

**EFFETS DE LA CONSANGUINITÉ SUR LES TRAITES D'HISTOIRE DE VIE, LES
CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET LE CHOIX DE PARTENAIRE DU
MOUFLON D'AMÉRIQUE (*OVIS CANADENSIS*)**

par

Elise Rioux-Paquette

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBOOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Avril 2010



Library and Archives
Canada

Published Heritage
Branch

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Direction du
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file *Votre référence*
ISBN: 978-0-494-61415-0
Our file *Notre référence*
ISBN: 978-0-494-61415-0

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.


Canada

Le 9 avril 2010

*le jury a accepté le mémoire de Madame Élise Rioux-Paquette
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marco Festa-Bianchet
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeur Marc Bélisle
Membre
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Président rapporteur
Département de biologie

À l'amour infini de mon originale famille!...

SOMMAIRE

La consanguinité peut générer d'importants effets négatifs en diminuant l'aptitude phénotypique des individus consanguins. Dans de petites populations isolées, les événements de consanguinité devraient être davantage fréquents. Cependant, l'étude de la consanguinité en nature est rare, car peu d'études ont la possibilité de documenter les liens de parenté de façon précise. L'étude à long terme portant sur le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) à Ram Mountain, Alberta, nous a permis d'établir le pedigree et de calculer le coefficient de consanguinité (f) des agneaux et d'avoir différentes mesures liées à la masse corporelle et à la survie des individus. Également, la population a subi un déclin majeur dans les dernières années dû d'abord à des effets de densité-dépendance et par la suite à une forte prédation par le cougar. Quoique ces facteurs ne soient plus présents dans la population, elle demeure toujours à une faible taille, entre 15 et 23 femelles matures. Il est donc important d'établir si la consanguinité est en cause dans le maintien de ce faible effectif pour mieux gérer et protéger la population.

Mon étude avait trois objectifs principaux. Premièrement, je voulais quantifier l'occurrence de la consanguinité dans la population au fil des années (de 1988 à 2008) et en fonction de sa taille. Puis, je voulais quantifier les effets de la consanguinité sur la masse des individus, leur date de naissance et leur survie pour évaluer l'importance de la dépression consanguine dans la population. Finalement, je voulais déterminer si les mouflons ont développé des mécanismes d'évitement de la consanguinité.

Mes analyses ont révélé que le coefficient moyen de consanguinité des agneaux a augmenté avec une baisse de la taille de la population. Plus particulièrement, le nombre de mâles âgés de 5 ans et plus dans la population semblait être fortement corrélé avec la consanguinité. La consanguinité n'avait aucun effet sur la masse des agneaux, que ce soit au mois de juin ou

septembre, sur le gain en masse et sur la date de naissance. Par contre, elle avait un effet majeur sur la survie hivernale des agneaux femelles, mais pas chez les mâles. Pour avoir la même probabilité de survie que les femelles non-consanguines, les consanguines devaient avoir une masse à la mi-septembre 50% plus élevée. Également, les agneaux femelles consanguines étaient significativement plus lourdes au mois de septembre que les non-consanguines. Cette même tendance se répétait pour les femelles âgées d'un an au mois de juin. Une explication possible à ces observations est que les agneaux consanguins très légers sont morts avant d'être échantillonnés. Ces résultats permettent de mieux comprendre pourquoi la dépression consanguine est plus difficilement détectable à des stades de vie plus vieux et pourquoi il est parfois difficile d'établir des corrélations entre des mesures de génétique et la valeur de divers traits. Par exemple, si les pressions de sélection sont plus fortes pour les individus consanguins, des individus homozygotes peuvent avoir une masse plus élevée que des individus hétérozygotes.

Puis, j'ai calculé un coefficient moyen de consanguinité à chaque année en simulant des accouplements aléatoires afin de voir si les accouplements entre individus apparentés survenaient moins souvent qu'aléatoirement. Le coefficient simulé n'était pas significativement différent de celui observé dans la population. Également, les mouflons n'évitaient pas les accouplements avec des individus hautement apparentés. Deux explications sont possibles : les mouflons ne semblent pas avoir développé des mécanismes d'évitement de la consanguinité ou, étant donné le faible nombre de partenaires potentiels, ils sont contraints à se reproduire avec des individus apparentés. La première explication semble plus probable étant donné le mode d'appariement polygyne du mouflon qui favorise à la base les événements de consanguinité, le coût de la consanguinité sur la survie seulement chez les femelles et non chez les mâles, la faible fréquence des rencontres avec un individu hautement apparenté et la migration lors du rut qui a été observée dans d'autres populations de mouflon non isolées qui permettrait l'évitement de la consanguinité.

Tous ces résultats sont importants pour deux raisons. Premièrement, pour mieux comprendre le phénomène de la consanguinité. Deuxièmement, ils sont importants dans une optique de conservation des populations surtout considérant que, dans les dernières années, les taux de survie ont été très faibles dans la population à l'étude ce qui a entraîné une chute drastique de sa taille. Les résultats sont également potentiellement applicables aux populations qui subissent un déclin drastique suite à la destruction ou à la fragmentation des habitats, un scénario souvent observé de nos jours par exemple par la déforestation ou la construction de routes.

