| species A: | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| species B: | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |

Assuming that these fixed loci in A and B are derived from a set of ancestral loci, the goal is to estimate the total number of ancestral loci (AL_{total}) and, among the latter, the number of loci which were already fixed (as 1s) at time of speciation (AL_{fixed}). In the above two subarrays, species A contains seven 1s while species B has five. Let us refer to seven and five as the $N1$ and $n1$ fixation statistics, respectively. In other words, $N1$ and $n1$ represent the largest and the smallest number of loci fixed for presence within the retained subarrays, respectively.

A Monte Carlo simulator was built to estimate the probability that, given a pair of parameter values (AL_{total} , AL_{fixed}), the output random variables $N1$ and $n1$ would take on the

observed values, i.e. 185 and 184, respectively in the wandering and Amsterdam albatrosses.

The simulator produces fixation statistics for a range of starting values of AL_{total} and AL_{fixed} . The originally fixed loci are scored as 1 in each species. The distribution of the dominant allele frequency p among originally polymorphic loci is assumed to be $U [0,1]$, i.e. uniform over the (0,1) range. For each of the two species, each polymorphic locus is turned into a fixed locus, with probability of fixation for presence (1) proportional to p and probability of fixation for absence (0) proportional to $1-p$. Note that even though p is the same for both species, X may be fixed for distinct values in the two species. More precisely, the simulator performs the following algorithm:

For each species and each polymorphic locus X :

- a frequency p is selected at random based on $U [0,1]$
- based on $U [0,1]$, a number x is selected at random
- if $x < p$ then X is allocated score 1
- else if $x > p$ then X is allocated score 0

Then $N1$ and $n1$ statistics are computed as above. This completes a single iteration. The number of iterations for which $N1$ and $n1$ match the observed values (185, 184) is the likelihood of the pair of the parameter starting values (AL_{total} , AL_{fixed}). Standardized likelihoods are obtained by dividing each likelihood by the sum of likelihoods. The number of originally polymorphic loci for the set of currently fixed loci is thus $AL_{\text{total}} - AL_{\text{fixed}}$. Polymorphism in the ancestral species is estimated as described in Material and Methods. Confidence intervals can be computed by considering most likely continuous sets of (AL_{total} , AL_{fixed}) values.

A.2.1.1 Worked out example of a single simulation iteration

Suppose $AL_{\text{total}} = 10$, $AL_{\text{fixed}} = 5$ and observed $N1$, $n1$ are 8, 5, respectively,

(i) Since the number of originally polymorphic loci is assumed to be $AL_{\text{total}} - AL_{\text{fixed}} = 5$, five polymorphic loci are made to drift until fixation:

$U [0,1]$ randomly allocates ancestral p frequencies for each locus

0.43 0.72 0.21 0.85 0.67

a fixation score is randomly allocated to each species/locus following p

species A: 1, 1, 0, 0, 0

species B: 0, 1, 0, 1, 1

(ii) scores of originally fixed loci:

species A: 1, 1, 1, 1, 1

species B: 1, 1, 1, 1, 1

(iii) complete scores for contemporary species from (i) and (ii):

species A: 1, 1, 0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 1

species B: 0, 1, 0, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1

subarrays:

1, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 1

1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1

$N1 = 8, n1 = 6$

Match the observed $N1, n1$? No, therefore the iteration is scored a 0.

Appendix 2.2 : DNA quality, genotyping errors and homoplasy

A 2.2.1 DNA quality

The quality of each DNA extraction was checked on an agarose gel. In nearly all cases a neat band was obtained. Extremely rarely (less than 10 extractions) there was a smear. DNA was re-extracted for those individuals. For a few other individuals no band was visible and these samples usually did not amplify in PCRs. The genomic DNA concentration was estimated approximately from band intensity on agarose gels and, subsequently, the amount of DNA used in PCRs was adjusted accordingly (i.e. ~5–50 ng). Changing the amount of DNA in PCRs did not change qualitatively the results probably owing to the very good DNA quality in general (as testified by the estimation of error rates; see next). In that regard, Bensch and Åkesson (2005) report that DNA quality has a much greater effect on the quality of AFLP profiles than DNA quantity.

A 2.2.2 Genotyping errors

Genotyping errors were quantified by comparing original AFLP profiles to replicates for the 47 individuals replicated. Mean error rate per phenotype was calculated following Pompanon *et al.* (2005). In addition, mean error rate per fragment amplified was defined as $e_f = m_f / n$, where n is the number of loci \times individuals for which at least one of the two replicates had a band, and m_f is the fraction of n that presented a mismatch between replicates. Thus, e_f assumes that genotyping errors are essentially due to fragment dropouts and is less conservative because n does not include recessive phenotypes without mismatches. This assumption appears plausible since false bands at a truly recessive phenotype position must be rare given the perfect adaptor/primer match and the selectivity of the 3'-end of the AFLP primer.

The mean error rate per AFLP phenotype was 0.85 %, a value within the range reported in other studies (Pompanon *et al.* 2005). However, two samples accounted for 46 % of all errors. Clearly, the replicate for these samples did not amplify well and were thus excluded from subsequent analyses. Error rate per phenotype without these two

samples was 0.48 %. Distribution of errors across loci was close to uniformity (Kolmogorov-Smirnov goodness-of-fit: $d = 7$, $n = 32$ loci with errors, $P = 0.05$) but not across samples ($d = 9$, $n = 18$ samples with errors, $P < 0.001$), when considering loci or samples with at least one genotypic mismatch. Hence, eliminating problematic individuals rather than loci should better improve the accuracy of our results. In fact, whenever an individual was suspected to exhibit errors because of an ‘unusual’ genetic dissimilarity with other birds (often a poor-looking profile that would imply the finding of several new polymorphisms due to a single individual), we did re-amplify for verification. As predicted, error rate per amplified fragment was higher ($e_f = 0.59$) than error rate per phenotype (i.e., per locus \times sample) but only slightly so. Overall, error rates are low and likely to have a negligible effect on results. For example, for a fixed (monomorphic) fragment to become erroneously polymorphic under the 5 %-criterion, it would necessitate a fragment dropout in at least 20 wandering albatrosses or 1.7 (≈ 2) Amsterdam albatrosses, while our error rate predicts dropouts for 2 and 0.17 birds, for the two species respectively, assuming uniform distribution of errors across loci.

A 2.2.3 Homoplasy

Homoplasy, i.e. the occurrence of non-homologous loci of identical size, may also bias estimates of genetic diversity. Vekemans *et al.* (2002) showed that the AFLP technique generates a non-uniform distribution of fragment sizes, such that the proportion of detectable fragments greatly decreases with size. This, in turn, leads to a greater level of homoplasy for small fragments. As a consequence, the proportion of polymorphic fragments increases as a function of size (Vekemans *et al.* 2002). In order to assess whether polymorphism varies with fragment density/size, we calculated the proportion of polymorphic loci ($P_{5\%}$) separately for each 50 bp interval between 50 and 300 bp. Fragments above > 300 bp were rare and thus pooled. Larger fragments (150-300 bp) were rarer than shorter fragments (50-150 bp; $\chi^2 = 15.71$, $P < 0.01$, $df = 5$; Table A2.2.1). They also showed a higher level of polymorphism, but this result was not significant ($d = 3.8$, $n = 12$ polymorphic loci, $P > 0.2$). The density of scored markers was very low for CG-primers (respectively 1.0 locus/10 bp and 0.9 loci/10 bp of AFLP profile for the 50-150 bp and 150-

300 bp intervals). With such small densities, it appears unlikely that homoplasy would strongly affect our data. On the other hand, non-CG primers had a density of selected markers about twice greater for the 50-150 bp class (density = 2.5 loci/10 bp) than for the 150-300 bp class (1.2 loci/10 bp). In addition, a large number of potential markers were not scored for these primers, because they presented peaks either too small or unclear. Such discarded markers were rare for CG-primers. Overall, $P_{5\%}$ remained low in albatrosses whatever the range of fragment size considered.

Table A2.2.1 Polymorphism in wandering and Amsterdam albatrosses for different ranges of AFLP fragment size.

| Size range (base pairs) | number of loci | % polymorphic loci |
|-------------------------|----------------|-----------------------|
| 050-100 | 65 | 3.1 |
| 100-150 | 68 | 1.5 |
| 150-200 | 44 | 9.1 |
| 200-250 | 28 | 3.6 |
| 250-300 | 17 | 23.5 |
| >300 | 12 | 0 |

Appendix 2.3 : Allocation tests

Several AFLP polymorphic loci exhibited sharp frequency differences among albatross species (Table A2.3.1). To assess the power of these loci to distinguish between the two species, we conducted assignment tests with AFLPOP (Duchesne and Bernatchez 2002). Because the software allows a maximum of 254 individuals per sample, we randomly selected 254 birds from the 400 wandering albatross sample. This reduced sample of wandering, along with the 34 Amsterdam albatrosses, were re-allocated by AFLPOP i.e. each specimen was allocated to either of the two species based on likelihoods computed as a function of its genotype and the observed frequencies within each species. In addition, 500 albatross genotypes were simulated for each species, and a total of 10 iterations were done (see Duchesne and Bernatchez (2002) for details).

Amsterdam albatrosses were consistently reallocated to their own species, while this is also true for a vast majority of wandering albatrosses (Figure A2.3.1A). A small proportion of wandering albatrosses (6.3 % in re-allocation tests and 4.2 % in simulations) were erroneously identified as Amsterdam albatrosses. For these first tests, the genotypes were simply allocated to the species having the highest likelihood (minimal log-likelihood difference (MLD) threshold set to 0). However, when the MLD threshold was raised to 1.3 (i.e. a bird is allocated to a species only if it is at least twenty times more likely to belong to that species), we found that all birds were correctly allocated, while a small proportion (8.2 % in reallocation tests and 8.4 % in simulations) of wandering albatrosses and a large proportion (61.8 % both in reallocation tests and simulations) of Amsterdam albatrosses remained unallocated (Figure A2.3.1B). The power discrepancy between the two species probably results from the smaller number of polymorphic loci in the Amsterdam albatross. For instance, the locus with respective frequencies of 0.82 and 1.0 in the wandering and the Amsterdam albatrosses (Table A2.3.1), increases MLD scores among wandering specimens with an absence (a 0) at this locus. The very good agreement between reallocation and simulation results confirms that the power of our markers for allocation is not limited to this one sample of genotypes. It is also consistent with the very low probability of migration between the two species confirmed by field observation (H. Weimerskirch,

unpublished). In fact, the number of wrong re-allocations is similar to the expectation from the simulations i.e. these few wrong re-allocations are most probably due to slightly insufficient power of the AFLP marker set. Overall, although the two albatrosses are genetically very similar, the few loci with a significant frequency difference suffice to reallocate most birds correctly even without the use of the diagnostic loci. In contrast, AFLPs provided no power to assign wandering albatrosses from different colonies (chapter 5).

Table A2.3.1 Marker frequencies at 5 %-polymorphic loci in wandering (WAAL) and Amsterdam (AMAL) albatrosses.

| <i>Eco</i> R1 / <i>Mse</i> I primer combo | Fragment size (bp) | Frequency WAAL | Frequency AMAL |
|--|-----------------------|-------------------|-------------------|
| ACT / CCG | 177 | 54.0 | 100.0 |
| ACT / CCG | 189 | 7.3 | 0 |
| AAG / CGT | 98 | 5.8 | 0 |
| AAG / CGT | 176 | 42.0 | 100.0 |
| AAC / CAT | 101 | 14.8 | 0 |
| ACA / CAC | 96 | 100.0 | 0 |
| ACA / CAC | 203 | 90.8 | 94.1 |
| ACA / CAC | 245 | 100.0 | 70.6 |
| AAG / CCG | 125 | 99.5 | 94.1 |
| AAG / CCG | 151 | 5.3 | 0 |
| AAG / CCG | 189 | 8.3 | 0 |
| AAG / CCG | 270 | 59.0 | 0 |
| AAG / CCG | 271 | 82.3 | 100.0 |
| AAG / CCG | 292 | 14.8 | 0 |
| ACC / CGT | 108 | 100 | 94.1 |
| ACC / CGT | 288 | 46.8 | 55.9 |

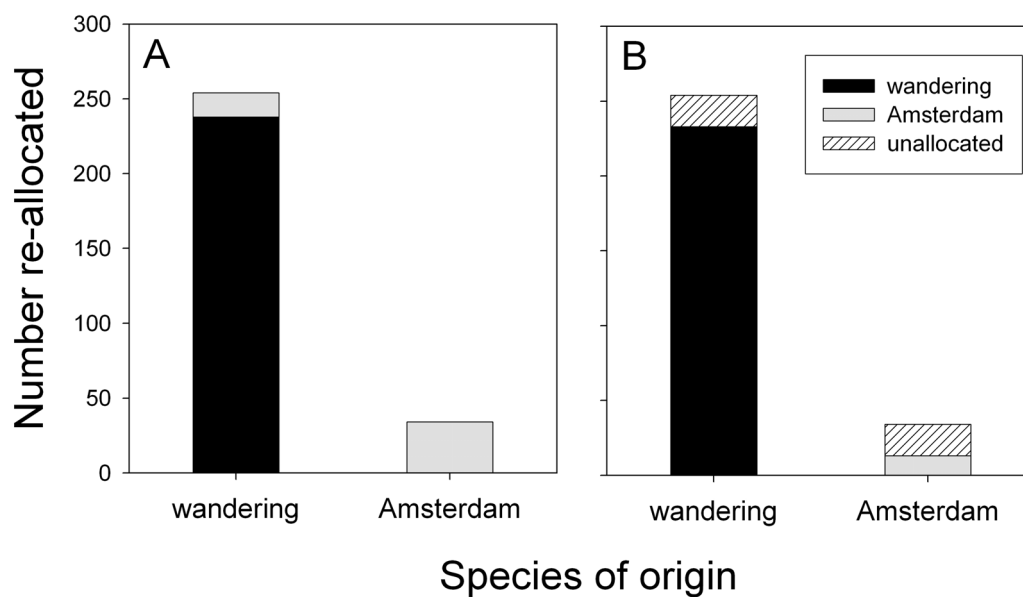


Figure A2.3.1 Reallocation of individual wandering and Amsterdam albatrosses using 15 polymorphic loci. **(A)** Genotypes were simply allocated to the species having the highest likelihood (MLD = 0). **(B)** A minimum MLD of 1.3 was required in order to allocate a genotype to a species. Those genotypes below this threshold remained unallocated. Results for simulated genotypes are similar and not shown.

Appendix 2.4 : Single-locus drift simulations

We ran simulations to assess the decay of genetic diversity through time in albatross-like populations, under a pure drift model with no mutation, selection or migration. In doing so, our objective was not necessarily to identify the most realistic conditions that led to the genetic diversity observed today in albatrosses. Rather, we aimed at exploring the effect of specific life-history traits of these birds on genetic diversity, relative to those of an ideal (Wright-Fisher) population. Thus, the trajectory of an AFLP-like locus with two alleles was simulated with and without generation overlap (iteroparity), and with different effective population sizes (N_e), longevity and age at first reproduction. Population size was set to 10 or 100 breeding pairs, and remained constant. Longevity was set to 1 or 29, the latter corresponding approximately to the mean life expectancy of wandering albatrosses (MLE = 32.8 for males and 24.5 females, respectively; Weimerskirch and Jouventin 1987). Age at first reproduction in that species is 10 years old (average = 10.4 and 9.6 for males and females, respectively; Weimerskirch and Jouventin 1987). This parameter was thus set to 1 or 10 in simulations. For six combinations of parameter values (Table A2.4.1), 1000 populations were simulated with the BOTTLESIM software (Kuo and Janzen 2003). Each replicated population was allowed to drift until fixation of either allele. These replicates provided a distribution of fixation time (in years). The 50th and 95th percentiles of this distribution, which respectively correspond to the time required for a single locus to reach fixation in half and 95 % of replicated populations, were used to compare the effect of various parameter combinations on genetic drift.

Table A2.4.1 illustrates the 50th and 95th percentiles for the six parameter combinations. As theoretically expected, the greater N_e led to a proportional increase in times to fixation (parameter combinations 1 vs 4, 2 vs 5 and 3 vs 6). Absolute fixation time (in years) was about thirteen times longer in an « albatross-like » population (comb. 3 and 6) than in an ideal population with discrete generations and a lifespan of one year (comb. 1 and 4). However, when time is expressed as number of generations, fixation times for the albatross-like population are less than twice those obtained for the ideal population. Increasing age at first reproduction in albatrosses decreased drift rate markedly both in

absolute and generation time. When this parameter was set to one instead of 10, while keeping a generation overlap and a longevity typical of albatrosses, the 50th and 95th percentiles were between 24 % and 38 % smaller (Table A2.4.1, comb. 2 and 5). Hence, the combined effect of lifespan, generation overlap and age at first reproduction greatly delay the loss of genetic diversity in absolute time, but on the other hand moderately accelerate it in terms of number of generations.

Table A2.4.1 Time to fixation in single-locus simulations under varying settings of population size, generation overlap, lifespan and age at first reproduction. Number of replicates = 1000 for each combination of parameter values.

| Parameter combination | N_e (pairs) | Generation overlap? | Lifespan | Age at first breeding | Time to fixation in 50 % of iterations | | Time to fixation in 95 % of iterations | |
|-----------------------|---------------|---------------------|----------|-----------------------|--|-------------|--|-------------|
| | | | | | Years | Generations | Years | Generations |
| 1 | 10 | no | 1 | 1 | 45 | 45 | 136 | 136 |
| 2 | 10 | yes | 29 | 1 | 368 | 13 | 1329 | 46 |
| 3 | 10 | yes | 29 | 10 | 568 | 20 | 1759 | 61 |
| 4 | 100 | no | 1 | 1 | 434 | 434 | 1318 | 1318 |
| 5 | 100 | yes | 29 | 1 | 3454 | 119 | 10644 | 367 |
| 6 | 100 | yes | 29 | 10 | 5620 | 194 | 17302 | 597 |

Appendix 2.5 : Microsatellite diversity in albatrosses

While AFLP data are not available for other albatrosses, microsatellites variation was surveyed in a total of nine species/subspecies (Table A2.5.1). Albatrosses belonging to the genus *Thalassarche* exhibit moderate numbers of alleles per locus and slightly lower than average heterozygosities for non-endangered vertebrates (Frankham *et al.* 2002). Number of alleles per locus is similar between *Thalassarche* and *Diomedea* but the latter have a lower heterozygosity. The main differences between these genera are the smaller body size of *Thalassarche* and the greater population sizes of several species. Also, all *Thalassarche* are annual breeders except for the grey-headed albatross which shares biennial breeding with the genus *Diomedea*. Four specific microsatellite markers were used in the wandering and in at least one other albatross (Table A2.5.2). Heterozygosity is lower in wandering albatrosses for two of these markers (*De3* and *Dc5*) and relatively comparable to other species for the two other markers (*De11* and *Dc27*).

Table A2.5.1 Genetic variation at microsatellite loci in albatrosses. Expected heterozygosity reported unless stated otherwise.

| Species/subspecies | Number of breeding couples annually ^a | Sample size | Extensive geographic coverage? | Number of loci | Average alleles per locus | Average heterozygosity | Source |
|--|--|-------------|--------------------------------|----------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------------|
| wandering albatross (<i>Diomedea exulans</i>) | 8 500 | 649 | Yes | 9 | 4.1 – 6.0 ^b | 0.37 – 0.38 ^b | Burg & Croxall 2004 |
| wandering albatross (<i>D. exulans</i>) | 8 500 | 60 | No | 10 | 5 | 0.389 – 0.415 ^b | Dubois <i>et al.</i> 2005 |
| Antipodean albatross (<i>D. antipodensis</i>) | 5 150 | 60 | Yes | 9 | 5.4 | 0.43 | Burg & Croxall 2004 |
| Gibson's albatross (<i>D. gibsoni</i>) | 6 100 | 63 | Yes | 9 | 5.6 | 0.40 | Burg & Croxall 2004 |
| waved albatross (<i>Phoebastria irrorata</i>) | 15 600 | 69 | Yes | 4 | 5.5 | 0.53 ^c | Huyvaert & Parker 2006 |
| Buller's albatross (<i>Thalassarche bulleri</i>) | 11 000 | 126 | Yes | 6 | 7 | 0.55 | Van Bekkum <i>et al.</i> 2006 |
| black-browed albatross (<i>Thalassarche melanophris</i>) | 682 300 | 765 | Yes | 7 | 4.4 – 7.3 ^b | 0.56 – 0.61 ^b | Burg & Croxall 2001 |
| grey-headed albatross (<i>Thalassarche chrysostoma</i>) | 92 300 | 756 | Yes | 7 | 5.3 – 11.7 ^b | 0.63 – 0.72 ^b | Burg & Croxall 2001 |
| shy albatross (<i>Thalassarche cauta</i>) | 12 200 | 67 | Yes | 6 | 4.0 – 4.17 ^b | 0.47 – 0.61 ^b | Abbott & Double 2003 |
| white-capped albatross (<i>Thalassarche steadi</i>) | 75 200 | 70 | Yes | 6 | 5.50 – 6.50 ^b | 0.62 – 0.68 ^b | Abbott & Double 2003 |

^a values from Gales (1998) approximated

^b Range of average per locus values for different populations

^c Nei's unbiased gene diversity

Table A2.5.2 Genetic diversity at four microsatellite markers for which data exist for both the wandering albatross and at least one other albatross species. Range of the number of alleles (*A*) and heterozygosity (*H*) within populations are reported since global estimates are not always available (a dash indicates no data). See Table A2.5.1 for sources.

| Species/subspecies | Locus | | | | | | | |
|--------------------|------------|---------------|------------|-----------|-------------|-----------|-------------|-----------|
| | <i>De3</i> | | <i>Dc5</i> | | <i>De11</i> | | <i>Dc27</i> | |
| | <i>A</i> | <i>H</i> | <i>A</i> | <i>H</i> | <i>A</i> | <i>H</i> | <i>A</i> | <i>H</i> |
| wandering | 2–3 | 0.04– 0.11 | 2–4 | 0.07–0.17 | 4–6 | 0.64–0.75 | 2–4 | 0.46–0.50 |
| Antipodean | 4 | 0.35 | 3 | 0.52 | 5 | 0.48 | 2 | 0.48 |
| Gibson's | 3 | 0.27 | 4 | 0.28 | 4 | 0.30 | 2 | 0.47 |
| black-browed | — | — | 4–6 | 0.13–0.38 | 4–7 | 0.60–0.86 | 2–6 | 0.29–0.48 |
| grey-headed | 2–5 | 0.39– 0.52 | 3–8 | 0.41–0.59 | 7–15 | 0.81–0.92 | 2–6 | 0.12–0.49 |
| Buller's | 3–4 | 0.54– 0.60 | — | — | — | — | — | — |
| waved | 3–4 | 0.17– 0.43 | 4–6 | 0.46–0.64 | 5–7 | 0.75–0.80 | 3–4 | 0.39–0.46 |
| shy | — | — | 2 | 0.34–0.37 | — | — | — | — |
| white-capped | — | — | 2–3 | 0.42–0.46 | — | — | — | — |

Chapitre 3. The seabird paradox : dispersal, genetic structure and population dynamics in a highly mobile, but philopatric albatross species

Publié sous :

Milot E, Weimerskirch H, Bernatchez L (2008) *Molecular Ecology* **17**, 1658-1673.

3.1 Résumé

La propension marquée des albatros pour la philopatrie est intrigante étant donné la très grande mobilité de ces oiseaux. En effet, on peut se demander comment ces espèces arrivent à maintenir un système de populations fragmentées sans effectuer de fréquents mouvements de dispersion, et ce, en dépit de l'hétérogénéité temporelle à long terme dans la répartition marine des ressources alimentaires. Nous avons utilisé des données génétiques (marqueurs AFLP) et de relecture de bagues (RB) afin d'identifier explicitement le modèle de dynamique populationnelle correspondant le mieux à la réalité des Albatros hurleurs (*Diomedea exulans*). Nous avons aussi testé l'hypothèse que les populations de cette espèce sont en équilibre migration-dérive. Auparavant, nous avons mis au jour une diversité génétique extrêmement basse chez cette espèce. Ici, nous montrons que les populations de l'ensemble de l'aire de répartition s'avèrent très peu différenciées au plan génétique ($\Theta^B < 0.05$, où Θ^B est une mesure analogue au F_{ST}). De plus, nos résultats écartent l'hypothèse d'une structure de population hiérarchique ou sous forme d'isolement par la distance. De façon générale, les valeurs de F_{ST} observées entre les paires de colonies sont basses et ne supportent pas l'hypothèse d'un équilibre migration-dérive. À l'opposé, les données de RB récoltées depuis quelques décennies suggèrent qu'environ un oiseau par cohorte a émigré de son île natale. Globalement, les valeurs de F_{ST} ne reflètent pas les taux de dispersion contemporains estimés à partir des données de RB. En outre, tous les génotypes forment un seul groupe homogène selon une analyse de groupement. Cela indique que les colonies actuelles d'Albatros hurleurs pourraient descendre d'une même population ancestrale qui avait une faible diversité génétique. Un modèle de dynamique de métapopulation impliquant la colonisation récente (post-glaciaire) de plusieurs îles semble compatible avec les bas niveaux de diversité et de structure génétiques. Néanmoins, nos résultats suggèrent que d'autres facteurs, tels que le flux génique présent, la dispersion sur de longues distances, et la dynamique source-puits, ont sans doute contribué à divers degrés au façonnement du patron génétique chez cette espèce. Nos résultats montrent enfin qu'une absence de structure génétique n'est pas toujours révélatrice en soi de la dynamique des populations chez les oiseaux marins. Elle peut toutefois nous éclairer sur cette question

lorsqu'on compare les données génétiques avec d'autres types d'informations, par exemple des données démographiques.

3.2 Abstract

The philopatric behaviour of albatrosses has intrigued biologists due to the high mobility of these seabirds. It is unknown how albatrosses maintain a system of fragmented populations without frequent dispersal movements, in spite of the long-term temporal heterogeneity in resource distribution at sea. We used both genetic (amplified fragment length polymorphism) and band resighting (BR) data to identify explicitly which among several models of population dynamics best applies to the wandering albatross (*Diomedea exulans*) and to test for migration–drift equilibrium. We previously documented an extremely low genetic diversity in this species. Here, we show that populations exhibit little genetic differentiation across the species’ range ($\Theta^B < 0.05$, where Θ^B is an F_{ST} analogue). Furthermore, there was no evidence of hierarchical structure or isolation-by-distance. Wright’s F_{ST} between pairs of colonies were low in general and the pattern was consistent with a nonequilibrium genetic model. In contrast, BR data collected over the last decades suggest that about one bird per cohort has dispersed among islands. Overall, F_{ST} values were not indicative of contemporary dispersal as inferred from BR data. Moreover, all genotypes grouped together in a cluster analysis, indicating that current colonies may have derived from one ancestral source that had a low genetic diversity. A metapopulation dynamics model including a recent (postglacial) colonization of several islands seems consistent with both the very low levels of genetic diversity and structure within the wandering albatross. Yet, our data suggest that several other factors including ongoing gene flow, recurrent long-distance dispersal and source-sink dynamics have contributed to different extent in shaping the genetic signature observed in this species. Our results show that an absence of genetic structuring may in itself reveal little about the true population dynamics in seabirds, but can provide insights into important processes when a comparison with other information, such as demographic data, is possible.

3.3 Introduction

Movement capabilities may not be indicative of dispersal patterns within animal species. An outstanding example are albatrosses, which can forage over thousands of kilometres in a single week (Weimerskirch *et al.* 1994, 1997b; Brothers *et al.* 1998; Fernandez *et al.* 2001; Pinaud and Weimerskirch 2005), and yet they exhibit very strong fidelity to their natal colony for breeding (Harris 1973; Prince *et al.* 1994b; Weimerskirch *et al.* 1997a; Sagar *et al.* 1998). This example underlines the fact that dispersal evolves under the influence of diverse and often opposed forces, such as kin competition and selection, inbreeding avoidance, spatial and temporal heterogeneity in resources, competition for partners and resources, and fitness costs incurred by dispersal itself (Clobert *et al.* 2001). These are predicted to interact in various ways and to be modified by the feedback effect of dispersal rates evolving in response to them (e.g. Gandon and Michalakis 2001).

In pelagic seabirds, the apparent paradox between vagility and reluctance to disperse has raised a number of questions pertaining to dispersal and its evolution in the marine realm, such as the benefits of philopatry and coloniality (e.g. Coulson 2002), the barriers to dispersal (Friesen *et al.* 2007) and the dynamics of colony formation and extinction (Matthiopoulos *et al.* 2005). These issues are fundamental to our understanding of the persistence of populations in the marine environment where foraging areas are often far away from breeding sites. This is well exemplified by the case of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, a long-lived bird with an extended range in the Southern Ocean. On the one hand, the virtually unlimited mobility of this species, which is facilitated by a low flight cost (Weimerskirch *et al.* 2000b) along with a long immature period, does not appear to limit the geographical distance a bird could travel before settling in a habitat to reproduce. On the other hand, constraints associated with resource distribution and environmental conditions at sea may limit natal and breeding dispersal. In particular, to achieve a low flight cost, the birds must use flight techniques which heavily depend on wind velocity. Therefore, dominant winds and patchily distributed prey have a tremendous effect on the flight path followed by foraging albatrosses (Weimerskirch *et al.* 1997b, 2000b). Consequently, specific oceanic areas are used predominantly by these birds (e.g. Prince *et al.* 1998; Weimerskirch 1998; Pinaud and Weimerskirch 2007). This, in turn, may

reduce their chances to encounter islands with colonies and contribute to restrict species range. Moreover, wandering albatrosses are solitary foragers (although they can aggregate at prey patches), a behavioural trait that may further limit their opportunities to learn from conspecifics about other existing breeding colonies. Alternatively, natal philopatry could have been an important condition to the emergence of a life-history strategy which relies on food resources that are likely more predictable over an animal's entire lifetime, rather than over shorter time periods. Hence, philopatry is perhaps the obligate strategy for a majority of individuals undertaking their first breeding attempt, although the question remains open.

Yet, in the long term, dispersal may be essential for populations to follow temporal changes in resource availability. Indeed, a central question remains of how a highly philopatric seabird such as the wandering albatross can maintain a system of fragmented populations despite climatic fluctuations (e.g. glacial periods and shifts of the Antarctic Convergence; Hall 2002 and references therein) that must have modified the distribution both of prey and suitable breeding sites, and thus prompted for shifts in the species' range.

Additional complexity arises from the fact that dispersal in seabirds is often restricted to discontinuous ranges of distances. Thus, the current distribution of suitable breeding sites of wandering albatrosses restricts movements either to short distances within archipelago (i.e. mainly under 100 km), or over long distances between archipelagos (i.e. above 1000 km). Since albatrosses forage well beyond the limits of their nesting archipelago, dispersal, especially when it occurs over short distances, might be driven by factors other than foraging range. Dispersal at that scale might be better envisioned within the framework for conspecific attraction or, more generally, the commodity selection hypothesis (Danchin and Wagner 1997). Under this hypothesis, animals select a breeding patch by the presence and characteristics of potential partners which 'are among the various commodities of variable quality that an individual assesses' (Danchin and Wagner 1997). Conspecific attraction has been demonstrated experimentally in at least one albatross species (Laysan albatross, *Phoebastria immutabilis*; Podolsky 1990). In the wandering albatross, mating is a complex process, and competition for partners is likely intense among individuals (Jouventin *et al.* 1999). Also, inbreeding risk may be of concern for that species and prompt for mechanisms favouring its avoidance (see chapter 4). Therefore, mate

accessibility and choice might have a strong influence on dispersal decisions, especially over short distances.

The above raises the hypothesis that albatross populations may conform to a metapopulation model, with colonization and extinction (or colony desertion) over long time periods (hundreds or thousands generations), and little demographic dependence among islands and archipelagos over the short-term. Inchausti and Weimerskirch (2002) investigated the short-term dynamics (200 years) in the wandering albatross from capture–mark–recapture (CMR) data and their model suggests that migration has an influence on the persistence of individual colonies, although it is unclear from this study what level of local demographic independence could be achieved between islands. In the most complete genetic study of wandering albatrosses to date, Burg and Croxall (2004) found evidence for a historic model of long-range dispersal which is not in disagreement with a metapopulation dynamics model, in a broad sense. More recently, we found an extremely low genetic diversity within the wandering albatross at amplified fragment length polymorphisms (AFLPs), which may result from metapopulation dynamics associated with the particular life history of these birds (Milot *et al.* 2007). Thus, previous studies on wandering albatrosses provide mixed or limited support for specific metapopulation models. Two alternatives to metapopulation models are isolation by distance, where dispersal is limited to short distances (e.g. the stepwise range expansion of the northern fulmar, *Fulmarus glacialis*; Burg *et al.* 2003), and demographic panmixia where random mating prevails over some geographical area. However, trying to disentangle among these models using CMR data is often logistically impossible and limited to the study of the contemporary population dynamics. Doing so on the sole basis of genetic data often is also difficult because when populations are not at migration–drift equilibrium, the effect of past and current gene flow, as well as historical association of gene pools may be confounded.

In this study, we combined band re-sighting data (BR) with the analysis of genetic variation using AFLPs to infer the hierarchical demographic structure of wandering albatross populations, and document dispersal movements among four archipelagos and among islands within two archipelagos (Note that we do not use the terminology ‘capture–mark–recapture’ or ‘CMR’ because it refers not only to band re-sightings themselves but also to a statistical approach that was not used here). We aimed at (i) assessing whether

populations are currently at migration–drift equilibrium (using the analytical framework of Hutchison and Templeton 1999; see Methods); (ii) identifying explicitly, which among several models of long-term population dynamics is in best agreement with the data for wandering albatrosses: demographic panmixia (i.e. random mating), isolation by distance where populations are in migration–drift equilibrium, or metapopulation (island, source-sink, with or without colony turnover). Arguably, a single model may not apply to all spatial scales.

All these models make assumptions about dispersal and some assume migration–drift equilibrium. Under demographic panmixia, both an absence of genetic structure and a random geographical distribution of breeders with respect to their natal ground (as known from BR data) are expected. Under a strict isolation-by-distance model, dispersal is restricted to neighbouring demes (i.e. to short distances relative to the species' range). Therefore, at migration–drift equilibrium pairwise genetic distances between colonies as well as their variance should increase with geographical distances (Hutchison and Templeton 1999). Metapopulation can be of various types and it is difficult to make simple predictions that would help differentiating among them. We consider the likelihood of different models in the discussion.

3.4 Methods

3.4.1 DNA sampling and AFLP amplification

We examined genetic variation within *Diomedea exulans* according to recent taxonomic revisions (Robertson and Nunn 1998; Burg and Croxall 2004). A hierarchical sampling design was used to assess the genetic structure at different spatial levels. A first level involved comparisons among four archipelagos: Kerguelen (KER), Crozet (CRO), South Georgia (SG) and Prince Edward (PE) Islands (Figure 3.1). A second level consisted of comparisons of colonies within two archipelagos: Crozet and Kerguelen. These two spatial levels corresponded, respectively, to the 'long' and 'short' distances to which dispersal movements are constrained. A total of 10 sites were sampled (see Figure 3.1 for sample

locations and sizes). Samples were collected between 2003 and 2005 on two islands from Crozet: la Possession and Cochons. Sampling was extensive on la Possession where the three breeding areas were visited. Three out of four sectors harbouring wandering albatrosses at Kerguelen were visited in 2003. For Howe island and islets and Baie Larose, breeding densities were small so that one partner from each breeding pair was sampled during a single visit. Courbet is a vast peninsula with ~80 km of coastline. While nearly the whole coast is suitable to wandering albatrosses, nests are not distributed evenly. Two sites, Pointe Morne and North Courbet, of relatively high densities and separated by 50 km were sampled on Courbet. The Rallier-du-Baty peninsula in the western part of Kerguelen, which hosts approximately 750 pairs (Weimerskirch *et al.* 1989), could not be visited. A smaller number of samples from Marion Island in the Prince Edward Islands, and from Bird Island at South Georgia were obtained. The small colony of Macquarie Island (south of Australia) was not sampled (19 pairs in 2004; Terauds *et al.* 2006). Samples consisted of blood except for Marion Island where feathers were plucked off chicks. A total of 344 birds were sampled.

We chose AFLPs because they can easily be generated in large numbers (hundreds) compared to microsatellites (i.e. typically five to 20 loci). This is an advantage for studying species having reduced genetic diversity and for which the proportion of polymorphic loci is expected to be low. Since we intended to study genetic structure both at large and fine scales, we wanted to be able to adjust quickly the number of markers, in order to increase our chances of uncovering fine genetic differences, if present (see also Bensch and Åkesson (2005) about advantages of AFLPs). Procedures for DNA extraction, the generation of AFLP markers, and genotyping error assessment have been described in Milot *et al.* (2007). Since wandering albatrosses are extremely depleted in nuclear genetic diversity (Milot *et al.* 2007), a large number of AFLP primer combinations had to be used in order to obtain enough polymorphic markers for the analyses (Table 3.1). By generating a large number of markers, there is a reasonable chance of finding one or more sex-linked markers (Questiau *et al.* 2000). To identify potential sex-linked markers that may confound our population genetic analyses, we sexed all birds genetically using the method described in Fridolfsson and Ellegren (1999).

3.4.2 Genetic diversity

Allele frequencies were computed with the Bayesian estimator of Zhivotovsky (1999) for dominant markers and expected heterozygosity with the unbiased estimator of Lynch and Milligan (1994), as implemented in AFLP-SURV (Vekemans *et al.* 2002). To assess whether genetic diversity differed among colonies, we used only polymorphic loci since our goal was to compare colonies relative to each other. Most population studies report their results in this manner. Hence, values of heterozygosity should not be viewed as genome-wide estimates of diversity as we previously reported in Milot *et al.* (2007).

3.4.3 Analysis of population genetic structure

We used two complementary approaches to infer population structure. The first one considers sampled colonies as candidate subpopulations that may be genetically distinct and allows for testing of specific hypotheses such as the existence of a hierarchical genetic structure or a pattern of isolation-by-distance. In this case, population-level parameters (e.g. F_{ST}) were estimated. The second approach makes no a priori hypothesis about population subdivision: individual-based methods are used to detect the existence of genetic clusters within the sample and may reveal unsuspected patterns.

Population-level analyses. The dominant nature of AFLPs prevents the direct estimation of the inbreeding coefficient f (*sensu* system-of-mating inbreeding; Templeton 2006), which can undermine analyses of population structure. Specifically, when $f > 0$, F_{ST} values obtained from dominant markers under the assumption of Hardy–Weinberg equilibrium (no inbreeding) will be downwardly biased. Therefore, we used the Bayesian approach developed by Holsinger *et al.* (2002) and Holsinger and Wallace (2004), which aims at estimating F_{ST} analogue (designated by Θ^B) from dominant markers while accounting for the uncertainty about the inbreeding coefficient. Models are fitted to the data under three hypotheses: (i) both Θ^B and f are unknown and ≥ 0 (full model); (ii) Θ^B is unknown but no inbreeding occurs ($f = 0$ model); (iii) there is no genetic structure but f is unknown ($\Theta^B = 0$ model). Depending on the model, either Θ^B , f , or both are estimated. The different models

are then compared using a deviance information criterion (DIC; see Holsinger and Wallace (2004) for details). We fitted models to albatross data as described above using the program HICKORY (Holsinger and Lewis 2005). We assumed a prior uniform distribution of f for the full and ‘ $\Theta^B = 0$ ’ models. We used HICKORY default values for sampling and chain length parameters (burn-in = 50 000, sample = 250 000, thin = 50). Convergence of Markov chains generated by the program was confirmed using standard diagnostic tests implemented in the BOA program (Smith 2005).

We then computed pairwise F_{ST} between colonies with the program AFLP-SURV which allows an a priori value for f to be specified. For this purpose, allele frequencies were estimated with the square root and the Bayesian (Zhivotovsky 1999) methods. To test for hierarchical population structure, we performed an analysis of molecular variance (AMOVA; Excoffier *et al.* 1992) using ARLEQUIN v. 3.01 (Excoffier *et al.* 2005) on three hierarchical levels: among archipelagos, among colonies within archipelagos and within colonies. Within-individual component of the genetic variance could not be measured with AFLP. In such cases, ARLEQUIN partitions the phenotypic rather than the genetic variance by considering multilocus genotypes as haplotypes.

We did a Mantel test on pairwise values of F_{ST} and geographical distance to evaluate different population scenarios using the analytical framework of Hutchison and Templeton (1999). Specifically, this framework aims at discriminating among these four models: (I) a model of isolation by distance where populations are at migration–drift equilibrium; (II) a nonequilibrium model where gene flow is most influential at all distances; (III) a nonequilibrium model where local genetic drift is more influential than gene flow at all distances; and (IV) a nonequilibrium model where gene flow has a predominant influence at shorter distances only. This approach is thus well suited to test for migration–drift equilibrium and our prediction about the isolation-by-distance model. We first conducted the Mantel test over the whole range of geographical distances. However, since there were large gaps in distances, we then divided this range into three classes corresponding, respectively, to the ‘within archipelagos’, the ‘among archipelagos within the Indian Ocean’, and the ‘between South Georgia (Atlantic Ocean) and other archipelagos’ scales. Admittedly, the test for the latter class has low statistical power

because it involves the comparison of all South Indian colonies to the same colony (Bird Island) from South Georgia.

Individual-based clustering. We used the Bayesian method of Pritchard *et al.* (2000) to infer the number of genetic populations from which albatross genotypes in our sample were derived. This was done with the algorithm for dominant markers implemented in STRUCTURE v. 2.2 (Falush *et al.* 2007). We ran the model with admixture and correlated allele frequencies (Falush *et al.* 2003). Allele frequencies are expected to be correlated among populations that have diverged recently, which is likely the case for wandering albatross colonies based on our results from population-level analyses (see Results). Also, we had no a priori reason to exclude the possibility that some individuals have mixed ancestry. After preliminary trials, we set the burn-in to 200 000 and subsequent run length to 1 million iterations. To ensure that Markov chains converged, we did three runs for each value (1–6) of K , the number of putative populations. We set 0.01 and 0.05 as priors for the average and standard deviation of F (drift within populations), respectively, as suggested by Falush *et al.* (2003). A uniform prior (0, 10) on the parameter α shaping the distribution of admixture proportion was assumed. We used the log probability of the data given K ($\text{Ln } P(X|K)$; Pritchard *et al.* 2000) as a criterion to infer the number of clusters represented by our sample. We also computed ΔK , i.e. the second order rate of change of $\text{Ln } P(X|K)$ as suggested by Evanno *et al.* (2005). We used both criteria because the latter, although more reliable, cannot be measured for $K = 1$, a possibility that could not be ruled out in our case (note that ΔK also cannot be estimated for the maximal value of K tested, i.e. a value of 6).

3.4.4 Demographic data

We compiled movements of albatrosses among breeding islands from banding data. This was possible because database managers from the different research teams working on sub-Antarctic islands exchange information about the foreign birds detected in their study colonies. We built up on previous work done by Cooper and Weimerskirch (2003) who reported movements between la Possession (CRO) and the Prince Edward archipelago, by

updating their survey and extending the analysis to other islands. Monitoring of albatross populations has varied in intensity among colonies. All chicks and breeding adults at la Possession have been banded since 1966 and the identity of all breeders has subsequently been verified every year (Weimerskirch *et al.* 1997a). Similar protocols have been used to monitor populations at Marion (PE) and Macquarie Islands. On Marion, three study colonies have been monitored since 1976 (Nel *et al.* 2003). The number of annually active nests in these three colonies (~ 250 nests; Nel *et al.* 2003) is comparable to the number on la Possession (~ 300 nests; Delord *et al.* 2008). The small population on Macquarie Island was also monitored between 1955 and 1994 although less intensively: most chicks were banded but the survey (i.e. checking for leg bands) of all breeding adults was not systematic (Terauds *et al.* 2006). At South Georgia, most chicks born on Bird Island have been banded every year since 1976 (Croxall *et al.* 1990), and a banding effort was also carried out during a few breeding seasons between 1958 and 1976. On Kerguelen Islands, banding of adults and episodic recoveries started on the Courbet Peninsula in 1969, and a census has taken place since 1985 during which about half the breeding birds are checked annually for a band (Weimerskirch *et al.* 1997a). In addition, since 1988 all chicks on the Courbet Peninsula have been banded shortly prior to fledging (H. Weimerskirch, unpublished). A study colony was set up at the Pointe Morne colony (KER) in 2000. Systematic search of banded birds were organized at Est Island (CRO; Figure 3.1) in 1972, 1982, and 1988; Cochons Island (CRO) in 1976 and 2005; Rallier du Baty Peninsula (KER; Figure 3.1) in 1986; Howe island and islets (KER) in 2003; and Baie Larose (KER) in 2003 (Weimerskirch *et al.* 1989; H. Weimerskirch and E. Milot, unpublished).

We considered a natal disperser to be a bird born on an island and who later moved to another island to attempt to breed for the first time. An adult that switched from one island to another between two breeding seasons was classified as a breeding disperser. Obtaining accurate estimates of dispersal rates would require the simultaneous estimation of other demographic parameters such as age-specific survival and recruitment, using a modelling approach. However, interisland movements by albatrosses were too rare to apply this approach. Nevertheless, given that monitoring has been exhaustive in several colonies and has covered numerous cohorts, we could at least estimate the minimum number of

migrants per generation between some colonies, and contrast the results to those obtained from genetic data.