REMERCIEMENTS

La première personne que je voudrais remercier, mais vraiment du fond du cœur, est mon directeur de maîtrise Marco Festa-Bianchet pour deux raisons. Premièrement, d'un point de vue technique et scientifique, pour les nombreux conseils, discussions et commentaires à propos de mon mémoire et deuxièmement, d'un point de vue davantage humain. Derrière la facette du chercheur de renommée se trouve une personne attentionnée et compréhensive. Merci d'avoir tourné en dérision mes erreurs commises autant pour mes présentations orales que lors de l'écriture de l'article (les hormones mystérieuses feront toujours partie de ma vie dorénavant!). Un énorme merci également aux membres de mon comité de conseillers, Dany Garant et Marc Bélisle pour leurs précieux commentaires et le temps qu'ils m'ont accordé lors de nos rencontres, mais également à n'importe quel moment où j'avais des problèmes. Je remercie également Fanie Pelletier qui, même si elle ne faisait pas partie de mon comité de conseillers, a gentiment révisé mon manuscrit. Jocelyn Poissant et David Coltman ont grandement contribué à l'obtention des résultats de ce mémoire en fournissant généreusement les données de paternité pour la population de mouflons à l'étude. Ce projet a été soutenu financièrement par le Conseil de recherches en sciences naturelles et génie et le Ministère de l'Éducation, du Loisir et du Sport du Québec. Également, l'aide technique et financière de Fish and Wildlife of Alberta, Canada, est à chaque année appréciée. Merci aussi à tous les gens qui ont travaillé dans le laboratoire de Marco Festa-Bianchet ou qui ont simplement occupé un bureau quelques semaines. Il y a des personnes que nous rencontrons et peu importe le temps passé en leur compagnie, elles ont un impact énorme dans notre vie de diverses façons. Le but ultime est cependant toujours le même : elles nous permettent de devenir ce que nous sommes dans le présent et font partie de tous nos accomplissements. Les personnes suivantes auront positivement façonné ma vie lors de ma maîtrise : Chiarastella Feder, Julien Martin, Alexandre Martin, Hubert Désilets, Julien Hénault-Richard, Alice Brambilla, Paulo Corti, Jon Jorgenson, Mélanie Pachkowski, Aurélie Bourbeau-Lemieux, Andreas, Joanne et malheureusement, je n'ai jamais pu comprendre son nom, mais « petite madame de la buanderie à Rocky Mountain House », merci à tous pour le support, les sourires et les rires!

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	iii
REMERCIEMENTS	vi
TABLE DES MATIÈRES.....	vii
LISTE DES ABBRÉVIATIONS.....	ix
LISTE DES TABLEAUX	x
LISTE DES FIGURES	xii
INTRODUCTION	1
Définition de la consanguinité.....	1
Facteurs influençant le niveau de consanguinité	4
Effets de la consanguinité en captivité	6
Effets de la consanguinité en milieu naturel.....	8
Indicateurs de la dépression consanguine.....	12
Mécanismes d'évitement de la consanguinité	13
Évitement de la consanguinité : conditions d'application	15
Mise en contexte.....	16
CHAPITRE I	20
SEX-DIFFERENTIAL SURVIVAL OF INBRED LAMBS LEADS TO UNEXPECTED POSITIVE CORRELATION OF INBREEDING WITH MASS OF JUVENILE BIGHORN EWES.	20
Mise en contexte.....	20
Abstract.....	23
Introduction	23
Material and methods	26
<i>Study area and bighorn sheep population</i>	26
<i>Pedigree building and inbreeding estimation</i>	27
<i>Definition and collection of variables</i>	28
<i>Statistical analyses</i>	30
Results	31
<i>Occurrence of inbreeding vs population size</i>	31
<i>Inbreeding effects on birth date and lamb mass</i>	34
<i>Inbreeding effect on lamb overwinter survival</i>	38

Discussion.....	43
Acknowledgements	46
CHAPITRE 2.....	47
NO INBREEDING AVOIDANCE IN AN ISOLATED POPULATION OF BIGHORN SHEEP.	47
Mise en contexte.....	47
Abstract.....	50
Introduction	50
Material and methods	53
<i>Study area</i>	53
<i>Pedigree building and candidate males</i>	54
<i>Statistical analyses</i>	55
Results	57
Discussion.....	65
Acknowledgements	68
CONCLUSION	69
BIBLIOGRAPHIE	73

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

ADN	Acide désoxyribonucléique
AIC	Akaike's information criterion
CMH	Complexe majeur d'histocompatibilité
IR	Internal relatedness
HML	Hétérozygotie multilocus individuelle
MHC	Major histocompatibility complex

LISTE DES TABLEAUX

1	List of variables abbreviations, used in models shown in Table 2 and 3, and their signification.....	35
2	Parameter estimates of fixed effects for the determinants of mass in June and September, summer mass gain and birth date of bighorn lambs on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008. The variable “inbreeding” was kept in all models even if it was not significant to show its effect size. Year and mother identity were included as random effects for all models except that for birth date, where only year was included. Female lambs and an inbreeding coefficient f of 0 (non-inbred lambs) were used as references. Analyses used restricted maximum likelihood linear mixed models. CI, Confidence interval.....	36
3	Parameter estimates for selected generalized linear models of the determinants of overwinter survival for bighorn lambs on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008. The variable “inbreeding” was kept in the model for males even though it was not significant. Inbreeding coefficient f of 0 (non-inbred lambs) was used as reference. CI, Confidence interval.....	40
4	Distribution of potential inbreeding coefficients for all possible male-female pairs in the Ram Mountain population of bighorn sheep. Inbreeding coefficients were generated using all males present in late September before each rut and accounting for age-related differences in reproductive success (see text). Numbers in parenthesis indicate the observed number of lambs for each level of inbreeding in each year.....	60

5 Observed and expected proportions of lambs with an inbreeding coefficient equal to or greater than 0.0625 for the Ram Mountain population of bighorn sheep. Proportions were generated using all males present at the end of September preceding each rut and accounting for age-related differences in reproductive success (see text). P-values were obtained with a Fisher's exact test. CI, confidence interval.....

64

LISTE DES FIGURES

- 1 Pedigree hypothétique à gauche où X est l'individu consanguin et à droite, la boucle pour calculer son coefficient de consanguinité comprenant l'ancêtre commun A de ses parents..... 2
- 2 Augmentation du coefficient de consanguinité dans des populations de taille N fixe dans le temps. L'augmentation du coefficient de consanguinité augmente plus rapidement dans les petites populations isolées que dans les grandes populations isolées..... 5
- 3 Nombre total de femelles mouflons âgées de 2 ans et plus à Ram Mountain, Alberta, entre 1975 et 2009, les barres encadrées en noir représentant les années de densité-dépendance et les barres noires, les années de forte prédation par le cougar..... 17
- 4 Distribution of inbreeding coefficients greater than 0 for bighorn lambs with at least one known grandparent on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008..... 32
- 5 Number of adult bighorn ewes aged 2 years and older and mean inbreeding coefficient of lambs with 4 known grandparents on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008. b) Mean inbreeding coefficient, adjusted for yearly variability, of lambs with 4 known grand-parents compared to the number of rams aged 5 years and older during the previous rut..... 33

- 6 Overwinter survival of bighorn lambs on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008 as a function of mass in September, sex and, for females, inbreeding status, adjusted to mean population size for females and neonatal mortality for males. Filled points represent non-inbred females ($f = 0$), open points, inbred females ($f > 0$) and asterisks, males. The horizontal line shows the mass in September associated with a 50% survival probability. Sample sizes were 50 non-inbred females, 32 inbred females and 72 males..... 41
- 7 Distribution of mass for female bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta: non-inbred and inbred lambs in September (1988 to 2008) and yearlings in June (1989 to 2009). Box shows 25th to 75th percentiles and moustaches show the first and last 25 percentiles. Mean and median are similar in this boxplot. Empty circles are outliers. Asterisk shows significant difference in mass between inbred and non-inbred females..... 42
- 8 Distribution of simulated inbreeding coefficients f for lambs born on Ram Mountain, Alberta, 1996 to 2007, based on all possible combinations of mating considering a) all males aged 2 years and older present in September before the rut, b) only males that reproduced, and c) all males but accounting for expected age-related differences in reproductive success (see text). The observed distribution of coefficients is shown in d). Only females that reproduced and whose mate was known are included. First column represents inbreeding coefficients of 0, after, gradation is right-opened (left-closed). Maximum value of inbreeding coefficient is 0.314..... 58

- 9 Simulated and observed mean inbreeding coefficient $f \pm SE$ of bighorn lambs with two known parents and at least one known grand-parent on Ram Mountain, Alberta, 1996 to 2007. The simulated mean coefficient was calculated from a data set including all males present at the end of September preceding the rut and accounting for age-related differences in reproductive success (see text). Asterisks represent years with a significant difference between simulated and observed mean inbreeding coefficients..... 62

INTRODUCTION

Définition de la consanguinité

Le terme « consanguinité » est malheureusement employé dans la littérature pour faire référence à plusieurs concepts différents, mais inter-reliés. Il peut s'appliquer par exemple à l'apparentement entre deux individus, la dépression consanguine, la description du système d'accouplement d'une population ou d'une espèce, ou l'augmentation de l'homozygotie dans une population de taille déterminée et fixe (Hamilton, 2009). Pour ce qui est du présent mémoire, le terme consanguinité se rapportera à la consanguinité calculée à l'aide d'un pedigree et qui peut être défini par l'augmentation de l'homozygotie, pour le génome en entier, causée par des accouplements entre individus apparentés tels que père/fille ou cousin/cousin (Allendorf et Luikart, 2007). La consanguinité est le plus souvent caractérisée par le coefficient f de consanguinité soit la probabilité que deux allèles présents à un locus soient identiques par descendance («identical by descent»), c'est-à-dire la probabilité que les deux copies identiques d'un gène à un locus proviennent d'un même ancêtre (Ballou, 1983). Le terme « identique par descendance » se rapporte à la notion d'homozygotie, mais n'est pas un synonyme, car ce ne sont pas tous les homozygotes qui vont posséder des allèles identiques par descendance, donc provenant d'un ancêtre commun. Pour mieux illustrer ce que représente le coefficient f de consanguinité, un accouplement entre frère et sœur engendre un coefficient f de consanguinité de 0,25 alors qu'un accouplement entre cousins entraîne un f de 0,0625. Le f est donc une probabilité comprise entre 0 et 1 pour un individu et plus le lien de parenté entre les ancêtres d'un individu est grand, plus le coefficient sera grand et s'approchera de 1. Un f de 0 réfère à un individu exogame (le contraire d'un individu consanguin, issu d'un accouplement entre individus non apparentés (Frankham et al., 2002)) alors qu'un f de 1, à un individu complètement consanguin. Le calcul de ce coefficient nécessite un pedigree

relativement complet (Frankham et al., 2002). Pour calculer le coefficient f de consanguinité, la formule suivante est utilisée :

$$f = \left(\frac{1}{2}\right)^N (1 + f_{CA})$$

où f est le coefficient de consanguinité, f_{CA} est le coefficient de consanguinité de l'ancêtre commun et N est le nombre d'individus dans une boucle (sans inclure l'individu en question pour lequel le coefficient est calculé) comprenant l'ancêtre commun de ses parents (voir Fig.1).

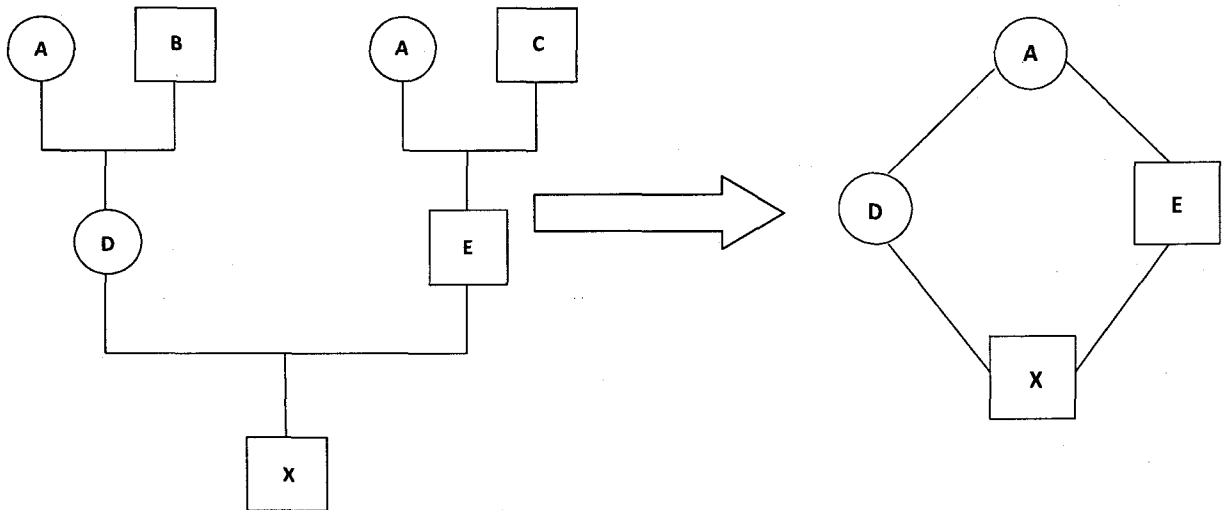


Figure 1. Pedigree hypothétique à gauche où X est l'individu consanguin et à droite, la boucle pour calculer son coefficient de consanguinité comprenant l'ancêtre commun A de ses parents.