3.5 Results

A total of 697 AFLP fragments were amplified among which we first selected 52 loci that were polymorphic when considering the whole sample of 344 birds. However, five of these were sex-linked and thus eliminated from our data set (Table 3.1). We kept the remaining 47 markers for subsequent analyses. Among these, 29 were polymorphic under the 5 % criterion (i.e. present in 5–95 % of individuals). Seven additional markers (not included in the 47 above) were also polymorphic (5 % criterion) but discarded in the first place because they were unclear for some samples. Therefore, a total of 36 (29 + 7) markers were polymorphic under the 5 % criterion, and the level of polymorphism ($P_{5\%} = 5.2\%$) was nearly identical to that previously reported for the species (5.1 %; Milot *et al.* 2007). Among-colony differences in heterozygosity were minute (i.e. the largest being 0.019) and nonsignificant (normal approximation $\chi^2 = 0.067$, $P > 0.5$; Table 3.2). This is confirmed by the null population variance component ($\%Var_P = 0$; see Lynch and Milligan 1994 for details).

3.5.1 Population genetic structure

Albatross populations were weakly structured across the species' range ($\Theta^B < 0.05$ for all Bayesian models; Table 3.3). The model with population structure but no inbreeding ($f = 0$) fitted the data best, having the lowest DIC value. Moreover, Θ^B values from the full (0.0464) vs. the $f = 0$ (0.0332) models differed significantly (comparison of posterior distributions: mean difference = 0.0156, 95 % credible interval: 0.0022–0.0297). The fit of the $\Theta^B = 0$ model was between that of the full and the $f = 0$ models, the latter two having a nonzero Θ^B . However, for the models with nonzero inbreeding, Bayesian estimates of f were unrealistically large (> 0.94 ; Table 3.3), a level only reached in selfing species.

Holsinger and Lewis (2005) warn that f values inferred from this Bayesian method may be unreliable due to weak identifiability of the inbreeding coefficient with dominant markers. To deal with such situations, they implemented a fourth model in HICKORY, the f -free model, in which the program selects f values from a prior (in our case uniform) distribution without generating a posterior distribution of f . Θ^B values from the f -free vs. full models were not significantly different (mean diff. = 0.0006, 95 % credible interval: -0.0168–0.0175), indicating that unrealistic f estimates should not have affected the estimation of Θ^B . However, the model with no inbreeding ($f=0$) was still preferred (Table 3.3) and its Θ^B was significantly lower than that from the f -free model (mean diff. = 0.0151, 95 % credible interval: 0.0004–0.0307). Therefore, this analysis does not provide evidence for the occurrence of inbred mating in albatross populations or hidden genetic substructure.

Wandering albatrosses exhibited a nonhierarchical population structure across their range. Thus, in the AMOVA, only a weak (0.80 %) and nonsignificant proportion of the AFLP phenotypic variance was partitioned among archipelagos (Table 3.4). The variance among colonies within archipelago was also extremely small (0.77 %) but significant ($P = 0.0016$). This coincides with the occurrence of small but significant F_{ST} values between a few pairs of colonies (below). Other groupings did not yield significant hierarchical components to the genetic variance. These include the grouping of colonies according to their island [i.e. a hierarchical level was added for the colonies located on la Possession at Crozet and Grande Terre at Kerguelen (Figure 3.1)], and the further grouping of two colonies (Pointe Morne and North Courbet) located on the same peninsula.

Since no evidence for inbred mating was found (see also chapter 4), we assumed $f=0$ in the calculations of pairwise F_{ST} , which ranged from negative values ($\equiv 0$) to a maximum of 0.0535 (Table 3.5). Seven out of 45 comparisons were significant, five both with the square root and Bayesian allele frequency estimates. Four comparisons involved the Pointe Morne colony, two with other colonies from the Kerguelen Islands (North Courbet and Baie Larose) and two with colonies from the Crozet Islands (Baie du Marin and Pointe Basse). The three other pairs that differed significantly were North Courbet (KER) vs. Baie Américaine (CRO), Baie du Marin (CRO) vs. Marion Island (PE), and Marion Island vs. Bird Island (SG). Thus, two significant comparisons involved colonies located on the same island [Grande Terre (KER)]. In only two cases was the F_{ST} significant

with one method and not the other (Pointe Morne–Baie Larose, Marion Island–Bird Island). The smallest P value was found for the North Courbet–Pointe Morne dyad. This is remarkable because these two sites are probably the least geographically isolated from each other, with wandering albatrosses nesting at varying densities along the coast separating them. To account for multiple testing, we applied a Benjamini–Yekutieli correction based on the false discovery rate approach (Narum 2006). Three and two F_{ST} values remained significant with the square root and Bayesian method, respectively (Table 3.5). The correlation between F_{ST} values from the square root and Bayesian methods was only 0.59. However, this poor fit was mostly due to pairwise comparisons involving Baie Larose, which is the colony with the smallest sample size ($n = 11$). Removing this site raised the correlation value to 0.90. Note that the square-root estimator is biased and may thus perform poorly when the sample size is very small (Lynch and Milligan 1994; Zhivotovsky 1999).

No evidence was found for a genetic isolation-by-distance pattern with the Mantel test (Fig. 3.2). Using linearized F_{ST} values ($F_{ST}/(1 - F_{ST})$) instead of untransformed values (Rousset 1997) did not change the Mantel correlation coefficients. Moreover, when we regressed the residuals against geographical distance, the slope ($b = 2 \times 10^{-11}$) was very close to, and not significantly different from, zero. Thus, the spread of pairwise F_{ST} values did not increase with distance, contrary to what is expected under a migration–drift equilibrium model of isolation by distance, or under a nonequilibrium model where gene flow has a predominant influence at shorter distances only (Hutchison and Templeton 1999). Thus, our results are consistent with a nonequilibrium model characterized by either extensive gene flow among all colonies or a model where local genetic drift is the most influential force at all geographical distances (Hutchison and Templeton 1999 (cases II and III)).

Individual-based clustering failed to reveal significant genetic structuring since $K = 1$ was the most likely number of clusters under the $\ln P(X/K)$ criterion, while two clusters were preferred under the ΔK criterion (however, ΔK cannot be measured for $K = 1$) (Table 3.6). However, in runs where $K = 2$, individuals from all colonies were considered to be highly admixed, having approximately half of their genotypes assigned to each of the two clusters. Overall, these results best supported the existence of a single population.

3.5.2 Demographic data

Since monitoring programmes began on the sub-Antarctic islands, a total of 89 wandering albatrosses have been observed on more than one island. Among these, 30 were confirmed as natal dispersers (eight males, 10 females, 12 unknown) and eight as breeding dispersers (three males, four females, one unknown) (Table 3.7). The remaining birds (51) were considered as visitors and belonged to one of the following categories: (i) birds banded either as adults or as immature and seen on two islands, being either nonbreeders on both islands (13) or breeders on a single island (24); and (ii) birds banded as chicks on one island and later seen as nonbreeders (14) on another island. Some individuals in this latter category returned to their natal island to breed. Note that some visitors could be true dispersers. For instance, a bird banded as an immature or an adult on la Possession and subsequently found breeding on Marion could be a natal or a breeding disperser, yet since that bird was not observed as a chick or because we ignore its previous breeding history, inference about its dispersal status cannot be made.

Dispersal movements among archipelagos were highly asymmetric ($\chi^2 = 148.57$, d.f. = 11, $P < 0.001$). A majority of natal (63 %) and breeding (57 %) dispersers left la Possession (CRO) to settle on Marion Island (PE), while one chick (3 %) and one adult breeder (14 %) from Marion eventually nested on la Possession (Table 3.7). These data are essentially the same as those reported by Cooper and Weimerskirch (2003), except for one additional case of natal dispersal and two of breeding dispersal documented since the work of these authors. Likewise, seven natal (23 %) and one breeding (14 %) dispersers moved from la Possession to Kerguelen Islands and only one natal disperser (3 %) did so in the opposite direction. However, since the banding programme at Kerguelen began later, fewer birds have been banded there to date than at la Possession. This may explain why fewer birds banded at Kerguelen were later seen at Crozet than the reverse, despite the fact that the number of breeding pairs in the two monitored populations is similar. Only a single case of (natal) dispersal was identified between la Possession and South Georgia, but this bird was not found on Bird Island (i.e. the island where the long-term monitoring has taken place in South Georgia). No dispersal events are known to have occurred between South Georgia and either Prince Edward Islands or the Kerguelen Islands, nor between the latter two. One bird banded as a nonbreeder on Macquarie Island was found breeding on Heard,

an island to the southeast of Kerguelen which has sporadically harboured one pair (Johnstone 1980). A visit to Cochons Island (CRO) in 2005 led to the discovery of one bird born at la Possession. Finally, a single adult among those banded during sporadic field trips at Est Island was later found nesting at la Possession. No bird was found to have left la Possession to breed on Est despite the fact that both islands are only 16 km apart and well in sight range of each other. Interestingly, the pattern of visitors did not differ from that of confirmed dispersers ($G = 5.52$, d.f. = 4, $P > 0.1$; test for goodness of fit conducted on categories in Table 3.7 with at least one observation). Hence, the number of immigrants that settle on a given island to breed could be proportional to the total number of foreign birds that visit the island.

3.5.3 *Nm* estimates from demographic data vs. F_{ST} values

Given the time span of monitoring programmes, about one bird per annual cohort (i.e. 38 birds over 30–45 years of monitoring, depending on the island) was observed dispersing among islands across the species' range. An estimate of the minimum number of migrants per generation can be calculated between some colony pairs by considering a generation time of 17 years for the wandering albatross, i.e. the average age of breeders as determined by fertility and survival at different ages (demographic rates from la Possession; Weimerskirch *et al.* 1997a, 2005; E. Milot, unpublished). For instance, our data from la Possession cover the cohorts born between 1966 and 2006. However, because wandering albatrosses start breeding on average at 10 years old, we assumed that no birds born after 1996 could have been observed as natal dispersers by 2006, so that our coverage of cohorts is defined between 1966 and 1996, which is approximately 1.8 albatross generations (in fact all natal dispersers identified in our database were born before 1996). Therefore, the 19 natal dispersers that left la Possession to settle on Marion represented an average of 10.6 migrants per generation. The four breeding dispersers corresponded to 1.7 migrants per generation for the period 1966–2006. Again, these represent minimum estimates because some dispersal movements could have been missed by monitoring programs. However, other movements based on extensive long-term monitoring efforts suggest that less than one migrant per generation has dispersed between study colonies

(accounting for the time span of monitorings in each case) (Table 3.8). Although conclusions remain hypothetical for other colonies that have been monitored less intensively, the data available suggest that movements were also similarly restricted. One exception might be the eight birds from la Possession that moved to the Courbet Peninsula (KER) (but only one in the opposite direction). We also report the results of Bried *et al.* (2006) who examined the annual cohorts born at la Possession during a 17-years period (1968–85, i.e. one albatross generation) (Table 3.8). Sixty-two chicks from these cohorts eventually became natal dispersers. Specifically, they settled in a colony on la Possession which was not their natal colony. Table 3.8 shows that F_{ST} values are not indicative of the pattern of contemporary dispersal estimated from BR data, for the six colony pairs compared. In other words, higher F_{ST} values are not necessarily found between colonies that have exchanged fewer migrants over the last one or two generations. The above interpretation relies on the assumption that the number of migrants per generation estimated from BR data is comparable to the effective number of migrants ($N_e m$) in an ideal population. $N_e m$ represents those individuals responsible for gene flow, and is the parameter estimated from F_{ST} . Here, the assumption that both approaches measure the same thing will bias our conclusions if the fitness of dispersers is different from the fitness of resident birds. Arguably, though, it would have to be unrealistically different to make our comparison between the two approaches flawed in that regard, given the large discrepancy observed between several BR- and F_{ST} - based estimates of Nm .

The contrasting patterns in F_{ST} and Nm values may have at least three non-exclusive explanations. First, because the relationship between gene flow and F_{ST} is curvilinear at low values of F_{ST} , small differences in F_{ST} can correspond to large difference in Nm . Thus, given the error in estimates of both F_{ST} and dispersal, the correlation between F_{ST} and Nm at small values of F_{ST} is expected to be weak. Second, populations may not be at migration–drift equilibrium. Third, the populations may not obey to the infinite-island model assumed by the classic equation $F_{ST} = 1/(1+4Nm)$.

3.6 Discussion

We have previously reported that wandering albatrosses are extremely depleted in genetic diversity across their genome (Milot *et al.* 2007), a result corroborated by the larger number of markers screened in this study. A comparison with the Amsterdam albatross suggested that this low diversity was a trait inherited from a common ancestor (Milot *et al.* 2007). In addition, low to moderate levels of genetic diversity has been uncovered at microsatellite markers (Burg and Croxall 2004; Dubois *et al.* 2005; Bried *et al.* 2006). The present study further revealed that albatross populations exhibit little genetic structuring at the 47 polymorphic markers detected, a result contrasting sharply with the limited interisland dispersal movements revealed by BR data.

3.6.1 Migration–drift disequilibrium

The pattern of pairwise F_{ST} values against geographical distances is consistent with a nonequilibrium model where either gene flow (Hutchison and Templeton 1999, case II scenario) or random genetic drift (case III scenario) has been the predominant evolutionary force at all distances. Indeed, unless migration rates are similar among all colonies (island model), which is apparently not the case according to BR data, such a homogeneous pattern of low pairwise F_{ST} values is unlikely to occur in populations at equilibrium.

It is well known that the F_{ST} value reflects the balance between gene flow and genetic drift over some evolutionary time and that it may not strictly reflect ongoing gene flow (Templeton 2006). When populations are not at equilibrium, low pairwise F_{ST} values over all geographical distances may be consistent with several scenarios. First, it may reflect the historical association of genes that persist after a colonization of new habitats occurred (i.e. between sources and newly founded populations). This is a plausible possibility for a pelagic seabird like the wandering albatross that breeds in relatively small colonies on dispersed islands, and whose range has likely shifted in response to past climatic fluctuations. Second, low pairwise F_{ST} values across the species may be maintained by recurrent gene flow among islands, probably through rare long-distance dispersal, as suggested by BR data. Theoretical population genetic models indicate that rare long-distance dispersal can have a tremendous effect on the level of population structure

comparatively to more frequent short-distance (e.g. within island) dispersal (Templeton 2006). Sporadic movements such as those uncovered from BR data between some island pairs could have been sufficient to prevent or delay the genetic differentiation of populations if they have been recurrent in the history of albatross populations. Third, levels of demographic exchanges may have varied through evolutionary time. In this case, an F_{ST} estimate will summarize into a single measure the average effect of varying gene flow through time. These three scenarios are not mutually exclusive and may all have contributed to various degrees in keeping albatross populations weakly structured. They are further discussed in the next section within the context of the different population models tested. The departure from migration–drift equilibrium identified using Hutchinson and Templeton’s framework may explain the discordance between patterns of dispersal and of genetic differentiation among colonies (Table 3.8). However, since our Nm estimates from BR data cover a short time span (one to two albatross generations), it is unsure whether they are representative of contemporary dispersal over a broader timescale.

According to the analytical framework of Hutchison and Templeton (1999), an absence of relationship between F_{ST} and geographical distances may also be a sign of the predominant effect of random genetic drift (case III scenario). For example, a species may rapidly colonize a newly available geographical area, followed by reduced or no gene flow among the local populations just founded. Another example is provided when rapid habitat fragmentation divides a population into several isolates. After some period of divergence, local populations or isolates will exhibit significant genetic differences owing to genetic drift, although the pattern will not correlate to geography. The only difference in the pattern of pairwise F_{ST} expected between Hutchison and Templeton’s cases II and III scenarios is one of magnitude in the variation of F_{ST} values. Under both scenarios, the slope of the regression line between geographical and genetic distances should be zero, but when drift is more influential than gene flow (case III), F_{ST} values should be relatively variable and overdispersed around the regression line. Considering the pattern observed for the wandering albatross, F_{ST} values show little variation, almost all of them being nonsignificantly different from zero. Thus, this global pattern is similar to that expected when gene flow is most influential (case II).

3.6.2 Population dynamics in the wandering albatross

BR data clearly rejected the hypothesis of global demographic panmixia. Analyses for three colonies on la Possession also revealed that even at small scale (< 20 km), populations are not panmictic (Bried *et al.* 2006; Gauthier *et al.*, submitted; Table 3.8). Therefore, the lack of genetic structure is not equivalent to demographic panmixia in the wandering albatross. The expression ‘genetic panmixia’ is often used as a synonym of a lack of population genetic structure, which clearly does not always imply demographic panmixia (i.e. random mating), as shown here. Unfortunately, in the population genetic literature the word ‘panmixia’ is often used without specifying explicitly to which of these two concepts the authors are referring. This can bring much confusion about whether authors interpret their results in terms of gene flow or in terms of random mating.

The observed genetic and BR patterns are also not consistent with an isolation-by-distance model either. Rather, our system appears to bear the signature of a metapopulation dynamics, as suggested by the low demographic connectivity among most islands for which BR data are sufficient for allowing some inference; even for the la Possession–Marion island pair, more frequent unidirectional movements represent about 10 birds per generation out of several hundred breeders. Below we discuss more precisely what type of metapopulation dynamics may have prevailed.

First consider BR data. Dispersal movements among islands are not symmetric at least for one pair (la Possession–Marion, accounting for the fact that similar numbers of nests are monitored annually on both islands; see section 3.4.4). Dispersal rates are also asymmetric among the three colonies on la Possession (Gauthier *et al.*, submitted). These results are not consistent with the island model of metapopulation. Inchausti and Weimerskirch (2002) built a matrix population model based on capture–mark–recapture analyses to investigate the short-term (200 years) dynamics in the wandering albatross. Their model supported a source-sink model across the species’ range where migration has an influence on the persistence of individual colonies. It must be emphasized that the source-sink dynamics did not emerge from among-colony differences in reproductive success. Indeed, the model assumed an equal reproductive success in all colonies, an assumption that is probably reasonable in view of available data (e.g., Nel *et al.* 2003; Delord *et al.* 2008). Rather, the source-sink dynamics emerged from the impact of

demographic stochasticity (greater in smaller populations) and from the dispersal model used by Inchausti and Weimerskirch (2002). However, as the authors admitted, their underlying (symmetric) dispersal model was simplified because they had to extrapolate movements for the whole range of geographical distances by fitting a nonlinear function to the data available for a single island (la Possession). Our study shows that such extrapolation from intra- to interisland dispersal movements, including the assumption of symmetry, may not be correct.

Now consider the genetic data. The weak level of population structure could be the consequence of (nearly) complete interbreeding among colonies. However, as mentioned above, this hypothesis is not supported by the contemporary pattern observed with BR data. More likely, occasional long-distance dispersal (such as the movements detected with BR data) contributed to maintain population genetic structure low or absent. Although this conclusion is in agreement with a metapopulation dynamics in a broad sense, it still does not inform about the exact type of dynamics involved. Recall, however, that in addition to exhibiting a weak level of genetic structure, wandering albatrosses are also depauperate in genetic diversity compared to other vertebrates (Milot *et al.* 2007). In theory, a colony turnover resulting from recurrent colonizations and extinctions can reduce much the genetic diversity within local demes and in the whole metapopulation (Pannell and Charlesworth 1999). However, the resulting effect on F_{ST} is difficult to predict because it will largely depend on whether colonization proceeds through propagule pools (all founders being from the same source population) or migrant pools (founders are drawn from the entire metapopulation; Pannell and Charlesworth 1999). In the latter case, F_{ST} can be severely reduced relative to that expected in a metapopulation without population turnover. These conclusions, however, are based on theoretical models assuming metapopulation equilibrium (constant turnover rate) and a large number of demes, two assumptions that may not fit well to wandering albatross populations. They also strongly depend on parameters such as the number of founders and the migration rate, and they generally imply that a proportion of demes become extinct at each generation while others are being founded. Therefore, it is difficult to identify, based on those theoretical models, what conditions may be causing such a reduction both in overall genetic diversity and structure in albatrosses. Nevertheless, the hypothesis that colonizations and extinctions are important

determinants of the genetic makeup of wandering albatross populations is consistent with the exceptionally low genetic diversity at AFLPs, which also indicates that the long-term effective population size (N_e) has been very small (Milot *et al.* 2007). Barton and Whitlock (1997) showed that, contrary to the classic island model where N_e is expected to increase relative to a panmictic population, systems where demes do not contribute equally to the whole gene pool and where population turnover occurs may have a much reduced N_e .

Putting our albatross data back into the context of past climatic fluctuations (Hall 2002), it is plausible that several breeding sites have been occupied only recently (in terms of evolutionary time) through a sequence of (postglacial) colonization of several islands from only one or a few ancestral colonies. The support for a single cluster in the structure analysis may be the imprint of such an ancestral population that has not faded out yet, implying that this system of populations is probably young and has originated from a single source. Interestingly, the genetic (nucleotide) diversity is expected to take a long time to reach and stabilize at equilibrium values after a sudden increase in the number of demes (Pannell and Charlesworth 1999). Thus, the similarly low levels of genetic diversity, both in the entire species and within local demes (Table 3.2; Milot *et al.* 2007) suggest that colonies across the species' range may have derived recently from a range expansion from a genetically poor ancestral source. As mentioned by Pannell and Charlesworth (1999), 'the time scales over which such equilibration [of total nucleotide diversity] takes place may greatly exceed the age of a metapopulation in any given landscape, except under the most stable geoclimatic conditions'. This might explain why we previously found evidence for the maintenance of low levels of genetic diversity in the wandering and Amsterdam albatrosses since their speciation, although other factors such as low mutation rates might also be involved (Milot *et al.* 2007).

The above scenario does not make any assumption about the level of gene flow that has occurred between existing colonies after the hypothesized colonization events. In accordance with the diversity of contemporary dispersal rates revealed by BR data, various patterns of gene flow may have existed. Therefore, our two data sets provide ambiguous support regarding the exact type of population dynamics in the wandering albatross, a situation that probably reflects complex population history and geographically variable patterns. Yet, both data sets support the hypothesis that dispersal has been sufficient to keep

populations genetically panmictic (but not demographically panmictic), despite the fact that only a small proportion of birds were found to disperse among islands. Indeed, BR data suggest that at least one or a few migrants could be exchanged every generation between some colony pairs. Overall, a mixed scenario, with recent colonizations, ongoing and recurrent long-distance dispersal and source-sink dynamics between some island pairs have probably shaped the current genetic signature that we observe today.

3.6.3 Congruence with other wandering albatross genetic studies

Burg and Croxall (2004) examined the population structure and taxonomy of the wandering albatross species complex. A nested clade analysis on mtDNA data from *Diomedea exulans* (*sensu* Robertson and Nunn 1998) suggested a historic model of long-range dispersal, underlining the important role that this type of movement may play in this system. Pairwise F_{ST} values at mtDNA and microsatellite data among South Georgia, Prince Edward and Crozet Islands were nonsignificant (Burg and Croxall 2004). Alderman *et al.* (2005) confirmed the affinity of Macquarie Island birds with other *D. exulans* populations (PE, CRO, SG) in nested clade and cluster analyses on mtDNA, while a significant pairwise F_{ST} was found between Macquarie Island and South Georgia but not other archipelagos. Results from these two studies agree with the type of general pattern uncovered in this study.

Bried *et al.* (2006) used microsatellites to investigate genetic structuring among three wandering albatross colonies. Like us, they found Baie du Marin to be undifferentiated from Pointe Basse, while these two la Possession colonies differed significantly from Pointe Morne on the Kerguelen Islands. Thus, microsatellites and AFLPs provide a congruent picture for these three colonies. These authors also reported that among the chicks born on la Possession between 1968 and 1985 and that later recruited to this island, 62 (~6 %) bred in a colony different from their natal colony (Table 3.8). This amount of within-island dispersal is higher than values among islands reported here, yet far from demographic panmixia. Bried *et al.* concluded that the ‘... genetic and demographic estimates of dispersal are therefore consistent’, and further suggested that two colonies from the same archipelago should be more genetically similar than if they were located on distinct archipelagos. Our results based on 10 rather than three colonies show that the

reality is more complex. First, populations are not at migration–drift equilibrium. Second, dispersal rates at short distances could vary by orders of magnitude, as suggested by the failure to find any la Possession banded albatross during visits to Est Island, although both islands are separated by a short distance (comparable to that between Baie du Marin and Pointe Basse). Third, our most significant (albeit not the largest) pairwise F_{ST} was found between the two least geographically isolated colonies (Pointe Morne and North Courbet).

3.6.4 Population structure in seabirds

Friesen *et al.* (2007) reviewed the barriers that have promoted genetic divergence in seabirds. In a meta-analysis, two barriers clearly stood out by their effect on both population genetic and phylogeographical structure. The first one is the nonbreeding distribution, with species being year-round residents nearby their breeding colonies or having population-specific nonbreeding grounds exhibiting a higher level of population/phylogeographical structuring than those undertaking long-distance migration or dispersing without heading toward specific nonbreeding areas (note: these authors classified the wandering albatross in the latter category although individual birds do use specific nonbreeding areas (Weimerskirch and Wilson 2000)). Friesen *et al.* also reported a limited support for an effect of foraging range during the breeding season on population structure. Burg and Croxall (2001) uncovered pronounced genetic structure in the black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) but not in the grey-headed albatross (*Thalassarche chrysostoma*), and suggested that this difference may result from the distinctive foraging habits of these species.

This role of at-sea distribution as a ‘barrier’ is consistent with our hypothesis that foraging patterns may limit the opportunities for interarchipelago dispersal. However, this may not necessarily result in a pronounced genetic structure at the species level where metapopulation dynamics may have delayed or prevented its development (recall also that rare but recurrent long-distance dispersal can strongly reduce genetic structuring). Given current data on the genetics and demography of wandering albatrosses, this is a plausible scenario to explain the weak global population structure ($\Theta^B < 0.05$) if the populations are young and not in equilibrium. This leads to the second important influence identified by

Friesen *et al.* (2007): climate zone. In their analysis, species or populations inhabiting polar and temperate regions were less often genetically structured, or showed weaker structuring, than those from tropical regions. This observation was attributed to the greater exposure of polar and temperate species to climatic fluctuations than tropical species whose ranges and populations show greater temporal stability in general. Consequently, a sub-Antarctic species like the wandering albatross would be less likely to have achieved equilibrium conditions and complete lineage sorting compared to tropical species.

The same picture might hold for other albatross species exhibiting little genetic structure, such as the grey-headed albatross mentioned earlier. In the Buller's albatross (*Thalassarche bulleri*), Van Bekkum *et al.* (2006) found a complete absence of genetic structure at microsatellites between the only two existing populations, although BR data from one population indicate a high philopatry in this species as well. Little genetic structuring also exists among three colonies of waved albatrosses (*Phoebastria irrorata*) from the island of Española in the Galápagos Islands (Huyvaert and Parker 2006), although the small geographical scale involved makes this system more comparable to the La Possession Island rather than the whole wandering albatross population. Finally, a role for colonization events through rare long-distance dispersal is indirectly supported by evidence for peripatric speciation in the white-capped/ shy albatross complex (Abbott and Double 2003) and the occurrence of two distinct evolutionary lineages (species) occupying restricted ranges, within the wandering albatross species complex (Burg and Croxall 2004).

3.6.5 Conclusion

A lack of genetic variation is often perceived as an impediment to population genetic studies. At first sight, our study seemed doomed to inconclusive results as a consequence of the extreme monomorphism at hundreds of molecular markers. Yet, one has to keep in mind that here, nearly 50 polymorphic diallelic markers were still available. Moreover, our study shows that systems with low genetic diversity may provide insights into important population processes, especially when comparisons with other sources of information, such as demographic data, are possible.

The least we can say is that the ‘paradox’ between mobility and philopatry is not apparent in the genetic structure. Although a single population dynamic model could not be identified, the comparison between genetic and BR data suggest that several factors including ongoing and recurrent long-distance dispersal, colonizations and source–sink dynamics may have been involved to different extents in shaping current patterns of population structure and the evolutionary trajectory of the wandering albatross. One key finding is the departure from migration–drift equilibrium. Therefore, using F_{ST} values to identify which colony pairs are exchanging fewer migrants would be unwarranted in our case, in particular for conservation purposes. This conclusion may hold for other seabird species having comparable population dynamics.

3.7 Acknowledgements

Sampling was made possible with the help of Cédric Marteau, Marie-Hélène Burle, Jean-Marie Vuailat, Jean-Luc Chil and Philippe Le Prieur. We thank Nicolas Le Viavant and Alain Lamalle for their logistical support. We are indebted to Dominique Besson who extracted data from the demographic database and provided great help in planning the field work logistics. Richard Philips and Peter Ryan provided samples from Bird Island and Marion Island. We thank Lucie Papillon and Vicky Albert for their guidance and advice regarding laboratory work. We had several insightful discussions with Pierre Duchesne, David Véliz and David Pinaud and we thank Dave Coltman and three anonymous reviewers for their constructive comments on previous versions of the manuscript. This research was supported by Institut Polaire Paul-Émile Victor program 109 (HW), the Canadian Research Chair in Genomics and Conservation of Aquatic Resources (LB) and scholarships from NSERC and the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (EM).

3.8 Tables

Table 3.1 Primer combinations used in selective amplification of AFLPs, and number of polymorphic markers selected for each combination. The primers are designated by three selective nucleotides at their 3' end, and whether they bind to an *EcoRI*- or *MseI*- cut fragment end.

| Primer combination | <i>EcoRI</i> / <i>MseI</i> selective nucleotides | Polymorphic markers selected |
|--------------------|--|------------------------------|
| 1 | AAC / CAT | 1 |
| 2 | AAC / CCC | 1 (sex-linked) |
| 3 | AAC / CGC | 3 (1 sex-linked) |
| 4 | AAC / CGT | 3 |
| 5 | AAG / CCC | 3 (1 sex-linked) |
| 6 | AAG / CCG | 3 |
| 7 | AAG / CGC | 3 |
| 8 | AAG / CGT | 1 |
| 9 | ACA / CAC | 3 |
| 10 | ACA / CCC | 4 (1 sex-linked) |
| 11 | ACA / CGC | 2 |
| 12 | ACA / CTC | 3 |
| 13 | ACA / CTG | 2 |
| 14 | ACC / CGG | 2 |
| 15 | ACC / CGT | 3 (1 sex-linked) |
| 16 | ACC / CTG | 2 |
| 17 | ACG / CGG | 3 |
| 18 | ACG / CGT | 2 |
| 19 | ACG / CTC | 2 |
| 20 | ACT / CCG | 2 |
| 21 | ACT / CGC | 3 |
| 22 | ACT / CGG | 3 |

Table 3.2 Expected heterozygosity within albatross colonies and per cent of the total variance attributable to sampling of individuals (%Var_I) and of loci (%Var_L). Note that the population variance component (%Var_P) was zero.

| Archipelago | Colony | Expected heterozygosity (SE) | %Var _I | %Var _L |
|---------------|------------------------|------------------------------|-------------------|-------------------|
| South Georgia | Bird Island | 0.206 (0.029) | 8.9 | 91.1 |
| Prince Edward | Marion Island | 0.189 (0.026) | 15.6 | 84.4 |
| Crozet | Baie du Marin | 0.199 (0.027) | 4.7 | 95.3 |
| | Baie Américaine | 0.198 (0.025) | 6.7 | 93.3 |
| | Pointe Basse | 0.202 (0.027) | 4.2 | 95.8 |
| | Cochons Island | 0.202 (0.028) | 8.7 | 91.3 |
| Kerguelen | Pointe Morne | 0.194 (0.027) | 4.6 | 95.4 |
| | North Courbet | 0.187 (0.026) | 4.5 | 95.5 |
| | Howe Island and islets | 0.193 (0.026) | 8.5 | 91.5 |
| | Baie Larose | 0.195 (0.025) | 26.6 | 73.4 |
| Average | | 0.196 | 9.3 | 90.7 |

Table 3.3 Fitting of albatross AFLP data to Bayesian population models. Parameters estimated are the inbreeding coefficient f , and Θ^B which is an F_{ST} -analogue. \bar{D} expresses the deviance of the model, pD the estimated number of parameters and DIC is a measure of model fit similar to the widely used Akaike's Information Criterion.

| Model | f | | Θ^B | | \bar{D} | pD | DIC |
|--------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------|----------|-----------|
| | Mean (SD) | 95% CI | Mean (SD) | 95% CI | | | |
| Full | 0.9711 (0.0284) | 0.8961 - 0.9992 | 0.0464 (0.0047) | 0.0379 - 0.0564 | 2186.9634 | 323.9787 | 2510.9421 |
| $f=0$ | — | — | 0.0332 (0.0041) | 0.0259 - 0.0419 | 1535.8348 | 233.5386 | 1769.3734 |
| $\Theta^B=0$ | 0.9422 (0.0577) | 0.7868 - 0.9986 | — | — | 2258.7934 | 47.0829 | 2305.8763 |
| f - free | — | — | 0.0482 (0.0065) | 0.0363 - 0.0616 | 1567.7546 | 268.1787 | 1835.9333 |

Table 3.4 Analysis of molecular variance on AFLP data of albatrosses from 10 colonies and four archipelagos.

| Source of variation | degrees of freedom | Sum of squares | Variance components | Percentage of variation | Fixation index | <i>P</i> |
|-----------------------------------|--------------------|----------------|---------------------|-------------------------|------------------|----------|
| Among archipelagos | 3 | 23.86 | 0.04 | 0.80 | F_{CT} : 0.008 | 0.0991 |
| Among colonies within archipelago | 6 | 34.93 | 0.04 | 0.77 | F_{SC} : 0.008 | 0.0016 |
| Within colonies | 334 | 1512.37 | 4.53 | 98.43 | F_{ST} : 0.016 | < 0.0001 |
| Total | 343 | 1571.16 | 4.60 | | | |

Table 3.5 F_{st} between pairs of albatross colonies as computed from the square root (above diagonal) and Bayesian (below diagonal) estimates of allele frequencies. Significant values (0.05 level) are indicated by an asterisk. Values in bold remained significant upon applying a Benjamini-Yekutieli correction for multiple tests (Narum 2006).

| Archipelago | Colony ^a | NC | PM | HO | BL | BM | BA | PB | IC | MA | BI |
|---------------|---------------------|----------------|----------------|---------|---------|----------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| Kerguelen | NC | — | 0.0246* | 0.0143 | 0.0241 | 0.0079 | 0.0152* | 0.0108 | 0.0043 | 0.0173 | 0.0011 |
| | PM | 0.0203* | — | 0.0109 | 0.0535* | 0.0217* | 0.0127 | 0.0172* | 0.0182 | 0.0281 | 0.0154 |
| | HO | 0.0107 | 0.0051 | — | 0.0420 | -0.0040 | 0.0140 | 0.0051 | 0.0024 | 0.0312 | 0.0048 |
| | BL | -0.0029 | 0.0145 | 0.0061 | — | 0.0308 | 0.0269 | 0.0273 | 0.0261 | -0.0184 | 0.0514 |
| Crozet | BM | 0.0078 | 0.0170* | -0.0051 | -0.0035 | — | 0.0085 | 0.0028 | -0.0014 | 0.0338* | -0.0067 |
| | BA | 0.0142* | 0.0092 | 0.0113 | 0.0014 | 0.0079 | — | 0.0087 | -0.0018 | 0.0089 | 0.0075 |
| | PB | 0.0064 | 0.0105* | 0.0023 | -0.0042 | -0.0008 | 0.0044 | — | -0.0029 | 0.0221 | 0.0080 |
| | IC | 0.0038 | 0.0118 | -0.0040 | -0.0040 | -0.0033 | -0.0034 | -0.0092 | — | 0.0202 | 0.0017 |
| Prince Edward | MA | 0.0080 | 0.0088 | 0.0158 | -0.0137 | 0.0198* | 0.0015 | 0.0072 | 0.0093 | — | 0.0407 |
| South Georgia | BI | 0.0033 | 0.0143 | 0.0023 | 0.0092 | -0.0050 | 0.0091 | 0.0032 | 0.0001 | 0.0262* | — |

^a NC, North Courbet; PM, Pointe Morne; HO, Howe Island & islets; BL, Baie Larose; BM, Baie du Marin; BA, Baie Américaine; PB, Pointe Basse; IC, Cochons Island; MA, Marion Island; BI, Bird Island.

Table 3.6 Inference of the number of clusters (populations) from which the albatross genotypes sampled are drawn. Two criteria are shown: $\text{Ln } P(X|K)$ and SD are respectively the average (over three runs) and the standard deviation of the log probability of the data given the number of clusters (K) (Pritchard *et al.* 2000); ΔK is the second order rate of change of $\text{Ln } P(X|K)$ (Evanno *et al.* 2005). Numbers in bold indicate preferred number of clusters under the two criteria.

| K | $\text{Ln } P(X K)$ | SD | ΔK |
|-----|---------------------|------|-------------|
| 1 | -12092 | 13 | n/a |
| 2 | -12762 | 78 | 21.2 |
| 3 | -15093 | 943 | 1.7 |
| 4 | -15750 | 752 | 4.7 |
| 5 | -19341 | 4516 | 1.5 |
| 6 | -17217 | 814 | n/a |

Table 3.7 Known movements of wandering albatrosses among the islands of the Southern Ocean for the period extending from ~1960 to 2006.

| Status | Origin ^a | | Location of settlement (dispersers) or visited | | | | | | | | |
|---------------------|---------------------|----------------------|--|------------------|--------------------------------------|---------------|----------------|---------------|---------------|----------------------|-------------|
| | | | Kerguelen | | Crozet | | | Prince Edward | | South Georgia | |
| | | | Archipelago | Colony or island | Courbet Peninsula/ Howe ^b | La Possession | Cochons Island | Est Island | Marion Island | Prince Edward Island | Bird Island |
| Natal dispersers | Kerguelen | Courbet Peninsula | — | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Crozet | La Possession | 7 | — | 1 | 0 | 19 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | Cochons Island | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Est Island | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Prince Edward | Marion Island | 0 | 1 | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Prince Edward Island | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 |
| | South Georgia | Bird Island | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 |
| Other islands | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | |
| Breeding dispersers | Kerguelen | Courbet Peninsula | — | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Crozet | La Possession | 1 | — | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Cochons Island | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Est Island | 0 | 1 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Prince Edward | Marion Island | 0 | 1 | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Prince Edward Island | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 |
| | South Georgia | Bird Island | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 |
| Other islands | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | |

Table 3.7 (cont.) Known movements of wandering albatrosses among the islands of the Southern Ocean for the period extending from ~1960 to 2006.

| Status | Origin ^a | | Location of settlement (dispersers) or visited | | | | | | | |
|-----------------------|---------------------|--------------------------------------|--|----------------|------------|---------------|----------------------|-------------|---------------|---|
| | | | Kerguelen | Crozet | | | Prince Edward | | South Georgia | |
| Archipelago | Colony or island | Courbet Peninsula/ Howe ^b | La Possession | Cochons Island | Est Island | Marion Island | Prince Edward Island | Bird Island | Other islands | |
| Visitors ^c | Kerguelen | Courbet Peninsula | — | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Crozet | La Possession | 6 | — | 2 | 0 | 37 | 2 | 1 | 0 |
| | | Cochons Island | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Est Island | 0 | 1 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Prince Edward | Marion Island | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 0 |
| | Prince Edward | Prince Edward Island | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 0 |
| | | South Georgia | Bird Island | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — |
| | | Other islands | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — |

^a For natal dispersers the origin corresponds to their natal ground as these birds were banded as chicks on their nest; for breeding dispersers, the origin indicates where they were first found to breed; for visitors, this is the location where they were banded.

^b All Kerguelen immigrants and visitors settled on the Courbet Peninsula except for one bird at Howe Island and islets. Courbet Peninsula includes the Pointe Morne and North Courbet colonies, as well as the coastline between these two sites.

^c See text for a definition of visitors.

Table 3.8 Number of migrants per generation (Nm) as estimated from BR data, along with F_{ST} values from AFLP data. Only pairs of colonies for which a reliable Nm estimate could be obtained are included.

| Pair | From ^a | To | Nm one direction ^b | Nm both directions ^c | F_{ST} (square root estimator) | F_{ST} (Bayesian estimator) |
|------|-------------------------|-------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| 1 | La Possession (CRO) | Marion (PE) | 10.6 | ~ 5 | 0.0232 | 0.0090 |
| | Marion (PE) | La Possession (CRO) | < 1 | . | . | . |
| 2 | La Possession (CRO) | Bird (SG) | < 1 | < 1 | 0.0005 | 0.0012 |
| | Bird (SG) | La Possession (CRO) | < 1 | . | . | . |
| 3 | Marion (PE) | Bird (SG) | < 1 | < 1 | 0.0407 | 0.0262 |
| | Bird (SG) | Marion (PE) | < 1 | . | . | . |
| 4 | Baie du Marin (Poss.) | Baie Américaine (Poss.) | 16 | 14 | 0.0085 | 0.0079 |
| | Baie Américaine (Poss.) | Baie du Marin (Poss.) | 12 | . | . | . |
| 5 | Baie du Marin (Poss.) | Pointe Basse (Poss.) | 21 | 14 | 0.0028 | -0.0008 |
| | Pointe Basse (Poss.) | Baie du Marin (Poss.) | 7 | . | . | . |
| 6 | Baie Américaine (Poss.) | Pointe Basse (Poss.) | 2 | 3 | 0.0087 | 0.0044 |
| | Pointe Basse (Poss.) | Baie Américaine (Poss.) | 4 | . | . | . |

^a ‘Poss.’ indicates a colony located on la Possession Island, Crozet.

^b Dispersal data for pairs 4, 5 and 6 from Bried *et al.* (2006).

^c ‘ Nm both directions’ is the average of the two Nm values (one in each direction) observed for a pair of colonies/islands. It is shown here because F_{ST} values also refer implicitly to genetic differentiation ‘in both directions’. ‘ Nm both directions’ and F_{ST} are reported only once for each pair; thus, a dot indicates that the value is the same as for the line above.

3.9 Figures

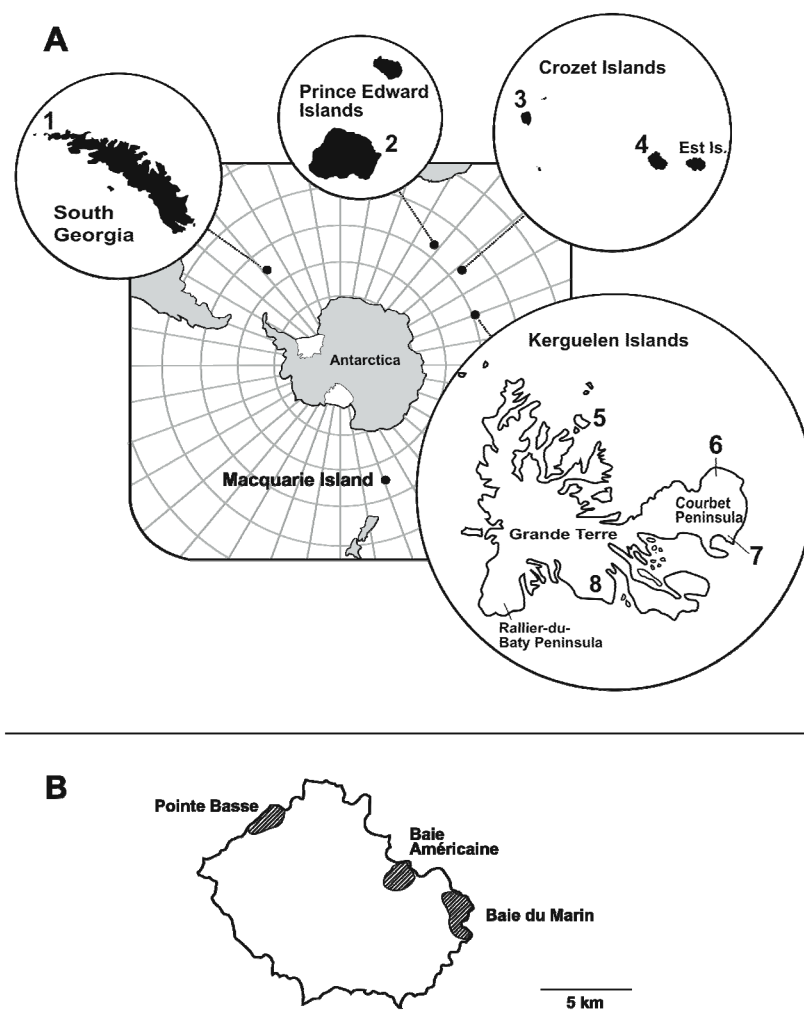


Figure 3.1 (A) Breeding islands of the wandering albatross across the Southern Ocean. Sampling locations are as follows, with DNA sample sizes/approximate annual number of breeding pairs in brackets: 1. Bird Island (16/1300), South Georgia; 2. Marion Island (17/1800), Prince Edward Islands; 3. Cochons Island (20/1260), Crozet Islands; 4. La Possession Island (three colonies sampled, see panel B), Crozet Islands; 5. Howe Island and islets (27/30), Kerguelen Islands; 6. Courbet Nord (55/250), Kerguelen Islands; 7. Pointe Morne (50/54), Kerguelen Islands; 8. Baie Larose (11/11), Kerguelen Islands. **(B)** Close-up of la Possession Island showing the location of the three breeding zones of wandering albatrosses; sample/colony size were : Pointe Basse 55/200, Baie Américaine 46/25, Baie du Marin 47/150. Colony sizes are either from recent field counts (H. Weimerskirch and E. Milot, unpublished), or literature (Gales 1998; Tickell 2000).

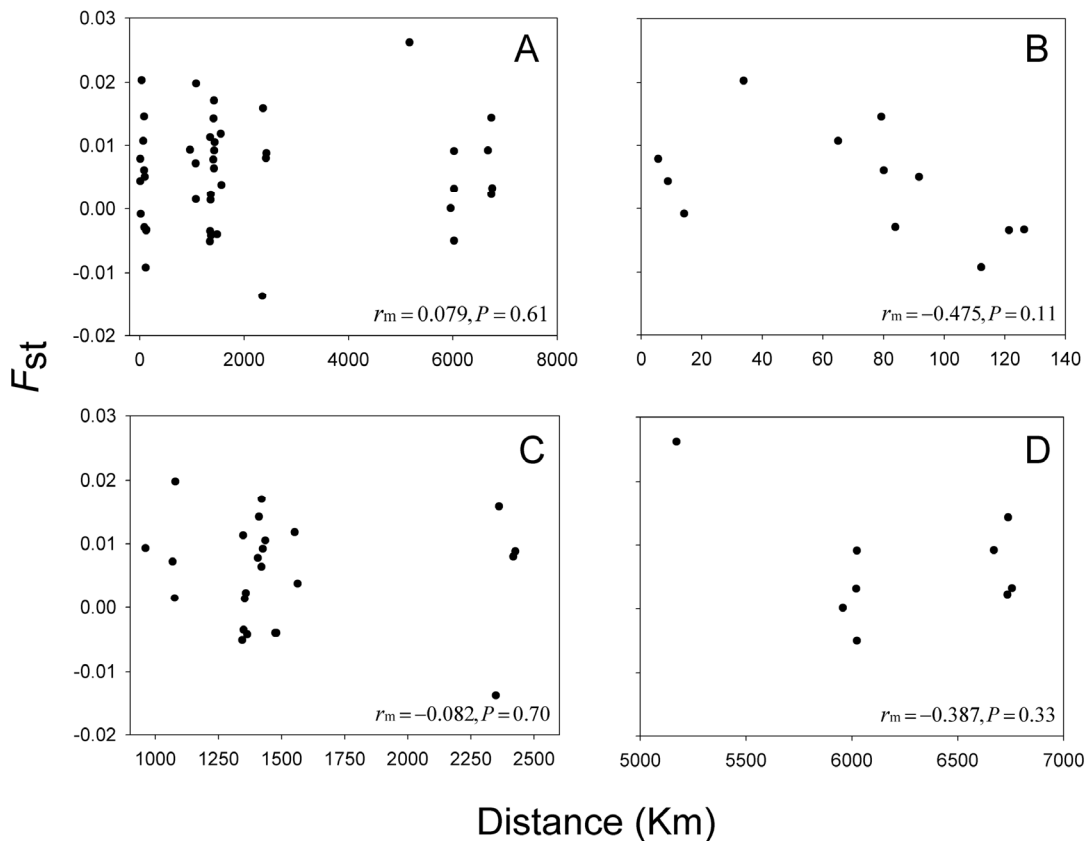


Figure 3.2 Pairwise F_{ST} values (from Bayesian allele frequency estimates) plotted against geographical distances. Panel **A**: data for the complete geographic range. The data for three classes of distances are shown separately for the remaining panels: within archipelagos (**B**), among archipelagos of the Indian Ocean (**C**) and between South Georgia and other archipelagos (**D**). Mantel correlation coefficients and P values are indicated at the bottom right of each panel. Using linearized F_{ST} values ($F_{ST}/(1 - F_{ST})$) did not change the Mantel correlation coefficients.

Chapitre 4. Inbred and happy? An albatross' perspective of genetic uniformity

Milot E, Bernatchez L, Weimerskirch H (manuscrit en préparation)

4.1 Résumé

Certaines espèces longévives semblent maintenir une diversité génétique basse sans que la viabilité de leurs populations en souffre, du moins en apparence. Ces espèces seraient-elles en quelque sorte prémunies contre les inconvénients liés à la consanguinité ? Pour l'instant il n'existe pas de réponse claire à cette question. Ici, nous passons en revue les données probantes à propos de la consanguinité chez l'une de ces espèces, l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*). Une étude antérieure ainsi que de résultats originaux n'attestent pas d'une survie réduite chez les rejetons nés de partenaires génétiquement apparentés. Bien que cela puisse refléter une réalité biologique, nous ne pouvons écarter d'autres explications, par exemple un manque de résolution des marqueurs. Cependant, la première étude a démontré que le succès reproducteur décroît légèrement et linéairement avec l'augmentation du degré d'homozygotie du parent, un résultat supportant l'hypothèse dite du « géniteur consanguin ». Par conséquent, la sélection naturelle pourrait favoriser l'appariement entre les oiseaux les plus dissemblables génétiquement. Toutefois, le rôle que pourrait jouer, dans l'appariement, des mécanismes permettant la reconnaissance entre individus apparentés demeure méconnu. Par ailleurs, l'appariement entre proches parents est un événement rare dans une des populations étudiées et ne devrait pas influencer beaucoup le taux d'augmentation du coefficient de consanguinité par génération chez cette espèce endogame. Pour compléter cette étude du cas « Albatros hurleur », nous proposons de nouvelles perspectives sur les mécanismes d'évitement de la consanguinité et sur le phénomène de purge génétique. Nous suggérons enfin que la faible diversité génétique chez l'Albatros hurleur n'a qu'un impact négatif limité sur les populations. Cet examen démontre bien la complexité qu'implique la recherche d'une meilleure compréhension de la dynamique de la consanguinité chez les espèces longévives.

4.2 Abstract

Some long-lived species seem to maintain low levels of genetic diversity without showing noticeable signs of impairment on population viability. Whether these species are buffered against inbreeding consequences is unclear. Here, we review inbreeding-related data in one of these species, the wandering albatross (*Diomedea exulans*). A previous study as well as new results reported here do not provide clear evidence for a reduced viability of offspring produced by genetically related mates. This may reflect a biological reality, although alternative explanations, such as a lack of resolution from the markers, cannot be ruled out. However, the former study showed that reproductive success declines slightly and linearly with a breeder's homozygosity, supporting the 'inbred parent' hypothesis. Thus, selection may favour mating among most dissimilar mates. However, whether albatrosses can assess their relatedness to conspecifics is unknown. Moreover, matings between close kin are rare in one population examined and should not have a large effect on the per generation increase in the inbreeding coefficient. To complete our review of the wandering albatross case study, we propose new perspectives about inbreeding avoidance mechanisms and the potential effect of purging. We suggest that the low genetic diversity in this species has limited negative inbreeding-related effects. This review shows that understanding inbreeding dynamics in long-lived species is a complex issue and several aspects beyond inbreeding–fitness component correlations need to be considered.

4.3 Introduction

In theory, inbreeding is a relatively simple biological phenomenon, expressed as the probability that two homologous alleles at any given gene within a diploid organism are identical by descent. This probability (F) is non-zero in populations of finite size, thus all natural populations experience some level of inbreeding. In contrast, the genetic bases of inbreeding depression, namely the decline in fitness of inbred populations or individuals, are quite complex and their assessment requires the estimation of many parameters (Lynch 1991). Inbreeding depression depends on the genetic architecture of traits (Crow and Kimura 1970; Charlesworth and Charlesworth 1999), population genetic parameters (Glémin *et al.* 2003; Theodorou and Couvet 2006), interactions between inbreeding and the environment (Pray *et al.* 1994), and possibly gene expression (Kristensen *et al.* 2005). Not surprisingly, the significance of inbreeding depression in natural populations is still vigorously debated (e.g. Saccheri *et al.* 1998; Elgar and Clode 2001; Frankham 2001; Jamieson 2007; Reed 2007).

Although inbreeding depression does occur in natural and captive animal populations (Ralls *et al.* 1988; Ballou 1997; Crnokrak and Roff 1999; Frankham *et al.* 2002), recently a number of studies have reported low levels of nuclear genetic diversity in a number of species with no obvious sign of impairment of population viability (Visscher *et al.* 2001; Hoffman and Blouin 2004; Milot *et al.* 2007; Johnson *et al.* 2009), and even spectacular recoveries following bottlenecks (Wynen *et al.* 2000). This suggests that selective regimes associated with specific population histories, mating systems or life histories might confer those species some ‘immunity’ against the inbreeding consequences expected from their low diversity. Purging of deleterious alleles may be involved (Crnokrak and Barrett 2002) but its efficiency in natural populations has been questioned (Frankham *et al.* 2001). Moreover, the genetic load affects fitness and population viability differently depending on whether it is due to segregating or fixed detrimental mutations, within or between demes (Guillaume and Perrin 2006). Despite the substantial literature on inbreeding, currently no unified theory allows predictions of the joint evolution of equilibrium levels of genetic diversity (both neutral and nonneutral), mutation load, additive genetic variance, mating system and life history. Therefore, it is difficult to make

predictions about the expected consequences of the level of genetic diversity observed in a given population or species. This also represents a challenge for the interpretation of empirical levels of diversity in terms of conservation implications.

Understanding inbreeding dynamics in species that have maintained low levels of genetic diversity for some period of time may thus be challenging, particularly in long-lived iteroparous species because of their complex pedigree structure, the possibility for inbreeding effects to vary with age (Charlesworth and Hughes 1996), and limited opportunities to study them experimentally. Here, we document the case of one such species, the wandering albatross (*Diomedea exulans*). Albatross populations are likely to exhibit a high \bar{F} , i.e. the average individual inbreeding coefficient, for several reasons. First, nuclear genetic diversity is very low across the species' range and may never have reached values comparable to those exhibited by most other vertebrates since this species has diverged from a sister taxon (Milot *et al.* 2007), suggesting a history of inbreeding. Also these birds are highly philopatric (Milot *et al.* 2008), breed in small- to moderate-sized colonies (< 10 to a few thousand pairs; Tickell 2000) and show extensive generation overlap, all traits that may favour consanguineous matings. (Here \bar{F} should not be confused with another common definition of inbreeding, the correlation f between uniting gametes, as discussed later).

In this paper, we more specifically examine evidence for inbreeding and its effect in the wandering albatross and present some new data to assess whether the low genetic diversity in this species yields negative inbreeding effects. Following a report of the particular distribution of the reproductive success in the Crozet population, we tested the hypothesis that reproductive success decreases as genetic similarity increases between mates. We also examined the frequency of mating between close kin in this population to assess its effect on the inbreeding coefficient. Overall, empirical evidence limits inference about the impact of low genetic diversity in wandering albatrosses. We propose new hypotheses about the dynamics of inbreeding in this long-lived species, grounded in recent literature. Our perspectives point to several exciting aspects that could be studied in long-lived species.

4.4 Empirical evidence for inbreeding and its effect in albatrosses

4.4.1 Genetic similarity vs. reproductive success

In wild populations, it is difficult to estimate the set of genetic parameters (e.g. additive, dominance and epistatic effects) necessary to uncover the mechanism relating inbreeding to fitness. An indirect approach is to measure empirical correlations between F and fitness components. When pedigree data are not available to measure F , molecular markers can be used to obtain substitutes such as heterozygosity. Although the capacity to detect inbreeding from molecular markers has been challenged (Balloux *et al.* 2004; Slate *et al.* 2004), Dasmahapatra *et al.* (2008) suggest that large predators or insular species (two characteristics of albatrosses) may be ideal systems to apply this approach. Thus, two non-exclusive hypotheses have been tested so far in albatrosses. The first one states that inbred adults (with high F) show an intrinsically reduced capacity to fledge a chick ('parental quality' or 'inbred parent' hypothesis) (note that clutch size = 1 in albatrosses). The second hypothesis stipulates that mating between genetically related partners directly impairs offspring viability ('parental relatedness' or 'inbred offspring' hypothesis). Burg (2000) tested both hypotheses in three albatross species from Bird Island, South Georgia. She found no support for the former but some for the latter. Specifically, she reported a weak but increasing trend in fledging success with decreasing relatedness between mates (as estimated with six microsatellites). The trend was significant only in one species, the wandering albatross.

These same three datasets were re-analysed by Amos *et al.* (2001) who used two other substitutes for F , internal relatedness (IR) and standardized heterozygosity (SH), to test the inbred parent hypothesis. They found an increasing trend in reproductive success with decreasing IR and increasing SH. The trend was stronger (and significant) when fledging success was used as the fitness component than when hatching success was used. As stated by these authors, this "implies that parental 'quality' is better reflected in a bird's ability to guide chicks through to fledging than simply in the ability to lay fertile eggs". Their analyses also showed that the relationship between IR and fledging success was not driven by a small number of highly inbred parents but hold for the whole range of IR

values. Since the reproductive performance did not reach a peak at some intermediate IR value but increased steadily with decreasing IR, there was no evidence for outbreeding depression (Amos *et al.* 2001). Selection may apparently favour the assortment of maximally dissimilar mates and not only the avoidance of close inbreeding. Moreover, wandering albatross pairs composed of two parents each having an IR close to the average performed better than those with one inbred and one outbred parent, stressing the importance of having two parents of good quality in this species with obligate biparental care (Amos *et al.* 2001). Although significant, the relationship between IR and fledging success was weak (explaining < 5% of the variance). Finally, and similarly to Burg (2000), Amos *et al.* (2001) reported a nearly significant effect of relatedness between the parents on fledging success, marginally supporting the inbred offspring hypothesis.

4.4.2 Mating between close relatives

In another population of wandering albatrosses on la Possession Island in the Crozet archipelago, Bried *et al.* (2006) assessed the opportunities that close relatives have to mate together, and whether such matings do indeed occur. In the 2001–2002 breeding season, there were 377 pairs on the island. Out of the 754 adults, 722 were identified by their leg band allowing the authors to retrieve their individual capture histories (Weimerskirch and Jouventin 1987). Among these birds, 269 (35.7 %) had at least one close relative, i.e. an offspring, parent, sibling or half-sibling, breeding on the island during the same season. All but three dyads between close relatives involved two birds nesting in the same colony. Nevertheless, these dyads represented only a very small proportion of all possible dyads, ranging from 0.15 % to 0.58 % in the three colonies on la Possession. Yet, this proportion differed significantly among colonies and increased with decreasing colony size (Bried *et al.* 2006).

Within this relationship structure on la Possession in 2001–2002 and the limits of pedigree data, Bried *et al.* (2006) discovered a single case of consanguineous mating (parent × offspring). This result was not significantly different from the random pairing expectation. Therefore, the authors concluded that if “mating is random within colony, then chances for consanguineous matings [i.e. between close relatives] are small”. Hence,

random mating appears sufficient to limit inbreeding. In addition, based on microsatellite data for 75 breeding pairs from two colonies at la Possession and one (Pointe Morne) from the Kergulen archipelago, albatrosses did in fact appear to be randomly paired with respect to genetic relatedness within colonies (Bried *et al.* 2006). However, these authors did not examine the reproductive success of pairs of various degrees of relatedness and no inference about inbreeding depression was made.

In socially monogamous species, another way to avoid inbreeding than selecting an unrelated mate is to engage in extra-pair relationships. For example, the incidence of extra-pair fertilization (EPF) in shorebirds was significantly correlated with genetic similarity between social mates (Blomqvist *et al.* 2002). Jouventin *et al.* (2007) examined this possibility in wandering albatrosses from la Possession and from the Pointe Morne colony. Females that were more genetically related to their social mate were not more likely to have an extra-pair chick. Neither did the risk for a male of being cuckolded depend on his relatedness with his mate. Moreover, no other factor including age, breeding experience or fecundity explained the incidence of EPFs. Apparently, female wandering albatrosses do not seek EPFs but males perform them opportunistically, forcing females to copulate. All chicks assessed in Jouventin *et al.*'s (2007) study eventually fledged and no difference in heterozygosity was found between the legitimate and extra-pair chicks.

4.5 New data

We now briefly present some new data for la Possession. We aimed at testing the inbred offspring hypothesis following the report by Weimerskirch *et al.* (2005) of the particular distribution of the reproductive success in this population. On average, a pair will successfully fledge an offspring in three breeding attempts out of four. Lifetime reproductive success is bimodal. Most pairs (>85%) do relatively well, fledging an offspring at least 60% of the time, with the class of pairs successful in 90–100% of attempts being the best represented. On the other hand, very few pairs succeed in fewer than 60% of reproductive attempts, except for a small group that always fail. This strongly suggests that failure in the latter group is caused by a permanent 'pair effect'. If genetic, this effect could

result from the mating between related partners (inbred offspring hypothesis). Noticeably, a linear relationship between fledging success and internal parental relatedness, as uncovered by Amos *et al.* (2001) for the Bird Island population, cannot explain in itself the shape of the breeding success distribution observed at la Possession.

We thus tested the inbred offspring hypothesis for the population from la Possession. We sampled pairs for which the full or partial breeding history is known from long-term monitoring (Weimerskirch and Jouventin 1987; Weimerskirch *et al.* 2005) and estimated the genetic similarity between mates using molecular markers. Because of the need to obtain estimates based on genome-wide data and therefore to use a large number of markers (Balloux *et al.* 2004; Slate *et al.* 2004), AFLPs offer perhaps the best option for non-model species (Bensch and Åkesson 2005; Dasmahapatra *et al.* 2008), especially for those exhibiting low levels of genetic diversity. Whole genomic DNA was extracted and polymorphic AFLP markers were generated as described in Milot *et al.* (2007; 2008).

4.5.1 Measures of genetic similarity and breeding success

Two measures of genetic similarity were used: the proportion of AFLP markers for which mates had identical phenotypes (presence or absence of a fragment), which estimates the kinship of two individuals, and Wang's (2004) phenotypic similarity-based (SM) estimator of relatedness for dominant markers. The former was shown to correlate significantly albeit moderately with pedigree-based relatedness (Dasmahapatra *et al.* 2008) but its sampling properties are unknown. The latter is slightly biased, although it was shown to be more precise and more robust to sampling effects than other estimators for dominant markers (Wang 2004).

Three measures of breeding success routinely employed in avian studies were used: hatching success of pairs that produced an egg, fledging success of pairs whose egg hatched, and total success, i.e. whether or not a fledgling was produced by a pair that produced an egg in a given breeding episode.

4.5.2 Reproductive success model description

We used generalized linear models to test for the effect of genetic similarity between mates on breeding success. In a first model, the proportion of successful attempts per pair was used as the dependent variable (total: 160 pairs) and similarity as the independent variable. Specifically, we applied a Poisson regression with an offset to account for the unequal number of observations per pair. We included a quadratic effect for genetic similarity as this was suggested by the distribution of reproductive success at la Possession. Because fertility and breeding success vary nonlinearly with age in albatrosses (Weimerskirch 1992; Weimerskirch *et al.* 2005; Angelier *et al.* 2007), variation in lifetime breeding success among pairs could arise partly because birds from different pairs do not start breeding at the same age. Thus, in a modified model run with the subset of pairs for which this information was available (i.e. when adults had been banded as chicks), we also included the mid (average) age of the two parents at first breeding (age was not entered separately for both sexes because of collinearity due to assortative mating by age (Jouventin *et al.* 1999)). Age and inbreeding can interact as shown recently in sparrows (Keller *et al.* 2008), thus we included this interaction in our model (i.e. using again the mid age of parents at first breeding). Age-by-inbreeding interactions can take different forms. From senescence theory, inbreeding effects should either increase or remain stable with age (Charlesworth and Hughes 1996) whereas the reverse is expected if breeding experience reduces the detrimental consequences of inbreeding. Experience could not be accounted for directly. This is because each reproductive attempt used to calculate the success of a pair occurred necessarily at a different time, implying that the level of experience of the pair was not constant. Nonetheless, the average success of a pair for which we had more observations could be different than for a pair with fewer observations because the former has gained more experience over the years. Consequently, we used the number of reproductive episodes of a pair as a crude proxy for experience.

In a second model we used the outcome (success, failure) of each reproduction (total: 832 pairs \times breeding attempts) as a binary dependent variable in a logistic regression. Pair identity was entered as a random effect. We entered the rank of the breeding episode for the specific pair: the first reproductive attempt of a pair had rank 1, the second had rank 2, and so forth. This allowed to control for experience and to test for birth-rank specific

inbreeding effects (e.g. Boisvert and Mayer 1994). We also included the mid age of parents for the reasons invoked above. Calendar year was entered in preliminary models as a proxy for temporal environmental heterogeneity, either as a fixed effect (to reflect a trend such as global warming) or as a random effect (to account for environmental stochasticity). In all cases year had no significant influence on the reproductive success, a result not unexpected given the low interannual variation in reproductive success documented for this species (e.g., Delord *et al.* 2008). All analyses were conducted with the SAS statistical package v.9.1 (SAS Institute). The inclusion of all possible ranks (maximum = 20 breeding attempts) led to convergence problems. Thus, in models including this term, we limited the analysis to 365 breeding attempts of rank 1 to 5, inclusively (i.e. breeding attempts having rank > 5 were not used). Treating rank as a covariate instead of as a factor did not lead to qualitatively different results.

4.5.3 Model results

For all albatross pairs, values of the proportion of identical AFLP phenotypes between mates were high (average: 81 %) and covered a small fraction (67–94 %) of the maximal theoretical range for kinship coefficients (0-100 %; Figure 4.1). Values of Wang's (2004) SM estimator were centered around zero, as expected for a measure of genetic relatedness. The saw shape of this distribution illustrates that some values of relatedness are impossible (or rarely realized) with this particular dataset (Figure 4.1). Essentially, this situation is due to the small number of informative markers, thereby limiting the number of relatedness values that are possible. Nevertheless, SM values covered a large fraction of the maximal theoretical range (i.e. -1 to 1). This is because relatedness estimators provide a measure of the degree of genetic similarity between two focal individuals *relative* to a random dyad drawn from the population (see Hardy 2003 for a theoretical treatment of relatedness vs. kinship measures). The average total breeding success was 79.6 ± 25.1 %, within the range usually reported for this population (Weimerskirch *et al.* 2005; Delord *et al.* 2008). Hatching success was 86.0 ± 22.7 % and fledging success was 91.0 ± 17.1 %.

No significant relationship was found between measures of genetic similarity and pair breeding success, either with the complete or with reduced models. The latter included

models with no interactions and/or no quadratic effects, or with one or more parameters (age, experience) excluded. Neither were other terms significant. As an example, Table 4.1 shows the results of the complete model for total success against the proportion of identical AFLP phenotypes. In a comparison with the Akaike Information Criterion (AIC), the null model (intercept only) was chosen (Table 4.2). Likewise, when the success of each reproduction was treated as a binary variable (second model), no effect of genetic similarity was detected in the full (see Table 4.3 for an example) or reduced models. However, a significant quadratic effect of age was found in all models where this term was included. This is in agreement with previous findings for this population (e.g. Weimerskirch *et al.* 2005).

4.5.4 Per generation increase in \bar{F}

We retrieved from the demographic database (Weimerskirch and Jouventin 1987) the pedigrees of all chicks born between 1966 and 2006. In total we identified 580 cases of birds with both parents and all grand-parents unambiguously known. This subset of pedigrees allowed us to check for mating events between close relatives, i.e. full sibs, half sibs or parent–offspring. We found a single case of an inbred offspring born to half sibs. Unfortunately, it was not possible to test whether this low incidence of inbred mating is significantly different from zero because the data required to do so is not available (e.g. the local distribution of potential partners at the time of mate choice, as well as their degree of relationship with each other). Assuming that the grand parents used in this analysis were not inbred themselves and that they did not share common ancestors, this offspring would have an inbreeding coefficient of $F = 0.125$. Likewise, all other offspring examined would have an $F = 0$. Thus, an estimate of the per generation increase in \bar{F} in this population would be $0.125/580 = 0.00022$. However, the assumption that individuals in the reference generation (i.e. the grand-parents) are neither inbred or related is unrealistic. Hence, the value of 0.00022 does not account either for inbreeding accumulated historically to the grand-parental generation or for mating between more distantly related individuals. The latter are likely to be much more common than sib, half sib or parent–offspring matings in an insular albatross population that is almost closed to immigration (see Milot *et al.* 2008

for a review of migration in this species). Nevertheless, if we view this value as an estimate of the per generation increase in \bar{F} that is due to mating between close relatives, *regardless* of more remote ancestry, then in terms of genetic drift, this increase corresponds to that expected in an ideal population having an inbreeding effective size (N_{ef}) of 2315 individuals in the parental generation (using the classic equation $N_{ef} = 1/2(1 - [1 - \bar{F}_t]^{1/t})$, where \bar{F}_t is the increase in the average inbreeding coefficient over t generations; Templeton 2006). Comparatively, a total (N) of about 2600 albatrosses contributed to the reproduction at la Possession between 1982 and 1999 (HW, unpublished data), i.e. approximately one albatross generation (Milot *et al.* 2008). This comparison is of course very crude because the estimate of N_{ef} relies on a single case of half sib mating, and the pedigrees used in the analyses are assumed to represent a ‘typical’ albatross generation while they may not. However, we used it here simply to demonstrate that in a species like the wandering albatross, matings between close kin may not cause the N_{ef} / N ratio to deviate much from one and thus should not contribute substantially to the per generation increase in \bar{F} .

Overall, the new data reported here do not provide additional evidence for inbreeding depression in the wandering albatross and confirm the previous finding about the rarity of mating between close kin.

4.6 Discussion and perspectives

With the data currently available, some limited inferences can be drawn about inbreeding and inbreeding depression in wandering albatross populations. We found no relationship between two measures of genetic similarity and reproductive success. It is quite possible that this represents a real biological pattern. Unfortunately, a lack of resolution from the markers cannot be ruled out so our results must be interpreted with caution. Among the 47 markers used, 18 were present either at low (< 5 %) or high (> 95 %) frequencies in this species, leaving 29 ‘polymorphic’ markers under the standard 5–95 % criterion. This number of AFLPs is unlikely to yield a strong correlation between molecular estimates and true relatedness values (Dasmahapatra *et al.* 2008). Unfortunately, the birds for which we had good pedigree information were not the same as those for which we had molecular

data. Therefore, we could not estimate the correlation between pedigree- and molecular-based relatedness. Attempts to increase the number of polymorphic markers were limited by the extremely poor genetic diversity in the wandering albatross. Hence, we needed to generate ~700 AFLPs in order to find these 47 polymorphic markers (see Milot *et al.* 2008). Further increasing the number of markers was constrained by costs and time.

A lack of support for the inbred offspring hypothesis is also expected if inbreeding effects occur at a different life stage than those examined here. For instance, offspring fitness may be reduced later in life (Helgason *et al.* 2008). Alternatively, the effects of inbreeding depression may occur for a short period of early life (e.g. few days, Ballou 1997) so that fitness components determined over longer time intervals such as total or fledging success may fail to recover a strong signal of inbreeding depression.

Nevertheless, other evidence from Amos *et al.* (2001), Bried *et al.* (2006) and this study provide insights about two inbreeding-related aspects: 1) the frequency of mating between close relatives and its effect on \bar{F} ; 2) the support for the inbred parent hypothesis.

4.6.1 System of mating and inbreeding coefficients

The rarity of matings between close kin is not unexpected. In a random mating population such mating events are expected to be rare, provided the operational sex ratio is balanced (a reasonable assumption for wandering albatrosses; Weimerskirch *et al.* 2005) and the number of breeders is not too small (Wang 1997). Moreover, active mate choice in albatrosses probably leads to fewer matings between close kin than under a random mating scheme (Bried *et al.* 2006), thus favouring some avoidance of inbreeding ($f < 0$). However, Bried *et al.*'s (2006) view that “this mating strategy is not risky in terms of decreased breeding success or offspring fitness [because consanguineous matings are rare]” does not account for ancestral inbreeding. As shown theoretically by Wang (1997) and found empirically here, close kin mating contributes very little to the per generation increase in \bar{F} , because they only slightly modify N_{ef} . For instance, in a population with 300 males and 300 females (i.e. the approximate number of annual breeding pairs at la Possession in 2005;

Delord *et al.* 2008), excluding only full and half sib matings changes N_{ef} by less than 0.1% compared to a full random mating scheme (see equations 22 to 28 in Wang 1997).

Therefore, whether or not mating is random with respect to genetic relatedness in wandering albatrosses is unlikely to have much effect on the number of matings between close relatives. However, as found by Amos *et al.* (2001), selection favours mating among genetically dissimilar mates, i.e. the least related individuals in the Bird Island population. If this also holds for the la Possession population, then this selective pressure, together with high mate fidelity and low reproductive output in this species (a pair will fledge on average one chick every three years), may contribute to limit the variance in reproductive success among individuals and to maximize the number of lineages represented in the next cohort. In theory, the variance in the offspring number per individual will have a much larger effect on the effective size than avoidance of mating between close kin (Wang 1997). Nonetheless, some level of consanguinity is unavoidable in small endogamous populations because all individuals will eventually be related to each other to some degree. Thus, \bar{F} can become high even if $f < 0$ (Templeton 2006). This is likely the case for the wandering albatross, as suggested by the low nuclear genetic diversity observed in this species: estimates of \bar{F} based on the expected heterozygosity (H_e) at molecular markers (i.e. $\langle \bar{F} \rangle = 1 - H_e$) are approximately 0.60 and 0.97 for microsatellite and AFLP data, respectively (Burg and Croxall 2004; Dubois *et al.* 2005; Milot *et al.* 2007) (however these estimations based on identity-in-state assume no mutation and no homoplasy; Hardy 2003). So, whatever the mating system (value of f) it will not necessarily prevent \bar{F} from reaching high values. Nevertheless, it can still be advantageous for a bird to choose a mate that will minimize the F value of its offspring.

4.6.2 Mate choice and inbreeding avoidance

Although the offspring of outbred pairs enjoy a slightly higher reproductive success at Bird Island (Amos *et al.* 2001), current data do not tell us whether albatrosses have actually evolved behavioural mechanisms in response to such a selective pressure. This would imply the use of proxies by birds to evaluate the genetic similarity of potential mates. The

age difference between two individuals may be one such proxy (not to be confounded with the “mid age” of parents, as entered in the reproductive success models of section 4.5.2). In age-structured populations, mates of the same age may show lower co-ancestry than those of different ages when adults do not disperse (Ronce *et al.* 2000). This theoretical observation arises from the interweaving of genealogical links in endogamous populations. If inbreeding avoidance is selected for in albatrosses, this could favour mating between birds of similar age. This prediction has indeed been verified by Jouventin *et al.* (1999) for the Crozet population. However, these authors were not testing hypotheses about inbreeding *per se* but aimed to unravel the criteria involved in mate choice. They interpreted the assortative mating by age as a consequence of the residual reproductive values of young and old birds: recruits benefit from selecting a young mate; consequently, older unpaired (often widowed) birds are constrained to choose older mates. While this interpretation is sound, the potential effect of co-ancestry on assortative mating by age needs to be considered as well.

Another mechanism by which individuals could avoid genetically related mates is through kin recognition. For instance, shorebirds are probably able to recognize not only first-order relatives but more remote kin (Blomqvist *et al.* 2002). Olfaction could serve to discriminate kin in the Procellariiformes (Nevitt 2008), the order to which albatrosses belong. However, this ability must also rely on the existence of some allelic diversity, for instance at MHC loci (Milinski *et al.* 2005). Given the low genetic diversity within the wandering albatross, whether sufficient variation exists in this species is unclear. Yet, in another genetically depauperate insular animal population, the San Nicolás Island fox (*Urocyon littoralis dickeyi*), balancing selection maintains high MHC diversity (Aguilar *et al.* 2004), which points to a germane avenue for future research in albatrosses. Knowing whether albatrosses can assess their relatedness to conspecifics will be crucial to understanding several aspects of the mating system and the ecology of these birds. For instance, if kin recognition occurs, then this should limit the need for other inbreeding avoidance responses (e.g. dispersal, assortative mating by age).

Finally, given the support for the inbred parent hypothesis found by Amos *et al.* (2001), avoiding an inbred partner is also potentially a motivation for selective mate choice. Variation in body size and condition among wandering albatrosses (Weimerskirch *et al.*

2005; Blanchard *et al.* 2007) may partly reflect differences in intrinsic quality (e.g. Blums *et al.* 2005) and perhaps serve as cues for mate selection. Inter-individual differences in quality are also suggested by the higher survival of successful than failed breeders after a reproduction event, and by the higher probability that individuals coming back after a successful breeding attempt will again breed more successfully than those that experienced a breeding failure (Gauthier *et al.*, submitted). Whether inbreeding may underlie some of this variation is however unknown.

4.6.3 Optimal outbreeding

An intermediate level of outbreeding may be optimal as too much outbreeding can interfere with the maintenance of locally coadapted gene complexes (Dudash and Fenster 2000). For instance, Helgason *et al.* (2008) found that mating between remote relatives confers greater fitness than those between unrelated individuals in another long-lived species, the human. Currently, molecular evidence does not support the hypothesis of outbreeding depression in albatrosses. However, the full range of relatedness estimators such as IR may represent a rather small range in F . As emphasized by Amos *et al.* (2001), their study may not “encompass a sufficiently large range of parental similarity values for negative outbreeding effects to become important”. This is also suggested by the high proportion of identical AFLP phenotypes that we observed between mates at la Possession. Thus, whether outbreeding depression can occur in the wandering albatross remains unknown in light of current evidence.

4.6.4 Purging of the genetic load

Although purging is sometimes invoked to explain an ‘apparent absence’ of inbreeding depression in species with limited diversity, assessing whether it may play a significant role in a natural populations is difficult for several reasons. First, purging is possible only if populations have previously developed a genetic load. This load is hard to quantify except in experimental populations. Moreover, whether new mutations are predominantly neutral, nearly neutral or more detrimental is still a major conundrum in evolutionary biology

(Ellegren 2008). This question is fundamental because the model of evolution will determine the importance of the genetic load due respectively to segregating and fixed detrimental mutations. Purging dynamics is not the same for these two types of load (see below). Second, individuals can express inbreeding avoidance responses, such as kin recognition and dispersal (Daniels and Walters 2000; Lehmann and Perrin 2003) which can interact with purging (Guillaume and Perrin 2006). Third, purging does not automatically imply a trend towards the complete elimination of deleterious alleles but a reduction in their frequency relative to an infinite population mating randomly and at mutation–selection equilibrium (Glémin 2003), which translates into a rebound of fitness after an initial decline due to inbreeding (Crnokrak and Barrett 2002). Therefore, even if purging occurs, it may not eliminate all inbreeding depression. Moreover, purging is not a steady characteristic of a population but, rather, it is realized in a particular environment (Ross-Gillespie *et al.* 2007).

Despite these caveats, recent theoretical work enables speculation about the plausibility of purging in the wandering albatross. Purging will be most efficient when it results from nonrandom mating (i.e. $f > 0$) (Glémin 2003). Within wandering albatross demes, the assumption that $f > 0$ may not be realistic for the reasons invoked previously. If, as hypothesized here, the mating system causes inbreeding avoidance ($f < 0$), this will slow down the increase in \bar{F} but will reduce the efficiency of purging (Templeton 2006). On the other hand, population genetic structure ($F_{st} > 0$) will increase inbreeding levels (i.e. Wright's $F_{it} > 0$) within demes relative to the whole metapopulation, creating conditions for purging at the metapopulation level. However, wandering albatross populations exhibit nearly no population structure (Burg and Croxall 2004; Milot *et al.* 2008). Consequently, current evidence suggests that the requirements for purging by nonrandom mating may not be met in this species.

Purging may also be caused by genetic drift and it will then be mostly efficient over a specific range of population size and for alleles with intermediate to strong effects (Glémin 2003). In all cases, both types of purging are expected to occur only above a minimal population size (which is smaller for purging by drift) (Glémin 2003). Overall, theoretical results indicate that mildly deleterious mutations are likely to persist longer in small populations because purging is less efficient or even ineffective against them.

Therefore, due to segregating mild mutations some inbreeding depression can be expected even in historically inbred populations. This is supported by the weak but significant relationship between IR or SH and reproductive success in wandering albatrosses (Amos *et al.* 2001).

Owing to drift, very mildly deleterious mutations (e.g. selection coefficient $s \approx 0.01$) can reach fixation within demes or in the entire metapopulation (Bataillon and Kirkpatrick 2000; Glémin *et al.* 2003), in particular weakly recessive mutations (Guillaume and Perrin 2006). This drift load can be high enough to cause mutational meltdown in small populations (Lynch *et al.* 1995), especially in metapopulations (Higgins and Lynch 2001). However, this does not seem to be happening in the wandering albatross, considering that this species exhibits a similar or even higher reproductive success than other procellariiforms with much greater population sizes (e.g. Chastel *et al.* 1993; Chastel *et al.* 1995; Weimerskirch and Jouventin 1998). Possibly, their load of deleterious mutations with medium to strong effect is kept low by purging while the number of fixed mildly deleterious alleles is too low to affect the viability of populations, hypothetically leaving most of the negative inbreeding effects to segregating alleles. One way to get an indirect indication about the existence of a drift load within demes would be to look at the reproductive success of outcrosses (local \times migrant crosses) for evidence of heterosis (see below). In practice, though, this would be complicated with albatrosses because they are not amenable to crossing experiments; inference would need to be based on rare natural crosses between birds from different islands.

4.6.5 Variation in purging among individuals and families

An interesting hypothesis involves the possible effect of assortative mating on purging. Basically, if sexual selection favours the assortative mating of individuals according to their fitness, which is presumably correlated to their individual mutation load, this may create linkage disequilibrium among deleterious alleles (Blachford and Agrawal 2006). These alleles will be concentrated into a smaller number of offspring in the population than expected under non assortative mating, and their exposure to selection in inbred individuals will increase (through both homozygosity and linkage). Moreover, among-individual

differences in mutation load can be exacerbated if less fit individual also suffer higher mutation rates owing to condition-dependent efficiency in DNA repair processes (Agrawal and Wang 2008). Whether such a mechanism can occur in a long-lived species like the wandering albatross is unknown, yet it could partly explain the distribution of the breeding success at la Possession. Specifically, if detrimental mutations are concentrated in a few individuals who are forced to mate assortatively, we may expect some pairs to exhibit poor reproductive performance throughout their lives. Moreover, their poor performance would reinforce purging so that eventually most pairs should enjoy a relatively high success, as it is currently observed at la Possession.

Lineage history may represent another source of inter-individual variation with respect to mutation load. Populations of long-lived iteroparous species can exhibit very complex pedigree structures. Consequently, a given value of the inbreeding coefficient (F) can be realized in many different ways (i.e. paths). Therefore, opportunities for selection might occur more frequently in the lineage of an individual who is inbred because of consanguineous matings that took place many generations ago, rather than just one or a few generations ago. If so, individuals with similar F could exhibit variation in their sensitivity to inbreeding effects, as a result of differential purging. Experimental evidence for such differential purging was found in *Drosophila* (Ehiobu *et al.* 1989). Studies on a human population for which deep pedigree data exist suggest that the effect of inbreeding on child mortality may depend on how a particular F value is realized along a pedigree (Plassart 1997; Mireille Boisvert and Francine M. Mayer, in preparation). Small and historically inbred populations of long-lived species like albatrosses likely exhibit a high potential for such differential purging. Although this should not affect predictions about purging at the population level, perhaps it can weaken correlations between fitness components and inbreeding measures. Studying this question will be feasible only in species for which deep pedigree data are available, thus excluding wandering albatrosses at the moment. Nevertheless, this issue clearly deserves more investigation in the future.

4.6.6 Inbreeding and dispersal

It has long been proposed that dispersal can be a means to avoid inbreeding (Howard 1960; Bengtsson 1978) and some empirical studies support this hypothesis (Packer 1979; Wolff 1992). However, recent theoretical work suggests that inbreeding avoidance in itself is unlikely to be a strong incentive for dispersal (whether sex-biased or not), in particular when kin competition occurs (Perrin and Goudet 2001; Guillaume and Perrin 2006). On the other hand, drift can shift mildly deleterious alleles to fixation. Then migration will cause heterosis, as well as the conversion of drift load into segregating load, and can be selected for (Whitlock *et al.* 2000; Morgan 2002; Glémin *et al.* 2003). However, heterosis develops under a narrow range of mutational parameters and is unlikely to be significant when the number of demes is small (Glémin *et al.* 2003; Guillaume and Perrin 2006). This conclusion may hold for wandering albatrosses given the limited number of populations (Tickell 2000). Moreover, the very strong philopatry of this species suggests a high dispersal cost that probably limits the evolution of increased dispersal rates among islands (Milot *et al.* 2008). Furthermore, the lack of population genetic structure in this species suggests that heterosis should be weak. Therefore, incentive for increased (unconditional) dispersal rates between demes arising from inbreeding effects would be expected to be low.

Nevertheless, searching for a genetically dissimilar partner may prompt some individuals to disperse over short distances within demes (i.e. colony or island), that is, to disperse conditionally on the relatedness of neighbouring individuals. Although philopatry is the most frequent strategy in wandering albatrosses even at a small scale, short-distance dispersal, which presumably has a low cost for albatrosses, is rather frequent (Gauthier *et al.*, submitted). Interestingly, the Baie du Marin colony at la Possession exhibited a higher average relatedness for random dyads (microsatellite data) and a lower rate of philopatry than another colony on the same island, whereas relatedness between mates did not differ significantly between the two colonies (Bried *et al.* 2006; Gauthier *et al.*, submitted). Hence, small-scale dispersal decisions by birds might be partly motivated by their genetic similarity with neighbours.

4.7 Conclusions

Some species can definitively exhibit inbreeding depression because of low genetic diversity (e.g. Charpentier *et al.* 2008) but effects are not always clear cut (Cena *et al.* 2006). So, returning to our initial question: are albatrosses inbred and happy?

The consequences of low genetic diversity will be different whether one considers inbreeding depression due to segregating alleles within demes or to the fixation of deleterious alleles (drift load). For instance, genetically depauperate Asiatic lions suffer little within deme inbreeding depression but show signs of drift load due to historical inbreeding (Wildt *et al.* 1987; Ballou 1997). Frankham (2001) wrote that “Highly inbred populations surviving in nature are likely to be the few ‘successful’ remnants from many trials. Further, such populations have often survived in environments where threats are reduced.” If the first sentence is correct, this would suggest that wandering albatross populations are not ‘highly inbred’ in the classical sense, i.e. several ‘lucky trials’ descending from previously outbred populations. This hypothesis is supported by the recent evidence that low genetic diversity may have been a characteristic of these birds since the species first evolved (Milot *et al.* 2007). The second sentence of this citation is probably true for wandering albatrosses because they have few natural predators, and long life spans such as theirs are expected to evolve in habitats with low extrinsic mortality rates (Kirkwood and Austad 2000).

From theory, we expect deleterious mutations with moderate to strong effects to be purged rather efficiently in historically inbred populations. Therefore, a low genetic diversity may not be a major burden with respect to these mutations. However, mild mutations may accumulate in small populations and induce measurable inbreeding depression within demes, although some of these mild mutations will also be eliminated or reduced in their frequency (purging by drift). Consistent with these theoretical considerations is the uncovering by Amos *et al.* (2001) of a weak effect of segregating deleterious mutations in wandering albatrosses from South Georgia. Some mild mutations may become fixed and lead to a decline in the average population fitness. However, there is no obvious sign that this is occurring in albatrosses. Moreover, as shown by Guillaume and Perrin (2006), the risk of mutation meltdown strongly depends on the genomic mutation

rate. Interestingly, mutation rates are possibly lower in albatrosses than in other birds as found for the mtDNA cytochrome *b* (Nunn and Stanley 1998). This could decrease both the accumulation of genetic diversity (Milot *et al.* 2007) and of the mutation load.

In summary, a complete purge of the genetic load is perhaps unlikely to occur even in historically inbred species because the load affects fitness in various ways that depend on mutational parameters. However, we suggest that this load is rather benign in wandering albatrosses for reasons discussed throughout this paper. In addition, other factors such as assortative mating could boost purging. To be conservative, let's say that these birds are probably not too unhappy with their limited genetic legacy. However, most of these conclusions remain highly speculative and much investigation still needs to be done in order to understand inbreeding dynamics in a long-lived species like the wandering albatross. Our perspectives point to several exciting aspects that could be studied. Unfortunately, albatrosses are perhaps ideal organisms to inspire ideas about inbreeding dynamics in natural populations, but very bad subjects to test them! Their poor genetic diversity greatly limits the resolution of molecular markers, their longevity implies that deep pedigree data will not be available for a long time, and their life history and behaviour do not make them amenable to mating experiments. Thus, hopefully future theoretical developments or simulation tools will allow for better interpretation of observed levels of genetic diversity in species with life histories like albatrosses.

4.8 Acknowledgements

We are indebted to Catherine Bajzak for her enthusiastic help with statistical analyses. Gaétan Daigle and Olga Gordynska provided statistical support.