Dans l'exemple présenté par la Fig.1, N serait égale à 3 et l'individu aurait un coefficient de consanguinité de 0.125 considérant que l'ancêtre commun A n'était pas consanguin ($f_{CA} = 0$). Le coefficient d'apparement r se rapproche étroitement au coefficient de consanguinité et est souvent utilisé comme un substitut. Il représente la proportion attendue d'allèles identiques par descendance partagés par deux individus et est égal à deux fois le coefficient de

consanguinité. Par exemple, le coefficient d'apparentement entre un frère et une sœur est de 1/2 alors que pour deux cousins il est de 1/8. Ce coefficient r peut donc être calculé en utilisant un pedigree et en attribuant les probabilités d'hériter des gènes d'un ancêtre commun (Hamilton, 2009).

Deux mécanismes génétiques ont été proposés pour expliquer comment l'augmentation de la fréquence de l'homozygotie peut réduire l'aptitude phénotypique des individus (Charlesworth et Charlesworth, 1987, 1999). L'hypothèse de la superdominance des hétérozygotes prédit que les hétérozygotes ont une valeur sélective plus grande que les deux génotypes homozygotes pour des loci spécifiques simplement due au fait que l'association de deux allèles différentes est plus avantageuse (Charlesworth et Charlesworth, 1987). La consanguinité réduit donc la fréquence des meilleurs génotypes (les hétérozygotes) dans la population. Puis, l'hypothèse de la dominance partielle stipule que la diminution de l'aptitude phénotypique provient de l'expression d'allèles récessifs ou partiellement récessifs délétères dans les lignées consanguines (Charlesworth et Charlesworth, 1987, 1999). Par exemple, Vrijenhoek (1994) notait que dans une population consanguine de poissons, *Poeciliopsis lucida*, les individus présentaient des courbatures de la colonne vertébrale et autres difformités physiques pouvant être associées aux allèles récessifs délétères.

La consanguinité peut avoir plusieurs conséquences négatives potentielles. Avec une augmentation de l'homozygotie, on peut assister à une perte de la variabilité génétique qui est nécessaire à l'adaptation évolutive (Frankham et al., 1999 ; Keller et Waller, 2002). Également, la consanguinité peut réduire l'aptitude phénotypique des individus et la diminution de la valeur d'un trait avec une augmentation du niveau de consanguinité est appelée la dépression consanguine (Keller et Waller, 2002 ; Snustad et Simmons, 2003). Si les effets à plusieurs loci sont additifs, la dépression consanguine est supposée varier linéairement avec le coefficient de consanguinité f . Ainsi, la dépression consanguine (δ) est mesurée grâce à

l'équation suivante, pour un certain niveau de consanguinité qu'il faut préciser étant donné qu'il n'est pas déterminé dans l'équation :

$$\delta = 1 - \frac{\text{aptitude phénotypique des individus consanguins}}{\text{aptitude phénotypique des individus non - consanguins}}$$

Par exemple, la survie des juvéniles de 50 individus non-consanguins est de 72,0% alors que la survie de 42 individus consanguins est de 40,5% chez une population de gazelle Dorca (*Gazella dorcas*). Cela se traduit par une dépression consanguine pour la survie juvénile de 0,44 (Ralls et Ballou, 1983).

Facteurs influençant le niveau de consanguinité

Les principaux facteurs influençant le niveau de consanguinité (c'est-à-dire à quel point la valeur des coefficients de consanguinité est élevée) et la fréquence des événements consanguins sont la taille de la population et l'isolement de celle-ci (Frankham et al., 2002). Non seulement les populations de faible taille sont davantage susceptibles aux risques d'extinction causés par la stochasticité environnementale et démographique, mais elles sont aussi plus exposées aux effets de la consanguinité (Komers et Curman, 2000). De plus, les populations isolées ont une taille fixe (n'ayant pas d'apport génétique d'immigrants) (Frankham et al., 2002). Les individus de petites populations isolées deviennent presque tous éventuellement apparentés; la dérive génétique, amenant une perte de la diversification des allèles, est plus forte (Frankham et al., 2002). Chaque individu possède 2 parents, 4 grands-parents, 8 arrière grands-parents donc 2^t ancêtres où t est le nombre de générations. Pour un temps de 10 générations, il y a 1024 ancêtres pour un individu x . Ses parents quant à eux partagent chacun 512 ancêtres et il faudrait que la population, 10 générations plus tôt, ait

dépassé 1024 individus pour que ses parents ne partagent aucun ancêtre commun. Si la population était plus faible que ce nombre, alors ses parents partagent un certain nombre d'ancêtres et l'individu x est consanguin à un certain niveau. La probabilité de s'accoupler avec un individu apparenté augmente donc avec une baisse de la taille de la population (voir Fig. 2). De plus, si la taille effective, le nombre réel d'individus contribuant à la reproduction, est beaucoup plus petite que la taille de la population, la consanguinité devrait augmenter à un taux plus rapide (Frankham et al., 2002).

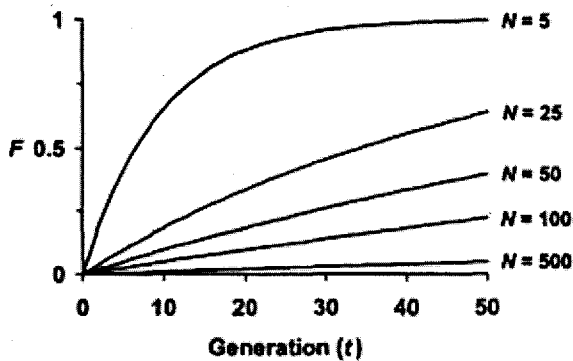


Figure 2. Augmentation du coefficient de consanguinité dans des populations de taille N fixe dans le temps. L'augmentation du coefficient de consanguinité augmente plus rapidement dans les petites populations isolées que dans les grandes populations isolées.

Par exemple, dans une étude menée sur la mortalité des agneaux des mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*), le coefficient de consanguinité cumulatif de la population variait dans le temps et c'est lorsqu'il y a eu une chute drastique de la population que ce coefficient a augmenté le plus fortement (Haas, 1989). Également, dans l'étude de Keller et al. (1994) sur le bruant chanteur (*Melospiza melodia*), la chute de la taille de la population, passant d'environ 140 individus en âge de se reproduire à environ 30, a eu comme conséquence de diminuer le

coefficient de consanguinité moyen des adultes et des juvéniles de la population de façon temporaire avant de remonter dans les années suivantes. Ainsi, les individus moins consanguins ont semblé être favorisés lors de ces périodes où la population a subi un goulot d'étranglement. Ils ont survécu et c'est ce qui a fait que le coefficient global de la population a diminué dans les premières années où la baisse de la densité a été enregistrée. Par la suite, une augmentation considérable du coefficient est survenue, le niveau de consanguinité augmentant avec une baisse de la densité de la population (Keller et al., 1994). Les effets de la dépression consanguine sont également souvent plus grands lorsque le stress environnemental est plus intense (Keller et al., 1994; Crnokrak and Roff, 1999; Armbruster et Reed, 2005). Par exemple, Jiménez et al. (1994) montrent que les effets de la consanguinité sur la survie de la souris à patte blanche sont moindres en captivité qu'en nature où le stress environnemental est beaucoup plus grand.

Le système d'accouplement peut également influencer le niveau de consanguinité. Par exemple, il a été montré que le système polygyne augmente le niveau de consanguinité par rapport à un système où tous les individus ont la même chance de se reproduire (Komers et Curman, 2000). C'est le cas notamment chez le mouflon d'Amérique où près de 8% des mâles peuvent être responsables de 50% des paternités (Coltman et al., 2002). Dans cette étude de Coltman et al. (2002) chez le mouflon d'Amérique, deux mâles ont dominé la paternité pendant 6 années d'observation, quoique quelques mâles plus jeunes ou subordonnés aient quand même pu réussir à se reproduire grâce à des stratégies alternatives (Coltman et al., 2002).

Effets de la consanguinité en captivité

Avec les activités humaines grandissantes et la perte des habitats, plusieurs espèces sont en danger, la taille de maintes populations diminuant drastiquement. Ainsi, des programmes de

reproduction en captivité ont été mis au point (Cassinello, 1997). Seulement, le nombre d'individus captifs étant souvent très restreint, la consanguinité est inévitable. Ses effets semblent variables, pouvant être négatifs ou nuls en fonction des variables réponses et des espèces considérées (Cassinello, 1997). Par contre, plusieurs études ont montré que la consanguinité peut augmenter la mortalité chez les jeunes alors que chez les adultes, la fertilité peut diminuer (Sausman, 1984; Hass, 1989 ; Alados et Escós, 1991). Aussi, chez le mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*) captif, Cassinello et Alados (1996) ont montré que l'âge de la primiparité était retardé pour les individus avec un plus grand coefficient de consanguinité. La masse à la naissance était également influencée négativement pour des femelles consanguines issues d'une plus grosse portée (Cassinello, 1997). Par la suite, Cassinello (2005) s'est attaché au cas de trois populations de gazelles (*Gazella cuvieri*, *G. dorcas* et *G. dama mhorri*); la longévité des femelles étaient corrélés négativement avec la consanguinité. Chez les femelles adultes, la baisse de la longévité était probablement due au fait que la consanguinité augmentait l'intensité des infections parasitaires (Cassinello, 2005). Chez le guppy (*Poecilia reticulata*), il a été montré que la consanguinité avait diminuer les comportements sexuels autant pour la motivation sexuelle (intensité des comportements de séduction et comportement de poursuite) que pour le succès d'accouplement (nombre de copulations efficaces et succès de l'insémination) (Mariette et al., 2006). Par contre, les patrons de couleur ne semblaient pas être influencés par la consanguinité.

Lors de l'étude de la consanguinité en captivité, ses effets sont souvent camouflés par le contexte expérimental (Joron and Brakefield, 2003). Dans l'étude de Joron and Brakefield (2003), les effets de la consanguinité chez le papillon africain (*Bicyclus anynana*) en laboratoire et dans un contexte de vol moins restrictif, c'est-à-dire dans une serre tropicale simulant davantage des populations en milieu naturel, ont été comparés. Le succès d'accouplement des mâles pour le contexte en laboratoire était le même entre les individus consanguins et non-consanguins. Par contre, dans la serre, les individus consanguins avaient un succès d'accouplement nettement inférieur à celui des non-consanguins. En laboratoire, les mâles étaient limités dans leur vol et cela nuisait à leur stratégie de séduction des femelles.

Ces dernières avaient plus de difficulté à détecter les « bons » mâles et la poursuite, stratégie reproductrice adoptée par ce papillon, entre les deux sexes était presque absente. N'ayant plus la possibilité de choisir un mâle particulier, les individus consanguins et non-consanguins ont eu la même probabilité de s'accoupler. Ainsi, la captivité restreint non seulement les comportements des individus, mais empêche aussi les interactions des effets de la consanguinité avec l'environnement (voir Szulkin et Sheldon, 2007 par exemple). En ce sens, Crnokrak et Roff (1999) ont montré que les estimations de la dépression consanguine sont souvent plus élevées pour les populations en milieu naturel que pour celles en captivité.