4.9 Tables

Table 4.1 The effect of genetic similarity between mates, pair experience and mid age of parents at first breeding on the total reproductive success of wandering albatrosses. The model was fit using a Poisson regression (in this case, the genetic similarity was estimated by the proportion of AFLP markers at which mates had identical phenotypes; squared terms designate quadratic effects). Number of observations used = 160.

| Term | Coefficient (SE) | Wald χ^2 | <i>P</i> |
|--|-------------------------|---------------------------------|-----------------|
| Genetic similarity | 4.453 (25.295) | 0.03 | 0.86 |
| (Genetic similarity) ² | -1.794 (15.675) | 0.01 | 0.91 |
| Experience | 0.112 (0.434) | 0.07 | 0.80 |
| Mid Age | 0.237 (0.253) | 0.88 | 0.35 |
| (Mid Age) ² | -0.004 (0.003) | 1.51 | 0.22 |
| Genetic similarity \times Experience | -0.169 (0.542) | 0.10 | 0.76 |
| Genetic similarity \times Mid Age | -0.149 (0.254) | 0.35 | 0.56 |

Table 4.2 Comparison of models for total reproductive success in wandering albatrosses using the Akaike Information Criterion (AIC). In this case, the genetic similarity was estimated by the proportion of AFLP markers at which mates had identical phenotypes ($n = 92$). The same model comparison structure was used for other measures of reproductive success and genetic similarity.

| Model ^a | Deviance | k^b | AICc ^c | ΔAICc^d | Akaike weight ^e |
|--|----------|-------|-------------------|-----------------------|----------------------------|
| GS ² , Nrep, Mid Age, GS \times Nrep, GS \times Mid Age (general model) | 28.60 | 7 | -280.60 | 10.33 | 0.003 |
| GS ² , Nrep, Mid Age, GS \times Mid Age | 29.23 | 6 | -284.51 | 6.96 | 0.014 |
| GS ² , Nrep, Mid Age, GS \times Nrep | 28.64 | 6 | -285.09 | 6.38 | 0.019 |
| GS ² , Nrep, Mid Age (no interactions) | 28.71 | 5 | -285.03 | 6.44 | 0.017 |
| GS, Nrep, Mid Age (no quadratic effect or interactions) | 28.92 | 4 | -287.01 | 4.66 | 0.045 |
| GS ² | 29.30 | 3 | -288.77 | 3.03 | 0.102 |
| GS (no quadratic effect) | 29.96 | 2 | -290.71 | 1.18 | 0.258 |
| Nrep, Mid Age | 29.96 | 3 | -288.10 | 3.70 | 0.073 |
| Intercept only (null model) | 30.27 | 1 | -291.94 | 0 | 0.466 |

^a GS = genetic similarity, Nrep = number of reproductive episodes of the pair, Mid Age = mid age of parents at first breeding; models with a quadratic term for genetic similarity also included a first-order term.

^b k = number of parameters estimated in the model.

^c AICc = AIC corrected for small n/k ratio [AICc = AIC + $(2k(k + 1)/(n - k - 1))$].

^d ΔAICc = difference between the AICc of a given model and the AICc of the preferred model (here the null model).

^e Akaike weight (w_i , range: 0 – 1) measures the strength of the evidence in favour of a model i relative to all other models ($w_i = e^{-\frac{1}{2}\Delta\text{AICc}_i} / \sum e^{-\frac{1}{2}\Delta\text{AICc}_i}$).

Table 4.3 The effect of genetic similarity between mates, mid age of parents and rank on the outcome of a reproductive attempt by wandering albatrosses. Total success, i.e. whether of not a fledgling was produced in a particular attempt, was modelled in this case. The model was fit using a logistic regression (in this case, the genetic similarity estimated by the proportion of AFLP markers at which mates had identical phenotypes; squared terms designate quadratic effects). The effect for each birth rank from 1 to 5 is shown. Number of observations used = 365.

| Term | Coefficient (SE) | F | P |
|--|-------------------------|----------|----------|
| Genetic similarity | 0.456 (72.764) | 0.00 | 0.999 |
| (Genetic similarity) ² | 2.503 (43.750) | 0.00 | 0.954 |
| Mid Age | 1.161 (0.610) | 3.62 | 0.058 |
| (Mid Age) ² | -0.022 (0.006) | 14.30 | < 0.001 |
| Rank ^a | — | 1.15 | 0.335 |
| Genetic similarity × Mid Age | -0.478 (0.637) | 0.56 | 0.453 |
| Genetic similarity × Rank ^b | — | 1.07 | 0.372 |

^a coefficients were estimated for each rank and are not reported here (none significant).

^b coefficients were estimated for each genetic similarity × rank and are not reported here (none significant).

4.10 Figures

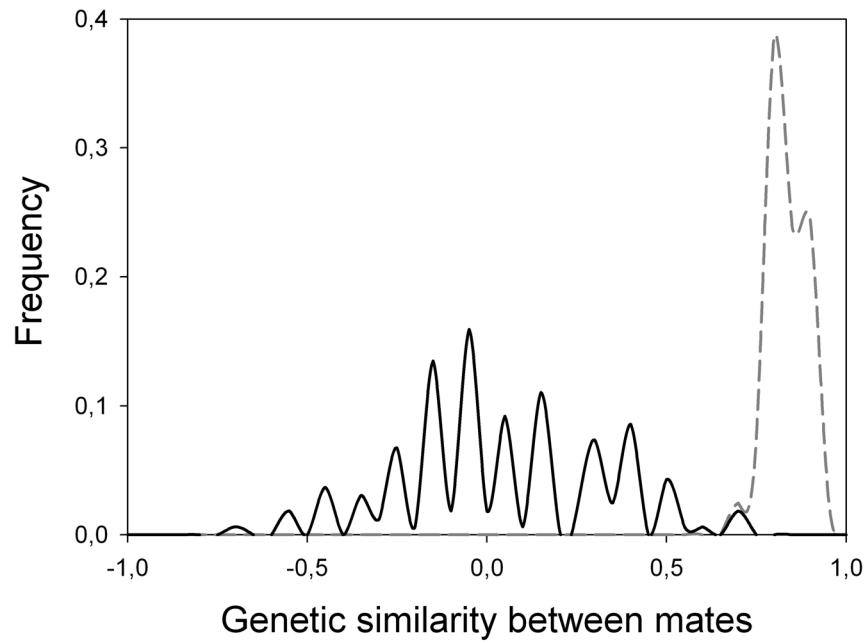


Figure 4.1 Distribution of the estimates of genetic similarity between mates. The dashed grey line shows the proportion of AFLP markers for which mates had identical phenotypes (presence or absence of a fragment). The solid black line shows Wang's (2004) SM estimator for dominant markers. The saw shape of this distribution illustrates that some values of relatedness are impossible (or rarely realized) with this particular dataset (see text).

Chapitre 5. Accuracy of assignment tests and migrant detection: lessons from empirical datasets with different statistical power

Milot E, Dionne M, Weimerskirch H, Bernatchez L (manuscrit en préparation)

5.1 Résumé

De nos jours, les tests d'assignation populationnelle basés sur les marqueurs génétiques sont appliqués de façon routinière en biologie. Pour en arriver à des inférences correctes, il est essentiel d'évaluer la confiance que l'on peut avoir dans une série d'assignations obtenues avec un jeu de génotypes empiriques. Cependant, il ne semble pas exister de méthodologie standardisée pour ce faire, en particulier avec les méthodes dites de classification. Ces méthodes consistent à évaluer la probabilité de réalisation d'un génotype donné dans une série de populations de référence pour lesquelles on dispose d'information préalable sur la composition génétique. Il convient ici de considérer deux aspects importants : l'estimation du taux d'erreur d'assignation d'une part, et d'autre part la capacité des tests de distinguer les erreurs d'assignation véritables des individus migrants. Nous démontrons ici que ces aspects sont liés à la conformité des données empiriques aux prémisses des tests (p. ex. : exactitude des fréquences d'allèles, absence de migration, équilibre de liaison). Nous avons analysé deux jeux de données indépendants (Albatros hurleur (*Diomedea exulans*) et Saumon Atlantique (*Salmo salar*)) offrant une puissance différente. Nos résultats démontrent que le choix d'un seuil de confiance affecte le taux d'erreur de manière imprévisible et devrait donc se faire au cas par cas. Nous montrons également que le fameux test dit « d'auto-assignation » (*self assignment*) ne produit pas toujours une estimation fiable du taux d'erreur. Finalement, nous soulevons plusieurs points problématiques concernant la détection de migrants avec la méthode de ré-allocation ou le test d'exclusion. Les tests de classification impliquent plusieurs prémisses qui ne sont pas toujours rencontrées par les jeux de données empiriques, comme c'est le cas ici. En conséquence, une exploration préliminaire du comportement de la procédure d'assignation à l'aide de simulations est souhaitable, et ce, pour tout ensemble de génotypes auquel on prévoit appliquer ce type de méthode.

5.2 Abstract

Nowadays, population assignment tests based on genetic markers are routinely used in biological investigations. However, a critical question for correct inference is whether a set of assignments obtained for the dataset at hand is accurate. There is a lack of standardized ways to address this issue, in particular with classification methods. These involve the assessment of the probability of a given genotype in a set of reference populations for which baseline genetic data exist. Two critical aspects to consider are the estimation of assignment error rates and the ability to tell apart true errors from migrants. Here, we show that these aspects relate to how test assumptions (e.g. accuracy of allele frequencies, no migration, linkage equilibrium) are met by empirical data. We analysed two independent datasets (wandering albatros (*Diomedea exulans*), Atlantic salmon (*Salmo salar*)) with different assignment power. Our results show that the choice of a confidence threshold affects the error rate in unpredictable ways and should be done on a case-by-case basis. We also illustrate that the so-called ‘self assignment test’ may not provide reliable estimates of error rates. Finally, we point out to several challenging issues related to migrant detection using re-allocation and exclusion tests. Classification tests entail a number of assumptions which may not be met by empirical datasets. Therefore, for any empirical set of genotypes, some preliminary exploration of the assignment procedure behaviour with simulations is desirable.

5.3 Introduction

Identifying the geographic origin of individuals is a prerequisite to address a number of biological questions, such as assessing demographic connectivity among populations (Bennetts *et al.* 2001) or fitness differences between migrants and residents (e.g. Garant *et al.* 2005). Until recently, observing (and marking) an organism at its first stage of life was often required to identify its natal ground, particularly in highly mobile species. The advent of molecular markers has brought an alternative to such observational data, through the use of population assignment tests (Davies *et al.* 1999). These tests take advantage of the ‘permanent marking’ naturally supplied by the genotype of an individual.

Population assignment tests developed so far can be broadly classified in two types: clustering and classification methods (reviewed in Manel *et al.* 2005). The first type involves the identification of genotype clusters in accordance with some set of assumptions and generally without prior information about the delimitation of populations, and the concomitant assignment of individuals to these clusters (Pritchard *et al.* 2000; Dawson and Belkhir 2001; Corander *et al.* 2003; Corander and Marttinen 2006; Huelsenbeck and Andolfatto 2007). Classification methods involve the assessment of the probability of a given genotype in a set of reference populations for which baseline genetic data was collected (Paetkau *et al.* 1995; Rannala and Mountain 1997; Cornuet *et al.* 1999; Duchesne and Bernatchez 2002; Baudouin *et al.* 2004; Paetkau *et al.* 2004; Duchesne and Bernatchez 2007). Basically, each individual is assigned to the population where its genotype fits best according to some criterion (i.e., frequency- or Bayesian- based likelihood).

Both simulations and empirical studies have been used to assess the relative performance of the various assignment methods (Cornuet *et al.* 1999; Manel *et al.* 2002; Berry *et al.* 2004; Paetkau *et al.* 2004; Evanno *et al.* 2005; Hauser *et al.* 2006; Latch *et al.* 2006; Waples and Gaggiotti 2006). These studies provide useful information for choosing a specific method to apply to an empirical dataset. However, once the method is chosen, another crucial question is whether a set of assignments obtained for the dataset at hand can be trusted. Unfortunately, a quick scan of the literature is sufficient to appreciate the lack of a standardized way to address this issue. This is particularly true for classification methods, which have recently gained in popularity following the development of softwares to

analyse codominant (WHICHRUN, Banks *et al.* 2000; GENECLASS2, Piry *et al.* 2004) and dominant (AFLPOP; Duchesne and Bernatchez 2002) marker data.

With the classification approach, one can either attempt to identify the natal population of individuals for which no clue exists about their putative origin (e.g., mixed sample assignment), or alternatively to re-assign individuals sampled in baseline (source) populations. These two procedures are respectively referred to as *allocation* and *re-allocation* by Duchesne and Bernatchez (2007) and we will adopt this terminology herein. Re-allocation is routinely employed to estimate assignment error rates (the so-called self assignment test): it is assumed that the true origin of individuals is the baseline population where they were sampled, thus individuals genetically misallocated to a ‘wrong’ population are viewed as assignment errors. The result of the test then serves to validate the allocation of individuals whose origin is unknown. The specific problem of detecting migrants in baseline populations is a special case of ‘classification’ that may or may not involve the use of re-allocation. Typically, an exclusion test (Rannala and Mountain 1997; Cornuet *et al.* 1999) is performed to identify those individuals that are improbable in their sampling population. These individuals are ‘excluded’, i.e. considered as immigrants with a probability α of making a type I error. These putative migrants can then be re-allocated to other populations, although several authors do omit this second step. Alternatively, one can omit the exclusion step and re-allocate directly all individuals to the different baseline populations. This amounts to do a self assignment test except that misallocated individuals are considered as migrants, not errors.

Classification methods have been applied to empirical data in very diverse ways each with their own merits (e.g., Cegelski *et al.* 2003; Fernando *et al.* 2003; He *et al.* 2004; Wofford *et al.* 2005; Ciampolini *et al.* 2006; Frantz *et al.* 2006; Burg 2008). However, this multiplicity may have led to some confusion about the proper use of these methods. For instance, investigators usually seek a balance between power and errors by accepting an assignment or an exclusion only if it meets a pre-selected threshold (e.g. a α level for type I error or a preset log of odds (LOD) score). A given threshold assumed to be sufficiently stringent is often selected but how this choice affects the outcome of the tests is not always examined in empirical studies. This issue is of concern when considering, as pointed out by Waples and Gaggiotti (2006), that the number of migrants detected with exclusion tests

depends on the statistical threshold selected. Likewise, the LOD score threshold used in population allocation can greatly affect the outcome of the test (e.g. Roques *et al.* 1999). Contrary to what is sometimes claimed, a LOD score does not correspond to the probability of correct assignment (see Bernatchez and Duchesne (2000) for a formulation of this probability). Moreover, the true number of errors may be far from that expected according to the selected statistical threshold (see Paetkau *et al.* (2004) for an assessment of this problem with exclusion tests). Another problem is to tell apart true errors from migrants that may be present among the misallocated individuals in re-allocation tests. As shown here, these issues relate to how test assumptions are met by empirical data.

Several factors can affect the conformity of a dataset to test assumptions (see Methods for some of these assumptions) and, more generally, the assignment success. These include the number of markers available and their allelic diversity, accuracy of gene frequency estimates, missing alleles, sample size, the level of population genetic diversity and structure, the number of baseline populations considered, the existence of unsampled source populations, and coancestry among individuals (Bernatchez and Duchesne 2002; Manel *et al.* 2002, 2005; Guinand *et al.* 2004, 2006; Paetkau *et al.* 2004; Hauser *et al.* 2006). Simple simulations based on re-sampling and cross-validation procedures (Duchesne and Bernatchez 2002; 2007; Guinand *et al.* 2004) can provide a mean both to estimate the expected number of assignment errors and to detect departures from test assumptions.

In this study re-allocation tests were conducted on two independent datasets expected a priori to represent different levels of assignment power. We also did Monte Carlo simulations to assess re-allocation errors rates. Our specific goals were i) to document how the number of re-allocated individuals and the expected number of errors change with the statistical confidence threshold chosen when dealing with a specific empirical dataset; ii) to compare the behaviour of the (re-)allocation procedure in two data sets with different levels of genetic differentiation between baseline populations; iii) to evaluate the validity of the self assignment test as a means for assessing assignment error rates. Although our primary focus was on the direct re-allocation method (i.e. with no prior exclusion step), we also conducted analyses using exclusions tests to compare the result of both approaches when the purpose is to detect migrants.

5.4 Datasets

5.4.1 Wandering albatross: weak population differentiation and low expected power

Recently, Milot *et al.* (2007, 2008) uncovered an extremely low genetic diversity and weak population structure at AFLPs in a pelagic seabird, the wandering albatross (*Diomedea exulans*). Three archipelagos (Crozet, Kerguelen and Prince Edward) located in the southern Indian Ocean and one (South Georgia) in the southern Atlantic Ocean were sampled, altogether covering most of the species' range. An analysis of molecular variance indicated that only a very small and non significant proportion of the genetic variance (0.8%, $P=0.1$) was partitioned among archipelagos. F_{ST} values between 45 pairs of colonies were all smaller than 0.027 (10 colonies sampled). Only three of these values were significantly greater than zero after applying a correction for multiple tests. Moreover, an analysis done with STRUCTURE (Pritchard *et al.* 2000) did not reject the hypothesis of a single genetic cluster. An initial objective of this study was to perform re-allocation tests in order to identify natal dispersers (migrants) among colonies/islands. However, given the near absence of genetic structuring within the species, performing such tests would not have been justified. Still, albatross AFLP data provide an opportunity to explore the limits of this approach and to obtain insights into its behaviour under conditions of very little genetic diversity and population structuring. Here, we used genotypic data from 338 albatrosses sampled in the locations aforementioned. The true geographic origin of 111 of them is known because they were banded as chicks (110 residents, one migrant from Crozet to Kerguelen); it is therefore possible to determine without ambiguity the validity of population assignments done for this subset of birds. We restricted our assignment tests to the largest geographic scale, i.e. archipelagos. Sample sizes were: Crozet = 161, Kerguelen = 144, Prince Edward = 17, South Georgia = 16. This unbalanced sampling design was originally due to the unequal numbers of colonies sampled in the different archipelagos. We conducted analyses both on full but also on reduced samples for Crozet and Kerguelen to balance sampling. Both settings led to qualitatively similar conclusions, yet tests done with the full dataset were more insightful, hence we only present the results for this set here. A total of 47 autosomal AFLP polymorphic markers were used in the analyses. However, only 29 of them showed substantial polymorphism (i.e. the presence of an

amplifying fragment in 5 – 95 % of individuals). Further details about sampling locations and the generation of AFLP data are given in Milot *et al.* (2007, 2008).

5.4.2 Atlantic salmon: moderate population differentiation and expected power

Dionne *et al.* (2008) examined the genetic structure in the Atlantic salmon (*Salmo salar*) across Eastern Canada. Fifty-one spawning rivers were sampled by angling and microsatellite polymorphism was quantified at 13 loci as detailed in Dionne *et al.* (2007; 2008). Most pairwise comparisons between rivers made with Weir and Cockerham's (1984) $\hat{\theta}$ estimator of F_{ST} were significant. In addition, seven genetic regional groups were identified, each one being composed of three to 18 rivers. Assignment tests suggested that migration among rivers from the same regional group or from different groups was of similar magnitude. Specifically, 9.2 % of the fish sampled were identified as immigrants with approximately half of them originating from a regional group different from the one to which their sampling river belonged to. In the current study, we used a subset of this data and focused on four neighbouring rivers located on the north shore of the Gulf of Saint-Lawrence in Québec: the Moisie, Natashquan, Saint-Jean and Watshishou rivers. Fifty adult salmon were sampled per river. The $\hat{\theta}$ estimator among these rivers varied between 0.013 and 0.033, which is representative of low to moderate levels of genetic differentiation within regional groups (Dionne *et al.* 2008). As such, this dataset is expected to convey moderate statistical power to perform assignment tests. We re-allocated fish locally to the four rivers, ignoring other rivers further away that could contribute genes through migration along the Gulf of Saint-Lawrence. Normally, ignoring the existence of other potential source populations can lead to allocation errors. Here it was interesting to determine whether our analyses would provide some indication of such a situation.

5.5 Assignment tests

5.5.1 Likelihood and exclusion probability

Before describing the re-allocation and simulation methods used in this study, it is pertinent to emphasize the distinction between the concepts of *likelihood* and *exclusion probability* within the framework of population assignment tests. The likelihood of a genotype is its probability of occurrence in a population conditional on some parameters characterizing the population (e.g., allele frequencies). The term likelihood underlines the fact that true parameter values are unknown and only estimates of them are available. For computational convenience, the log-likelihood is generally calculated rather than the likelihood. Here we used the ‘frequency-based method’ by computing the likelihood as the product of the observed population frequencies of the alleles (microsatellites; Paetkau *et al.* 1995) or genotype (AFLP; Campbell *et al.* 2003) that a given individual bears at each locus. The exclusion probability of a genotype is usually determined in three steps: first virtual genotypes are generated based on empirical allele, genotype or gametic frequencies in the candidate population and on some set of assumptions (e.g. Hardy-Weinberg and linkage equilibrium); second, the likelihood of each virtual individual in that population, or some derived statistic (such as a likelihood ratio, see Rannala and Mountain 1997) is calculated using the same method as for real individuals in order to approximate the likelihood distribution in the population; third, the exclusion probability of a real individual is determined by the proportion of simulated individuals having a lower likelihood than that focal individual. If this proportion is smaller than a specified α level, then the real individual is excluded, i.e. regarded as not born to the candidate population under consideration. Thus, while a likelihood value simply represents a measure of the ‘fit’ of a genotype in a population, an exclusion probability amounts to test formally the null hypothesis that an individual is from the population under consideration.

5.5.2 Re-allocation methods

As for several other assignment methods, those used in this study make the following assumptions: 1) population are at Hardy-Weinberg equilibrium; 2) no linkage

disequilibrium exists between markers; 3) sampling of genotypes is at random; 4) estimates of allele frequencies are accurate (e.g. sampling is adequate and no migrants are inadvertently included in frequency calculations); 5) all potential source populations have been sampled. (Assumption 4 is relaxed with Bayesian methods). The leave-one-out procedure was used, whereby a to-be-assigned individual was first removed from the sample, and allele (microsatellites) or fragment (AFLP) frequencies were recalculated from the remaining $n-1$ genotypes to evaluate the likelihood of the focal individual. This prevented biasing the results by increasing the likelihood of an individual in its own sampling population. In simulations, the leave-one-out procedure also serves as a cross-validation method (Guinand *et al.* 2004): the re-allocation errors are counted and the predictive power (percent of correct re-allocations) of the model (i.e. allele frequencies used for each population) is evaluated. The frequency of alleles/fragments that were not sampled in a given baseline population was set to 0.001 in order to avoid zero likelihood values.

Direct re-allocation

For each independent dataset, the likelihood of every sampled individual in all candidate populations was computed. Every individual was then re-allocated to the population where its genotype was the most likely, given that some confidence threshold was met. Namely, this threshold was set by specifying a minimal log-likelihood difference (MLD) that must be observed between the most likely and the second most likely candidate population in order to accept the re-allocation, otherwise the individual remained unallocated (Banks and Eichert 2000; Duchesne and Bernatchez 2002; 2007). This amounts to computing the log of odds ratio (LOD score) in the two best performing candidate populations and accepting an assignment when this ratio is above some threshold value. In a first analysis, individuals were simply re-allocated to the population having the highest likelihood (MLD set to 0). Other MLD thresholds used were 0.7, 1.0, 1.3, 1.7, 2, 2.3, 2.7 and 3 which means that an individual was re-allocated to a specific population only if its likelihood was respectively 5, 10, 20, 50, 100, 200, 500 and 1000 times greater in this population than in any other one. Consequently, as the MLD criterion goes up, exactness of re-allocation should increase at

the expense of an increasing fraction of the total sample that does not reach the confidence required and thus remains unallocated (Duchesne and Bernatchez 2007). The direct re-allocation procedure is equivalent to the classic self assignment test, except that we considered that a misallocated individual could be either an assignment error (i.e. a local individual re-allocated to a wrong population) or a true migrant.

Simulations

While re-allocation is intended to determine the origin of the real individuals sampled, simulations provide information about the expected success of this method, and therefore about re-allocation error rates. Thus, comparing results from the two approaches provides a basis for assessing whether the ‘misallocated’ individuals — i.e. those re-allocating to a location which is not their sampling population — are likely to be true migrants or merely re-allocation errors. Thus, for each of our two datasets, virtual multilocus genotypes were randomly generated by Monte Carlo resampling of alleles (microsatellites) or fragments (AFLPs) based on empirical frequencies, similarly to Cornuet *et al.* (1999). However, instead of comparing real individuals to an approximated likelihood distribution (as in exclusion tests), we then re-allocated each virtual genotype using the direct re-allocation procedure described above, as we did for real individuals. The number of random genotypes generated for each population corresponded to local sample sizes. We did 100 (microsatellites) or 200 (AFLPs) iterations to obtain a distribution of the expected number of individuals correctly re-allocating given the marker set and allelic/genotype frequencies in each population, and accounting for sampling error. Here the expression ‘correctly re-allocating’ refers to individuals that re-allocated to the population where they were virtually created, since no migrants were present in the virtual samples. We calculated the expected re-allocation error rate as the ratio of the expected number of misallocated individuals over the expected total number of re-allocated individuals. Those that did not meet the MLD threshold were considered as ‘unallocated’ and excluded from this calculation. This treatment of errors is conceptually close to a false discovery rate (FDR) assessment. Note, however, that this type of simulation gives an estimate of the expected number of errors when all test assumptions are met. We performed simulations for the different confidence

thresholds (MLD = 0 to 3) in order to assess how errors changed as the threshold became more stringent.

We then compared re-allocation scores obtained from simulations with those of real individuals. This allowed us to detect various departures in assignment test assumptions. First, it served to evaluate whether the misallocated real individuals were likely to all be re-allocation errors, or alternatively whether a proportion of them could be migrants; the latter would imply a violation of classification test assumptions. Specifically, we considered that the occurrence of true migrants in a sample was suggested if the number of misallocated real individuals lay above the 95 % confidence interval of the expected number of errors according to simulations. Second, we compared the number of correct allocations of virtual individuals to the number of 'home re-allocations' of real individuals. A home re-allocation occurred when a real individual was re-allocated to its sampling population. Thus, the number of home re-allocations is the total number of individuals in the sample minus the number of misallocated (i.e. errors or migrants) and unallocated individuals. If no migrant is present in the sample and no assumption of the tests are violated, then the number of home re-allocations should be similar to the expected number of correct re-allocations according to simulations. When it was not, (i.e. fell outside the 95 % confidence interval expected from simulations), this was taken as an indication of a departure from test assumptions, and interpretation of such departures was made on a case-to-case basis. It must be emphasized that in our comparisons of real and simulated data, we did not use the 95 % confidence intervals to formally test statistical hypotheses (e.g., whether or not there is a statistically supported signal for the occurrence of migrants). This would be unwarranted because comparisons of the number of individuals falling in the different allocation categories, or comparisons done for different confidence thresholds, are not independent. Nevertheless, comparing trends in real and simulated data using confidence intervals as landmarks has some heuristic value for the purpose of evaluating the fit of a dataset to assignment test assumptions.

Finally, the proportion of correct allocations in simulations was taken as an estimate of the power expected under various confidence thresholds. Thus, power decreased as the number of misallocated and unallocated virtual individuals increased. This definition of power is not equivalent to the classic definition (i.e. power = 1 - probability of type II error),

nor does it account for sample size. Nevertheless, it provided a practical measure of the performance of the tests with the empirical data under consideration, accounting for the fact that inference about the proportion of individuals assigning to each population is based on less information (fewer individuals) as the number of unallocated individuals increases.

Two-step method (exclusion + re-allocation)

This method combined an exclusion test followed by a re-allocation procedure as above. For each of our two independent datasets, we first computed the likelihood of every sampled individual in all candidate populations. Then, Monte Carlo re-sampling was used to create 1 000 virtual genotypes based on allele (microsatellites) or fragment (AFLP) frequencies within populations (Cornuet *et al.* 1999). These virtual genotypes provided a distribution of expected likelihood values for each population. Whenever the likelihood of a real individual in its sampling population was lower than 99 % or 95 % of virtual genotypes for that population, that individual was excluded, i.e. considered as an immigrant with a probability $\alpha = 0.01$ (the default value in the software GENECLASS2; Piry *et al.* 2004) or $\alpha = 0.05$ of type I error, respectively. By generating many (1 000) virtual individuals, we did not account for sampling error. Indeed, our aim was to use (and evaluate) the most routinely employed exclusion approach, which does not account for sampling error. In a second step, every putative immigrant was then re-allocated to the population where its genotype was the most likely to occur, using the same set of MLD values as before. The rationale for using a MLD threshold here is that, although putative migrants have been excluded with some confidence (here $\alpha = 0.01$ or 0.05) at the first step of the procedure, their genotype may still be probable in several of the remaining populations.

An additional premise is made when exclusion tests are used prior to re-allocation. A non-excluded individual will be considered as a resident even if it is (nearly) equally probable in several populations, that is, the information about the sampling location of an individual is taken into account to make the assignment decision. This is because there is no equivalent to the ‘unallocated’ class with exclusion tests. In contrast, with direct re-allocation, the assignment is based solely on genetic information and the sampling location

is used a posteriori to tell apart putative migrants from residents. This additional premise of exclusion tests might not be valid for some organisms such as highly mobile species when mobility results in substantial gene flow. In such cases it may be frequent that true migrants will not be excluded from their sampling population (when in fact they should) because their genotype fits well in more than one population, as a result of a weak genetic differentiation of populations. Hence, not excluding individuals that are probable in their sampling population without accounting for their probability in other populations may entail a number of errors. To deal with such situations, we also used Rannala and Mountain's (1997) Λ statistic to calculate exclusion probabilities. This statistic is defined as the log of the ratio of the likelihood of a genotype in its sampling population over the maximum likelihood observed for this individual in any population. This statistic was applied only to salmon data because analyses on albatrosses based on simple likelihoods indicated a general lack of power to discriminate migrants with this dataset (see Results).

5.5.3 Software

For albatross AFLP data, all analyses were conducted in AFLPOP v. 1.1 (Duchesne and Bernatchez 2002). For Atlantic salmon microsatellite data, exclusion and re-allocation tests were done with GENECLASS2 (Piry *et al.* 2004). GENECLASS2 does not allow to re-allocate virtual individuals, thus we built a Visual Basic simulator to generate virtual salmon genotypes. As input, the simulator took allelic frequencies at each microsatellite locus in each population and provided a list of simulated multilocus genotypes in output. To check the accuracy of the simulator, posterior allelic frequencies of the simulated genotype sample were compared to initial values entered in the simulator (see Table A5.1.1 of Appendix 5.1 for an example). Note that genotype likelihoods were calculated exactly as described above (see *Likelihood and exclusion probability*) and the specific program (AFLPOP or GENECLASS2) used to do so did not affect the results *per se*, i.e. results were not affected by how a method had been computationally implemented into the program. For the Atlantic salmon dataset, exclusion probability based on the Λ statistic was computed using the 'L_home/L_max' option in GENECLASS2.

5.6 Results

5.6.1 Albatrosses

Direct re-allocation and simulations

As expected, albatross AFLP data offered little power to perform population assignment. When individuals were simply re-allocated to the location having the highest likelihood (MLD = 0), the outcome suggested an important admixture among archipelagos (Figure 5.1A). A large proportion of the birds (59 %) re-allocated to an archipelago different from where they were sampled. This result is in sharp contrast with long-term band re-sighting (BR) data showing that probably less than 1 % of albatrosses disperse among archipelagos (and perhaps less than 1 ‰ for some pairs of archipelagos; Milot *et al.* 2008). Moreover, 110 out of 111 adult birds of known status (banded as chicks) were true residents, yet 74 (67 %) of them were misallocated. When the confidence level required to assign was raised, the number of unallocated albatrosses increased rapidly, indicating poor support for the assignments formerly done at MLD = 0. For instance, 92 % of birds remained unallocated at MLD = 1 (Figure 5.1B).

Simulations showed that a large number of birds were expected to be misallocated at MLD = 0 (average for the four archipelagos: 157 misallocated (46.6 %) out of 338 simulated birds; Figure 5.2A). Moreover, on average 20 (26.4 % of simulated birds excluding those unallocated), 6 (17.4 %), and 2 (9.3 %) albatrosses were still expected to re-allocate to a wrong population under MLDs of 0.7, 1, and 1.3 respectively, according to simulations. Comparatively, a total 24, 11, and 5 real birds were misallocated under the same three MLD levels, respectively. However, in all cases except for MLD = 0 the number of birds misallocated was within the 95 % confidence interval of the expected number of errors as determined by simulations (Figure 5.2A). These results suggest that most if not all real birds misallocated represent errors, not migrants. Therefore, migrants, if present, can't be told apart from errors. Given this poor power, the high number of misallocations at MLD = 0 (above the 95 % CI of the expected number of errors) is unlikely to be caused by the occurrence of migrants. We suspect that this pattern, which we

have seen in other datasets (E. Milot, unpublished) is due to a violation of some test assumptions (see Discussion).

While the expected error rate decreased as the confidence threshold was raised, the power also dropped quickly (Figure 5.2B). This is because the expected proportion of unallocated birds increased very quickly, reaching nearly 100 % at MLD = 2 (Figure 5.2C). Moreover, the home re-allocation of real birds was below the 95 % confidence interval of the expected number of correct allocations at MLD = 0 and 1 (Figure 5.2B), and the score of real individuals approached that of virtual ones as the MLD threshold increased. This pattern held when each archipelago was considered independently, the greatest discrepancy between real and virtual genotypes being observed for the two archipelagos for which sample sizes were small (South Georgia and Prince Edward; Figure 5.3). The differences for Kerguelen were not significant but the pattern was nonetheless similar (Figure 5.3).

Despite this poor performance of AFLP, a weak genetic signal was still detectable with our data as birds sampled in a given archipelago were slightly more often re-allocated to this archipelago than to another one (Figure 5.1A). This could be due to the fact that some pairs of colonies among the ten sampled on these four archipelagos did show weak albeit significant genetic differences (Milot *et al.* 2008).

Two-step method

A total of four birds were excluded from their sampling archipelago with the two-step method and an $\alpha = 0.01$ level (Table 5.1). One of them was sampled as a chick in the Prince Edward archipelago, thus its classification as a migrant was a definite error. This individual re-allocated to Kerguelen only with low confidence (MLD = 0). The three other excluded individuals were from the Kerguelen Islands and they re-allocated to the Crozet Islands up to various confidence levels. Their true origin cannot be verified because they were not banded as chicks. However, the likelihood for two of them was still greatest in Kerguelen and these individuals were indeed improbable everywhere according to their exclusion probability in each archipelago (not shown). One true natal disperser (migrant) from Crozet to Kerguelen, whose status is known from banding data, was not detected as such with the two-steps method (i.e. it was not excluded) but it was detected with the direct method.

Using a $\alpha = 0.05$ level led to the exclusion of 19 albatrosses. Additional birds excluded at this level re-allocated up to various MLD (Table 5.1). Three of these were banded as chicks in their sampling archipelago and clearly represented exclusion errors. The number of excluded birds at the 0.01 and 0.05 levels suggests that our sample contained $4/338 \approx 1.2\%$, and $19/338 \approx 5.6\%$ migrants, respectively. These proportions are thus similar to the type I error rate expected.

5.6.2 Atlantic salmon

Direct re-allocation and simulations

Up to $MLD = 2$, the number of misallocated real salmon was much higher than the expected number of errors (Figure 5.2D), suggesting that true migrants were present in this sample. For example, they totalled 22.5 % of 200 real individuals allocated under the most liberal threshold ($MLD = 0$), while the average error rate (i.e. number of correct allocations/total number of virtual fish allocated) was 7.1 %. The error rate decreased with increasing confidence to finally reach 0.4 % at $MLD = 3$. The number of misallocated real salmon also decreased with confidence level but the misallocations-to-expected number of errors ratio raised from 3.1 to 9.0. Interestingly, the number of real fish misallocated above $MLD = 2$ was within the 95 % confidence interval of the expected number of errors. Essentially, this is because both the number of real and simulated fish misallocated converged to the lower bound of zero, so that their absolute difference vanished progressively. Simulations also indicated that error rates are expected to vary among rivers, with a maximal (two-fold) difference observed between Moisie and Saint-Jean for $MLD = 0$ (Figure 5.4A). Among river differences also vanished when the confidence level rose. Moreover, errors were expected to be asymmetrically distributed among pairs of rivers (Figure 5.4B). For example, on average there were respectively 82 % and 125 % more Watshishou salmon misallocated to Natashquan and Saint-Jean rivers than to Moisie, in simulations.

In comparison with the albatross, the power decreased slowly with increasing MLD in Atlantic salmon (Figure 5.2E). At $MLD = 3$, on average 56.9 % of virtual salmon were

still re-allocated correctly. Most of those that did not were unallocated (average = 42.8 %; Figure 5.2F) rather than misallocated. Thus, simulations indicate that one should be able to re-allocate correctly a good proportion of salmon even with a quite stringent confidence threshold. However, the number of home re-allocations of real salmon was much lower than the expected number of correct allocations (Figure 5.2E). This was expected at lower MLD values since a large proportion of misallocated real fish (putative migrants) was detected relative to the expected error rate, thereby reducing the proportion of fish in the home-allocated class. Curiously, however, the difference between the home re-allocation score of real genotypes and the correct allocations of virtual genotypes increased instead of decreasing with MLD to reach its maximum at $MLD = 3$. This observation cannot be explained by the presence of putative migrants alone, for if we account for expected errors, virtually none were detected at higher MLDs. Again, this result strongly suggest a departure of re-allocation/simulation test assumptions (see Discussion).

Two-step method

With tests based on simple likelihoods, 42 (21 %) and 70 (35 %) salmon were excluded from their sampling river at the 0.01 and 0.05 levels, respectively (details for each individual are shown in Table A5.1.2 of Appendix 5.1). When the Λ statistic was used instead, 40 (20 %) and 45 (22.5 %) fish respectively were excluded for the same two levels. Thus, the proportion of migrants detected was similar to that of misallocated salmon (22.5 %) found with the direct re-allocation method for $MLD = 0$, except for the 35 % of salmon excluded at the 0.05 level. In fact, each of the 45 misallocated salmon identified with the direct method was identified as a migrant with the two-step method for one or more of the four ‘ α -level \times likelihood statistic’ categories. Table 5.2 shows how excluded individuals re-allocated to the different rivers at $MLD = 0$. Although the number of migrants exchanged varied among river pairs, no clear pattern emerged and each river appears to have contributed some migrants to the others whatever the criteria considered. A similar pattern was observed for misallocated fish with the direct re-allocation method although exact numbers differed (not shown).

5.6.3 Migrants detected with the direct re-allocation vs. two-step methods

For convenience, real individuals that were misallocated with the direct re-allocation method are all considered hypothetically as migrants in this section. Their number can then be compared to the number of migrants identified with the two-step method (Table 5.3). The two methods behaved very differently depending on whether they were applied to a dataset with a low- or moderate- expected power. At $MLD = 0$, the direct method led to the identification of a large number of putative migrants among albatrosses. But as mentioned above, simulations indicate that these were expected to be mainly re-allocation errors, not true migrants. In agreement with this result is the small number of migrants detected with the two-step method, which is comparable to the expected number of type I errors. Thus, there is no evidence for the occurrence of migrants among the albatrosses sampled. The direct re-allocation method allows to point out that this observation results from a lack of assignment power with albatross genetic data. Hence, no inference can be made about migration in this system. In contrast, exclusion tests do not provide a way to tell apart a lack of power vs. a true absence of migration. When the MLD threshold was raised above 0.7, the number of migrants among albatrosses was of the same magnitude for both methods. An important distinction, however, was in the treatment of non-migrants: most of them were considered as unallocated individuals with the direct method, while all of them were necessarily considered as residents with the two-step method.

As mentioned previously, similar numbers of migrants were identified with both methods in the salmon dataset at $MLD = 0$ (Table 5.3). When the MLD threshold increased, the number of migrants still re-allocating to one of the remaining populations decreased more slowly with the two-step method. This difference is explained by the fact that the sampling population was a priori disqualified as the potential origin of these fish in exclusion tests (first step). Therefore, only three candidate populations (rivers) remained in the subsequent re-allocation step, compared to four with the direct re-allocation method. This contributed to increase the confidence in the re-allocation of several individuals with the two-step method. For example, if the likelihood of an individual in its sampling river had originally the second rank, the removal of this candidate river from re-allocation tests (based on the exclusion probability) increased the likelihood difference between the best and the second best population in the remaining set of three populations. Despite these

differences, both methods suggested that substantial migration occurs frequently among the rivers studied.

5.7 Discussion

The examination of two datasets offering different discriminatory power yielded dissimilar conclusions regarding the behaviour of the assignment procedure at various confidence thresholds. Moreover, results from the re-allocation test and from simulations often showed different trends, suggesting that when the former is used as a 'self assignment test', it may not always provide reliable estimates of assignment error rates, due to departure from test assumptions. Furthermore, the congruence of two methods to detect migrants, one that involved a prior exclusion step and the other that did not, depended on the specific empirical data set and on parameter settings such as the MLD and α level.

5.7.1 Error rates at various confidence thresholds

According to simulations, using a liberal threshold with albatross AFLP data should result mostly in re-allocation errors, while being more stringent should cause nearly all birds to remain unallocated; yet the latter option would not prevent the occurrence of a few assignment errors. The results observed for real albatross genotypes fits that pattern well. Therefore, the outcome of direct re-allocation is in rather good agreement with simulations in this case. Basically, this analysis informs us that the albatross dataset offers so little power that assignment tests should not be attempted on it. Salmon data provided a somewhat more complicated picture. The error rate decreased steadily as the confidence threshold increased, indicating that few assignment errors are expected if the investigator uses an $MLD \geq 2.3$. However, the number of misallocated real fish, which was well above the expected number of errors at lower MLDs (thus suggesting the presence of several migrants), eventually fell below the upper limit of the 95 % confidence interval of errors at $MLDs \geq 2$. Thus, although it might be possible to make some reliable assignments with the

salmon dataset, the choice of a confidence threshold is not straightforward. On the one hand, being too stringent can mask the real migration signal conveyed by the data (assuming that the high score of misallocated individuals relative to expected errors is due to migration; but see below). Moreover, it may not be much use if an assignment decision can be reached only for a very small number of individuals because a large proportion of individuals remain unallocated. On the other hand, being too liberal may entail a non-negligible number of assignment errors. Therefore, the choice of a confidence threshold may depend on the specific objectives pursued by the investigator. For example, in their Atlantic salmon study, Dionne *et al.* (2008) aimed to compare patterns of immigration within and among regional groups previously identified on the basis of genetic differentiation, without attempting to quantify precisely the proportion of migrants. They selected an intermediate threshold ($MLD = 2$) based on simulation results reported here in order to minimize the detection of false immigrants (type I error).

With salmon data we observed that the number of misallocated real fish decreased much faster than the expected number of errors as the confidence threshold increased. For any dataset, both variables will eventually converge to the lower bound of zero, implying that above some given threshold, true migrants, if present, and re-allocation errors will be confounded. This seems to occur at around $MLD = 2.3$ for salmon. Noticeably, a threshold close to this value is not uncommon in empirical studies (e.g., Edwards *et al.* 2004; Burg 2008).

A first lesson of our comparative study is that choosing a confidence threshold should be done carefully — i.e. based on some preliminary exploration of the dataset at hand, not simply on values used by other authors for other systems. As mentioned above, a MLD is not equivalent to a probability of correct assignment, contrary to what is sometimes claimed. For instance, setting the threshold at 2, which means that a genotype will be assigned only if it is 100 times more likely in one population than any other, does not amount to a 1 % chance of error. The true probability of correct assignment depends not only on the confidence threshold, but also on the number of candidate populations (Bernatchez and Duchesne 2000), genetic diversity within populations (Goudet *et al.* 2002) and on whether test assumptions are met.

Not unexpectedly, we found a decreasing trend in the error rate as the confidence threshold (MLD) was raised. However, as our result showed, using a stringent threshold does not necessarily prevent assignment errors and a few individuals may erroneously assign to a population even with high confidence. Moreover, an analysis can provide a set of re-allocations even when it is applied to a sample coming from a non-genetically structured population system, thus a system not suitable to the application of assignment tests. This is exemplified by the albatross dataset. In this case our division into four candidate populations (archipelagos) was totally arbitrary from a genetic point of view, yet the analysis provided assignments at lower MLDs. Admittedly, this case was rather extreme, and considering the large number of unallocated albatrosses at MLDs > 0 , as well as the dispersal pattern known from banding data (Milot *et al.* 2008), certainly most investigators would give no credit to re-allocation results obtained from such data. Nevertheless, we are aware of at least one (unpublished) study that incorrectly reported assignment results despite a complete absence of genetic differentiation among populations. In several cases, however, it may not be obvious whether a set of assignments can be trusted or not. Thus, it is critical to assess whether the markers convey enough power to achieve reliable assignments.

Therefore, for all the reasons evoked here, a second lesson is the need to perform some sort of validation (e.g. simulations) of the re-allocation results obtained with empirical data. Such a validation may be necessary even when candidate populations have diverged for a long time. For example, among a mixed sample of 194 wandering + 34 Amsterdam albatrosses, 93.3 % of the birds were correctly re-allocated to their species while 0.4 % remained unallocated at MLD = 1 with 15 AFLP markers (Milot *et al.* 2007). Still, 6.3 % of wandering albatrosses were misallocated as Amsterdam albatrosses. Simulations indicated that this proportion of misallocations lay within the 95 % confidence interval of the expected error rate (2.0 – 6.7 %). No misallocation or error occurred at MLD ≥ 1.3 , suggesting that this threshold would represent the best trade-off between error and power.

5.7.2 Departure from assignment test assumptions

Assignment tests entail a number of assumptions which may not be met by empirical data sets (e.g., see Paetkau *et al.* 2004; Manel *et al.* 2005; Guinand *et al.* 2006; section 5.5.2). There is suggestion for such a departure in two datasets examined in this study. Notably, a poor home re-allocation success relative to that expected from simulations was observed for albatrosses and salmon. Several reasons might explain this. First, simulations assume no migration. Thus, when migrants occur in a sample and are successfully detected as misallocated individuals, this reduces the number of individuals home re-allocated relative to their expected number. However, for both albatrosses and salmon the low home re-allocation score at several MLDs did not mirror the number of misallocations. With albatross data, the latter matched well the expected error rate (except at MLD = 0). Yet, the home re-allocation score was below the 95 % confidence interval of simulations for several MLDs. This was due to a larger than expected number of unallocated real birds. The trend in Figure 5.2B is one of decreasing difference between real and virtual genotypes as the confidence threshold increases. An explanation for this pattern is the inaccuracy of allele frequency estimates. Sampling error might affect assignment results more strongly when a liberal confidence threshold is used. Recall that simulations generate virtual genotypes by assuming that empirical frequencies correspond to true frequencies in the population. If this is incorrect, then even individuals most typical of true genotype frequencies in the population may be more likely to remain unallocated compared to virtual individuals. The variance in allele frequency estimates increases with decreasing sample size, and such a sample size effect is suggested by the stronger departure from home re-allocation expectations in the two albatross samples of smaller size (South Georgia and Prince Edward; Figure 5.3).

Another departure from assumptions that might explain the albatross pattern would be the occurrence of linkage between some AFLP markers. Several informative but linked fragments could be inherited together more often than expected under Mendelian segregation of unlinked loci, and thus be concentrated in a smaller number of individuals. This could lead to the poor performance of real data relative to simulations (which assume no linkage) at lower MLD values. However, this core of individuals could keep assigning at higher confidence levels than expected in the absence of linkage, resulting in the decreasing

gap between re-allocation and simulation performance observed as the MLD values increases.

With salmon data, the home re-allocation score of real fish was poor at all confidence levels (Figure 5.2E). Misallocations partly explain this result but for lower MLDs only. This observation, along with the detection of a high proportion of putative migrants (up to 22.5 % at MLD = 0) raises three issues. First, so many foreign fish can strongly bias allele frequency estimates. Consequently, virtual individuals will be created from a gene pool that may differ substantially from the true population gene pool from which real genotypes were drawn. This can contribute to increase the number of unallocated real individuals at the expense of home re-allocated individuals. Second, given such a high proportion of migrants and the existence of other rivers nearby the sampled system, we cannot exclude the hypothesis of a significant immigration from unsampled populations, which would also favor a higher number of unallocated salmon. Third, if migration has been important in this system, then admixture linkage disequilibrium may occur and cause a further decrease in the home re-allocation score (see next section).

5.7.3 Bias in allelic frequencies and admixture linkage disequilibrium due to migration

As suggested by the salmon case study, migration may potentially bias allele frequency estimates and cause some admixture linkage disequilibrium between markers (in the latter case more so if migrants contribute to the gene pool of their new population through reproduction). Usually, the bias in frequencies is assumed to be reasonably small when migrants are rare (Corander and Marttinen 2006) so that their genotypes remain unlikely enough in the focal population to betray their foreign origin. To some extent, the multiplicative nature of likelihoods buffers migrant genotypes against the additive bias in allele frequencies that they themselves introduce. More serious problems can occur if migrants are common. In such situations, frequencies can be poorly estimated and individual likelihoods (or exclusion probabilities) can be very inaccurate (Milot and Bernatchez, in preparation). Certainly, the poor fit of salmon re-allocation results to simulation results should elicit caution for researchers attempting to conduct assignment

tests on these data, especially if the geographic coverage of the sampling is incomplete (as opposed to Dionne *et al.* 2008 who sampled 51 rivers, thereby limiting problems due to unsampled source populations).

Moreover, the scope for admixture disequilibrium also raises the possibility that some migrants detected are actually residents with mixed ancestry, having likelihoods lying at or beyond the tail of the likelihood distribution expected under Hardy-Weinberg and linkage equilibrium. In this study we focused on first generation migrants. However, hybrids between residents and migrants, or descendants from such matings, may occur in a sample. Procedures exist to detect some classes of hybrids and backcrosses (provided a marked population genetic structure and a particularly powerful marker set; Rannala and Mountain 1997; Duchesne and Bernatchez 2002). Another approach, developed by Paetkau *et al.* (2004), consists in resampling gametes instead of alleles in order estimate a likelihood distribution that accounts for (admixture) linkage disequilibrium. This distribution is then used to calculate exclusion probabilities of real individuals. Paetkau *et al.*'s (2004) simulations show that their method performs much better, at least in theory, than Monte Carlo resampling of alleles. This holds for different gene flow levels and sampling schemes. An application of this resampling strategy to direct re-allocation of real and virtual individuals would be a promising avenue to explore to improve the reliability of assignments obtained with empirical datasets.

5.7.4 Two-step vs. direct re-allocation methods

For both albatrosses and salmon the two-step method detected numbers of migrants comparable to those obtained with the direct re-allocation method, when accounting for expected errors (i.e. when considering either the α level or the simulation results). However, the classification of non-excluded individuals as 'residents' with no possibility for unallocation may be problematic with some datasets. Note that using likelihood ratios (e.g. the Λ statistic) instead of simple likelihoods to determine exclusion probabilities can limit errors due to the automatic classification of non-excluded individuals as residents, because such a ratio accounts for the likelihood of an individual in more than one candidate population. In contrast, the simulation approach that we employed with the direct re-

allocation method is not nested within a hypothesis testing framework at the level of individual assignments, but aims to compare directly observed and expected trends in the total number of home-allocations, misallocations and unallocations, and is perhaps less prone to overestimate the number of residents.

Nevertheless, one advantage of using exclusion probabilities is the possibility to detect immigrants that may come from unsampled sources. For instance, AFLPOP can calculate exclusion probabilities in each population and this option is intended to spot individuals that are improbable in all sampled populations and might thus come from unsampled sources (Duchesne and Bernatchez 2002). This is in line with the view of Manel *et al.* (2005) who consider that exclusion methods “provide a check of the standard [assignment test] assumption that the true population of origin has been sampled”. A MLD criterion does not allow such check, although an individual that would come from an unsampled population should be more likely to remain unallocated.

The exclusion test is also the only one possible when a baseline genetic sample is available for only one population. When this is the case, population (re-)allocation is precluded, but exclusion tests may nonetheless be useful. For example, one can check exclusion probabilities to avoid the inadvertent selection of migrants in experimental studies where local individuals are sought. In those situations the objective is to limit type II error, so choosing a liberal α level (e.g. 0.05 or 0.1) is preferable. The inverse is true when identifying migrants with high confidence is required for specific research needs. However, for reasons discussed throughout this paper, estimating a number or a proportion of migrants based on the genetic information from a single source population is tenuous (see also next section).

5.7.5 Proportion of migrants

One may be interested in determining the *proportion* of migrants in a sample, for instance to estimate migration rates among various populations. Our results show that this exercise is risky. Predictably, the absolute number of putative migrants detected in our samples decreased with the confidence threshold used. With exclusion tests this also causes the

proportion of migrants to decrease because non-excluded individuals were considered as residents (acceptance of the null hypothesis). This latter problem was pointed out by Waples and Gaggiotti (2006). With the direct re-allocation method, migrants that go undetected when the MLD threshold increases remain unallocated. Thus, the proportion of migrants estimated with this method will depend on how potential errors are accounted for. For example, with the salmon dataset, this proportion goes from 15.4 % for $MLD = 0$ to 2.8 % for $MLD = 3$ when we calculate it as $[\text{number misallocated} - \text{average number of errors}] / [\text{total sample size} - \text{number of unallocated}]$. This result stresses the caution required when interpreting re-allocation results in terms of proportion of migrants.

5.7.6 Limitations of our method

The approach used here to detect departures from assignment test assumptions is not presented with the intention to provide a universal method which could be applied to any empirical dataset or with any (re-)allocation criterion; more exploration of its properties is required to better understand its value. Particularly, assessing the exactness of confidence intervals used to detect significant departures from expectations was beyond the scope of our study. Moreover our approach suffers some caveats. One is the non-independence of the comparisons done for successive MLD thresholds with the same dataset. This partly explains that when the re-allocation score of real genotypes is above the expected value for some MLD, it rarely fell below the expected value for the next MLD (and vice versa). Non-independence could be overcome by using different subsamples for each MLD if enough individuals have been sampled to do so. Then, more formal statistical testing would be possible. Another problem pertains to the fact that when immigrants are present in a sample, even if they are detected because of a high number of misallocations relative to expectations, their occurrence implies that one assumption of the simulations has been violated. Namely, the presence of migrants in a sample will necessary bias allele frequency estimates, which are assumed to be accurate in simulations. Indeed, this underlines a drawback of re-allocation and exclusion tests in general.

Finally, the interpretation of potential departures from test assumptions is somewhat *ad hoc* and has to be made on a case-to-case basis. It is not always possible to separate the

effects of specific assumption violations such as an inaccuracy of allele frequency estimates, admixture linkage disequilibrium or contribution of unsampled populations. Despite these caveats, our results clearly show that exploring the behaviour of the re-allocation procedure at different thresholds helped to evaluate the confidence that we should grant individual assignments.

5.7.7 Population allocation

In this study we focused on population re-allocation and migrant detection. Often, a researcher is interested in determining the geographic origin of individuals for which no clue exists about their putative origin, i.e. in performing population allocation. For example, Walsh and Edwards (2005) used mitochondrial DNA data and likelihood-based classification to establish the Hawaiian or Japanese origin of black-footed albatrosses (*Phoebastria nigripes*) accidentally caught by fishing vessels. In such situations, individuals composing the baseline samples are often re-allocated before allocating those of unknown origin to estimate allocation error rates (i.e. the self-assignment test). Clearly, more insights into the expected success of allocation and the potential departures from test assumptions can be gained by also performing simulations and by comparing the results from the two approaches, as done here. One issue of concern must be underlined here, though. From decision theory, an individual assignment realized with a likelihood-based classification method represents the optimal classifier only when all candidate populations have equal probability of being the source of an unknown individual (Koljonen *et al.* 2005). In other words, if populations are likely to differ in their probability of contribution to a mixed sample, a set of allocations obtained with a classic classification method may be incorrect. In such cases, one should consider the application of stock mixtures analysis (e.g. Pella and Masuda 2001; 2006) or the use of an assignment criterion that accounts for unequal prior probabilities of contribution among populations, such as Baudouin *et al.* (2004)'s approach (their equation 1).

5.7.8 Conclusion

In this study, we explored the behaviour of classification methods because they are still regularly applied, in spite of the recent development of more complex clustering methods able to deal with a broader range of natural dynamics (e.g., gene flow, admixture). Classification methods probably owe their popularity to their simplicity of application and to the fact that reference populations do correspond to entities in the field, a non-negligible advantage for many practical applications. However, our aim was not to advocate a particular method. In essence, the message of this paper is to promote a greater awareness of potential violations of assignment test assumptions, and the use of perhaps more standardized ways to assess confidence in assignments with some methods. Hence, our results show that for any empirical data set, some minimal exploration of the behaviour of the classification procedure is desirable. Here we used three variables, namely numbers of home re-allocated, misallocated, and unallocated individuals to assess the validity of inferences made about real datasets and to identify potential departures from assignment test assumptions. This approach is not new since it was already implemented in AFLPOP (Duchesne and Bernatchez 2002), but it is still little exploited. Moreover, it should be possible to apply it with some other classification criteria, such as Rannala and Mountain's (1997) and Baudouin *et al.*'s (2004; their equation 7) Bayesian criteria, although the interpretation of re-allocation vs. simulation trends would differ somewhat owing to specific assumptions underlying these criteria.

5.8 Acknowledgements

We are very grateful to Pierre Duchesne for the numerous and instructive discussions about assignment methods that made possible the realization of this study. Jinliang Wang kindly commented on a previous version of the manuscript and suggested improvements. This research was supported by Institut Polaire Paul-Émile Victor program 109 (HW), the Canadian Research Chair in Genomics and Conservation of Aquatic Resources (LB) and scholarships from NSERC and the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (EM).

5.9 Tables

Table 5.1 Re-allocation of albatrosses excluded from their sampling (nesting) archipelago on the basis of their probability as estimated from Monte Carlo resampling. Probabilities in bold indicate individual excluded both at $\alpha = 0.05$ and 0.01 levels, while others were excluded at the 0.05 level only. The population to which an individual was re-allocated is indicated, along with the highest confidence threshold (MLD) reached for that assignment. Non-excluded individuals (probability > 0.05) are not shown.

| Individual | Sampling archipelago | Exclusion probability | Re-allocated to | Highest MLD |
|----------------|----------------------|-----------------------|-----------------|-------------|
| 1 | South Georgia | 0.034 | Kerguelen | 0.0 |
| 2 ^a | Prince Edward | 0.002 | Kerguelen | 0.0 |
| 3 ^a | Prince Edward | 0.038 | South Georgia | 0.0 |
| 4 | Crozet | 0.020 | Kerguelen | 2.0 |
| 5 | Crozet | 0.038 | South Georgia | 0.0 |
| 6 ^a | Crozet | 0.034 | Kerguelen | 3.0 |
| 7 | Crozet | 0.012 | Kerguelen | 3.0 |
| 8 ^a | Crozet | 0.022 | Kerguelen | 0.0 |
| 9 | Crozet | 0.020 | Kerguelen | 1.7 |
| 10 | Kerguelen | 0.009 | Crozet | 0.0 |
| 11 | Kerguelen | 0.009 | Crozet | 1.0 |
| 12 | Kerguelen | 0.002 | Crozet | 1.7 |
| 13 | Kerguelen | 0.032 | South Georgia | 0.0 |
| 14 | Kerguelen | 0.044 | Prince Edward | 0.0 |
| 15 | Kerguelen | 0.042 | Crozet | 1.3 |
| 16 | Kerguelen | 0.046 | South Georgia | 0.0 |
| 17 | Kerguelen | 0.016 | South Georgia | 1.7 |
| 18 | Kerguelen | 0.020 | Crozet | 2.3 |
| 19 | Kerguelen | 0.046 | Crozet | 2.0 |

^a Individuals 2, 3, 6 and 8 represent known exclusion/re-allocation errors because they were banded as a chick in their sampling archipelago.

Table 5.2 Re-allocation of salmon identified as migrants in exclusion tests. Values represent the number of fish sampled in a given river, excluded from that river based on simple likelihoods or the Λ statistic, and re-allocated to each other river at $MLD = 0$. Fishes excluded at the $\alpha = 0.01$ level (first number) and $\alpha = 0.05$ (in brackets) levels are reported separately. Details about each individual and highest MLD reached in assignments are reported in Table A5.1.2 of Appendix 5.1. Non-excluded individuals are not reported. Abbreviations are as follows: MOI = Moisie, NAT = Natashquan, STJ = Saint-Jean, WAT = Watshishou.

| From | Re-allocated to | | | | | | | |
|-------|-------------------|--------|---------|--------|---------------------------------------|---------|---------|-------|
| | <i>Likelihood</i> | | | | <i>Λ statistic</i> | | | |
| | MOI | NAT | STJ | WAT | MOI | NAT | STJ | WAT |
| MOI | — | 4 (6) | 6 (6) | 1 (1) | — | 2 (3) | 3 (4) | 3 (3) |
| NAT | 6 (8) | — | 2 (5) | 1 (6) | 4 (4) | — | 6 (7) | 5 (6) |
| STJ | 3 (6) | 5 (9) | — | 5 (9) | 1 (1) | 8 (8) | — | 3 (3) |
| WAT | 2 (5) | 2 (3) | 5 (6) | — | 2 (2) | 0 (1) | 3 (3) | — |
| Total | 11 (13) | 9 (19) | 13 (24) | 9 (14) | 8 (10) | 15 (17) | 12 (12) | 5 (6) |

Table 5.3 Number of misallocations (direct re-allocation method) and excluded individuals (two-step method) for each dataset and MLD thresholds. Exclusion criteria used with the two-step method are the simple likelihood value (L) or the Λ statistic (see text). Results for the Λ statistic are reported for salmon only as explained in the text.

| Dataset | MLD | Direct re-allocation | | Two-step method | | | |
|-----------|-----|----------------------|---------|------------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | | Misallo- cations | 95 %-CI | Excluded (L) | | Excluded (Λ) | |
| | | | | $\alpha = 0.01$ | $\alpha = 0.05$ | $\alpha = 0.01$ | $\alpha = 0.05$ |
| Albatross | 0.0 | 200 | 128–188 | 4 | 19 | — | — |
| | 0.7 | 24 | 9–32 | 2 | 10 | — | — |
| | 1.0 | 11 | 0–16 | 2 | 10 | — | — |
| | 1.3 | 5 | 0–6 | 1 | 9 | — | — |
| | 1.7 | 2 | 0–2 | 1 | 8 | — | — |
| | 2.0 | 1 | 0–0 | 0 | 5 | — | — |
| | 2.3 | 0 | 0–0 | 0 | 3 | — | — |
| | 2.7 | 0 | 0–0 | 0 | 2 | — | — |
| | 3.0 | 0 | 0–0 | 0 | 2 | — | — |
| Salmon | 0.0 | 45 | 9–21.5 | 42 | 70 | 40 | 45 |
| | 0.7 | 30 | 2–11.5 | 31 | 49 | 36 | 39 |
| | 1.0 | 22 | 2–10 | 28 | 42 | 33 | 36 |
| | 1.3 | 13 | 0–8 | 25 | 36 | 29 | 32 |
| | 1.7 | 10 | 0–6 | 20 | 31 | 26 | 28 |
| | 2.0 | 5 | 0–5 | 16 | 26 | 23 | 25 |
| | 2.3 | 3 | 0–4 | 13 | 21 | 19 | 20 |
| | 2.7 | 3 | 0–3 | 9 | 16 | 15 | 16 |
| | 3.0 | 2 | 0–3 | 8 | 14 | 13 | 14 |

5.10 Figures

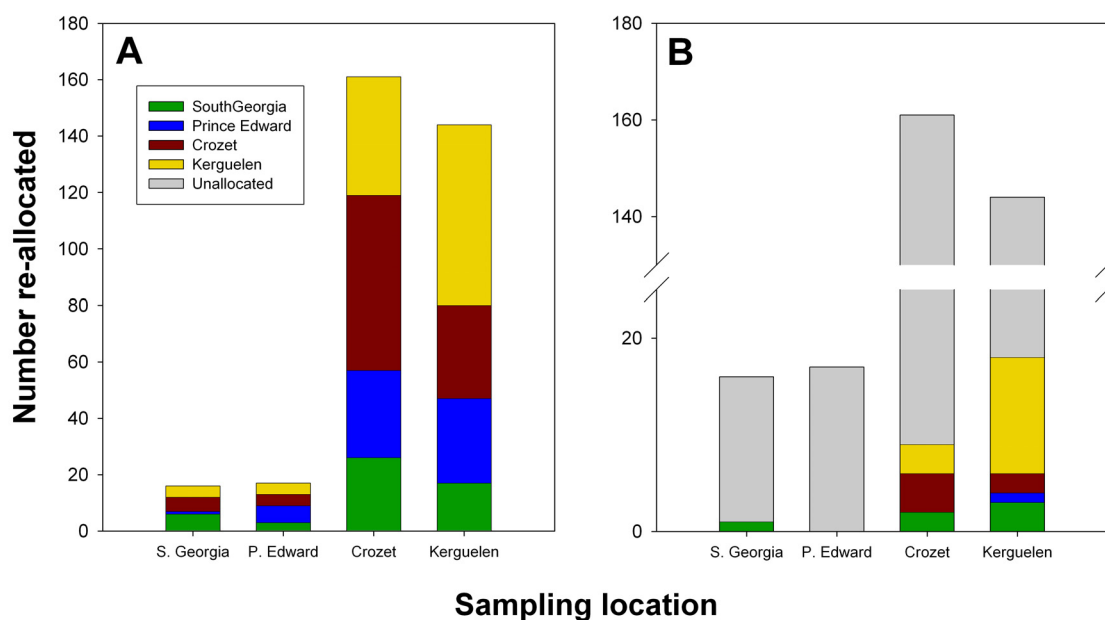


Figure 5.1 Re-allocation of wandering albatrosses to their putative archipelago of origin. Bar height represent the sample size, and areas of various colours indicate the number of birds allocated to each archipelago. **(A)** birds were re-allocated to the archipelago with the highest likelihood without regard to confidence (MLD = 0); **(B)** birds were re-allocated only if their likelihood in an archipelago was at least ten times greater than in the others (MLD = 1). Because very few birds were assigned under MLD = 1, the Y axis in panel B was broken for clarity.

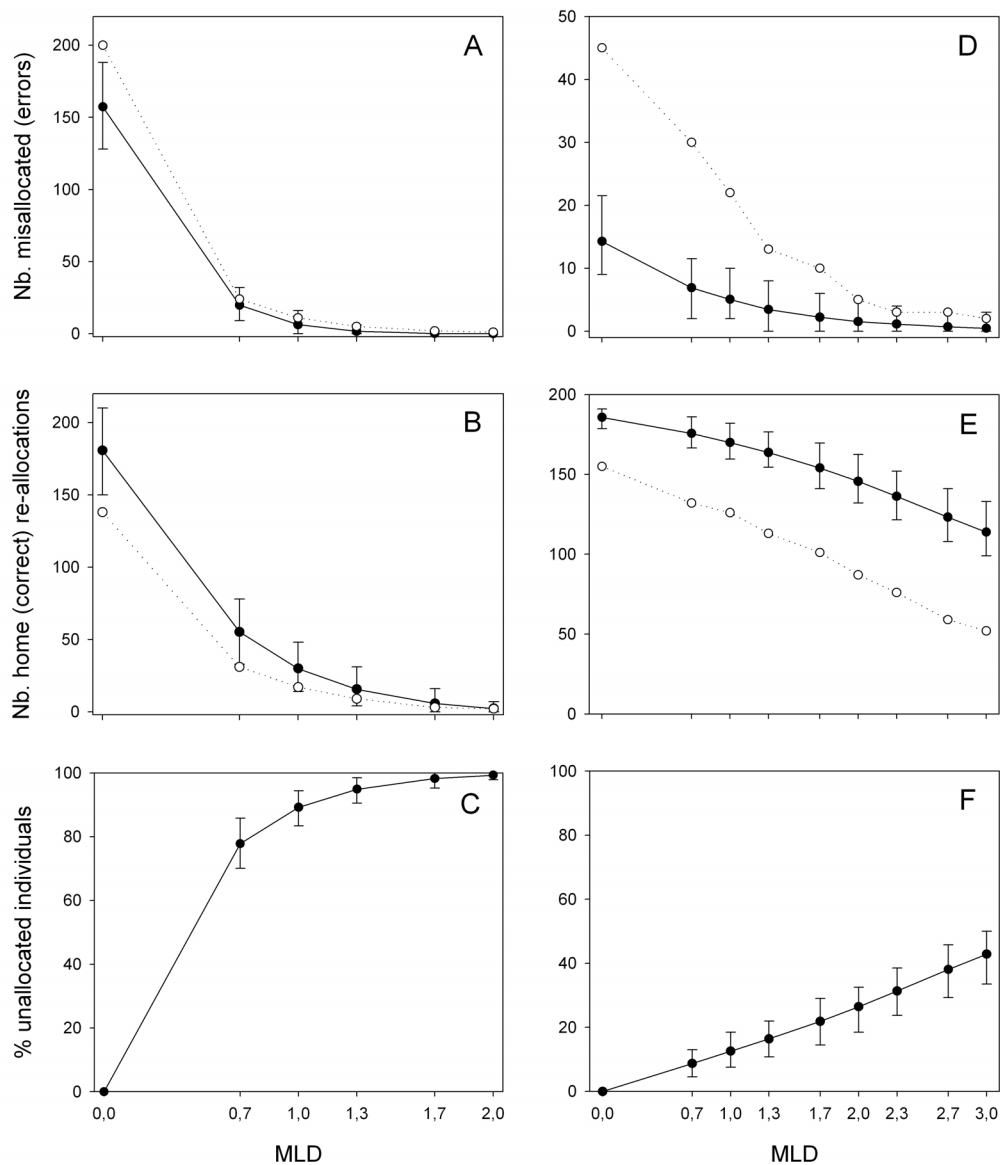


Figure 5.2 Re-allocation scores of wandering albatrosses (A – C) and Atlantic salmon (D – F) for a range of confidence (MLD) thresholds. Panels A, D: Misallocation of real individuals (open dots), and the expected number of re-allocation errors and 95 % confidence interval (close dots and error bars) as estimated by simulation; Panels B, E: Number of home re-allocations of real individuals (open dots) and the expected number of correct re-allocations, i.e. power of the test (close dots and error bars). Panels C, F: Expected percentage of unallocated individuals and the 95 % confidence interval (error bars). Results for albatrosses are only shown up to MLD = 2 because above this threshold all real and virtual birds remained unallocated. Note that the MLD axis represents likelihoods on a log scale (see text for details).

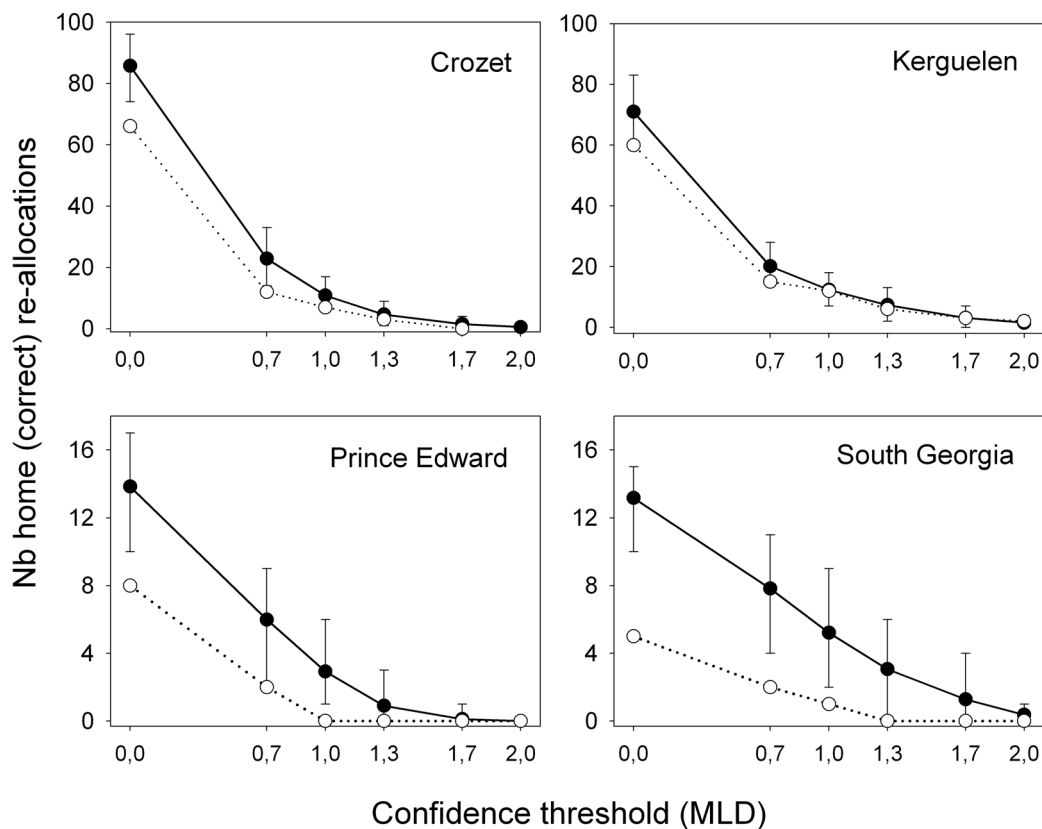


Figure 5.3 Re-allocation scores of albatrosses from each archipelago. Open dots report the number of birds re-allocated to their sampling archipelago (i.e. home re-allocation). Closed dots report the average number of virtual birds correctly re-allocated to their archipelago of origin in simulations. Vertical bars indicate the 95 % confidence interval of the distribution of correct re-allocation from 200 iterations for each set of archipelago \times confidence level. Note that the MLD axis represents likelihoods on a log scale (see text for details).

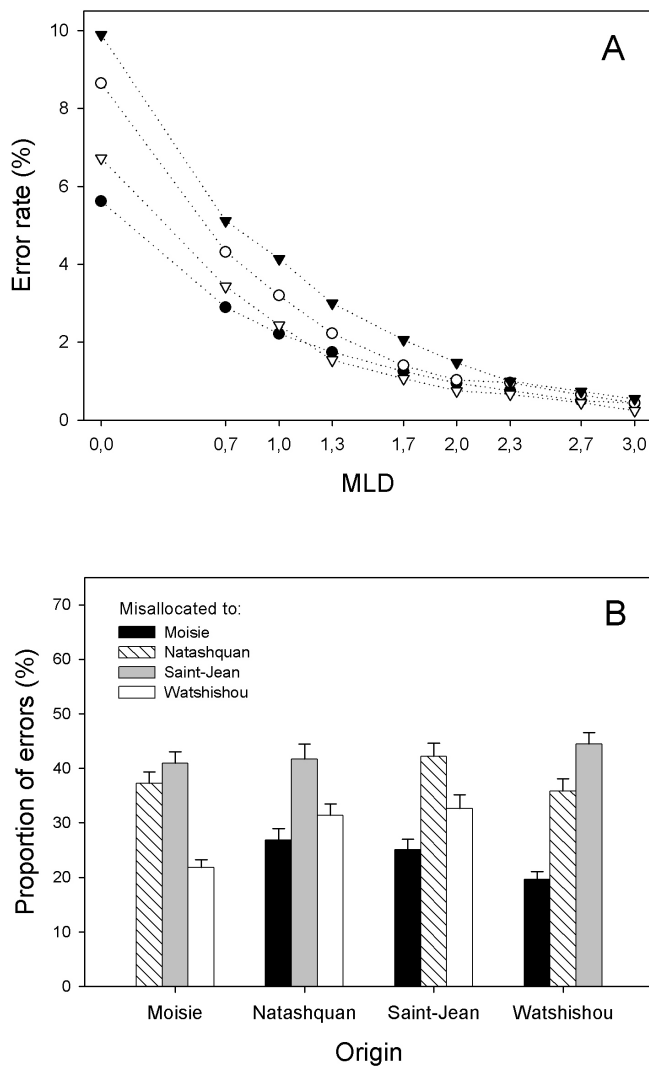


Figure 5.4 (A) Expected re-allocation error rates for each Atlantic salmon river sampled, as a function of confidence level (MLD). Closed dots: Moisie; open dots: Natashquan; closed triangles: Saint-Jean; open triangles: Watshishou. (B) Proportion of the total number of errors for a given river that is attributed to each of the three other rivers at MLD = 0. Error bars indicate the standard deviation in 100 iterations. Note that the MLD axis represents likelihoods on a log scale (see text for details).

5.11 Appendix

Appendix 5.1 : Supplementary tables

Table A5.1.1 Example of allele frequencies at two loci in a virtual salmon sample created by Monte Carlo resampling. Values are averages of five runs for each virtual sample size. As sample size increases, output frequencies are expected to match more closely frequencies used as input into the simulator.

| Locus | Allele | Input frequency | Output frequency | | | |
|--------------|---------------|-----------------|------------------|---------------|-----------------|------------------|
| | | | <i>n</i> =10 | <i>n</i> =100 | <i>n</i> =1 000 | <i>n</i> =10 000 |
| <i>Ssa85</i> | 111 | 0.065 | 0.030 | 0.079 | 0.064 | 0.065 |
| | 113 | 0.167 | 0.190 | 0.159 | 0.168 | 0.166 |
| | 115 | 0.047 | 0.030 | 0.047 | 0.047 | 0.048 |
| | 117 | 0.004 | 0.010 | 0.001 | 0.004 | 0.003 |
| | 123 | 0.007 | 0.010 | 0.006 | 0.006 | 0.007 |
| | 125 | 0.004 | 0.020 | 0.002 | 0.004 | 0.004 |
| | 127 | 0.315 | 0.310 | 0.327 | 0.315 | 0.314 |
| | 129 | 0.014 | 0.010 | 0.013 | 0.016 | 0.015 |
| | 131 | 0.029 | 0.030 | 0.031 | 0.032 | 0.029 |
| | 133 | 0.185 | 0.150 | 0.162 | 0.181 | 0.185 |
| | 135 | 0.152 | 0.190 | 0.164 | 0.153 | 0.152 |
| | 137 | 0.007 | 0.010 | 0.005 | 0.006 | 0.008 |
| | 151 | 0.004 | 0.010 | 0.004 | 0.004 | 0.004 |
| | <i>Ssa197</i> | 155 | 0.023 | 0.050 | 0.032 | 0.023 |
| 159 | | 0.073 | 0.070 | 0.081 | 0.077 | 0.075 |
| 163 | | 0.207 | 0.180 | 0.205 | 0.200 | 0.206 |
| 167 | | 0.212 | 0.190 | 0.229 | 0.215 | 0.211 |
| 171 | | 0.135 | 0.080 | 0.129 | 0.129 | 0.134 |
| 175 | | 0.092 | 0.150 | 0.074 | 0.094 | 0.092 |
| 179 | | 0.057 | 0.060 | 0.049 | 0.058 | 0.058 |
| 183 | | 0.041 | 0.050 | 0.041 | 0.044 | 0.041 |
| 187 | | 0.025 | 0.030 | 0.026 | 0.025 | 0.026 |
| 191 | | 0.021 | 0.030 | 0.012 | 0.020 | 0.021 |
| 195 | | 0.016 | 0.010 | 0.023 | 0.018 | 0.016 |
| 199 | | 0.013 | 0.020 | 0.012 | 0.011 | 0.013 |
| 203 | | 0.045 | 0.050 | 0.049 | 0.045 | 0.045 |
| 207 | | 0.024 | 0.000 | 0.029 | 0.026 | 0.024 |
| 211 | | 0.007 | 0.030 | 0.006 | 0.007 | 0.007 |
| 215 | | 0.003 | 0.000 | 0.001 | 0.004 | 0.003 |
| 219 | 0.004 | 0.000 | 0.002 | 0.004 | 0.004 | |

Table A5.1.2 Re-allocation of salmon excluded from their sampling river based on their probability as estimated from Monte Carlo resampling. Probabilities obtained from simple likelihoods ($P(L)$) and with the Λ statistic ($P(\Lambda)$) are given. Values in bold indicate an exclusion at both $\alpha = 0.05$ and 0.01 levels, while others are at the 0.05 level only. The river to which an individual was re-allocated is indicated, along with the highest confidence threshold (MLD) reached for this assignment. A dash indicates a non-excluded individual ($P \geq 0.05$) for one of these two criteria.

| Sampling River | Individual | $P(L)$ | $P(\Lambda)$ | Re-allocated to | Highest MLD |
|----------------|------------|----------------|----------------|-----------------|-------------|
| Moisie | SsaMoi04 | < 0.001 | — | Watshishou | 0.0 |
| | SsaMoi08 | < 0.001 | 0.003 | Watshishou | 1.7 |
| | SsaMoi11 | < 0.001 | < 0.001 | Natashquan | 1.0 |
| | SsaMoi24 | < 0.001 | — | Saint-Jean | 0.7 |
| | SsaMoi26 | < 0.001 | < 0.001 | Natashquan | 2.3 |
| | SsaMoi31 | 0.001 | — | Saint-Jean | 1.7 |
| | SsaMoi38 | 0.001 | 0.001 | Natashquan | 3.0 |
| | SsaMoi45 | 0.002 | — | Natashquan | 0.0 |
| | SsaMoi48 | 0.005 | 0.001 | Natashquan | 0.0 |
| | SsaMoi13 | 0.006 | — | Saint-Jean | 0.0 |
| | SsaMoi01 | 0.009 | — | Natashquan | 1.0 |
| | SsaMoi36 | 0.012 | — | Saint-Jean | 0.0 |
| | SsaMoi50 | 0.012 | — | Watshishou | 2.7 |
| | SsaMoi42 | 0.013 | — | Watshishou | 1.7 |
| | SsaMoi47 | 0.016 | — | Saint-Jean | 1.0 |
| | SsaMoi33 | 0.017 | — | Saint-Jean | 3.0 |
| | SsaMoi18 | 0.021 | — | Natashquan | 1.0 |
| | SsaMoi41 | 0.025 | — | Natashquan | 3.0 |
| | SsaMoi22 | 0.026 | — | Watshishou | 0.0 |
| | SsaMoi06 | — | 0.001 | Saint-Jean | 1.7 |
| SsaMoi40 | — | < 0.001 | Watshishou | 1.0 | |
| Natashquan | SsaNat01 | < 0.001 | 0.016 | Watshishou | 2.0 |
| | SsaNat02 | < 0.001 | — | Moisie | 1.7 |
| | SsaNat09 | < 0.001 | — | Watshishou | 1.3 |
| | SsaNat16 | < 0.001 | < 0.001 | Saint-Jean | 3.0 |
| | SsaNat25 | < 0.001 | 0.008 | Moisie | 1.3 |
| | SsaNat29 | < 0.001 | < 0.001 | Saint-Jean | 0.0 |
| | SsaNat41 | < 0.001 | < 0.001 | Saint-Jean | 2.3 |
| | SsaNat48 | < 0.001 | < 0.001 | Moisie | 2.7 |
| | SsaNat28 | 0.002 | — | Moisie | 0.7 |
| | SsaNat47 | 0.002 | 0.007 | Saint-Jean | 2.3 |
| | SsaNat21 | 0.006 | < 0.001 | Saint-Jean | 3.0 |
| | SsaNat32 | 0.019 | < 0.001 | Saint-Jean | 3.0 |
| | SsaNat35 | 0.026 | — | Saint-Jean | 0.0 |
| | SsaNat20 | 0.027 | — | Saint-Jean | 1.0 |
| | SsaNat36 | 0.031 | — | Moisie | 0.0 |
| | SsaNat42 | 0.032 | — | Watshishou | 0.7 |
| | SsaNat13 | 0.038 | — | Saint-Jean | 0.0 |
| | SsaNat07 | 0.044 | — | Moisie | 0.7 |
| | SsaNat19 | — | 0.032 | Moisie | 1.3 |
| | SsaNat38 | — | 0.002 | Saint-Jean | 1.7 |
| SsaNat46 | — | 0.009 | Saint-Jean | 1.3 | |

Table A5.1.2 (cont.) Re-allocation of salmon excluded from their sampling river on the basis of their probability as estimated from Monte Carlo resampling.

| Sampling River | Individual | $P(L)$ | $P(\Lambda)$ | Re-allocated to | Highest MLD | |
|----------------|------------|--------------|--------------|-----------------|-------------|-----|
| Saint-Jean | SsaSjq8-06 | <0.001 | — | Watshishou | 1.7 | |
| | SsaSjq8-09 | <0.001 | — | Watshishou | 0.0 | |
| | SsaSjq8-12 | <0.001 | — | Moisie | 0.0 | |
| | SsaSjq8-16 | <0.001 | 0.008 | Moisie | 2.0 | |
| | SsaSjq8-22 | <0.001 | 0.013 | Moisie | 3.0 | |
| | SsaSjq8-27 | <0.001 | <0.001 | Watshishou | 0.7 | |
| | SsaSjq8-28 | <0.001 | — | Natashquan | 0.0 | |
| | SsaSjq8-43 | <0.001 | <0.001 | Natashquan | 3.0 | |
| | SsaSjq8-44 | <0.001 | — | Watshishou | 3.0 | |
| | SsaSjq8-30 | 0.001 | <0.001 | Moisie | 2.0 | |
| | SsaSjq8-11 | 0.006 | — | Moisie | 1.3 | |
| | SsaSjq8-07 | 0.007 | — | Moisie | 1.3 | |
| | SsaSjq8-25 | 0.007 | — | Watshishou | 1.3 | |
| | SsaSjq8-32 | 0.035 | — | Watshishou | 0.0 | |
| | SsaSjq8-49 | 0.039 | — | Natashquan | 3.0 | |
| | SsaSjq8-04 | 0.040 | — | Natashquan | 2.3 | |
| | SsaSjq8-14 | 0.046 | — | Natashquan | 2.0 | |
| | SsaSjq8-23 | — | 0.008 | Natashquan | 2.0 | |
| | SsaSjq8-05 | — | 0.009 | Natashquan | 2.7 | |
| | SsaSjq8-41 | — | 0.005 | Moisie | 3.0 | |
| | SsaSjq8-46 | — | <0.001 | Watshishou | 3.0 | |
| | SsaSjq8-19 | — | 0.001 | Natashquan | 3.0 | |
| | SsaSjq8-29 | — | 0.004 | Natashquan | 3.0 | |
| | SsaSjq8-21 | — | 0.006 | Watshishou | 3.0 | |
| | SsaSjq8-01 | — | 0.014 | Natashquan | 0.0 | |
| | SsaSjq8-10 | — | 0.002 | Natashquan | 3.0 | |
| | Watshishou | SsaWAT14 | <0.001 | <0.001 | Saint-Jean | 0.0 |
| | | SsaWAT22 | <0.001 | <0.001 | Moisie | 1.0 |
| | | SsaWAT15 | 0.001 | — | Saint-Jean | 3.0 |
| | | SsaWAT09 | 0.003 | 0.001 | Saint-Jean | 2.3 |
| SsaWAT25 | | 0.005 | — | Saint-Jean | 0.0 | |
| SsaWAT31 | | 0.008 | <0.001 | Saint-Jean | 3.0 | |
| SsaWAT38 | | 0.008 | — | Natashquan | 0.0 | |
| SsaWAT17 | | 0.013 | <0.001 | Natashquan | 0.7 | |
| SsaWAT24 | | 0.017 | 0.005 | Natashquan | 3.0 | |
| SsaWAT32 | | 0.017 | 0.008 | Natashquan | 0.7 | |
| SsaWAT37 | | 0.019 | — | Saint-Jean | 0.0 | |
| SsaWAT21 | | 0.030 | — | Saint-Jean | 0.0 | |
| SsaWAT26 | | 0.030 | — | Natashquan | 0.0 | |
| SsaWAT12 | | 0.031 | 0.001 | Natashquan | 2.0 | |
| SsaWAT10 | | 0.038 | — | Saint-Jean | 3.0 | |
| SsaWAT13 | | 0.046 | — | Saint-Jean | 0.0 | |
| SsaWAT33 | | — | 0.007 | Natashquan | 1.0 | |
| SsaWAT19 | | — | 0.010 | Natashquan | 0.0 | |
| SsaWAT27 | | — | 0.008 | Moisie | 1.3 | |
| SsaWAT39 | | — | 0.004 | Moisie | 0.0 | |

Chapitre 6. Conclusion générale : Perspectives sur la dispersion chez une espèce d'oiseau longévive

Les animaux longévifs produisent typiquement peu de rejetons par épisode de reproduction, voire au cours de leur vie entière. Cette observation s'expliquerait par l'existence de compromis entre des traits comme la longévité, la fécondité, l'âge à maturité et la croissance, qui dépendent des mécanismes de régulation des populations et de la prévisibilité de l'environnement (Stearns 1992; Roff 2002). Ces compromis se reflètent dans les décisions individuelles relatives à l'allocation des ressources, à l'appariement, à la fréquence de la reproduction ou à la dispersion, décisions qui visent ultimement à maximiser le fitness en équilibrant le rendement reproducteur présent et futur d'un individu (pour les Albatros hurleurs voir p. ex. : Weimerskirch 1992; Jouventin et Dobson 2002). Par conséquent, une prémisse à cette discussion est qu'on ne peut interpréter les patrons de dispersion rapportés chez les albatros sans tenir compte du fait qu'ils s'expriment à l'intérieur d'une stratégie d'histoire de vie permettant aux lignées de cette espèce de perdurer dans un environnement marin hautement hétérogène (Hunt et Schneider 1987; Shealer 2002).

L'itéroparité, soit l'occurrence de plus d'un épisode de reproduction au cours de la vie d'un individu, conduit à des populations caractérisées par une structure d'âge et par un chevauchement des générations, deux traits démographiques très prononcés chez l'Albatros hurleur. Ces traits ont le potentiel d'accentuer les taux de consanguinité, de même que la compétition entre les individus apparentés. De plus, la diversité génétique très basse des albatros et la petite taille des colonies pourraient aussi accentuer le degré de consanguinité dans les populations.