Effets de la consanguinité en milieu naturel

Les études de l'effet de la consanguinité sur l'aptitude phénotypique en milieu naturel sont relativement rares. Elles nécessitent des suivis à long terme de populations avec des individus connus et marqués, afin de construire des pedigrees, et ainsi calculer leur coefficient de consanguinité, et de mesurer des traits associés à leur aptitude phénotypique (Marshall et al., 2002; Bean et al., 2004, Markert et al., 2004). C'est d'ailleurs pourquoi des indices alternatifs qui ne nécessitent pas de pedigrees ont été formulés pour caractériser la consanguinité. Ces indices reflètent le niveau d'apparentement entre les individus ou sont basés sur le partage d'allèles ou l'hétérozygotie à différents loci, généralement de 5 à 10 ou 15 loci neutres (microsatellites) (Balloux et al., 2004; Pemberton, 2004; Slate et al., 2004). L'hétérozygotie est déterminée grâce aux microsatellites qui sont des régions du génome présentant une répétition de paires de nucléotides et montrant un fort polymorphisme dans le nombre de répétitions. Ce polymorphisme est dû à un fort taux de mutations (Guyapay et al., 1994). Plusieurs indices ont été suggérés (HML, d^2 , IR) et leur interprétation est la suivante : l'hétérozygotie individuelle est une estimation de la proportion de loci qui sont hétérozygotes pour cet individu. Cette mesure est calculée à partir de plusieurs loci polymorphiques. Ainsi, les individus possédant une plus faible hétérozygotie à ces loci sont plus enclins à être consanguins par rapport aux individus plus hétérozygotes (Coulson et al., 1999). Cependant, la

corrélation entre le coefficient de consanguinité dérivé des pedigrees et tous les autres indices basés sur l'hétérozygotie à plusieurs loci est très faible et ce, même si le nombre de loci utilisés est très grand (Balloux et al., 2004; Slate et al., 2004). Le coefficient f de consanguinité demeure le meilleur estimateur pour détecter les effets de la dépression consanguine sur les traits associés à l'aptitude phénotypique et les traits morphologiques (Pemberton, 2004).

Même lorsqu'un pedigree détaillé est disponible, il est parfois difficile de détecter la dépression consanguine en milieu naturel pour deux raisons. Premièrement, les mécanismes de reconnaissance et d'évitement des pairs peuvent réduire notre habileté à quantifier la dépression consanguine en diminuant la fréquence des événements consanguins et donc, les tailles d'échantillon avec lesquelles nous pourrions effectuer les analyses comparatives (Keller et Waller, 2002). Également, même si une réduction de la taille de la population peut augmenter significativement le niveau de consanguinité, elle peut également entraîner une purge des allèles récessifs délétères (Frankham et al., 2002). En effet, les goulots d'étranglement ou des périodes de forte consanguinité peuvent diminuer les effets de la consanguinité étant donné la sélection préférentielle des individus non consanguins (Coltman et al., 1999). Les études sont donc divergentes quant à l'effet de la consanguinité chez les populations sauvages et son importance sur le déclin d'une population par rapport à d'autres facteurs comme la destruction de l'habitat, le climat, les maladies ou la prédation (Keller et al., 1994 ; Caro et Laurenson, 1994). Par exemple, dans une étude sur le guépard (*Acinonyx jubatus*), 4% de la mortalité des nouveaux nés pouvait être attribué à la consanguinité alors que 73% de cette mortalité était attribuable à la prédation par les lions (*Panthera leo*) (Caro et Laurenson, 1994). Étant donné l'inconstance dans les résultats, l'importance et même l'existence de la consanguinité et de la perte de variabilité génétique dans les populations naturelles a été remise en question (Keller et Waller, 2002).

Dans plusieurs études réalisées sur une gamme variée d'espèces, les effets de la consanguinité sont par contre bien présents. Ces effets sont variés, se manifestant pour plusieurs traits et majoritairement pour des traits chez les juvéniles (résumés dans Crnokrak et Roff, 1999). Les évidences des effets négatifs de la consanguinité sont majoritairement associées aux traits d'histoire de vie comme une diminution de la survie, de la longévité, du succès reproducteur (mesuré grâce à divers paramètres comme le succès et le taux d'éclosion, la taille de la portée, le nombre de jeunes sevrés, le nombre de gestations menées à terme, le succès d'envol, la fertilité), mais également à quelques traits physiques comme une diminution de la taille corporelle, de la masse (à la naissance ou le gain en masse) ou une augmentation du niveau de parasitisme (résumé dans Keller and Waller, 2002).

Beaucoup d'études empiriques sur les effets de la consanguinité en nature portent sur les oiseaux, où les pedigrees sont relativement faciles à obtenir (Keller et al., 1994; Kruuk et al., 2002; Markert et al., 2004; Szulkin et Sheldon, 2007; Szulkin et al., 2007), mais quelques études ont aussi été réalisées sur les mammifères, notamment chez les moutons de Soay (*Ovis aries*) (Coltman et al., 1999), les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) (Coulson et al., 1999), les babouins (Paçker, 1979; Bulger et Hamilton, 1988), les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) (Laikre et al., 1997) et les phoques gris (*Halichorus grypus*) (Bean et al., 2004). Les quelques exemples qui suivent sont détaillés pour montrer la gamme diversifiée de traits affectés par la consanguinité pour plusieurs animaux. D'abord, chez le bruant chanteur, la survie des individus est négativement influencée par le coefficient de consanguinité et les effets sont plus marqués lorsqu'il y a un stress environnemental (Keller et al., 1994). Par ailleurs, la survie hivernale chez les faons femelles des cerfs élaphe est moindre lorsque le coefficient de parenté d^2 est plus faible, signifiant un plus haut degré de parenté. Coulson et al. (1999) ont émis une hypothèse pour expliquer cet effet de la consanguinité dépendant du sexe. Pour un mâle, les effets d'exogamie auraient un impact négatif sur la survie hivernale et c'est ce qui ferait en sorte que les effets de la consanguinité ne soient plus détectables. Les stratégies développementales en bas âge, notamment pour le cerf élaphe, sont dépendantes du sexe (Coulson et al., 1999). Les mâles produisent davantage du tissu muqueux que les femelles

alors que ces dernières accumulent davantage de tissu adipeux. Le gras permet aux femelles de mieux résister à la rigueur hivernale en tant qu'agnelles alors qu'une plus forte croissance musculaire permettra aux mâles d'obtenir un plus grand succès reproducteur lorsqu'ils seront plus vieux (Coulson et al., 1999). La quantité d'hormones sexuelles est influencée par le niveau de consanguinité : les individus homozygotes ont un niveau plus faible d'hormones sexuelles (Kosowska et Zdrojewicz, 1996). Les hormones sexuelles, par exemple les androgènes, influencent la croissance musculaire. Or, plus un mâle provient de parents éloignés, donc plus il est hétérozygote, plus il possède d'androgènes qui lui permettra d'avoir une forte croissance musculaire comparativement à l'accumulation du gras. Par contre, sa survie hivernale sera réduite (Coulson et al., 1999). Dans une étude plus récente (Slate et Pemberton, 2002), 71 loci au lieu de 9 ont été utilisés pour calculer les indices d'hétérozygotie. Les mêmes analyses ont été refaites avec les nouveaux indices et les effets de la consanguinité sur la survie hivernale des femelles et des mâles n'étaient plus significatifs. Chez le phoque gris, le degré de parenté influence la survie des jeunes de façon négative (Bean et al., 2004) : les jeunes avec un plus haut degré de parenté avaient une moins bonne survie.

Amos et al. (2001), ont utilisé les données de trois espèces différentes, le phoque gris, le globicéphale noir (*Globicephala melas*) et l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*), pour faire ressortir les effets de la consanguinité. Pour ces trois espèces, les individus nés de parents génétiquement différents tendaient à produire une progéniture plus nombreuse que la moyenne. Plus particulièrement chez l'albatros, le succès à l'envol des jeunes semblait lié négativement au degré de parenté des parents.

Il existe d'autres effets de la consanguinité : elle tend à augmenter l'homozygotie et elle peut ainsi augmenter la susceptibilité aux infections par les pathogènes. En effet, chez les moutons de Soay, les individus homozygotes sont plus souvent parasités et leur survie hivernale est grandement réduite comparativement aux individus hétérozygotes (Coltman et al., 1999).

L'étude d'Acevedo-Whitehouse et al. (2003) chez les lions de mer californiens (*Zalophus californianus*), va aussi dans ce sens. Finalement, les risques d'extinction peuvent être plus élevés lorsqu'il y a une diminution de l'hétérozygotie, même lorsque les facteurs environnementaux sont pris en compte (Saccheri et al., 1998). Par exemple, chez le damier du plantain (*Melitaea cinxia*), la survie larvaire, la longévité des adultes et le taux d'éclosion des œufs sont affectés négativement par la consanguinité (Saccheri et al., 1998). Or, ces variables sont des composantes de l'aptitude phénotypique et permettent d'établir un lien entre la consanguinité et le risque d'extinction.

Indicateurs de la dépression consanguine

Margulis (1998) et Keller et Waller (2002) ont énoncé que s'attarder à un seul stade de vie et à un seul trait peut sous-estimer la dépression consanguine, c'est pourquoi il est important d'étudier plusieurs traits à plusieurs âges. De plus, De Rose et Roff (1999) ont effectué une méta-analyse portant sur 54 espèces animales non domestiques et ont montré que les traits d'histoire de vie présentent une plus grande dépression consanguine que les traits morphologiques (diminution de la valeur du trait de 11.8% et 2.2% respectivement). Par contre, plusieurs études ont montré des effets de la consanguinité sur plusieurs caractéristiques morphologiques (Cassinello, 1997 ; Margulis, 1998 ; Coulson et al., 1999). En effet, certains traits morphologiques sont intimement liés à l'aptitude phénotypique et peuvent donc être des indicateurs de la dépression consanguine. Par exemple, chez le mouflon d'Amérique, une meilleure condition physique permet d'obtenir un meilleur succès reproducteur (Festa-Bianchet, 1998). Leur masse est aussi liée à l'aptitude phénotypique, pouvant procurer une meilleure survie à l'hiver (Festa-Bianchet et al., 1997). Chez le mouflon à manchettes, la longueur du corps est un index fiable d'une bonne condition physique, car elle influence directement la longévité (Cassinello, 1997).

Mécanismes d'évitement de la consanguinité

Plusieurs comportements en nature chez les animaux semblent avoir évolués de manière à ce que les individus évitent la consanguinité. Par contre, quoique ces comportements puissent être associés à l'évitement de la consanguinité, la raison de leur évolution n'est pas strictement cet évitement (Charlesworth et Charlesworth, 1987; Perrin et Mazalov, 1999). Par exemple, la dispersion peut permettre l'évitement de la consanguinité, mais elle peut également limiter la compétition intraspécifique (Pusey et Packer, 1987). Chez les animaux, deux mécanismes principaux d'évitement de la consanguinité sont présentés dans Charlesworth et Charlesworth (1987) et Blouin et Blouin (1988). Premièrement, la dispersion réduit les chances d'accouplements entre individus parents en les séparant géographiquement (Pusey et Wolf, 1996). Ce mécanisme a été observé chez une gamme variée d'animaux : mammifères, oiseaux, poissons, amphibiens, reptiles et insectes (résumé dans Pusey et Wolf, 1996). Dans certains cas, la dispersion semble être un mécanisme efficace à lui seul pour éviter la consanguinité (Hansson et al., 2007; Szulkin et Sheldon, 2008). Par exemple, dans l'étude de Szulkin et Sheldon (2008), la dispersion natale semble être le mécanisme clé pour éviter la consanguinité, la probabilité de s'accoupler avec un individu consanguin diminuant avec des distances plus grandes de dispersion natale.