Environnement hétérogène, consanguinité et compétition entre parents : voilà les trois grands types de facteurs identifiés dans la littérature comme étant favorables à l'évolution d'une dispersion accrue (Rousset et Gandon 2002). Pourtant, c'est l'inverse

qu'on observe chez les albatros : ces oiseaux sont philopatrics même lorsqu'on y regarde à très petite échelle géographique. Pourquoi ?

Dans cette discussion, je reprends certains des résultats de cette thèse ainsi que ceux d'autres études pour tenter d'énoncer de nouvelles hypothèses sur les causes de la dispersion (et surtout de la philopatrie) chez les albatros. Pour ce faire, je débute par une synthèse des connaissances disponibles sur les patrons de dispersion à différentes échelles spatiales chez l'Albatros hurleur. Ensuite, je rapporte les facteurs évoqués par d'autres auteurs pour expliquer la dispersion chez diverses espèces d'oiseaux marins, et je discute du rôle que ces facteurs pourraient jouer ou non chez les Albatros hurleurs. Par après, je reviens sur le modèle de dynamique de métapopulation évoqué au chapitre 3 pour discuter de sa plausibilité. Enfin, d'une manière plus spéculative, j'élargis la discussion en proposant une vision intégrative de l'évolution de la dispersion, qui prend en compte ses interactions possibles avec les traits d'histoire de vie propres aux albatros.

Je conclus cette thèse par un mot sur l'importance de la diversité génétique dans les populations naturelles, un sujet inévitable étant donné les résultats présentés aux chapitres 2 et 4.

6.1. Dispersion chez l'Albatros hurleur : les données empiriques

Les albatros partagent avec plusieurs autres oiseaux marins pélagiens la contrainte de ne pouvoir effectuer des mouvements de dispersion que sur certains intervalles de distance non contigus. C'est une conséquence directe de la répartition très fragmentée des sites propices à la reproduction et de leur organisation en plusieurs niveaux hiérarchiques : colonies, îles, archipels et océans. Il est frappant d'imaginer qu'un Albatros hurleur qui initie un mouvement d'émigration s'établira soit à moins de ~100 km de son lieu de départ, c'est-à-dire dans le même archipel, soit à plus de 1 000 km, mais pas à une distance intermédiaire. Pas surprenant, donc, que les taux de dispersion documentés pour ces deux classes de distances diffèrent substantiellement. L'écart est cependant plus marqué pour la dispersion post-natale que pour la dispersion adulte. Voilà pourquoi je vais passer en revue les résultats empiriques séparément pour les trois cas de figure suivants : la dispersion post-

natale à longue distance, la dispersion post-natale à courte distance, et la dispersion adulte toutes distances. Ces mouvements sont connus par la relecture des bagues posées aux pattes des oiseaux.

6.1.1 Dispersion post-natale sur de longues distances

Le premier examen détaillé de la dispersion post-natale sur de longues distances n'a été entrepris que récemment avec les travaux de Weimerskirch *et al.* (1997a) et de Cooper et Weimerskirch (2003). Auparavant, des mentions de mouvements sporadiques entre différentes îles avaient été publiées (Mougin 1977; Weimerskirch *et al.* 1985), mais une seule concernait un véritable événement de dispersion, c'est-à-dire un mouvement d'émigration suivi d'une reproduction confirmée dans la population d'accueil. Cooper et Weimerskirch (2003) ont dressé un portrait exhaustif des mouvements entre l'île de la Possession (archipel Crozet) et les deux îles de l'archipel du Prince-Édouard. J'ai mis à jour leur compilation en étendant la couverture temporelle jusqu'en 2006 et en incluant d'autres sites de nidification subantarctiques (chapitre 3). Pour sept paires de colonies (c.-à-d. comparées deux à deux) et situées sur des archipels différents, aucun mouvement d'oiseau n'a été détecté au cours des dernières décennies. Une paire (la Possession, Crozet – Bird Island, Géorgie du Sud) a échangé un seul migrant post-natal. Les mouvements ont été plus fréquents pour deux autres paires. Ainsi, 19 dispersants post-nataux ont quitté la Possession pour s'installer sur l'île Marion (archipel Prince-Édouard), mais un seul oiseau a fait le trajet dans le sens opposé. Sept poussins nés à la Possession se sont éventuellement établis aux îles Kerguelen mais aucun individu n'a fait le chemin inverse. Globalement, ces données suggèrent que toutes les paires de colonies échangent un migrant ou moins par génération, à l'exception de la paire la Possession – Marion pour laquelle une estimation très approximative s'élève à 10,6 migrants par génération, et probablement la paire la Possession – Kerguelen, pour laquelle l'effort de monitoring a toutefois été insuffisant pour en arriver à une estimation crédible (voir le chapitre 3 pour un aperçu de l'effort de monitoring dans chaque colonie).

En somme, les données disponibles indiquent une dispersion post-natale fortement asymétrique, la grande majorité des dispersants identifiés ayant quitté Crozet pour

s'installer dans un autre secteur subantarctique. Prises ensembles, les observations démontrent clairement que la philopatrie des oiseaux à leur île de naissance est très marquée ; à tout moment le nombre d'adultes d'origine étrangère présents dans une colonie ne représente qu'une toute petite proportion des reproducteurs. Par exemple, malgré le fait que l'île Marion reçoive la plus grande part des immigrants connus, seulement neuf oiseaux parmi les 1 426 dont la bague a été vérifiée en 2003, et qui incubaient un œuf, avaient été bagués à Crozet (Cooper et Weimerskirch 2003). De plus, la bague de certains de ces « immigrants » ayant été posée alors qu'ils étaient adultes ou immatures, et non poussins, on ne peut exclure la possibilité que ces oiseaux soient nés sur l'île Marion. En fait, en plus des dispersants confirmés parmi tous les albatros suivis dans l'ensemble des îles, un certain nombre d'oiseaux ont visité plus d'une île sans pour autant émigrer au final (chapitre 3). Les femelles sont mieux représentées parmi ces « visiteurs », leur nombre dépassant de plus de 50 % celui des mâles. La proportion de femelles est aussi légèrement plus importante chez les dispersants confirmés (10 femelles, 8 mâles et 12 inconnus). Cependant, le petit nombre d'oiseaux impliqués dans ces observations ne permet pas de conclure à une dispersion biaisée en faveur des femelles.

6.1.2 Dispersion post-natale sur de courtes distances

D'emblée il faut distinguer la dispersion entre les îles d'un même archipel et celle entre les colonies d'une même île. Il existe très peu d'information sur le premier type de mouvement parce que des monitorings intensifs ont été réalisés seulement dans une île par archipel (Croxall *et al.* 1990; Weimerskirch *et al.* 1997a; Nel *et al.* 2003; Terauds *et al.* 2006). Des visites sporadiques dans les autres îles de Crozet, Kerguelen et Prince-Édouard n'ont mené à la découverte que d'une poignée d'oiseaux bagués dans les colonies d'études, en dépit du fait que certaines de ces îles sont situées tout près de celles monitorées (chapitre 3). Cela suggère que les mouvements entre les îles sont très rares. Toutefois, on ne peut formuler de conclusion définitive sans l'obtention de données supplémentaires, ce qui impliquerait d'initier des programmes de suivi sur un plus grand nombre d'îles.

Les mouvements d'oiseaux s'effectuant à l'échelle d'une même île sont mieux connus et ils ont été étudiés sous trois angles différents : la distance parcourue par les

dispersants, le nombre de mouvements entre les colonies, et la fidélité au nid, ce dernier aspect étant discuté dans la section suivante puisqu'il concerne la dispersion adulte. La plupart des études ont été faites sur la Possession, une île de 18 km dans sa dimension la plus large et qui abrite trois colonies elles-mêmes subdivisées en sous-colonies où la densité des albatros est variable. Barrat *et al.* (1976) rapportent que les dispersants inter-colonies représentent 27 % des recrues, les autres oiseaux initiant leur vie reproductive dans leur colonie natale. Dans une étude postérieure, Weimerskirch et Jouventin (1987) ont observé une relation négative entre la proportion d'émigrants et la densité de la colonie natale, cette proportion étant respectivement de 36,7, 9,3 et 1,5 % pour les trois colonies ordonnées par densité croissante. Curieusement, Inchausti et Weimerskirch (2002) rapportent une relation positive entre la densité dans la colonie de départ (natale) et la proportion de juvéniles qui se dispersent vers une autre colonie de la Possession (voir section 6.3.2). Une erreur a pu se glisser dans la publication des résultats de l'une de ces études puisque, dans une large mesure, elles s'appuient toutes deux sur les mêmes observations. À noter que la relation entre le taux de dispersion et la densité peut être confondue par la distance entre les colonies de la Possession. En effet, une majorité des mouvements dans l'analyse de Weimerskirch et Jouventin (1987) ont eu lieu entre les deux colonies les plus voisines (Baie du Marin et Baie Américaine) alors que la colonie de Pointe Basse, plus éloignée, est aussi la plus peuplée. La distance moyenne de dispersion mesurée par Barrat *et al.* (1976), soit $4,3 \pm 1,3$ km, suggère la même chose.

Parmi les recrues à la Possession, une proportion plus importante de femelles (22,9 – 24,4 %) que de mâles (10,9 – 12,5 %) changent de colonie (ces chiffres incluent une très petite proportion, soit $< 0,2$ %, de dispersants inter-îles ; Weimerskirch *et al.* 1997a; Inchausti et Weimerskirch 2002; Weimerskirch *et al.* 2005). Par conséquent, la dispersion post-natale sur de courtes distances chez l'Albatros hurleur serait biaisée en faveur des femelles tout comme on l'observe chez la plupart de oiseaux (Greenwood 1980; Clarke *et al.* 1997) incluant certains Procellariiformes (Fisher 1971; Brooke 1978; Rabouam *et al.* 1998). À propos des cohortes nées à la Possession entre 1968 et 1985, Bried *et al.* (2006) rapportent qu'entre 0,6 et 2 poussins par cohorte ont éventuellement émigré de leur colonie natale pour s'installer dans une autre colonie de la même île. Ces migrants représentent environ 6 % des quelque 1 000 recrues que comptaient ces 18 cohortes, les autres recrues

(94 %) étant toutes philopatrices à l'exception de quelques individus (< 10) ayant émigré vers d'autres archipels (voir la section précédente). Bien que la représentation des femelles dans le pool de dispersants était de 75 % supérieure à celle des mâles, les différences entre les sexes ne sont pas significatives lorsque chaque colonie est considérée séparément. Le lecteur aura peut-être remarqué que les proportions de dispersants rapportées pour l'île de la Possession varient en fonction des études précitées, pourtant ces proportions proviennent de l'analyse d'une même base de données. Ces différences s'expliquent en partie par le fait que la couverture temporelle et la délimitation exactes des colonies ont varié selon les études.

Gauthier *et al.* (soumis) ont élaboré un modèle de recrutement spatial en utilisant les données de capture–recapture provenant de l'île de la Possession et couvrant une période de 30 ans. Dans ce modèle, la survie, la probabilité de capture, le recrutement et les transitions (dispersion) entre les trois colonies ont simultanément été pris en compte. Les différences entre les sexes n'ont toutefois pas pu être modélisées. Les résultats mettent au jour une philopatrie élevée pour deux colonies (0,9 – 0,92) et plus faible dans la troisième (0,7 ; Baie du Marin). En accord avec les compilations de mouvements rapportées antérieurement, la probabilité de transition est plus élevée entre les colonies voisines, de sorte que la dispersion post-natale semble se faire de proche en proche. Les taux de dispersion sont symétriques pour deux paires de colonies et asymétriques pour la troisième paire (plus de mouvements dans une direction que dans l'autre). Ces taux diffèrent également entre les paires, ceux-ci étant respectivement de 0,001, 0,066 et 0,175 (moyenne pour les deux directions). Parmi plusieurs modèles testés, celui qui s'ajuste le mieux aux données de capture–recapture implique des transitions asymétriques (taux de départ et d'arrivées inégaux dans les trois colonies). Cependant, ces résultats n'indiquent pas clairement une association entre les mouvements de dispersion et la taille ou la densité des colonies.

6.1.3 Dispersion adulte

Comme la majorité des oiseaux (Greenwood et Harvey 1982; Paradis *et al.* 1998), les Albatros hurlleurs se dispersent peu une fois qu'ils se sont déjà reproduits. Weimerskirch et Jouventin (1987) rapportent que la proportion d'adultes se dispersant est de moins de 5 % à

l'île de la Possession. À l'instar de la dispersion post-natale, cette proportion est inversement proportionnelle à la densité de la colonie de départ, soit respectivement de 4,5, 0,8, 0,4 % pour les trois colonies ordonnées par densité croissante. Plus récemment, Weimerskirch *et al.* (1997a) signalaient un biais significatif dans la dispersion adulte en faveur des femelles (10,8 %, mâles: 5,5 %). Ces valeurs sont aussi plus élevées que les moins de 5 % (deux sexes confondus) de Weimerskirch et Jouventin (1987).

Le modèle de recrutement spatial de Gauthier *et al.* (soumis) fournit des estimations très élevées (> 95 %) de la fidélité au site d'une reproduction à l'autre, et ce, pour toutes les colonies. Néanmoins, un adulte a environ une chance sur quatre de changer de colonie au cours de sa vie car les multiples reproductions offrent plusieurs occasions de le faire. Selon le modèle s'ajustant le mieux aux données, les probabilités de transitions sont plus élevées entre les colonies voisines et la fidélité au site varie entre les colonies. On note cependant une exception intéressante pour les adultes ayant subi un échec reproducteur : un modèle forçant un taux d'émigration égal pour toutes les colonies s'ajuste un peu mieux aux données pour cette catégorie d'oiseaux. Cela suggère que la colonie d'origine a moins d'influence sur la fidélité des oiseaux subissant un échec. Il faut souligner que la grande majorité des dispersants adultes sont probablement des oiseaux nouvellement veufs ou divorcés, les premiers ayant possiblement subi un échec reproducteur en raison du décès de leur partenaire. Par exemple, parmi 200 dispersants adultes identifiés dans la base démographique du CEBC, aucun oiseau n'avait le/la même partenaire dans les colonies de départ et d'arrivée (E. Milot, données non publiées). Conséquemment, les décisions relatives à la dispersion sont sans doute pour une grande part motivées par des ré-appariements (voir section 6.2.3).

Enfin, bien que les Albatros hurlleurs adultes soient très fidèles à leur colonie, ils le sont moins au nid lui-même puisque 71 % des couples changent de nid entre deux reproductions consécutives (Bried *et al.* 2003). Malgré tout, 93 % des couples sont fidèles à une zone qui s'étend dans un rayon de quelques mètres du nid occupé lors de la reproduction précédente, selon cette même étude. Cette observation est peut-être la conséquence de la nidification biennale chez cette espèce, qui fait en sorte que des groupes de nicheurs en partie différents occupent l'espace de la colonie lors de deux années

consécutives. Ainsi, la répartition des nids et leur occupation peut avoir changé lorsqu'un couple retourne à la colonie après une année sabbatique.

6.2 Dispersion et philopatrie : un survol des causes possibles

Tel que mentionné au chapitre 1, il est généralement admis que la philopatrie est élevée chez les oiseaux marins, tandis que la fidélité au site de reproduction est très élevée. L'Albatros hurleur montre ce patron « typique ». Cependant, Coulson et Coulson (2008) rapportent que la philopatrie ne s'avère pas la stratégie dominante chez plusieurs espèces d'oiseaux marins incluant des sternes, des goélands, les fulmars, des pétrels et des puffins. Néanmoins, il semble exister une tendance marquée pour la philopatrie chez les espèces de grande taille avec un mode de vie très pélagien, telles que les fous (Schreiber *et al.* 1996; Mowbray 2002; Kim *et al.* 2007b), les frégates (Dearborn *et al.* 2003) et les albatros (Harris 1973; Prince *et al.* 1994; Sagar *et al.* 1998; Van Bekkum *et al.* 2006). Vraisemblablement, la déconnection géographique entre les aires d'alimentation en mer et les habitats de nidification, la fragmentation en îles de ces derniers, la stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources, ainsi que l'histoire de vie « lente » de ces espèces, constituent des éléments déterminants dans l'évolution de la dispersion (tel que discuté plus loin pour les albatros). Par conséquent, des facteurs communs sont peut-être à l'œuvre chez ces espèces.

Un défi des études empiriques, en particulier de celles portant sur les espèces longévives, est d'identifier la fonction de fitness ciblée durant l'évolution de la dispersion. À ce propos, plusieurs études ont examiné la corrélation entre la dispersion et le succès reproducteur (une composante du fitness immédiat), trouvant une relation tantôt positive, négative, ou nulle entre les deux (p. ex. Steiner et Gaston 2005; Naves *et al.* 2006; Kim *et al.* 2007a). Cependant, il est possible que d'autres fonctions soient ciblées par la sélection naturelle. Il est donc opportun d'en rappeler les principales avant de passer en revue les facteurs potentiellement impliqués dans la dispersion chez les albatros. Ainsi, Ronce *et al.* (2001) regroupent les stratégies de dispersion en trois classes générales : 1) les stratégies de sélection d'habitat qui visent à maximiser le fitness immédiat de l'individu; 2) les stratégies altruistes visant à accroître le fitness inclusif, et étudiées dans le cadre de la théorie sur la

sélection de parentèle (*kin selection theory*); 3) les stratégies de réduction du risque, lesquelles cherchent à réduire la variance dans le fitness. À ces trois classes, ajoutons les stratégies visant à minimiser la probabilité d'extinction d'une lignée (Karlson et Taylor 1995 ; voir section 6.2.4).

6.2.1 Causes improbables de la dispersion ou de la philopatrie

Récemment, plusieurs études ont cherché à élucider les mécanismes expliquant les patrons de dispersion chez les oiseaux marins. La plupart ont abordé le problème sous l'angle de la sélection de l'habitat. La majorité a eu pour sujets les laridés (mouettes, goélands, sternes), les sulidés (fous) ou les alcidés (guillemots). Un certain nombre d'hypothèses lient la dispersion à la qualité de l'habitat de nidification et à la territorialité. Toutefois, ces hypothèses ne semblent pas vraiment applicables aux Albatros hurleurs. Certes, des facteurs tels que l'exposition au vent, la proximité d'aires de décollage, ou encore le type de sol créent une certaine hétérogénéité à petite échelle dans la qualité des sites de nidification (Tickell 2000). Néanmoins, l'espace occupé par les nids d'une colonie est généralement petit en comparaison de la surface disponible en habitat d'apparence convenable (Tickell 1968 ; E. Milot, observations personnelles), une situation notée pour plusieurs oiseaux marins (Hamer *et al.* 2002). Il serait donc étonnant que le patron de dispersion soit déterminé par la disponibilité de sites de qualité qui serait elle-même tributaire de la densité des individus reproducteurs (Waser 1985). De plus, les Albatros hurleurs ne sont pas des oiseaux territoriaux et il appert improbable que la compétition pour l'acquisition ou la rétention d'un site ou d'un territoire soit un facteur impliqué dans la dispersion. Cela tranche avec la situation vécue par d'autres espèces pour lesquelles ce type de compétition s'avère un aspect central de leur vie reproductive (p. ex. Kokko *et al.* 2004; Kim *et al.* 2007b).

En outre, les albatros effectuant leur quête alimentaire à des centaines voire des milliers de kilomètres du nid, l'abondance des ressources alimentaires (en mer) ne constitue pas un élément déterminant de la qualité de l'habitat local de nidification. Cette déconnexion rend improbable l'hypothèse que la qualité intrinsèque de l'habitat ait un impact important sur les décisions de dispersion (Stamps 2001). Steiner et Gaston (2005)

soutiennent que la connaissance de l'habitat de nidification local chez les Guillemots de Brünnich (*Uria lomvia*) a peu de chances d'influencer la dispersion — une conclusion qui en toute logique vaut probablement pour beaucoup d'espèces d'oiseaux marins qui exploitent des ressources alimentaires situées loin du nid.

Par le fait même, d'autres hypothèses liant dispersion et territorialité ou qualité de l'habitat sont à exclure (voir notamment Danchin *et al.* 1998; Drummond *et al.*, soumis). Par exemple, une hypothèse classique veut qu'une philopatrie plus marquée chez les mâles permettrait de réduire les coûts d'établissement d'un territoire (Greenwood 1980). Bien que les données disponibles sur les albatros suggèrent que la dispersion est quelque peu biaisée en faveur des femelles, cette hypothèse semble difficilement justifiable s'agissant d'une espèce non territoriale.

La prédation constitue un autre facteur déterminant de la qualité de l'habitat (Jones 2001). Cependant, les grandes espèces d'albatros ne comptent aucun prédateur terrestre naturel, bien que les labbes (*Stercorarius spp.*) peuvent parfois causer des dommages dans certaines colonies (Tickell 2000). Toutefois, depuis deux siècles, des mammifères introduits par l'humain, et l'humain lui-même, représentent une menace réelle pour certaines populations (Cuthbert *et al.* 2004). On ne sait pas si ces prédateurs ont pu avoir une influence sur les patrons de dispersion et de sélection de l'habitat des albatros.

Chez les oiseaux marins, les décisions relatives à la sélection de l'habitat ne se basent pas toujours uniquement sur une évaluation directe de la qualité de celui-ci. L'individu peut aussi avoir recours à de l'information dite privée (sa performance reproductive propre) ou publique (celle de ses conspécifiques) comme indices des perspectives de fitness à attendre dans une parcelle d'habitat (Danchin et Wagner 1997; Danchin *et al.* 1998). Cependant, il est plausible que les Albatros hurleurs ne prennent que peu ou pas en compte ce type d'information dans leurs décisions de dispersion et ce, pour au moins trois raisons. Premièrement, le succès reproducteur de ces oiseaux est probablement peu corrélé aux variations de l'habitat de nidification lui-même puisque la quête alimentaire se fait en mer. Soulignons cependant que si les oiseaux de différentes colonies d'un archipel utilisent des zones d'alimentation quelque peu différentes (ce qui reste à démontrer clairement), cela pourrait créer une association entre la colonie et le

succès reproducteur, sans qu'il y ait de cause à effet impliquant l'habitat de nidification. Deuxièmement, pour être valable, l'information utilisée pour jauger les perspectives de fitness dans une parcelle doit être fiable (Danchin *et al.* 2001). Étant donné que 1) les albatros ne pondent qu'un seul œuf par épisode reproducteur et que 2) il peut s'avérer difficile de distinguer les nids ayant connu un échec des nids inoccupés lors d'une année donnée, une future « recrue » ne dispose vraisemblablement que de peu d'information sur le succès reproducteur réalisé dans une parcelle d'habitat. Troisièmement, la fidélité des adultes à leur colonie de reproduction serait une stratégie quasi obligatoire chez les Procellariiformes. Selon Bried *et al.* (2003), elle permettrait au couple d'amorcer les activités de reproduction plus tôt au début de chaque saison en réduisant le temps nécessaire aux partenaires pour se retrouver. Cet avantage s'avère sans doute critique pour l'Albatros hurleur dont le cycle reproducteur est l'un des plus longs de tous les oiseaux (Weimerskirch *et al.* 1986). Cette fidélité au site très prononcée chez les adultes réduit grandement la pertinence de l'information privée ou publique.

6.2.2 Hétérogénéité environnementale et philopatrie

Indiscutablement, l'attachement des albatros à leur colonie natale est un élément frappant de leur comportement. Même si la philopatrie est répandue chez les oiseaux (Greenwood et Harvey 1982), il n'en demeure pas moins surprenant que les albatros comptent à la fois parmi les animaux les plus mobiles et les plus philopatriques qui soient. Comme nous l'avons mentionné au chapitre 3, la mobilité des albatros en général est quasi illimitée car ces oiseaux sont adaptés pour voler à faible coût énergétique (Pennycuick 1982; Weimerskirch *et al.* 2000). En font foi, d'ailleurs, les distances prodigieuses parcourues par les oiseaux en mer (pouvant dépasser les 250 000 km par an; Åkesson et Weimerskirch 2005).

Pour être en mesure de comprendre les facteurs impliqués dans les mouvements de dispersion, il s'avère crucial d'identifier les causes qui sous-tendent cette philopatrie. Nous avons émis l'hypothèse (chapitre 3) que, lors de la quête alimentaire, la ségrégation spatiale des oiseaux dans différents secteurs océaniques selon leur origine (archipel de nidification) pouvait limiter les chances que ceux-ci croisent des îles abritant d'autres colonies, d'autant

que ces îles sont en nombre limité dans l'océan austral. Cependant cette hypothèse nécessite une réévaluation, sachant par les travaux de Gauthier *et al.* (soumis) que la règle « la philopatrie avant tout » semble valoir même à petite échelle spatiale (c.-à-d. pour les déplacements intra-île). En conséquence, si la probabilité de rencontre avec d'autres îles joue un rôle dans les décisions de dispersion des albatros, je crois que celui-ci est probablement mineur.

Une conclusion importante et récurrente dans de nombreux modèles théoriques est à l'effet que, sous plusieurs conditions, la philopatrie est favorisée, voire la stratégie évolutivement stable (ESS) dans les environnements stables (Johnson et Gaines 1990; McPeck et Holt 1992; Travis et Dytham 1999; Danchin *et al.* 2001; Murren *et al.* 2001). Un des facteurs explicatif tient à la possibilité qu'un émigrant aboutisse dans un environnement de qualité inférieure à celui quitté, voire inadéquat (Olivieri *et al.* 1995). En particulier, lorsque l'environnement est spatialement hétérogène, il est attendu que la variance dans le fitness des rejetons philopatrics sera inférieure à celle des rejetons dispersants. Si le fitness moyen est le même pour les deux types de rejetons, cette différence de variance fournira un avantage sélectif aux individus produisant des rejetons philopatrics (Gillespie 1977). Cela est vrai dans la mesure où un individu adulte ne peut échantillonner plusieurs environnements afin de choisir le meilleur pour s'y reproduire. Dans ce contexte, la philopatrie peut agir comme une stratégie de réduction du risque, du point de vue du fitness maternel. Cela requiert toutefois que l'habitat natal, lui, soit temporellement stable (Stamps 2001). Cette condition est vraisemblablement satisfaite en ce qui concerne l'habitat local de nidification des Albatros hurleurs pour les raisons déjà mentionnées plus haut : acquisition de nourriture indépendante de cet habitat lui-même, faible prédation terrestre, sites de nidification non saturés. Ce n'est peut-être pas vrai à propos de l'habitat marin où s'alimente les oiseaux. Néanmoins, la stratégie de l'Albatros hurleur consiste à s'assurer d'un approvisionnement suffisant grâce à une série de réponses adaptatives qui tamponnent l'imprévisibilité des ressources en mer (voir le chapitre 1). La réussite de cette stratégie est avérée par la faible variation dans le succès reproducteur de cette espèce d'une année à l'autre, ce qui n'est pas le cas de toutes les espèces d'albatros (Croxall *et al.* 1998; Delord *et al.* 2008). En quelque sorte, l'interaction entre la stratégie alimentaire de l'Albatros hurleur et l'environnement marin résulte dans une « stabilité » temporelle de l'habitat du

point de vue de l'oiseau, ce qui pourrait rendre la philopatrie avantageuse. Nous reviendrons sur cet aspect dans la section 6.5.

6.2.3 Choix de partenaire, fidélité et attraction conspécifique

À mon avis, l'appariement est sans doute le facteur le plus déterminant dans les mouvements de dispersion sur de courtes distances des Albatros hurleurs. Ces oiseaux forment des couples fidèles et le choix d'un partenaire s'avère donc critique. En effet, un individu devra assumer les conséquences d'un mauvais choix pendant des années, voire toute la durée de sa vie reproductive.

Outre l'âge et, dans une moindre mesure, l'expérience reproductive (Jouventin *et al.* 1999), les critères sur lesquels se basent les Albatros hurleurs pour s'apparier restent méconnus. Les parades stéréotypées et complexes de ces oiseaux laissent cependant croire qu'ils sont très sélectifs (Jouventin et Lequette 1990; Lequette et Jouventin 1991; Bried et Jouventin 2002). Par conséquent, la répartition spatiale des partenaires potentiels de différentes qualités peut jouer un rôle dans la sélection de l'habitat (Danchin et Wagner 1997). Cela peut conduire, d'une part, à l'attraction conspécifique (densité-dépendance positive) et ultimement au regroupement des nids dans des zones restreintes par rapport à l'étendue de l'habitat. D'autre part, la décision de s'établir dans un endroit donné pourrait tout simplement dépendre de *où* un partenaire compatible ou de qualité convenable a été trouvé.

Logiquement, les options (partenaires potentiels) qui s'offrent à un oiseau se font plus nombreuses à mesure que le rayon de la dispersion augmente (Forero *et al.* 2002; Steiner et Gaston 2005). Néanmoins, les Albatros hurleurs paraissent favoriser la philopatrie selon toutes les études citées à la section 6.1.2. Il s'ensuit que la dispersion pourrait se faire par nécessité, c'est-à-dire lorsqu'un oiseau n'a pas trouvé de partenaire convenable dans sa colonie natale. D'ailleurs, même si la compétition oblige certains individus à se déplacer, elle n'opère pas en soi une sélection en faveur de la dispersion (Waser 1985; mais voir Murrell *et al.* 2002). En théorie, il n'y a donc pas de contradiction

entre une très forte propension pour la philopatrie et l'observation d'une proportion non négligeable d'individus se dispersant sur de courtes distances.

Le même raisonnement peut s'appliquer à la dispersion adulte : le fait que la majorité, sinon la totalité, des albatros qui changent de site de reproduction changent en même temps de partenaire indique qu'il s'agit d'oiseaux veufs ou divorcés. Cela suggère que la dispersion adulte se fait aussi par la nécessité de trouver un nouveau partenaire. À l'opposé, puisque le lien entre deux partenaires est durable mais « à temps partiel » — c'est-à-dire que les partenaires se séparent durant les années sabbatiques — la fidélité au site permettrait au couple de se reformer plus rapidement et d'initier la reproduction plus tôt en début de saison (Bried *et al.* 2003). Par conséquent, comme l'ont si bien exprimé Johnson et Gaines (1990), une décision prise par un animal à un certain moment de sa vie (ici le choix du partenaire) peut créer une contrainte sur sa dispersion ultérieure.

Après avoir considéré plusieurs hypothèses (section 6.2.1), il m'apparaît vraisemblable que le processus d'appariement est en grande partie responsable des mouvements de dispersion post-natale *et* adulte à petite échelle. D'ailleurs, les transitions post-natale et adulte sont fortement corrélées à l'île de la Possession ($r_{\text{spearman}} = 0,886$, $n = 6$ transitions unidirectionnelles entre deux colonies) selon les estimations de Gauthier *et al.* (soumis), ce qui suggère qu'un même facteur est responsable de ces deux types de mouvements. Ce facteur pourrait bien être la répartition spatiale des oiseaux célibataires. (Il faut néanmoins considérer ce résultat avec prudence puisque les observations ne sont pas indépendantes).

6.2.4 Dispersion et compétition entre individus apparentés

La conclusion théorique à l'effet que la philopatrie est une stratégie stable dans les habitats stables peut changer quand intervient une compétition entre des individus apparentés (Hamilton et May 1977; Gandon 1999; Perrin et Goudet 2001; Moore *et al.* 2006). En effet, la dispersion peut permettre de réduire cette compétition et d'augmenter le fitness inclusif des individus (certains auteurs parlent alors de dispersion « altruiste »). En réalité, nous ne savons rien à propos de l'impact potentiel de la compétition entre individus apparentés sur

la dispersion chez les albatros. Néanmoins, la longévité des albatros les amène à côtoyer des oiseaux de nombreuses cohortes et de différents degrés d'apparentement. La structure d'âge des populations chez les espèces itéropares constitue un facteur à même de changer la compétition entre individus apparentés et l'évolution de la dispersion. Selon le modèle de Ronce *et al.* (2000), l'âge d'une mère influencera 1) la probabilité que son territoire soit laissé vacant pour la prochaine cohorte de recrues et 2) le niveau d'apparentement génétique entre ses rejetons et les autres recrues. Ces deux facteurs, l'un lié à la sélection de l'habitat et l'autre à la compétition entre individus apparentés, peuvent aboutir à diverses stratégies évolutivement stables de dispersion selon la structure d'âge de la population (Ronce *et al.* 2000). Le premier facteur a sans doute peu d'emprise chez une espèce non territoriale. Le second, toutefois, pourrait jouer un rôle dans la dispersion des albatros. La compétition, présumée intense, pour obtenir un ou une partenaire pourrait favoriser les comportements altruistes de dispersion pour réduire cette compétition entre individus apparentés. Sous le modèle de Ronce *et al.* (2000) cela mène directement à deux prédictions : 1) la dispersion sera plus importante dans les populations où les vieux parents sont surreprésentés ; 2) les recrues nées de parents plus âgés auront une probabilité de dispersion plus élevée. Il serait très intéressant de tester ces prédictions en utilisant les données démographiques disponibles. Pour l'instant la question de l'impact de la compétition entre individus apparentés sur la dispersion demeure entière.

6.2.5 Dispersion et évitement de la consanguinité

Cette question a déjà été discutée au chapitre 4 et nous n'y revenons que brièvement ici. Les travaux théoriques récents suggèrent que la consanguinité a une emprise limitée sur la dispersion. En effet, la compétition entre individus apparentés en elle-même peut générer un taux de dispersion suffisant pour réduire passablement la pression exercée par la consanguinité en faveur de la dispersion (Perrin et Goudet 2001; Guillaume et Perrin 2006). D'autre part, la purge des allèles délétères dans les populations fragmentées et l'existence d'un nombre limité de dèmes (comme chez les Albatros hurleurs) réduisent l'hétérosie et, par conséquent, l'avantage de migrer pour se croiser avec un partenaire d'une autre population (Glémin *et al.* 2003). Donc, si on avait à faire une prédiction basée sur ces

résultats théoriques, on pourrait émettre l'hypothèse que l'évitement de la consanguinité n'a pas été une pression importante favorisant l'évolution d'un taux accru de dispersion (inconditionnel) entre les îles. Toutefois, la question de l'apparentement génétique est possiblement intimement liée au choix du partenaire et pousse peut-être certains individus à se déplacer sur de courtes distances (voir chapitre 4 et section 6.2.3). Cette question sera peut-être élucidée un jour si on parvient à démontrer que les albatros disposent d'adaptations permettant d'évaluer leur niveau d'apparentement génétique avec des partenaires potentiels. L'appariement selon l'âge pourrait également jouer un rôle à cet égard, tel que suggéré au chapitre 4, bien que cela demeure hautement hypothétique.

6.2.6 Démographie, rapport des sexes et dispersion biaisée selon le sexe

La dispersion se produit dans un contexte démographique que l'on peut décrire par une série de paramètres : survie, fécondité, densité, taux d'accroissement de la population, structure d'âge, rapport des sexes, etc. Il est clair que ce contexte aura un impact sur l'interaction entre les sexes et sur la dispersion, partant de l'hypothèse que cette dernière est pour une large part le résultat du processus d'appariement. Pruett-Jones et Lewis (1990) montrent par exemple que les décisions de dispersion des mâles du Mérion superbe (*Malurus cyaneus*) sont influencées par le rapport des sexes, ce dernier ayant une incidence sur les possibilités d'appariement. À propos de l'Albatros hurleur, Cooper et Weimerskirch (2003) soulèvent l'hypothèse voulant que le rapport des sexes soit impliqué dans les échanges entre les îles de la Possession et Marion :

It might be postulated that an unequal sex-bias in longline-fishing mortality, which is assumed to have caused a preponderance of males in the population in the past few decades [...], has led to an increasing number of pre-breeding males in recent years being unable to find partners at their natal island, in turn causing them to emigrate to another island, where its larger population makes it more likely that a partner will be found.

À la Possession, le rapport des sexes chez les albatros juvéniles est biaisé en faveur de mâles tandis qu'il est équilibré chez les adultes (Weimerskirch *et al.* 2005). Cela peut s'expliquer par une survie plus faible des mâles immatures et/ou une certaine compensation

par l'émigration. La seconde explication va davantage dans le sens du scénario de Cooper et Weimerskirch. L'hypothèse est aussi indirectement appuyée par l'observation que les mâles divorcés ou veufs à la Possession mettent plus de temps à se réappairer que les femelles (Jouventin *et al.* 2007).

L'hypothèse de Cooper et Weimerskirch (2003) repose toutefois sur plusieurs incertitudes. Premièrement, ces auteurs notent que les chances de trouver un oiseau migrant de la Possession vers Marion devraient être plus élevées que l'inverse puisque la seconde île abrite une proportion plus grande (50 %) des effectifs de son archipel que la première (20 %). Deuxièmement, l'hypothèse suppose que les oiseaux de la Possession connaissent l'existence de Marion. Les parcours d'alimentation, influencés notamment par les vents dominants (Weimerskirch *et al.* 1993), pourraient favoriser les déplacements est-ouest mais cela reste à vérifier. Troisièmement, l'hypothèse d'une attraction conspécifique basée sur la taille des colonies ne semble pas supportée par les travaux de Gauthier *et al.* (soumis) sur les mouvements à plus petite échelle. De plus, s'il y a bien une attraction conspécifique, on peut penser que la densité des partenaires potentiels (oiseaux célibataires) est probablement plus importante que la densité absolue qui inclut les couples nicheurs (Kokko et Rankin 2006). Quatrièmement, comme il y a appariement selon l'âge chez les Albatros hurleurs, la structure d'âge des oiseaux célibataires, en plus de leur densité, est possiblement un facteur jouant un rôle dans l'asymétrie de la dispersion. Toutefois il n'est pas sûr que cette structure d'âge diffère entre la Possession et Marion, deux populations dont la survie adulte est très corrélée (Nel *et al.* 2003).

En supposant que la propension à émigrer est naturellement plus forte chez les femelles, l'hypothèse de Cooper et Weimerskirch expliquerait peut-être que le signal d'une dispersion biaisée en faveur des femelles est plus faible (dilué ?) sur de longues que sur de courtes distances (le cas Possession – Marion entrant dans la première catégorie). Cela soulignerait en tout cas la nature facultative de ce biais dans la dispersion (Clarke *et al.* 1997). Reste qu'il est difficile de trouver une explication à ce biais en faveur des femelles, en particulier en ce qui a trait à la dispersion entre les différentes colonies de l'île de la Possession. Peut-être qu'il s'agit là tout simplement d'un héritage phylogénétique.

6.3 Dispersion et dynamique de métapopulation

Dans le chapitre 3, nous avons émis l'hypothèse que les patrons génétique et démographique observés chez l'Albatros hurleur s'expliquent en partie par une dynamique de métapopulation marquée par des événements de colonisation et d'extinction qui conduisent à un renouvellement des colonies s'effectuant sur une très longue échelle temporelle. Essentiellement, le modèle soutient qu'une philopatrie très marquée, ne se traduisant que par quelques très rares mouvements de dispersion inter-îles, résulte en de rarissimes événements de colonisation dans l'histoire des populations d'albatros, tandis que la disparition (abandon) de colonies, qu'elle soit causée par des bouleversements dans l'environnement marin, par l'avancée des glaciers (Hall 2002), ou simplement en raison de la stochasticité démographique dans les petites colonies (Inchausti et Weimerskirch 2001) est aussi un phénomène rare. J'aimerais revenir ici sur la plausibilité de ce modèle. Pour ce faire je discuterai de deux modèles de métapopulation publiés récemment en les mettant en relation avec les résultats génétiques présentés dans cette thèse.

Mais auparavant, il convient de considérer certains éléments propres aux albatros et à plusieurs oiseaux marins pélagiques. Premièrement, ceux-ci ne vivent pas dans une métapopulation classique au sens où l'habitat entre les parcelles de nidification (îles) est inhospitalier. Au contraire, la matrice qui entoure les îles subantarctiques, soit l'océan, est très largement parcourue et exploitée par les albatros qui y passent le plus clair de leur temps. Deuxièmement, la connectivité démographique entre les colonies n'est ni limitée par la capacité physique des oiseaux (considérant leur mobilité exceptionnelle), ni par des obstacles géographiques infranchissables, mais plutôt par leur comportement (décisions de dispersion), et éventuellement par les chances de croiser d'autres îles. La rareté des événements de colonisation est surtout le résultat de la répugnance des oiseaux à quitter leur colonie natale plutôt que la distance même entre les îles. Par conséquent, un modèle de dispersion décroissant de façon monotonique avec la distance offre une description sans doute peu appropriée pour ce système biologique. Ce type de modèle, fréquent dans la littérature et souvent décrit par une fonction exponentielle sous la forme $f(x) = ae^{-ax}$ (Caley 1991) ou une forme plus complexe (Klein *et al.* 2006), où x est la distance et a une constante, reflète généralement une capacité de mouvement limitée et une distribution continue des distances de dispersion. Par contre, les mécanismes locaux et globaux de

régulation des populations (taux d'accroissement, densité-dépendance) jouent probablement un rôle dans les patrons de dispersion et la dynamique de métapopulation des oiseaux pélagiens, tel que discuté ci-dessous.

6.3.1 Modèle de Matthiopoulos, Hardwood et Thomas

Un nombre considérable de modèles théoriques ont été développés dans le but de décrire la dynamique des métapopulations. Celui développé par Matthiopoulos, Hardwood et Thomas (2005) est certainement le plus pertinent pour le système biologique étudié ici. Ces auteurs ont soulevé la plupart des éléments énumérés au paragraphe précédent et ont entrepris de modéliser la dynamique des espèces coloniales, mobiles, à maturité tardive et à reproduction itéropare. Dans leur modèle structuré par classes d'âges et spatialement explicite, il est permis à la fécondité et à la dispersion d'être dépendantes ou non de la densité. Les individus qui se dispersent se redistribuent de façon idéale, mais pas de manière entièrement libre parce que la distance contraint le nombre de parcelles d'habitat visitées. Autrement dit, un individu sera moins enclin à émigrer vers des colonies plus distantes, mais la sélection de l'habitat tient compte des places vacantes et/ou de la densité dans les colonies visitées. Les phénomènes d'émigration (décision de quitter) et d'immigration (décision de s'établir) sont modélisés séparément. Le modèle permet d'ajuster les proportions d'individus purement et partiellement philopatrics, correspondant respectivement à une fidélité totale au site et à une dispersion conditionnelle. Ce modèle de dispersion est une meilleure approximation de la réalité des albatros que tout autre modèle proposé jusqu'ici, incluant celui d'Inchausti et Weimerskirch (2002) pourtant ajusté aux données d'Albatros hurleurs (voir ci-dessous).

Dans certaines de leurs simulations, Matthiopoulos *et al.* (2005) ont utilisé des valeurs de paramètres semblables à celles caractérisant l'histoire de vie des Albatros hurleurs : âge à maturité = 5 ans, fécondité annuelle = 0,45–0,95, survie = 0,9, philopatrie élevée, dispersion adulte nulle, nombre de colonies = 20. Un premier résultat important est que lorsque la philopatrie est élevée, la dynamique de métapopulation dépendra du type de mécanisme de régulation de la population :

Under local density dependence there are long time intervals between colonization events [...], the aggregate population time-series shows multiple plateaus [...] and the colonization process shows no obvious spatial pattern [...]. Strong site fidelity keeps animals in their colonies, hence increasing local density and resulting in density-dependent reductions in fecundity. If site fidelity is strong enough, fecundity is suppressed to such an extent that there is almost no density-dependent emigration. As a result, the metapopulation becomes trapped in a subset of the available colonies and the aggregate population trajectory displays a plateau until random, demographic events lead to the production of emigrants.

Chez les Albatros hurleurs, il est pensable que se produise une compétition entre les oiseaux d'une même colonie (ou île) pour les ressources alimentaires. Cette hypothèse est déjà avancée pour expliquer la ségrégation spatiale des oiseaux en mer selon l'âge et le sexe (Shaffer *et al.* 2001; Weimerskirch *et al.* 2006). Une telle compétition pourrait-elle mener à une faible fécondité, localement densité-dépendante comme dans le modèle de Matthiopoulos *et al.* (2005) ? Il est plus probable que la faible fécondité des albatros découle d'abord et avant tout d'un compromis évolutif entre ce trait et d'autres traits comme la longévité. Néanmoins, le résultat de Matthiopoulos *et al.* rapporté ci-dessus pourrait également se résumer comme suit : lorsque la fécondité est basse et le nombre d'émigrants produit à chaque année petit — ce qui s'avère sans conteste le cas pour les albatros —, les événements de colonisation seront rares et la métapopulation risque d'être « emprisonnée » longtemps dans un petit nombre de colonies.

Un deuxième résultat important du modèle de Matthiopoulos *et al.* (2005) est qu'une densité-dépendance globale, c'est-à-dire qui soit fonction de la taille de la métapopulation entière, augmente la variabilité dans la taille des colonies individuelles et peut mener à des extinctions : les colonies avantagées par le fait d'avoir été fondées en premier peuvent limiter la croissance de plus récentes et les rendre plus vulnérables à la stochasticité démographique. Chez l'Albatros hurleur, il est difficile d'imaginer qu'une telle densité-dépendance puisse se mettre en place à l'échelle de toute l'espèce, puisque les oiseaux nichant sur différents archipels utilisent des aires d'alimentation différentes (du moins pendant la reproduction). Toutefois le phénomène décrit par ce deuxième résultat pourrait en partie expliquer les différences de taille de colonie à une échelle plus régionale (par exemple les différences très marquées entre les différentes colonies de Kerguelen). De

plus, dans un contexte de densité-dépendance, l'agrégation conspécifique est à même de ralentir la croissance démographique et spatiale de la métapopulation (Matthiopoulos *et al.* 2005).

Un point important à propos du lien entre dispersion et densité-dépendance mérite d'être souligné ici. Lorsque la capacité de support de l'habitat est limitée ou atteinte, une alternative à la dispersion pour des espèces longévives pourrait être de retarder l'âge à la première reproduction. Deux études (Weimerskirch *et al.* 1997a; Nel *et al.* 2003) sur les populations d'Albatros hurleurs de l'océan Indien suggèrent que l'âge moyen des recrues est affecté par les pêches commerciales, qui d'une part causent une mortalité accidentelle chez les adultes et, d'autre part, fournissent une source additionnelle de nourriture. De plus, l'âge des recrues est corrélé aux variations interannuelles de l'indice climatique ENSO qui reflète probablement la qualité des conditions rencontrées par les oiseaux en quête alimentaire (Nel *et al.* 2003). Cela suggère entre autres une baisse de la compétition en mer avec les adultes et supporte indirectement l'hypothèse d'une régulation densité-dépendante à une échelle régionale.

6.3.2 Modèle d'Inchausti et Weimerskirch

Le modèle de Matthiopoulos *et al.* (2005) est en accord avec une dynamique de colonisation/extinction avec un renouvellement très lent des colonies, sans développement apparent de dynamique source-puits. Ce résultat contraste avec celui du modèle d'Inchausti et Weimerskirch (2002) déjà évoqué au chapitre 3. Ces auteurs ont construit un modèle de population matriciel paramétrisé avec les valeurs de traits biodémographiques mesurés sur la population d'Albatros hurleurs de Crozet. Ils ont prédit l'évolution démographique de la métapopulation sur 200 ans, soit une échelle temporelle semblable à Matthiopoulos *et al.* (300 ans). Ils ont observé ce qu'ils qualifient de dynamique source-puits : lorsque la migration entre les îles est permise, les petites colonies situées à proximité de plus grandes voient leurs chances de décliner s'amoinrir, parfois substantiellement, comparativement à un système sans migration. En contrepartie, les grandes colonies voient leur risque de déclin augmenter. La résultante de ces deux effets est que la dispersion n'a que très peu d'influence sur le risque de déclin de la métapopulation dans son ensemble.

La dynamique prédite par Inchausti et Weimerskirch tranche avec celle rapportée par Matthiopoulos *et al.* (2005). Cela s'explique par le modèle de dispersion utilisé. Dans le cas de Matthiopoulos *et al.*, la philopatrie est positivement corrélée à la densité dans la colonie natale. C'est l'inverse dans le cas d'Inchausti et Weimerskirch et on comprend que leur modèle favorise un transfert plus important des grandes vers les petites colonies. Cette décision des auteurs se base sur l'observation d'une corrélation positive entre la proportion de juvéniles qui émigrent et la taille de la colonie natale à l'île de la Possession (voir à ce sujet la section 6.1.2). Toutefois, les récents résultats de Gauthier *et al.* (soumis) pour cette île ne supportent ni l'un ni l'autre de ces deux modèles clairement : la philopatrie augmente avec la taille de la colonie tandis qu'une plus grande proportion de dispersants s'installent dans la plus petite colonie. L'hypothèse d'une dynamique source-puits causée par un transfert depuis les grandes vers les petites colonies est aussi mise à mal par la migration observée depuis la Possession (colonie d'environ 300 couples annuellement) vers Marion (environ 1 400 couples ; Delord *et al.* 2008).

La fonction de dispersion utilisée par Inchausti et Weimerskirch est sans doute peu réaliste à certains égards. Les auteurs ont utilisé les ré-observations des oiseaux nés à la Possession pour calculer les proportions de juvéniles philopatrics et de juvéniles se dispersant à différentes distances. Ces données ont servi à évaluer une fonction du type $f(x) = ae^{bx^c}$, où a , b et c sont des constantes. Connaissant la distance entre les îles incluses dans leur modèle, ils ont calculé le taux de dispersion symétrique entre chaque paire d'île à partir de cette fonction. Soulignons que cette fonction présume que toutes les populations d'albatros obéissent au même modèle de dispersion que les oiseaux de la Possession. Encore une fois, un taux de dispersion symétrique n'est pas supporté par les mouvements entre la Possession et Marion ni par le modèle de recrutement spatial de Gauthier *et al.* Malgré les réserves énoncées ci-dessus, le modèle d'Inchausti et Weimerskirch soulève la possibilité d'une dynamique source-puits. Cela est encore plus évident lorsque ces auteurs incluent dans leur modèle l'effet de la mortalité accidentelle des oiseaux due aux activités de pêche commerciale ayant sévi dans l'océan Indien dans les années 1970 et 1980.

Je vais maintenant discuter de la compatibilité du patron génétique décrit aux chapitres 2 et 3 avec les deux modèles de métapopulation décrits ci-dessus et réévaluer brièvement la plausibilité d'une dynamique de renouvellement des colonies chez l'Albatros hurleur.

6.3.3 Patron génétique et modèle de métapopulation

Le patron génétique mis au jour dans le cadre de cette thèse se résume comme suit :

1. une très faible diversité génétique à l'intérieur des colonies ;
2. une diversité génétique tout aussi faible (comparable à celle d'une colonie) dans toute la métapopulation ;
3. une quasi-absence de structure génétique dans la métapopulation ;

Ajoutons à ces trois résultats l'observation d'une connectivité démographique (actuelle) réduite entre les îles et les archipels. L'effet de la dynamique présumée de métapopulation (décrite au début de la section 6.3) sur ce patron génétique a déjà été discuté au chapitre 3 et je n'ajouterai ici que quelques considérations supplémentaires ici. Prises ensemble, ces observations s'accordent avec peu de modèles théoriques à l'exception de celui d'une métapopulation avec renouvellement des colonies. Toutefois, dans le cas des albatros, ce renouvellement se fait nécessairement sur une échelle temporelle très longue. Pour qu'une telle dynamique métapopulationnelle mène au patron génétique observé, il faut possiblement que le nombre de colonies soit limité, de sorte que chaque nouvelle colonie soit fondée par des individus venant à peu près d'un même pool génétique représentatif de l'ensemble de la métapopulation (Gaggiotti 1996 ; voir aussi à cet égard les conclusions de Lande (1992) sur le lien entre le type de pool de fondateurs et la différenciation génétique des populations). Cette hypothèse s'accorde jusqu'à un certain point avec le modèle de Matthiopoulos *et al.* (2005).

Sous une dynamique source–puits (Inchausti et Weimerskirch 2002), la théorie prédit qu’un puit aura une diversité génétique plus basse qu’une source pour une gamme importante de conditions démographiques (Gaggiotti 1996). Ce n’est pas ce qu’on observe chez l’Albatros hurleur et rien dans le patron génétique ne permet d’identifier des colonies comme des sources ou des puits potentiels. Ce qui est particulièrement remarquable, c’est le degré comparable d’homozygotie des colonies quelle que soit leur taille. Cependant, cela n’exclut pas en soi certains types de dynamiques source–puits (Gaggiotti 1996). De plus, les modèles théoriques ont été développés dans le cas de populations en équilibre migration–dérive, alors que les résultats génétiques dont nous disposons suggèrent qu’un tel équilibre n’est pas atteint chez les albatros. Par conséquent, il est impossible d’exclure l’existence de ce type de dynamique sur la seule base de ces résultats. Qui plus est, ce type de dynamique, surtout s’il se produit sur une échelle temporelle plus courte que celle entre deux événements de colonisation, pourrait renforcer l’homogénéité génétique des populations. Il en va de même pour tout flux génique qu’il soit symétrique ou non, incluant les mouvements occasionnels sur de très longues distances.

On peut imaginer que des effets fondateurs répétés, associés possiblement à la capacité limitée de cette espèce à régénérer rapidement sa diversité génétique (apparemment faible depuis toujours ou presque ; chapitre 2), puissent expliquer le maintien d’une faible diversité dans toute l’espèce. Un défi plus sérieux au modèle de métapopulation avec colonisation/extinction se pose au plan de la structure génétique des populations. En particulier, certains modèles indiquent que la dynamique de renouvellement des populations locales réduit la différenciation entre celles-ci seulement si le flux génique se produit de manière prédominante lors des événements de colonisation (Barton et Whitlock 1997). Cela n’est vraisemblablement pas le cas chez l’Albatros hurleur puisque les événements de colonisation sont très rares alors qu’un petit flux génique se produit sans doute à chaque génération (de l’ordre de grandeur d’un migrant par année entre l’ensemble des îles). Toutefois, en intégrant la stochasticité démographique dans les modèles les résultats changent (Gaggiotti 1996). Encore une fois, le système étudié ici colle mal avec la plupart des modèles de population à l’équilibre. Pannell et Charlesworth (1999) ont d’ailleurs montré que le temps pour atteindre la différenciation génétique (F_{ST}) attendue à l’équilibre varie de façon complexe dans les métapopulations.

Pour conclure, disons qu'il serait souhaitable d'effectuer des simulations pour tester l'effet de différents scénarios démographiques et historiques sur les fréquences de marqueurs AFLP, en espérant que cette entreprise permette d'établir quelle dynamique de métapopulation peut réalistement mener au patron génétique observé chez les Albatros hurleurs. Ironiquement, une absence de structure et/ou de diversité génétique chez une espèce animale mène souvent à des interprétations assez élémentaires : flux génique important, goulot d'étranglement, etc. Dans ce cas-ci, la réponse est loin d'être évidente.

6.4 Évolution de la dispersion chez les oiseaux marins pélagiens

Les résultats présentés dans cette thèse conduisent à des considérations à propos de l'évolution de la dispersion chez les oiseaux marins pélagiens. Rappelons d'abord que les coûts associés à la quête alimentaire et les stratégies adoptées par les oiseaux ont un impact important sur la reproduction (p. ex. Pinaud et Weimerskirch 2005). Les Albatros hurleurs adultes ajustent finement leur stratégie d'allocation énergétique au cours de la saison de reproduction par le biais d'une série de réponses comportementales et physiologiques (p. ex. Weimerskirch *et al.* 1993). Dans ce contexte de bilan énergétique serré, une dynamique de métapopulation impliquant la fondation sporadique de nouvelles colonies et l'extinction (désertion) d'autres colonies, apparaît comme un « moyen » plausible pour un système de populations de suivre les fluctuations climatiques à long terme. Cependant, la sélection naturelle opère au niveau des gamètes individuels, pas à celui de populations entières. En conséquence, quand une vaste majorité d'individus sont philopatrics comme chez l'Albatros hurleur, la persistance à long terme de l'espèce repose sur les rares individus se dispersant, lesquels doivent obtenir quelque avantage à émigrer. Trois questions sont à considérer ici. Premièrement, comment la dynamique de métapopulation agit sur le taux de dispersion ? Deuxièmement, est-ce qu'un polymorphisme stable de dispersion, par exemple avec une majorité d'individus philopatrics et une minorité dispersante, peut se maintenir dans un tel système ? Troisièmement, les taux de dispersion peuvent-ils s'ajuster aux périodes caractérisées par des bouleversements importants de l'environnement ?

6.4.1 « L'effet métapopulation »

Pour répondre à la première de ces questions, considérons la boucle de rétroaction qui lie la dynamique de métapopulation à l'évolution de la dispersion. En effet, les métapopulations possèdent des propriétés émergentes ayant un impact sur l'évolution des traits biodémographiques comme la dispersion (Parvinen 2007), ce que Olivieri et Gouyon (1997) ont baptisé « l'effet métapopulation ». Cette question a été abondamment étudiée au plan théorique. Un résultat tout à fait intuitif est qu'un taux d'extinction non nul engendre une sélection en faveur d'une dispersion non nulle elle aussi (Olivieri *et al.* 1995). En accord avec cette prédiction, on remarquera que la philopatrie des albatros, même si elle est très marquée, n'est pas stricte. Il serait bien sûr hasardeux d'établir un lien de cause à effet entre extinctions et dispersion sur la base de cette simple observation. Néanmoins, disons qu'une des conditions nécessaires à l'existence d'une métapopulation est remplie, soit l'occurrence, au moins sporadiquement, de mouvements entre les îles.

Les modèles de métapopulation prédisent aussi une réduction du taux de dispersion en fonction de l'âge de la population locale, dans la mesure où la qualité de l'habitat est stable (Olivieri et Gouyon 1997). Cela se produit parce que s'opposent deux pressions sélectives, soit une en faveur des dispersants au moment de la colonisation d'un habitat, puis une favorisant la philopatrie une fois la population fondée. On retrouve ici l'idée que la philopatrie est sélectionnée dans les habitats stables, déjà évoquée à la section 6.2.2. Toutefois, dans le contexte d'une métapopulation, cela implique que coexistent au moins deux stratégies de dispersion. Celles-ci pourraient être maintenues par un polymorphisme génétique (p. ex. différents allèles) lorsque la sélection naturelle opère à deux niveaux : intra-population et entre les populations (Van Valen 1971). On parle ici de stratégies de dispersion inconditionnelles parce que la probabilité de dispersion est déterminée entièrement par le génotype de l'individu (McPeck et Holt 1992). Cependant, selon Olivieri *et al.* (1995) les conditions permettant l'existence d'un tel polymorphisme peuvent être assez strictes : en théorie, s'il existe un taux de dispersion évolutivement stable (d^*), deux stratégies pourront coexister si elles se situent à la fois de part et d'autre de ce taux d^* et qu'aucune n'en soit très rapprochée. Autrement un des deux génotypes envahira la population. Dans l'éventualité d'un d^* situé tout près de zéro — comme cela pourrait être le cas chez les albatros pour les raisons énoncées plus haut —, deux stratégies de dispersion

pourront difficilement être en même temps éloignées de d^* et situées de part en part de celui-ci.

Même si ce modèle basé sur un bipolymorphisme génétique est simpliste, la conclusion ci-dessus possède probablement un certain degré de généralité, à savoir qu'un système où la philopatrie est fortement dominante est sans doute peu propice au maintien de plusieurs stratégies de dispersion inconditionnelle basées sur un déterminisme génétique rigide. Une fixation de la philopatrie n'est toutefois pas observée chez l'Albatros hurleur, ce qui suggère que l'expression de différentes stratégies de dispersion chez cette espèce est rendue possible autrement.

6.4.2 Fluctuations temporelles de l'environnement et réponse adaptative

La plupart des modèles décrivant l'évolution de la dispersion dans les métapopulations posent en prémisse que l'extinction, lorsqu'elle se produit, se fait de manière subite, soit au cours d'une seule ou de quelques générations. Un polymorphisme de dispersion inconditionnelle est maintenu en équilibre par le régime de sélection naturelle qui dépend du taux de renouvellement des populations locales par génération. Cela semble un peu loin de la réalité des oiseaux marins longévifs. En effet, chez ces espèces, les extinctions surviennent probablement à la suite de déclin qui amènent graduellement les populations sous l'emprise de la stochasticité démographique — contre laquelle les populations d'albatros sont par ailleurs remarquablement prémunies (Sæther *et al.* 2004) —, et/ou à la suite de changements dans l'environnement qui rendent l'habitat peu à peu inadéquat pour l'accomplissement de la reproduction. Ainsi, la philopatrie et la fidélité au site de nidification peuvent devenir maladaptées lorsque les mécanismes qui régulent les populations varient ainsi dans le temps (Cooch *et al.* 1993; Ganter et Cooke 1998).

Une façon de s'échapper de conditions environnementales devenues défavorables est de changer de stratégie de dispersion. Des études empiriques montrent que la propension à se disperser, ou la distance de dispersion, est héritable chez les oiseaux (Hansson *et al.* 2003; Drummond *et al.*, soumis). Cela rend théoriquement possible la mise en place d'une réponse génétique adaptative aux variations temporelles dans

l'environnement. Par exemple, Møller *et al.* (2006) ont mis au jour une telle réponse dans la dispersion chez la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*), un oiseau marin côtier confronté aux changements climatiques qui se produisent actuellement.

D'un autre côté, la plasticité phénotypique (dispersion conditionnelle) pourrait être plus importante que le déterminisme génétique chez les espèces mobiles exposées à des fluctuations spatiotemporelles de leur environnement (Murren *et al.* 2001). Cette idée va aussi dans le sens de notre hypothèse selon laquelle la décision de « rester ou partir » (à petite échelle) se base en bonne partie sur les opportunités d'appariement qui s'offrent à un individu. Peut-être également que les Albatros hurleurs immatures qui visitent leur future colonie (habituellement natale) de reproduction sont capables d'évaluer la qualité des zones d'alimentation exploitables depuis celle-ci. Si les ressources alimentaires s'appauvrissent en deçà d'un certain seuil, la décision d'émigrer pourrait devenir plus fréquente chez les recrues. Des effets parentaux peuvent aussi influencer les décisions de dispersion (Ims et Hjermand 2001). Chez l'Albatros hurleur, la condition corporelle du père est corrélée à celle des poussins femelles (Blanchard *et al.* 2007) et, hypothétiquement, elle pourrait fournir une information indirecte sur l'état de l'habitat marin, quoique cela puisse aussi refléter la qualité intrinsèque du géniteur. Il serait intéressant de pouvoir vérifier s'il existe une corrélation entre la condition des parents et les décisions de dispersion de leur progéniture.

Le rôle éventuellement central de la plasticité phénotypique n'évacue pas pour autant les aspects génétiques. En effet, on imagine difficilement l'absence d'un certain déterminisme génétique dans la philopatrie marquée des albatros, surtout quand on pense à ces oiseaux juvéniles qui, dès leur premier envol, partent très loin en mer, pendant des années, pour finalement revenir nicher exactement là où ils sont nés. Ce déterminisme génétique, s'il existe, ne se situe sans doute pas au niveau du taux de dispersion lui-même, mais de celui d'une norme de réaction faisant en sorte que la plupart des oiseaux sont philopatrics tout en laissant une certaine flexibilité dans la stratégie de dispersion adoptée, selon les conditions particulières vécues par un individu. D'ailleurs, la plasticité phénotypique peut elle-même être la cible de la sélection naturelle et son évolution pourrait jouer un rôle crucial chez les espèces exposées aux changements climatiques (Nussey *et al.* 2005). Incidemment, la minimisation à long terme de la probabilité d'extinction d'une

lignée (Karlson et Taylor 1995) s'avère peut-être une cible importante de la sélection naturelle qui pourrait influencer l'évolution de la norme de réaction déterminant la plasticité phénotypique. Ici, je n'évoque pas une sélection de groupe ni une quelconque capacité qu'aurait la sélection naturelle de faire des projections sur l'avenir (deux idées qui seraient antidarwiniennes). Le modèle de Karlson et Taylor (1995) prédit que, du point de vue du géniteur, la proportion optimale de rejetons dispersants produits dépend du risque d'extinction de la parcelle d'habitat et de la fécondité de cet individu. À long terme, les allèles permettant l'atteinte de cette proportion optimale seront les gagnants au jeu de la sélection naturelle. Il s'agit bien sûr d'un modèle impliquant un taux fixe de dispersion inconditionnelle, mais son extension à une norme de réaction me semble une suite logique.

Enfin, plusieurs oiseaux pélagiques des hautes latitudes ont probablement étendu leur aire de répartition depuis la fin de la dernière glaciation (Friesen *et al.* 2007). La vitesse d'une telle expansion géographique dépend directement de la distribution des distances de dispersion d'une espèce (Kot *et al.* 1996). Or, cette distribution est elle-même dynamique et, au front d'expansion, elle peut évoluer vers une dispersion accrue sous l'effet d'interactions avec d'autres paramètres démographiques (Phillips *et al.* 2008a). Il y a donc plusieurs raisons de penser que la dispersion est un paramètre qui peut évoluer par divers mécanismes sous l'impulsion des changements environnementaux vécus par les populations d'oiseaux marins. Identifier lesquels sont, ou ont été, à l'œuvre dans un système biologique comme celui des Albatros hurleurs demeure un défi colossal. Pour l'instant nous devons malheureusement nous en tenir à des hypothèses et des spéculations.

6.5 Dispersion et évolution de l'histoire de vie des albatros

Pour compléter cette discussion sur la dispersion, nous devons considérer comment celle-ci s'imbrique dans la stratégie d'histoire de vie unique aux albatros. J'ai mentionné à la section 6.2.2 que la philopatrie était favorisée dans les habitats temporellement stables et que, du point de vue des albatros, cette stabilité existait par l'interaction entre leur traits (biodémographiques et comportementaux) et l'environnement marin. Si certains de ces traits visent à optimiser l'acquisition et l'allocation des ressources à l'intérieur d'une même saison de reproduction, d'autres le font sur des périodes plus longues. Par exemple, la

reproduction biennale permettrait aux Albatros hurleurs de balancer leur budget énergétique global, entre autres aux plans des réserves corporelles et de la mue (Weimerskirch 1993; Jouventin et Dobson 2002). De plus, chez les Procellariiformes longévifs, la décision de sauter une reproduction lors d'une année où les conditions environnementales sont défavorables (Chastel *et al.* 1995; Guinet *et al.* 1998) pourrait représenter une alternative à la dispersion vers des sites plus favorables (par exemple, dans le cas de l'Albatros hurleur, les années où l'indice ENSO est bas ; Nel *et al.* 2003). La fidélité des partenaires représente une autre adaptation reliée au mode de vie pélagien qui augmente les chances de mener le poussin à l'envol (Hamer *et al.* 2002).

Certaines des stratégies évoquées ci-dessus n'ont de sens que si les adultes sont fidèles à leur site de reproduction. D'autre part, tous ces comportements impliquent manifestement des compromis entre la survie, le rendement reproductif présent et celui à venir (dit valeur reproductrice résiduelle) (Pianka et Parker 1975; Stearns 1992). J'émetts ici l'hypothèse que ces compromis permettent une prévisibilité dans l'acquisition des ressources au cours de la vie entière d'un oiseau, et non seulement au cours d'une seule saison, afin de l'assurer (en moyenne) d'un certain apport reproductif au cours de sa vie (à ce sujet voir par exemple Kaplan et Lancaster (2002)).

Dans ce contexte, le problème de la dispersion, pour l'albatros, se pose peut-être en termes d'autocorrélation spatiale. Il existe des zones (p. ex. latitudinales) et des caractéristiques océanographiques (p. ex. courants marins, remontées d'eau, marges continentales) associées à différents niveaux de productivité et qui déterminent la répartition spatiale des oiseaux marins à différentes échelles (Hunt et Schneider 1987). Comme l'affirment Rousset et Gandon (2002), s'il existe « une autocorrélation spatiale dans la qualité [de l'environnement], les dispersants sur de longues distances atteindront, en moyenne, des habitats inappropriés, introduisant ainsi un coût à la dispersion depuis n'importe lequel habitat ». Puisque seuls une poignée d'îles et archipels sont occupés ou colonisables par des Albatros hurleurs, il pourrait y avoir un risque de coupure abrupte dans l'autocorrélation spatiale de l'environnement marin lorsqu'un oiseau nicheur passe d'une zone de quête alimentaire exploitable à partir d'une île à une zone exploitable depuis une autre île. Par conséquent, un oiseau qui se disperserait sur une longue distance risquerait d'avoir à exploiter un paysage océanique différent de celui avoisinant son lieu de naissance,

et qui est peut-être moins convenable à sa stratégie d'alimentation, donc à la reproduction. Autrement dit, un coût associé à un tel mouvement de dispersion serait l'incertitude quant à la prévisibilité de l'approvisionnement à long terme dans le nouvel habitat. Une telle incertitude serait incompatible avec une stratégie d'histoire de vie qui vise justement à assurer la prévisibilité de l'acquisition des ressources alimentaires, car vraisemblablement les albatros ne peuvent « tamponner » les variations dans n'importe quel environnement. À l'opposé, le fait pour un individu d'être né sur une île donnée et d'avoir atteint la maturité constitue possiblement une « information privée » indiquant que le sol natal (et l'environnement marin dans un rayon exploitable) offre les conditions requises pour réussir la reproduction (Spear *et al.* 1998). Considérant la rareté des îles de nidification potentielles, cette information a peut-être joué un rôle déterminant dans l'évolution de la philopatrie.

Les points soulevés ci-dessus suggèrent que l'évolution de la philopatrie était une condition nécessaire à l'émergence d'une stratégie d'histoire de vie basée à la fois sur l'exploitation de ressources alimentaires rares et distribuées de façon contagieuse et imprévisible, et sur une certaine prévisibilité de l'approvisionnement à long terme, soit sur la durée de la vie de l'individu. Si cette hypothèse est vraie, alors peut-être qu'un mécanisme semblable explique la philopatrie chez d'autres espèces d'oiseaux marins. Par exemple, après avoir considéré diverses possibilités, Steiner et Gaston (2005) concluent que « la cause de la philopatrie extrêmement précise observée chez le Guillemot de Brünnich demeure inconnue ». Chez les Albatros hurleurs et peut-être chez d'autres espèces, la philopatrie apparaît comme la toile de fond sur laquelle les facteurs qui peuvent favoriser la dispersion (comme la quête d'un partenaire) ne laissent qu'une faible empreinte sur le patron des mouvements effectivement réalisés.

La stratégie d'histoire de vie des albatros s'articule sur des traits biodémographiques spécifiques, notamment une grande longévité, une fécondité basse et une forte taille corporelle. Une des hypothèses évoquées pour expliquer l'allocation des ressources dans la longévité est l'exposition à un faible taux de mortalité extrinsèque (Kirkwood et Austad 2000). Cela va de pair avec une certaine stabilité de conditions favorables au cours de la vie d'un individu : acquisition de ressources soutenue, taux de prédation bas, faible risque d'extinction soudaine d'une population, etc. Comme la stabilité de l'environnement

favorise aussi la philopatrie, il n'est pas surprenant que les modèles théoriques prédisent une corrélation négative entre la dispersion et la longévité et même une coévolution entre ces deux traits (Olivieri et Gouyon 1997). Coévolution parce qu'un changement dans le taux de dispersion modifie le risque de mortalité extrinsèque dans la population, en altérant par exemple le régime de prédation, le degré de variabilité environnementale auquel les individus sont exposés, ou encore le coût associé à la dispersion elle-même. De même, un investissement dans la longévité se fait généralement aux dépens de la fécondité ou vice versa (Pianka et Parker 1975). La niche alimentaire des Albatros hurleurs ne permet pas l'atteinte d'une grande fécondité. Son exploitation nécessite donc l'assurance d'une certaine longévité et par conséquent d'une sorte de stabilité des conditions environnementales, permise entre autres par la philopatrie. Quant à la grande taille corporelle de ces oiseaux, sans doute s'imbrique-t-elle intimement, elle aussi, dans leur stratégie d'histoire de vie, bien que son rôle exact demeure incertain. Du moins, la taille est indirectement associée à la longévité des oiseaux marins de par sa corrélation avec le taux métabolique basal (Weimerskirch 2002). Par ailleurs, aux plans énergétique et biomécanique, cette taille énorme permet vraisemblablement aux plus grandes espèces d'albatros d'effectuer le type d'échantillonnage de l'environnement marin qu'ils font (Weimerskirch et Lys 2000; Jouventin et Dobson 2002). Enfin, la grande taille corporelle des albatros représente possiblement un capital somatique indispensable à leur stratégie reproductive (Kaplan et Lancaster 2002).

Ce modèle de l'origine de la philopatrie basé sur des compromis évolutif entre les traits d'histoire de vie reste spéculatif et difficilement testable. Il possède aussi d'importantes lacunes, comme celle de ne pouvoir prédire dans quelle séquence s'est mise en place la stratégie d'histoire de vie des albatros, ni à quel point son évolution était déjà bien enclenchée avant leur apparition propre ; après tout, beaucoup d'oiseaux marins partagent certaines de ces caractéristiques avec eux. Malgré tout, ce modèle offre l'avantage d'une perspective intégrée. Nous espérons qu'il suscitera quelques discussions.

6.6 Diversité génétique

La question du rôle de la diversité génétique dans les populations naturelles se pose nécessairement lorsqu'on considère la situation particulière de l'Albatros hurleur. En effet, une idée répandue veut qu'une diversité élevée soit un gage de pérennité car elle prémunirait les populations contre la dépression de consanguinité, leur permettrait de s'adapter et les assurerait d'un potentiel d'évolution pour affronter les changements à venir dans l'environnement. La question de la consanguinité a été longuement discutée au chapitre 4. En un mot, il semblerait que son effet chez les espèces longévives soit loin d'être facile à cerner. Poser la prémisse qu'une faible diversité sera néfaste apparaît peu justifiable. On peut en effet avancer des hypothèses tant pour prédire l'impact négatif d'un « déficit génétique » que l'absence d'un tel impact (voir chapitre 4). Pourquoi alors avoir un *a priori* en faveur de la première éventualité ?

L'aspect du potentiel d'évolution m'apparaît plus problématique encore. Il est bien évident que l'adaptation ne peut s'effectuer sans l'existence de variation génétique. Depuis Darwin, les preuves à cet effet s'accumulent. Néanmoins, la relation entre le potentiel d'évolution et la diversité génétique — telle que mesurée par des paramètres classiques comme l'hétérozygotie ou la richesse allélique — demeure hypothétique. La population de renard gris insulaire (*Urocyon littoralis dickeyi*) habitant l'île San Nicolás (îles Channel, Californie), dépourvue de diversité aux marqueurs microsatellites mais diversifiée aux loci du complexe majeur d'histocompatibilité, illustre de façon saisissante la distinction pouvant exister entre la variation adaptative à certains gènes et les mesures classiques de diversité génétique (neutre) (Aguilar *et al.* 2004). Par ailleurs, les niveaux de diversité dans différents systèmes ne sont pas toujours comparables en termes de potentialité de réponse à la sélection naturelle. Par exemple, la part de la variance génétique totale qui sera de type additif dépendra de la structure de population, du système d'appariement et de l'importance des interactions entre gènes (Goodnight 2006). Enfin, pour ce qui est de savoir si la réponse à la sélection naturelle repose principalement sur une variation pré-existante (*standing genetic variation*) ou sur de nouvelles mutations, la question n'est toujours pas résolue (Barrett et Schluter 2008). Toutes ces considérations rendent périlleuse l'interprétation des niveaux de diversité génétique observés en termes de potentiel d'adaptation et d'évolution.

En biologie de la conservation, on insiste souvent sur l'importance de la diversité génétique pour le maintien de l'adaptation et du potentiel d'évolution (Bowen et Roman 2005). Pour utile qu'elle soit, cette vision de la conservation n'est pas sans comporter un risque de dérive. Par exemple, à trop mettre l'accent sur les gènes, d'aucuns perdent une certaine vue d'ensemble de la conservation. C'est alors que s'opère parfois un glissement : l'intérêt envers les populations naturelles pour ce qu'elles sont s'en détourne au point de ne plus prendre en compte que leur bagage génétique. Elles ne sont plus vues alors que comme des « porteuses de gènes », niveau auquel on tend à situer leur valeur. À cet égard, soulignons la volonté de certains chercheurs de reconstituer des souches génétiques ancestrales « pures » mais disparues (p. ex. Poulakakis *et al.* 2008), une idée carrément anti-darwinienne à mon sens. Un autre signe très tangible de ce glissement est le débat actuel sur « l'inflation taxinomique », c'est-à-dire l'élévation de sous-espèces au rang d'espèces à la suite de l'adoption d'un nouveau concept d'« espèce » (Isaac *et al.* 2004; James Harris et Froufe 2005; Tattersall 2007).

Et les Albatros hurleurs, dans tout ça ? Les dangers réels qui les guettent sont la mortalité accidentelle causée par les activités de pêche dans les eaux internationales, les changements climatiques qui pourraient bouleverser profondément leur habitat, ou encore les mammifères introduits sur les îles océaniques qui représentent une menace en puissance. Bien sûr, les albatros sont génétiquement pauvres mais, ma foi, ils semblent bien se porter malgré tout...



L'histoire des populations d'Albatros hurleurs semble façonnée par cette dualité d'une dispersion quelquefois nécessaire et d'une philopatrie extrême. Cela assure sans doute la pérennité de leur mode de vie malgré les soubresauts climatiques de notre planète. En même temps, la quête de ressources alimentaires éparpillées dans l'océan exige de ces oiseaux qu'ils se meuvent sur des distances phénoménales. Ce contraste entre mobilité et fidélité presque indéfectible à leur lieu de naissance illustre bien que les albatros ne sont pas de purs vagabonds, comme le laisse supposer leur surnom anglais de *wanderers*. Les

albatros vivent dans une réalité qui les contraint à des compromis et à une gestion serrée du budget. De quoi casser leur image de « vastes oiseaux des mers/Qui suivent, indolents compagnons de voyage/Le navire glissant sur les gouffres amers ! »¹. Mais, n'eut été de cette bête réalité, ils n'auraient peut-être pas développé ces traits si fascinants à étudier — auxquels s'ajoute désormais leur faible diversité génétique.

¹ Charles Baudelaire, *L'albatros*.

Bibliographie

- Abbott CL, Double MC (2003) Genetic structure, conservation genetics and evidence of speciation by range expansion in shy and white-capped albatrosses. *Molecular Ecology* **12**, 2953-2962.
- Agrawal AF, Wang AD (2008) Increased transmission of mutations by low-condition females: evidence for condition-dependent DNA repair. *PLoS Biology* **6**, 389-395.
- Aguilar A, Roemer G, Debenham S, Binns M, Garcelon D, Wayne RK (2004) High MHC diversity maintained by balancing selection in an otherwise genetically monomorphic mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 3490-3494.
- Åkesson S, Weimerskirch H (2005) Albatross long-distance navigation: comparing adults and juveniles. *Journal of Navigation* **58**, 365-373.
- Albert V, Jonsson B, Bernatchez L (2006) Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla*, *A. rostrata*): evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time. *Molecular Ecology* **15**, 1903-1916.
- Alderman R, Double MC, Valencia J, Gales R (2005) Genetic affinities of newly sampled populations of wandering and black-browed albatross. *Emu* **105**, 169-179.
- Amarasekare P (2004) Spatial variation and density-dependent dispersal in competitive coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**, 1497-1506.
- Amos W, Harwood J (1998) Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **353**, 177-186.
- Amos W, Balmford A (2001) When does conservation genetics matter? *Heredity* **87**, 257-265.
- Amos W, Worthington Wilmer J, Fullard K, Burg TM, Croxall JP, Bloch D, Coulson T (2001) The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**, 2021-2027.
- Andreu J, Barba E (2006) Breeding dispersal of great tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea* **94**, 45-58.
- Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**, 611-621.
- Ballou JD (1997) Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations. *Journal of Heredity* **88**, 169-178.
- Balloux F, Amos W, Coulson T (2004) Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Molecular Ecology* **13**, 3021-3031.

- Banks MA, Eichert W (2000) WHICHRUN (version 3.2): a computer program for population assignment of individuals based on multilocus genotype data. *Journal of Heredity* **91**, 87-89.
- Barbraud C, Johnson AR, Bertault G (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology* **72**, 246-257.
- Barrat A, Barré H, Mougin J-L (1976) Données écologiques sur les grands albatros *Diomedea exulans* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau* **46**, 143-155.
- Barrett RDH, Schluter D (2008) Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* **23**, 38-44.
- Barton NH, Whitlock MC (1997) The evolution of metapopulations. Pages 183-210 dans *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* (sous la direction de Hanski I, Gilpin ME). Academic Press, London.
- Bataillon T, Kirkpatrick M (2000) Inbreeding depression due to mildly deleterious mutations in finite populations: size does matter. *Genetical Research* **75**, 75-81.
- Baudouin L, Piry S, Cornuet J-M (2004) Analytical bayesian approach for assigning individuals to populations. *Journal of Heredity* **95**, 217-224.
- Bellinger MR, Johnson JA, Toepfer J, Dunn P (2003) Loss of genetic variation in greater prairie chickens following a population bottleneck in Wisconsin, USA. *Conservation Biology* **17**, 717-724.
- Bello N, Francino O, Sanchez A (2001) Isolation of genomic DNA from feathers. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* **13**, 162-164.
- Bengtsson BO (1978) Avoiding inbreeding: at what cost? *Journal of Theoretical Biology* **73**, 439-444.
- Bennetts RE, Nichols JD, Lebreton J-D, Pradel R, Hines JE, Kitchen WM (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. Pages 3-17 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Bensch S, Åkesson M (2005) Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? *Molecular Ecology* **14**, 2899-2914.
- Bensch S, Helbig AJ, Salomon M, Siebold I (2002) Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers. *Molecular Ecology* **11**, 473-481.
- Bernatchez L, Duchesne P (2000) Individual-based genotype analysis in studies of parentage and population assignment: how many loci, how many alleles? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 1-12.
- Berry O, Tocher MD, Sarre SD (2004) Can assignment tests measure dispersal? *Molecular Ecology* **13**, 551-561.
- Beutler E, Gelbart T, Han JH, Koziol JA, Beutler B (1989) Evolution of the genome and the genetic code: selection at the dinucleotide level by methylation and

- polyribonucleotide cleavage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **86**, 192-196.
- Blachford A, Agrawal AF (2006) Assortative mating for fitness and the evolution of recombination. *Evolution* **60**, 1337-1343.
- Blanchard P, Hanuise N, Dano S, Weimerskirch H (2007) Offspring sex ratio in relation to parental structural size and body condition in the long-lived wandering albatross (*Diomedea exulans*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**, 767-773.
- Blomqvist D, Andersson M, Küpper C, Cuthill IC, Kis J, Lanctot RB, Sandercock BK, Székely T, Wallander J, Kempenaers B (2002) Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* **419**, 613-615.
- Blums P, Nichols JD, Hines JE, Lindberg MS, Mednis A (2005) Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* **143**, 365-376.
- Bohonak AJ (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology* **74**, 21-45.
- Boisvert M, Mayer FM (1994) Mortalité infantile et consanguinité dans une population endogame du Québec. *Population* **49**, 685-724.
- Bonadonna F, Nevitt GA (2004) Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science* **306**, 835.
- Bonin A, Bellemain E, Bronken Eidesen P, Pompanon F, Brochmann C, Taberlet P (2004) How to track and assess genotyping errors in population genetics studies. *Molecular Ecology* **13**, 3261-3273.
- Boulinier T, Lemel J-Y (1996) Spatial and temporal variations of factors affecting breeding habitat quality in colonial birds: some consequences for dispersal and habitat selection. *Acta Oecologia* **17**, 531-552.
- Boulinier T, Danchin E, Monnat J-Y, Doutrelant C, Cadiou B (1996) Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian Biology* **27**, 252-256.
- Bowen BW, Roman J (2005) Gaia's handmaidens: the Orlog model for conservation biology. *Conservation Biology* **19**, 1037-1043.
- Bried J, Jouventin P (2002) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. Pages 263-305 dans *Biology of Marine Birds* (sous la direction de Schreiber EA, Burger J). CRC Press, Boca Raton.
- Bried J, Pontier D, Jouventin P (2003) Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour* **65**, 235-246.
- Bried J, Nicolaus M, Jarne P, Dubois M-P, Jouventin P (2006) Population biology of the wandering albatross (*Diomedea exulans*) in the Crozet and Kerguelen archipelagos, southern Indian Ocean, approached through genetic and demographic methods. *Journal of Zoology* **272**, 20-29.

- Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers JJ (1998) Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**, 329-339.
- Brooke M (1978) The dispersal of female Manx shearwaters (*Puffinus puffinus*). *Ibis* **120**, 545-551.
- Brothers N (1991) Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the Southern Ocean. *Biological Conservation* **55**, 255-268.
- Brothers N, Gales R, Hedd A, Robertson G (1998) Foraging movements of the shy albatross *Diomedea cauta* breeding in Australia: implications for interactions with longline fisheries. *Ibis* **140**, 446-457.
- Brown VK (1985) Insect herbivores and plant succession. *Oikos* **44**, 17-22.
- Burg TM (1999) Isolation and characterization of microsatellites in albatrosses. *Molecular Ecology* **8**, 338-341.
- Burg TM (2000) *Genetic analyses of albatrosses: mating systems, population structure and taxonomy*. Thèse de Doctorat, Department of zoology, Cambridge University.
- Burg TM (2008) Genetic analysis of wandering albatrosses killed in longline fisheries off the east coast of New Zealand. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**, S93-S101.
- Burg TM, Croxall JP (2001) Global relationships amongst black-browed and grey-headed albatrosses: analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites. *Molecular Ecology* **10**, 2647-2660.
- Burg TM, Croxall JP (2004) Global population structure and taxonomy of the wandering albatross species complex. *Molecular Ecology* **13**, 2345-2355.
- Burg TM, Croxall JP (2006) Extrapair paternities in black-browed *Thalassarche melanophris*, grey-headed *T. chrysostoma* and wandering albatrosses *Diomedea exulans* at South Georgia. *Journal of Avian Biology* **37**, 331-338.
- Burg TM, Lomax J, Almond R, Brooke MdL, Amos W (2003) Unravelling dispersal patterns in an expanding population of a highly mobile seabird, the northern fulmar (*Fulmarus glacialis*). *Proceedings of the Royal Society of London B* **270**, 979-984.
- Busch JD, Miller MP, Paxton EH, Sogge MK, Keim P (2000) Genetic variation in the endangered southwestern willow flycatcher. *Auk* **117**, 586-595.
- Caley MJ (1991) A null model for testing distributions of dispersal distances. *American Naturalist* **138**, 524-532.
- Cam E, Oro D, Pradel R, Jimenez J (2004) Assessment of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multistate capture-recapture models. *Journal of Animal Ecology* **73**, 723-736.
- Campbell D, Bernatchez L (2004) Generic scan using AFLP markers as a means to assess the role of directional selection in the divergence of sympatric whitefish ecotypes. *Molecular Biology and Evolution* **21**, 945-956.

- Campbell D, Duchesne P, Bernatchez L (2003) AFLP utility for population assignment studies: analytical investigation and empirical comparison with microsatellites. *Molecular Ecology* **12**, 1979-1991.
- Cegelski CC, Waits LP, Anderson NJ (2003) Assessing population structure and gene flow in Montana wolverines (*Gulo gulo*) using assignment-based approaches. *Molecular Ecology* **12**, 2907-2918.
- Cena CJ, Morgan GE, Malette MD, Heath DD (2006) Inbreeding, outbreeding and environmental effects on genetic diversity in 46 walleye (*Sander vitreus*) populations. *Molecular Ecology* **15**, 303-320.
- Charlesworth B, Hughes KA (1996) Age-specific inbreeding depression and components of genetic variance in relation to the evolution of senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**, 6140-6145.
- Charlesworth B, Charlesworth D (1999) The genetic basis of inbreeding depression. *Genetic Research* **74**, 329-340.
- Charpentier MJE, Williams CV, Drea CM (2008) Inbreeding depression in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship. *Conservation Genetics* **9**, 1605-1615.
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* **94**, 278-285.
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* **76**, 2240-2246.
- Cherel Y, Klages N (1998) A review of the food of albatrosses. Pages 113-136 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Ciampolini R, Cetica V, Ciani E, Mazzanti E, Fosella X, Marroni F, Biagetti M, Sebastiani C, Papa P, Filippini G, Cianci D, Presciuttin S (2006) Statistical analysis of individual assignment tests among four cattle breeds using fifteen STR loci. *Journal of Animal Science* **84**, 11-19.
- Clarke AL, Sæther B-E, Røskaft E (1997) Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* **79**, 429-438.
- Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- Coltman DW, Pilkington JG, Pemberton JM (2003) Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. *Molecular Ecology* **12**, 733-742.
- Cooch EG, Jefferies RL, Rockwell RF, Cooke F (1993) Environmental change and the cost of philopatry: an example in the lesser snow goose. *Oecologia* **93**, 128-138.
- Cooper J, Weimerskirch H (2003) Exchange of the wandering albatross *Diomedea exulans* between the Prince Edward and Crozet Islands: implications for conservation. *African Journal of Marine Science* **25**, 519-523.

- Cooper J, Battam H, Loves C, Milburn PJ, Smith LE (2003) The oldest known banded wandering albatross *Diomedea exulans* at the Prince Edward Islands. *African Journal of Marine Science* **25**, 525-527.
- Corander J, Marttinen P (2006) Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. *Molecular Ecology* **15**, 2833-2843.
- Corander J, Waldmann P, Sillanpää MJ (2003) Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics* **163**, 367-374.
- Cornuet J-M, Piry S, Luikart G, Estoup A, Solignac M (1999) New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* **153**, 1989-2000.
- Cote J, Clobert J (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**, 383-390.
- Coulson JC (2002) Colonial breeding in seabirds. Pages 87-113 dans *Biology of Marine Birds* (sous la direction de Schreiber EA, Burger J). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Coulson JC, Coulson BA (2008) Measuring immigration and philopatry in seabirds; recruitment to Black-legged Kittiwake colonies. *Ibis* **150**, 288-299.
- Coulson T, Benton TG, Lundberg P, Dall SRX, Kendall BE, Gaillard J-M (2006) Estimating individual contributions to population growth: evolutionary fitness in ecological time. *Proceedings of the Royal Society of London B* **273**, 547-555.
- Coyne JA, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Associates.
- Coyne JA, Barton NH, Turelli M (2000) Is Wright's shifting balance process important in evolution? *Evolution* **54**, 317-324.
- Crnokrak P, Roff DA (1999) Inbreeding depression in the wild. *Heredity* **83**, 260-270.
- Crnokrak P, Barrett SCH (2002) Purging the genetic load: a review of the experimental evidence. *Evolution* **56**, 2347-2358.
- Crow JF, Kimura M (1970) *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York.
- Croxall JP, Gales R (1998) An assessment of the conservation status of albatrosses. Pages 46-65 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Croxall JP, Rothery P, Pickering SPC, Prince PA (1990) Reproductive performance, recruitment and survival of wandering albatrosses *Diomedea exulans* at Bird Island, South Georgia. *Journal of Animal Ecology* **59**, 775-796.
- Croxall JP, Prince PA, Rothery P, Wood AG (1998) Population changes in albatrosses at South Georgia. Pages 69-83 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Curtis JMR, Taylor EB (2004) The genetic structure of coastal giant salamanders (*Dicamptodon tenebrosus*) in a managed forest. *Biological Conservation* **115**, 45-54.

- Cuthbert R, Sommer E, Ryan P, Cooper J, Hilton G (2004) Demography and conservation of the Tristan albatross *Diomedea [exulans] dabbenena*. *Biological Conservation* **117**, 471-481.
- Danchin E, Wagner RH (1997) The evolution of coloniality : the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* **12**, 342-347.
- Danchin E, Cam E (2002) Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**, 153-163.
- Danchin E, Boulinier T, Massot M (1998) Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**, 2415-2428.
- Danchin E, Heg D, Doligez B (2001) Public information and breeding habitat selection. Pages 243-258 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Daniels SJ, Walters JR (2000) Inbreeding depression and its effects on natal dispersal in red-cockaded woodpeckers. *Condor* **102**, 482-491.
- Dasmahapatra KK, Lacy RC, Amos W (2008) Estimating levels of inbreeding using AFLP markers. *Heredity* **100**, 286-295.
- Davies N, Villablanca FX, Roderick GK (1999) Determining the source of individuals: multilocus genotyping in nonequilibrium population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 17-21.
- Dawson KJ, Belkhir K (2001) A Bayesian approach to the identification of panmictic populations and the assignment of individuals. *Genetical Research* **78**, 59-77.
- Dearborn D, Anders A, Schreiber E, Adams R, Mueller U (2003) Inter-island movements and population differentiation in a pelagic seabird. *Molecular Ecology* **12**, 2835 - 2843.
- Delord K, Besson D, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Population trends in a community of large procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. *Biological Conservation* **141**, 1840-1856.
- Dionne M, Miller KM, Dodson JJ, Caron F, Bernatchez L (2007) Clinal variation in MHC diversity with temperature: evidence for the role of host-pathogen interaction on local adaptation in Atlantic salmon. *Evolution* **61**, 2154-2164.
- Dionne M, Caron F, Dodson JJ, Bernatchez L (2008) Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* **17**, 2382-2396.
- Drummond H, Torres R, Rodriguez C, Kim S-Y (soumis) Kin cooperation and competition in a marine bird colony. *Journal of Animal Ecology*.
- Dubois M-P, Jarne P, Jouventin P (2005) Ten polymorphic microsatellite markers in the wandering albatross *Diomedea exulans*. *Molecular Ecology Notes* **5**, 905-907.
- Duchesne P, Bernatchez L (2002) AFLPOP : a computer program for simulated and real population allocation, based on AFLP data. *Molecular Ecology Notes* **2**, 380-383.

- Duchesne P, Bernatchez L (2007) Individual-based genotype methods in aquaculture. Pages 87-108 dans *Aquaculture genome technologies* (sous la direction de Liu Z). Blackwell Publishing, Oxford.
- Dudash MR, Fenster CB (2000) Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations. Pages 35-53 dans *Genetics, demography and viability of fragmented populations* (sous la direction de Young AG, Clarke GM). Cambridge University Press, Cambridge.
- Dunn E, Sullivan B, Small C (2008) Albatross conservation: from identifying problems to implementing policy. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**, S165–S170.
- Edwards T, Schwalbe CR, Swann DE, Goldberg CS (2004) Implications of anthropogenic landscape change on inter-population movements of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Conservation Genetics* **5**, 485-499.
- Ehiobu NG, Goddard ME, Taylor JF (1989) Effect of rate of inbreeding on inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. *Theoretical and Applied Genetics* **77**, 123-127.
- Elgar MA, Clode D (2001) Inbreeding and extinction in island populations: a cautionary note. *Conservation Biology* **15**, 284-286.
- Ellegren H (2008) Comparative genomics and the study of evolution by natural selection. *Molecular Ecology* **17**, 4586–4596.
- England PR, Osler GHR, Woodworth LM, Montgomery ME, Briscoe DA, Frankham R (2003) Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential. *Conservation Genetics* **4**, 595-604.
- 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.
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**, 479-491.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2005) ALEQUIN ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* **1**, 47-50.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* **164**, 1567-1587.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2007) Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* **7**, 574-578.
- Fernandez P, Anderson DJ, Sievert PR, Huyvaert K (2001) Foraging destinations of three low-latitude albatross (*Phoebastria*) species. *Journal of Zoology* **254**, 391-404.

- Fernando P, Vidya TNC, Payne J, Stuewe M, Davison G, Alfred RJ, Andau P, Bosi E, Kilbourn A, Melnick DJ (2003) DNA analysis indicates that asian elephants are native to Borneo and are therefore a high priority for conservation. *PLoS Biology* **1**, 110-115.
- Fisher H (1971) Experiments on homing in Laysan albatrosses, *Diomedea immutabilis*. *Condor* **73**, 389-400.
- Forero MG, Donázar JA, Hiraldo F (2002) Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of black kites. *Ecology* **83**, 858-872.
- Forester DC, Snodgrass JW, Marsalek K, Lanham Z (2006) Post-breeding dispersal and summer home range of female American toads (*Bufo americanus*). *Northeastern Naturalist* **13**, 59-72.
- Frankham R (2001) Inbreeding and extinction in island populations: reply to Elgar and Clode. *Conservation Biology* **15**, 287-289.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankham R, Gilligan DM, Morris D, Briscoe DA (2001) Inbreeding and extinction: effects of purging. *Conservation Genetics* **2**, 279-285.
- Frantz AC, Tigel Pourtois J, Heuertz M, Schley L, Flamand MC, Krier A, Bertouille S, Chaumont F, Burke T (2006) Genetic structure and assignment tests demonstrate illegal translocation of red deer (*Cervus elaphus*) into a continuous population. *Molecular Ecology* **15**, 3191-3203.
- French DR, Travis MJM (2001) Density-dependent dispersal in host-parasitoid assemblages. *Oikos* **95**, 125-135.
- Fretwell SD, Lucas HL (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* **19**, 16-36.
- Fridolfsson AK, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* **30**, 116-121.
- Friesen VL, Burg TM, McCoy KD (2007) Mechanisms of population differentiation in seabirds. *Molecular Ecology* **16**, 1765-1785.
- Gaggiotti OE (1996) Population genetic models of source-sink metapopulations. *Theoretical Population Biology* **50**, 178-208.
- Gales R (1998) Albatross populations: status and threats. Pages 20-45 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Gandon S (1999) Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of Theoretical Biology* **200**, 345-364.
- Gandon S, Michalakis Y (2001) Multiples causes of the evolution of dispersal. Pages 155-167 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.

- Gandon S, Capowiez Y, Dubois Y, Michalakis Y, Olivieri I (1996) Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proceedings of the Royal Society of London B* **263**, 1003-1009.
- Ganter B, Cooke F (1998) Colonial nesters in a deteriorating habitat: site fidelity and colony dynamics of lesser snow geese. *Auk* **115**, 642-652.
- Garant D, Kruuk LEB, Wilkin TA, McCleery RH, Sheldon BC (2005) Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* **433**, 60-65.
- Garner A, Rachlow JL, Hicks JF (2005) Patterns of genetic diversity and its loss in mammalian populations. *Conservation Biology* **19**, 1215-1221.
- Gauthier G, Milot E, Weimerskirch H (en préparation) Small-scale dispersal, recruitment and survival in wandering albatrosses.
- Gese EM, Ruff RL, Crabtree RL (1996) Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Animal Behaviour* **52**, 1025-1043.
- Gillespie JH (1977) Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. *American Naturalist* **111**, 1010-1014.
- Glémin S (2003) How are deleterious mutations purged? Drift versus nonrandom mating. *Evolution* **57**, 2678-2687.
- Glémin S, Ronfort J, Bataillon T (2003) Patterns of inbreeding depression and architecture of the load in subdivided populations. *Genetics* **165**, 2193-2212.
- Goodnight CJ (2006) Genetics and evolution in structured populations. Pages 80-100 dans *Evolutionary Genetics: Concepts and Case Studies* (sous la direction de Fox CW, Wolf JB). Oxford University Press, Oxford.
- Goudet J, Perrin N, Waser P (2002) Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology* **11**, 1103-1114.
- Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**, 1140-1162.
- Greenwood PJ, Harvey PH (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**, 1-21.
- Greenwood PJ, Harvey PH, Perrins CM (1979) The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology* **48**, 123-142.
- Groombridge JJ, Jones CG, Bruford MW, Nichols RA (2000) 'Ghost' alleles of the Mauritius kestrel. *Nature* **403**, 616-616.
- Guillaume F, Perrin N (2006) Joint evolution of dispersal and inbreeding load. *Genetics* **173**, 497-509.
- Guinand B, Scribner KT, Topchy A, Page KS, Punch W, Burnham-Curtis MK (2004) Sampling issues affecting accuracy of likelihood-based classification using genetical data. *Environmental Biology of Fishes* **69**, 245-259.

- Guinand B, Scribner K, Page K, Filcek K, Main L, Burnham-Curtis M (2006) Effects of coancestry on accuracy of individual assignments to population of origin: examples using Great Lakes lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Genetica* **127**, 329-340.
- Guinet C, Chastel O, Koudil M, Durbec JP, Jouventin P (1998) Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society of London B* **265**, 1001-1006.
- Hakkarainen H, Ilmonen P, Koivunen V, Korpimäki E (2001) Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia* **126**, 355-359.
- Hall K (2002) Review of present and Quaternary periglacial processes and landforms of the maritime and sub-antarctic region. *South African Journal of Science* **98**, 71-81.
- Hamer KC, Schreiber EA, Burger J (2002) Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. Pages 217-261 dans *Biology of Marine Birds* (sous la direction de Schreiber EA, Burger J). CRC Press, Boca Raton.
- Hamilton WD, May RM (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature* **269**, 578-581.
- Hansson B, Bensch S, Hasselquist D (2003) Heritability of dispersal in the great reed warbler. *Ecology Letters* **6**, 290-294.
- Hardy OJ (2003) Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Molecular Ecology* **12**, 1577-1588.
- Harris MP (1973) The biology of the waved albatross *Diomedea irronata* of Hood Island, Galápagos. *Ibis* **115**, 483-510.
- Hauser L, Seamons TR, Dauer M, Naish KA, Quinn TP (2006) An empirical verification of population assignment methods by marking and parentage data: hatchery and wild steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in Forks Creek, Washington, USA. *Molecular Ecology* **15**, 3157-3173.
- He T, Krauss SL, Lamont BB, Miller BP, Enright NJ (2004) Long-distance seed dispersal in a metapopulation of *Banksia hookeriana* inferred from a population allocation analysis of amplified fragment length polymorphism data. *Molecular Ecology* **13**, 1099-1109.
- Hedrick PW (1996) Bottleneck(s) or metapopulation in cheetahs. *Conservation Biology* **10**, 897-899.
- Hedrick PW, Kalinowski ST (2000) Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 139-162.
- Helgason A, Pálsson S, Guthbjartsson DF, Kristjánsson fl, Stefánsson K (2008) An association between the kinship and fertility of human couples. *Science* **319**, 813-816.
- Higgins PJ, Lynch M (2001) Metapopulation extinction caused by mutation accumulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**, 2928-2933.

- Hoelzel AR, Fleischer RC, Campagna C, Le Boeuf BJ, Alvord G (2002) Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 567-575.
- Hoffman EA, Blouin MS (2004) Historical data refute recent range contraction as cause of low genetic diversity in isolated frog populations. *Molecular Ecology* **13**, 271-276.
- Holsinger KE, Wallace LE (2004) Bayesian approaches for the analysis of population genetic structure: an example from *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). *Molecular Ecology* **13**, 887-894.
- Holsinger KE, Lewis PO (2005) HICKORY: a package for analysis of population genetic data. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs.
- Holsinger KE, Lewis PO, Dey DK (2002) A Bayesian approach to inferring population structure from dominant markers. *Molecular Ecology* **11**, 1157-1164.
- Holyoak M, Lawler SP (1996) The role of dispersal in predator-prey metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **65**, 640-652.
- Houston AI, McNamara JM (1992) Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision. *Evolutionary Ecology* **6**, 243-253.
- Howard WE (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* **63**, 152-161.
- Huelsenbeck JP, Andolfatto P (2007) Inference of population structure under a Dirichlet process model. *Genetics* **175**, 1787-1802.
- Hunt GL, Schneider DC (1987) Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. Pages 7-41 dans *Seabirds: Feeding Ecology and Role in the Marine Ecosystems* (sous la direction de Croxall JP). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchison DW, Templeton AR (1999) Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution* **53**, 1898-1914.
- Huyvaert K, Parker P (2006) Absence of population genetic structure among breeding colonies of the waved albatross. *Condor* **108**, 440-445.
- Hyrenbach KD, Dotson RC (2003) Assessing the susceptibility of female black-footed albatross (*Phoebastria nigripes*) to longline fisheries during their post-breeding dispersal: an integrated approach. *Biological Conservation* **112**, 391-404.
- Ims RA, Hjernmann DØ (2001) Condition-dependent dispersal. Pages 203-216 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Inchausti P, Weimerskirch H (2001) Risks of decline and extinction of the endangered Amsterdam albatross and the projected impact of long-line fisheries. *Biological Conservation* **100**, 377-386.

- Inchausti P, Weimerskirch H (2002) Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* **71**, 765-770.
- Isaac NJB, Mallet J, Mace GM (2004) Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 464-469.
- James Harris D, Froufe E (2005) Taxonomic inflation: species concept or historical geopolitical bias? *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 6-7.
- Jamieson IG (2007) Has the debate over genetics and extinction of island endemics truly been resolved? *Animal Conservation* **10**, 139-144.
- Johnson JA, Tingay TE, Culver M, Hailer F, Clarke ML, Mindell DP (2009) Long-term survival despite low genetic diversity in the critically endangered Madagascar fish-eagle. *Molecular Ecology* **18**, 54-63.
- Johnson ML, Gaines MS (1990) Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**, 449-480.
- Johnstone GW (1980) Australian islands in the southern ocean. *Bird Observer* **586**.
- Jones J (2001) Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* **118**, 557-562.
- Jouventin P, Weimerskirch H (1988) Demographic strategies of southern albatrosses. Pages 857-865 dans *Proceedings of the XIXth International Ornithological Congress*, 22-29 juin 1986, Ottawa.
- Jouventin P, Lequette B (1990) The dance of the wandering albatross *Diomedea exulans*. *Emu* **90**, 122-131.
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* **343**, 746-748.
- Jouventin P, Dobson FS (2002) Why breed every other year? The case of albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **269**, 1955-1961.
- Jouventin P, Lequette B, Dobson FS (1999) Age-related mate choice in the wandering albatross. *Animal Behaviour* **57**, 1099-1106.
- Jouventin P, Charmantier A, Dubois M, Jarne P, Bried J (2007) Extra-pair paternity in the strongly monogamous wandering albatross *Diomedea exulans* has no apparent benefits for females. *Ibis* **149**, 67-78.
- Kaplan HS, Lancaster JB (2002) An evolutionary and ecological analysis of human fertility, mating patterns, and parental investment. Pages 170-223 dans *Offspring: human fertility behavior in biodemographic perspective* (sous la direction de Wachter KW, Bulatao RA). National Academies Press.
- Karlson RH, Taylor HM (1995) Alternative predictions for optimal dispersal in response to local catastrophic mortality. *Theoretical Population Biology* **47**, 321-330.
- Kawecki TJ, Holt RD (2002) Evolutionary consequences of asymmetric dispersal rates. *American Naturalist* **160**, 333-347.

- Keller LF, Reid JM, Arcese P (2008) Testing evolutionary models of senescence in a natural population: age and inbreeding effects on fitness components in song sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London B* **275**, 597-604.
- Kendall BE, Bjørnstad ON, Bascompte J, Keitt TH, Fagan WF (2000) Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *American Naturalist* **155**, 628–636.
- Kim S-Y, Torres R, Rodríguez C, Drummond H (2007a) Effects of breeding success, mate fidelity, and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* **76**, 471-479.
- Kim S-Y, Torres R, Domínguez CA, Drummond H (2007b) Lifetime philopatry in the blue-footed booby: a longitudinal study. *Behavioral Ecology* **18**, 1132-1138.
- Kirkwood TBL, Austad SN (2000) Why do we age? *Nature* **408**, 233-238.
- Klein EK, Lavigne C, Gouyon P-H (2006) Mixing of propagules from discrete sources at long distance: comparing a dispersal tail to an exponential. *BMC Ecology* **6:3**.
- Koella JC (2000) The spatial spread of altruism versus the evolutionary response of egoists. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**, 1979-1985.
- Kokko H, Rankin DJ (2006) Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **361**, 319-334.
- Kokko H, Harris MP, Wanless S (2004) Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology* **73**, 367–376.
- Koljonen M-L, Pella JJ, Masuda M (2005) Classical individual assignments versus mixture modeling to estimate stock proportions in Atlantic salmon (*Salmo salar*) catches from DNA microsatellite data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2143–2158.
- Kot M, Lewis MA, van den Driessche P (1996) Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* **77**, 2027-2042.
- Krackow S (2003) Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*). *Ethology* **109**, 671-689.
- Kristensen TN, Sørensen P, Kruhøffer M, Pedersen KS, Loeschcke V (2005) Genome-wide analysis on inbreeding effects on gene expression in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **171**, 157-167.
- Kuo CH, Janzen FJ (2003) BOTTLESIM: a bottleneck simulation program for long-lived species with overlapping generations. *Molecular Ecology Notes* **3**, 669-673.
- Kuo CH, Janzen FJ (2004) Genetic effects of a persistent bottleneck on a natural population of ornate box turtles (*Terrapene ornata*). *Conservation Genetics* **5**, 425-437.
- Lande R (1992) Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. *Evolution* **46**, 381-389.
- Latch EK, Dharmarajan G, Glaubitz JC, Rhodes OE (2006) Relative performance of Bayesian clustering software for inferring population substructure and individual

- assignment at low levels of population differentiation. *Conservation Genetics* **7**, 295-302.
- Lavers JL, Jones IL, Diamond AW (2007) Natal and breeding dispersal of razorbills (*Alca torda*) in eastern North America. *Waterbirds* **30**, 588-594.
- Lecomte N, Gauthier G, Giroux J-F, Milot E, Bernatchez L (2009) Tug of war between continental gene flow and rearing site philopatry in a migratory bird: the sex-biased dispersal paradigm reconsidered. *Molecular Ecology* **18**, 593-602.
- Lehmann L, Perrin N (2003) Inbreeding avoidance through kin recognition: choosy females boost male dispersal. *American Naturalist* **162**, 638-652.
- Lenormand T (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 183-189.
- Lequette B, Jouventin P (1991) The dance of the wandering albatross II: acoustic signals. *Emu* **91**, 172-178.
- Li J, Margolies DC (1994) Responses to direct and indirect selection on aerial dispersal behaviour in *Tetranychus urticae*. *Heredity* **72**, 10-22.
- Lippé C, Dumont P, Bernatchez L (2006) High genetic diversity and no inbreeding in the endangered copper redhorse, *Moxostoma hubbsi* (Catostomidae, Pisces): the positive sides of a long generation time. *Molecular Ecology* **15**, 1769-1780.
- Lou Y (2008) Some challenging mathematical problems in evolution of dispersal and population dynamics. Pages 171-205 dans *Tutorials in Mathematical Biosciences IV*. Springer, Berlin.
- Lynch M (1991) The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution* **45**, 622-629.
- Lynch M, Milligan BG (1994) Analysis of population genetic structure with rapid markers. *Molecular Ecology* **3**, 91-99.
- Lynch M, Conery J, Bürger R (1995) Mutation accumulation and the extinction of small populations. *American Naturalist* **146**, 489-518.
- Mabry KE, Stamps JA (2008) Searching for a new home: decision making by dispersing brush mice. *American Naturalist* **172**, 625-634.
- Mabille G, Boutard O, Shaffer SA, Costa DP, Weimerskirch H (2004) Growth and energy expenditure of wandering albatross *Diomedea exulans* chicks. *Ibis* **146**, 85-94.
- Manel S, Berthier P, Luikart G (2002) Detecting wildlife poaching: identifying the origin of individuals with Bayesian assignment tests and multilocus genotypes. *Conservation Biology* **16**, 650-659.
- Manel S, Gaggiotti OE, Waples RS (2005) Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 136-142.
- Mansergh IM, Scotts DJ (1989) Habitat continuity and social organization of the mountain pygmy-possum restored by tunnel. *Journal of Wildlife Management* **53**, 701-707.

- Marchant S, Higgins PJ (1990) *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Massot M, Clobert J (2000) Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *Journal of Evolutionary Biology* **13**, 707-719.
- Matthiopoulos J, Harwood J, Thomas L (2005) Metapopulation consequences of site fidelity for colonially breeding mammals and birds. *Journal of Animal Ecology* **74**, 716-727.
- Maynard Smith J (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McPeck MA, Holt RD (1992) The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist* **140**, 1010-1027.
- Melvin EF, Parrish JK (2001) *Seabird Bycatch: Trends, Roadblocks, and Solutions*. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-01, Fairbanks.
- Menotti-Raymond M, O'Brien SJ (1993) Dating the Genetic Bottleneck of the African Cheetah. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **90**, 3172-3176.
- Merola M (1994) Reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus*: implications for conservation. *Conservation Biology* **8**, 961-971.
- Milinski M, Griffiths S, Wegner KM, Reusch TBH, Haas-Assenbaum A, Boehm T (2005) Mate choice decisions of stickleback females predictably modified by MHC peptide ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 4414-4418.
- Milot E, Bernatchez L (en préparation) Bias in allelic and genotype frequencies caused by migrants in baseline samples.
- Milot E, Weimerskirch H, Bernatchez L (2008) The seabird paradox: dispersal, genetic structure and population dynamics in a highly mobile, but philopatric albatross species. *Molecular Ecology* **17**, 1658-1673.
- Milot E, Weimerskirch H, Duchesne P, Bernatchez L (2007) Surviving with low genetic diversity: the case of albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**, 779-787.
- Mitchell-Olds T, Willis JH, Goldstein DB (2007) Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits? *Nature Reviews Genetics* **8**, 845-856.
- Mock KE, Theimer TC, Rhodes OE, Greenberg DL, Keim P (2002) Genetic variation across the historical range of the wild turkey (*Meleagris gallopavo*). *Molecular Ecology* **11**, 643-657.
- Møller AP, Flensted-Jensen E, Mardal W (2006) Dispersal and climate change: a case study of the Arctic tern *Sterna paradisaea*. *Global Change Biology* **12**, 2005-2013.
- Moore JC, Loggenberg A, Greeff JM (2006) Kin competition promotes dispersal in a male pollinating fig wasp. *Biology Letters* **2**, 17-19.

- Morgan MT (2002) Genome-wide deleterious mutation favors dispersal and species integrity. *Heredity* **89**, 253-257.
- Motro U (1983) Optimal rates of dispersal. III. Parent-offspring conflict. *Theoretical Population Biology* **23**, 159-168.
- Mougin J-L (1977) Nidification à l'île Marion (46°53' S, 37°52' E) d'un Grand Albatros (*Diomedea exulans* L.) né à l'île de la Possession, archipel Crozet (46°25' S, 51°45' E). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série D* **284**, 2277-2280.
- Mowbray TB (2002) Northern Gannet (*Morus bassanus*). No 693 dans *The Birds of North America Online* (sous la direction de Poole A). Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca.
- Murray BG (1967) Dispersal in vertebrates. *Ecology* **48**, 975-978.
- Murrell DJ, Travis JMJ, Dytham C (2002) The evolution of dispersal distance in spatially-structured populations. *Oikos* **97**, 229-236.
- Murren JM, Julliard R, Schlichting CD, Clobert J (2001) Dispersal, individual phenotype, and phenotypic plasticity. Pages 261-272 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Narum SR (2006) Beyond Bonferroni: less conservative analyses for conservation genetics. *Conservation Genetics* **7**, 783-787.
- Naves LC, Monnat J-Y, Cam E (2006) Breeding performance, mate fidelity, and nest fidelity in a long-lived seabird: behaving against the current? *Oikos* **115**, 263-276.
- Nel DC, Ryan P, Crawford RJM, Cooper J, Huysen OAW (2002) Population trends of albatrosses and petrels at sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biology* **25**, 81-89.
- Nel DC, Taylor F, Ryan PG, Cooper J (2003) Population dynamics of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Marion Island: longline fishing and environmental influences. *African Journal of Marine Science* **25**, 503-517.
- Nevitt GA (2008) Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. *Journal of Experimental Biology* **211**, 1706-1713.
- Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 4576-4581.
- Nicolaus M (2003) *Génétique et paternité extra-conjugale chez le grand albatros, Diomedea exulans, de l'archipel Crozet*.
- Nunn GB, Stanley SE (1998) Body size effects and rates of cytochrome *b* evolution in tube-nosed seabirds. *Molecular Biology and Evolution* **15**, 1360-1371.
- Nunn GB, Cooper J, Jouventin P, Robertson CJR, Robertson GG (1996) Evolutionary relationships among extant albatrosses (Procellariiformes: Diomedidae) established from complete cytochrome *b* gene sequences. *Auk* **113**, 784-801.
- Nussey DH, Postma E, Gienapp P, Visser ME (2005) Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* **310**, 304-306.

- O'Brien SJ (1994) Genetic and phylogenetic analyses of endangered species. *Annual Review of Genetics* **28**, 467-489.
- Ogden R, Thorpe RS (2002) The usefulness of amplified fragment length polymorphism markers for taxon discrimination across graduated fine evolutionary levels in Caribbean *Anolis* lizards. *Molecular Ecology* **11**, 437-445.
- Olivieri I, Gouyon P-H (1997) Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect. Pages 293-323 dans *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* (sous la direction de Hanski I, Gilpin ME). Academic Press, London.
- Olivieri I, Michalakis Y, Gouyon P-H (1995) Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *American Naturalist* **146**, 202-228.
- Ovenden JR, Wust-Saucy A, Bywater R, Brothers N, White RWG (1991) Genetic evidence for philopatry in a colonially nesting seabird, the fairy prion (*Pachyptila turtur*). *Auk* **108**, 688-694.
- Packer C (1979) Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour* **27**, 1-36.
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology* **4**, 347-354.
- Paetkau D, Slade R, Burden M, Estoup A (2004) Genetic assignment methods for the direct real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* **13**, 55-65.
- Pannell JR, Charlesworth B (1999) Neutral genetic diversity in a metapopulation with recurrent local extinction and recolonization. *Evolution* **53**, 664-676.
- Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* **67**, 518-536.
- Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD (1999) Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters* **2**, 114-120.
- Parvinen K (2007) Metapopulation dynamics and the evolution of dispersal. Pages 77-107 dans *Complex population dynamics: nonlinear modeling in ecology, epidemiology and genetics* (sous la direction de Blasius B, Kurths J, Stone L). World Scientific.
- Parvinen K, Dieckmann U, Gyllenberg M, Metz JAJ (2003) Evolution of dispersal in metapopulations with local density dependence and demographic stochasticity. *Journal of Evolutionary Biology* **16**, 143-153.
- Pella J, Masuda M (2001) Bayesian methods for analysis of stock mixtures from genetic characters. *Fishery Bulletin* **99**, 151-167.
- Pella J, Masuda M (2006) The Gibbs and split-merge sampler for population mixture analysis from genetic data with incomplete baselines. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 576-596.

- Penhallurick J, Wink M (2004) Analysis of the taxonomy and nomenclature of the Procellariiformes based on complete nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Emu* **104**, 125-147.
- Pennycuik CJ (1982) The flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes), observed in South Georgia and its vicinity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **300**, 75-106.
- Perrin N, Goudet J (2001) Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. Dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Phillips BL, Brown GP, Travis MJJ, Shine R (2008a) Reid's paradox revisited: the evolution of dispersal kernels during range expansion. *American Naturalist* **172**, S34-S48.
- Phillips RA, Croxall JP, Silk JRD, Briggs DR (2008b) Foraging ecology of albatrosses and petrels from South Georgia: two decades of insights from tracking technologies. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**, S6-S21.
- Pianka ER, Parker WS (1975) Age-specific reproductive tactics. *American Naturalist* **109**, 453-464.
- Pinaud D, Weimerskirch H (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology* **74**, 852-863.
- Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* **76**, 9-19.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet J-M, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A (2004) GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* **95**, 536-539.
- Plassart G (1997) *Rôle différentiel de la consanguinité proche et de la consanguinité éloignée sur l'évolution d'une population humaine des Caraïbes: Saint Barthélémy*. Rapport de stage, Université du Québec à Montréal.
- Podolsky RH (1990) Effectiveness of social stimuli in attracting Laysan albatross to new potential nesting sites. *Auk* **107**, 119-125.
- Polyakov A, Beharav A, Avivi A, Nevo E (2004) Mammalian microevolution in action: adaptive edaphic genomic divergence in blind subterranean mole-rats. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**, S156-S159.
- Pompanon F, Bonin A, Bellemain E, Taberlet P (2005) Genotyping errors: causes, consequences and solutions. *Nature Reviews Genetics* **6**, 847-859.
- Poulakakis N, Glaberman S, Russello M, Beheregaray LB, Ciofi C, Powell JR, Caccone A (2008) Historical DNA analysis reveals living descendants of an extinct species of Galápagos tortoise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 15464-15469.

- Pray LA, Schwartz JM, Goodnight CJ, Stevens LE (1994) Environmental dependency of inbreeding depression: implications for conservation biology. *Conservation Biology* **8**, 562-568.
- Prince PA, Morgan RA (1987) Diet and feeding ecology of Procellariiformes. Pages 135-171 dans *Seabirds: Feeding Ecology and Role in the Marine Ecosystems* (ed. Croxall JP). Cambridge University Press, Cambridge.
- Prince PA, Huin N, Weimerskirch H (1994a) Diving depths of albatrosses. *Antarctic Science* **6**, 353-354.
- Prince PA, Rothery P, Croxall JP, Wood AG (1994b) Population dynamics of black-browed and gray-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* **136**, 50-71.
- Prince PA, Croxall JP, Trathan PN, Wood AG (1998) The pelagic distribution of South Georgia albatrosses and their relationships with fisheries. Pages 137-167 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945-959.
- Pruett-Jones SG, Lewis MJ (1990) Sex ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in superb fairy-wrens. *Nature* **348**, 541-542.
- Questiau S, Eybert MC, Taberlet P (1999) Amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers reveal extra-pair parentage in a bird species: the bluethroat (*Luscinia svecica*). *Molecular Ecology* **8**, 1331-1339.
- Questiau S, Escaravage N, Eybert MC, Taberlet P (2000) Nestling sex ratios in a population of bluethroats *Luscinia svecica* inferred from AFLP™ analysis. *Journal of Avian Biology* **31**, 8-14.
- Rabouam C, Thibault J-C, Bretagnolle V (1998) Natal philopatry and close inbreeding in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*). *Auk* **115**, 483-486.
- Ralls K, Ballou JD, Templeton AR (1988) Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology* **2**, 185-193.
- Rannala B, Mountain JL (1997) Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**, 9197-9201.
- Rastogi T, Brown MW, McLeod BA, Frasier TR, Grenier R, Cumbaa SL, Nadarajah J, White BN (2004) Genetic analysis of 16th-century whale bones prompts a revision of the impact of Basque whaling on right and bowhead whales in the western North Atlantic. *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1647-1654.
- Reed DH (2007) Extinction of island endemics: it is not inbreeding depression. *Animal Conservation* **10**, 145-146.
- Robertson CJR, Nunn GB (1998) Towards a new taxonomy for albatrosses. Pages 13-19 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson CJR, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

- Roff DA (1974) The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment. *Oecologia* **15**, 259-275.
- Roff DA (2002) *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Roff DA, Fairbairn DJ (2001) The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits. Pages 191-202 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Rogers A, Prügel-Bennett A (2000) Evolving populations with overlapping generations. *Theoretical Population Biology* **57**, 121-129.
- Ronce O, Gandon S, Rousset F (2000) Kin selection and natal dispersal in an age-structured population. *Theoretical Population Biology* **58**, 143-159.
- Ronce O, Olivieri I, Clobert J, Danchin E (2001) Perspectives on the study of dispersal evolution. Pages 341-357 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Roques S, Duchesne P, Bernatchez L (1999) Potential of microsatellites for individual assignment: the North Atlantic redfish (genus *Sebastes*) species complex as a case study. *Molecular Ecology* **8**, 1703-1717.
- Ross-Gillespie A, O'Riain MJ, Keller LF (2007) Viral epizootic reveals inbreeding depression in a habitually inbreeding mammal. *Evolution* **61**, 2268-2273.
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* **145**, 1219-1228.
- Rousset F (2004) *Genetic structure and selection in subdivided populations*. Princeton University Press, Princeton.
- Rousset F, Gandon S (2002) Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 515-523.
- Russello MA, Gladyshev E, Miquelle D, Caccone A (2004) Potential genetic consequences of a recent bottleneck in the Amur tiger of the Russian far east. *Conservation Genetics* **5**, 707-713.
- Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491-494.
- Sæther B-E, Engen S, Møller AP, Weimerskirch H, Visser ME, Fiedler W, Matthysen E, Lambrechts MM, Badyaev A, Becker PH, Brommer JE, Bukacinski D, Bukacinska M, Christensen H, Dickinson J, du Feu C, Gehlbach FR, Heg D, Hötter H, Merilä J, Nielsen JT, Rendell W, Robertson RJ, Thomson DL, Török J, Van Hecke P (2004) Life-history variation predicts the effects of demographic stochasticity on avian population dynamics. *American Naturalist* **164**, 793-802.
- Sagar PM, Warham J (1993) A long-lived southern Buller's mollymawk (*Diomedea bulleri bulleri*) with a small egg. *Notornis* **40**, 303-304.
- Sagar PM, Stahl J-C, Molloy J (1998) Sex determination and natal philopatry of southern Buller's mollymawks (*Diomedea bulleri bulleri*). *Notornis* **45**, 271-278.

- Schneider F (1962) Dispersal and migration. *Annual Review of Entomology* **7**, 223-242.
- Schreiber EA, Schreiber RW (1993) Red-tailed Tropicbird (*Phaethon rubricauda*). No 43 dans *The Birds of North America Online* (sous la direction de Poole A). Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca.
- Schreiber EA, Schreiber RW, Schenk GA (1996) Red-footed Booby (*Sula sula*). No 241 dans *The Birds of North America Online* (sous la direction de Poole A). Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca.
- Schumacher P, Weber DC, Hagger C, Dorn S (1997) Heritability of flight distance for *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **85**, 169-175.
- Seehausen O, Terai Y, Magalhaes IS, Carleton KL, Mrosso HDJ, Miyagi R, van der Sluijs I, Schneider MV, Maan ME, Tachida H, Imai H, Okada N (2008) Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* **455**, 620-626.
- Serventy DL, Gunn BM, Skira IJ, Bradley JS, Wooller RD (1989) Fledgling translocation and philopatry in a seabird. *Oecologia* **81**, 428-429.
- Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP (2001) Functional significance of sexual dimorphism in Wandering Albatrosses, *Diomedea exulans*. *Functional Ecology* **15**, 203-210.
- Shealer DA (2002) Foraging behavior and food of seabirds. Pages 137-177 dans *Biology of Marine Birds* (sous la direction de Schreiber EA, Burger J). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Sherwin WB, Moritz C (2000) Managing and monitoring genetic erosion. Dans *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations* (sous la direction de Young AG, Clarke GM). Cambridge University Press, Cambridge.
- Slate J, David P, Dodds KG, Veenvliet BA, Glass BC, Broad TE, McEwans JC (2004) Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: theoretical expectations and empirical data. *Heredity* **93**, 255-265.
- Slatkin M (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**, 264-279.
- Smith BJ (2005) Bayesian output analysis program (BOA) version 1.1 user's manual. Department of Biostatistics, University of Iowa College of Public Health, (<http://www.public-health.uiowa.edu/boa>).
- Snoeijs T, Van de Castele T, Adriaensen F, Matthysen E, Eens M (2004) A strong association between immune responsiveness and natal dispersal in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**, S199-S201.
- Spear LB, Pyle P, Nur N (1998) Natal dispersal in the western gull: proximal factors and fitness consequences. *Journal of Animal Ecology* **67**, 165-179.
- Spielman D, Brook BW, Briscoe DA, Frankham R (2004) Does inbreeding and loss of genetic diversity decrease disease resistance? *Conservation Genetics* **5**, 439-448.
- Stacey PB, Johnson VA, Taper ML (1997) Migration within metapopulations: the impact upon local population dynamics. Pages 267-291 dans *Metapopulation Biology*:

- Ecology, Genetics, and Evolution* (sous la direction de Hanski I, Gilpin ME). Academic Press, London.
- Stamps JA (2001) Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. Pages 230-242 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Steiner UK, Gaston AJ (2005) Reproductive consequences of natal dispersal in a highly philopatric seabird. *Behavioral Ecology* **16**, 634-639.
- Stenhouse IJ, Robertson GJ (2005) Philopatry, site tenacity, mate fidelity, and adult survival in Sabine's Gulls. *Condor* **107**, 416-413.
- Swindell WR, Bouzat JL (2006) Reduced inbreeding depression due to historical inbreeding in *Drosophila melanogaster*: evidence for purging. *Journal of Evolutionary Biology* **19**, 1257-1264.
- Tattersall I (2007) Madagascar's Lemurs: Cryptic diversity or taxonomic inflation? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **16**, 12-23.
- Templeton AR (2006) *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Terauds A, Gales R, Baker GB, Alderman R (2006) Population and survival trends of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) breeding on Macquarie Island. *Emu* **106**, 211-218.
- Theodorou K, Couvet D (2006) Genetic load in subdivided populations: interactions between the migration rate, the size and the number of subpopulations. *Heredity* **96**, 69-78.
- Tickell WLN (1968) The biology of great albatrosses *Diomedea exulans* and *Diomedea epomophora*. *Antarctic Research Series* **12**, 1-55.
- Tickell WLN (2000) *Albatrosses*. Yale University Press, New Haven.
- Tiedemann R, von Kistowski KG, Noer H (1999) On sex-specific dispersal and mating tactics in the common eider *Somateria mollissima* as inferred from the genetic structure of breeding colonies. *Behaviour* **136**, 1145-1155.
- Travis MJJ, Dytham C (1999) Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**, 723-728.
- Tuck GN, Polancheck T, Croxall JP, Weimerskirch H (2001) Modelling the impact by fishery by-catches on albatross populations. *Journal of Applied Ecology* **38**, 1182-1196.
- Van Bekkum M, Sagar P, Stahl J, Chambers G (2006) Natal philopatry does not lead to population genetic differentiation in Buller's albatross (*Thalassarche bulleri bulleri*). *Molecular Ecology* **15**, 73-79.
- Van Valen L (1971) Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution* **25**, 591-598.

- Vance RR (1980) The effect of dispersal on population size in a temporally varying environment. *Theoretical Population Biology* **18**, 343-362.
- Vekemans X, Beauwens T, Lemaire M, Roldan-Ruiz I (2002) Data from amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers show indication of size homoplasy and of a relationship between degree of homoplasy and fragment size. *Molecular Ecology* **11**, 139-151.
- Viot CR, Jouventin P, Bried J (1993) Population genetics of southern seabirds. *Marine Ornithology* **21**, 1-25.
- Visscher PM, Smith D, Hall SJG, Williams JL (2001) A viable herd of genetically uniform cattle. *Nature* **409**, 303-303.
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Vandeele T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M, Zabeau M (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* **23**, 4407-4414.
- Waldick RC, Kraus SS, Brown MW, White BN (2002) Evaluating the effects of historic bottleneck events: an assessment of microsatellite variability in the endangered North Atlantic right whale. *Molecular Ecology* **11**, 2241-2250.
- Walsh H, Edwards S (2005) Conservation genetics and Pacific fisheries bycatch: mitochondrial differentiation and population assignment in black-footed albatrosses (*Phoebastria nigripes*). *Conservation Genetics* **6**, 289 - 295.
- Wang J (1997) Effect of excluding sib matings on inbreeding coefficient and effective size of finite diploid populations. *Biometrics* **53**, 1354-1365.
- Wang J (2004) Estimating pairwise relatedness from dominant genetic markers. *Molecular Ecology* **13**, 3169-3178.
- Wang Z, Baker AJ, Hill G, Edwards SV (2003) Reconciling actual and inferred population histories in the house finch (*Carpodacus mexicanus*) by AFLP analysis. *Evolution* **57**, 2852 - 2864.
- Waples RS, Gaggiotti OE (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**, 1419-1439.
- Warham J (1996) *The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels*. Academic Press, London.
- Waser PM (1985) Does competition drive dispersal? *Ecology* **66**, 1170-1175.
- Weimerskirch H (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* **64**, 464-473.
- Weimerskirch H (1993) Sex-specific differences in molt strategy in relation to breeding in the wandering albatross. *Condor* **93**, 731-737.
- Weimerskirch H (1998) Foraging strategies of Indian Ocean albatrosses and their relationships with fisheries. Pages 168-179 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

- Weimerskirch H (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. Pages 115-135 dans *Biology of Marine Birds* (sous la direction de Schreiber EA, Burger J). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos* **49**, 315-322.
- Weimerskirch H, Jouventin P (1998) Changes in population sizes and demographic parameters of six albatross species breeding on the French sub-Antarctic islands. Pages 84-91 dans *Albatross Biology and Conservation* (sous la direction de Robertson G, Gales R). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Weimerskirch H, Lys P (2000) Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. *Polar Biology* **23**, 733-744.
- Weimerskirch H, Wilson RP (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* **406**, 955-956.
- Weimerskirch H, Jouventin P, Mougin J-L, Stahl J-C, van Beveren M (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic Territories. *Emu* **85**, 22-33.
- Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl J-C (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis* **128**, 195-213.
- Weimerskirch H, Clobert J, Jouventin P (1987) Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *Journal of Animal Ecology* **56**, 1043-1055.
- Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* **89**, 15-29.
- Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk* **110**, 325-342.
- Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenotchaillet F (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **255**, 91-97.
- Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997a) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation* **79**, 257-270.
- Weimerskirch H, Wilson RP, Lys P (1997b) Activity pattern of foraging in the wandering albatross: a marine predator with two modes of prey searching. *Marine Ecology Progress Series* **151**, 245-254.
- Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P (2000a) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology* **81**, 309-318.

- Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000b) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **267**, 1869-1874.
- Weimerskirch H, Lallemand J, Martin J (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology* **74**, 285-291.
- Weimerskirch H, Åkesson S, Pinaud D (2006) Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology* **37**, 23-28.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.
- Whitlock MC (2001) Dispersal and the genetic properties of metapopulations. Pages 273-282 dans *Dispersal* (sous la direction de Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD). Oxford University Press, Oxford.
- Whitlock MC (2003) Fixation probability and time in subdivided populations. *Genetics* **164**, 767-779.
- Whitlock MC, Ingvarsson PK, Hatfield T (2000) Local drift load and the heterosis of interconnected populations. *Heredity* **84**, 452-457.
- Wildt DE, Bush M, Goodrowe KL, Packer C, Pusey AE, Brown JL, Joslin P, O'Brien SJ (1987) Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. *Nature* **329**, 328-331.
- Wisely SM, Buskirk SW, Fleming MA, McDonald DB, Ostrander EA (2002) Genetic diversity and fitness in black-footed ferrets before and during a bottleneck. *Journal of Heredity* **93**, 231-237.
- Wofford JEB, Gresswell RE, Banks MA (2005) Influence of barriers to movement on within-watershed genetic variation of coastal cutthroat trout. *Ecological Applications* **15**, 628-637.
- Wolff JO (1992) Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature* **359**, 409-410.
- Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16**, 97-159.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* **28**.
- Wynen LP, Goldsworthy SD, Guinet C, Bester MN, Boyd IL, Gjertz JG, Hofmeyr GJG, White RWG, Slade R (2000) Postsealing genetic variation and population structure of two species of fur seal (*Arctocephalus gazella* and *A. tropicalis*). *Molecular Ecology* **9**, 299-314.
- Xavier JC, Trathan PN, Croxall JP, Wood AG, Podesta G, Rodhouse PG (2004) Foraging ecology and interactions with fisheries of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) breeding at South Georgia. *Fisheries Oceanography* **13**, 324-344.

- Zhang B, Fang SG, Xi YM (2004) Low genetic diversity in the endangered crested ibis *Nipponia nippon* and implications for conservation. *Bird Conservation International* **14**, 183-190.
- Zhivotovsky LA (1999) Estimating population structure in diploids with multilocus dominant DNA markers. *Molecular Ecology* **8**, 907-913.