Le deuxième mécanisme spécifique pour les animaux est l'évitement des pairs qui se divise en deux branches : la suppression de la reproduction chez la progéniture (Blouin et Blouin, 1988) et la maturation retardée (Pusey et Wolf 1996), et la reconnaissance des pairs (Charlesworth et Charlesworth, 1987). La suppression de la reproduction et le retardement de la maturation ont lieu lorsque les individus sont en présence de parents. Par exemple, les lionnes peuvent entrer en œstrus plus hâtivement si leur père est remplacé par un nouveau mâle dans leur groupe social (Hanby et Bygott, 1987). Pour ce qui est de la reconnaissance des pairs, plusieurs mécanismes permettant aux individus apparentés de se reconnaître ont été proposés selon l'espèce. Par exemple, chez la Rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*), Hansson et

al. (2007) proposent que la reconnaissance se fait potentiellement par le chant, la localisation du territoire des mâles, ou un apprentissage des caractéristiques précises de chaque individu de l'entourage. Jamieson et al. (2009) ont précisé que chez les oiseaux, l'habilité à reconnaître les pairs proviendrait probablement de leur système social. Chez les espèces avec reproduction communautaire, le taux de rencontre d'un individu apparenté est plus élevé que chez les oiseaux sans reproduction communautaire. Elles peuvent donc apprendre à mieux reconnaître leurs pairs. Par contre, Madsen et al. (1992) ont fourni des évidences empiriques sur le serpent *Vipera berus* suggérant qu'une femelle bénéficiait des accouplements multiples via une progéniture avec une meilleure aptitude phénotypique. Suite à ces résultats, Parker (1992) argumentait que les indices reliés au phénotype semblaient inefficaces étant donné qu'ils ne donnaient pas vraiment d'informations sur le génotype des individus. Il pourrait cependant exister un mécanisme basé sur la reconnaissance de l'odeur. Les mammifères devraient être davantage efficaces à éviter la consanguinité par la reconnaissance des pairs étant donné leur sens de l'odorat développé (Pusey et Wolf, 1996). Des composés spécifiques aux gènes du complexe majeur d'histocompatibilité, CMH, seraient présents dans l'odeur de chaque individu ce qui permettrait de choisir le partenaire en fonction du génotype (Brown et Eklund, 1994). Le CMH a entre autres un rôle dans la réponse immunitaire adaptative et innée, mais également dans les réponses comportementales et pour la reproduction (Ziegler et al., 2005). Les individus choisiraient donc leurs partenaires qui ont des génotypes au CMH les plus dissemblables de leur propre génotype (Potts et al., 1991). Cette hypothèse semble s'appliquer aux poissons (Landry et al., 2001), mais également chez de nombreux mammifères (résumé dans Piertney et Oliver, 2006). Également, comme il a été mentionné brièvement plus tôt dans le paragraphe pour le serpent *Vipera berus* (Madsen et al., 1992), les animaux peuvent avoir des copulations extra-paires ou extra-groupes ou des copulations multiples (Pusey et Wolf, 1996). Des mécanismes moléculaires présents chez les spermatozoïdes, les œufs, le liquide ovarien et dans l'oviducte (par exemple, la présence de chimiorécepteurs) permettraient un choix post-copulatoire de la femelle, appelé le choix cryptique des femelles (Eberhard, 1996). C'est ainsi que la reconnaissance des pairs et de leur génome aurait lieu : le matériel génétique des gamètes de sexe opposé qui est incompatible serait rejeté par la femelle et c'est

potentiellement pourquoi Madsen et al. (1992) ont remarqué une meilleure viabilité de la progéniture chez le serpent *Vipera berus*.

Évitement de la consanguinité : conditions d'application

Pour qu'il y ait une évolution des comportements d'évitement de la consanguinité, les coûts de la consanguinité doivent être plus grands que les coûts de l'éviter. Éviter la consanguinité peut entraîner une perte d'opportunités d'accouplement ou un risque plus élevé de mortalité dû à la dispersion et/ou à la recherche d'un partenaire non apparenté (Kokko et Otts, 2006). Si aucun coût à la consanguinité n'est observé, cela ne veut pas dire que ses effets n'ont pas déjà été présents dans la population et que des mécanismes d'évitement ont été développés pour contrer cette situation. Smith (1979) précisait que pour que la consanguinité ne soit pas évitée dans des populations, il fallait que le coefficient de dépression consanguine δ (la perte de la viabilité et fertilité de la progéniture imposée par la consanguinité) pour un accouplement père-fille soit inférieur à $1/3$ pour la femelle pour que son aptitude phénotypique soit équivalente ou supérieure à celle si elle s'était reproduite avec un mâle non-apparenté, et inférieur à $2/3$ pour le mâle. En effet, la femelle possède un coefficient d'apparentement de $1/2$ avec son jeune issu d'un accouplement non-incestueux. Par contre, elle possède un coefficient d'apparentement de $3/4$ avec son jeune issu d'un accouplement père/fille. Ainsi, des accouplements consanguins pourraient être observés si $(1-\delta)3/4 > 1/2$, où $(1-\delta)$ représente la baisse de l'aptitude phénotypique du jeune due à la dépression consanguine, donc si $\delta < 1/3$. Le coefficient d'apparentement d'un jeune issu d'un accouplement non-incestueux avec le père de sa mère (étant donné que nous voulons comparer avec un accouplement consanguin père/fille) est de $1/4$. Pour le mâle, des comportements incestueux pourraient être observés si $(1-\delta) 3/4 > 1/4$, donc si $\delta < 2/3$. Kokko et Otts (2006) estiment que les coefficients de dépression consanguine peuvent même être plus élevés que ce que Smith (1979) a estimé pour qu'il y ait une tolérance à la consanguinité et devrait donc survenir plus souvent que nous le pensons en nature.

Chez les espèces polygynes, la tolérance à la consanguinité devrait également être plus élevée que chez les espèces monogames (Waser et al., 1986). Ceci est basé sur l'argument que s'accoupler entre individus apparentés augmente l'aptitude phénotypique inclusive du parent (Bengtsson, 1978). Supposons une situation où la consanguinité a relativement peu ou pas d'effets négatifs sur l'aptitude phénotypique de la progéniture pour éviter d'inclure un coût δ dû à la dépression consanguine dans le calcul qui suit. Comme l'explique Dawkins (1979), si on prend un système monogame, une femelle s'accouplant aléatoirement avec un mâle possèdera un coefficient d'apparentement r de $1/2$ avec son enfant. Si elle s'accouple avec son frère, le r devient de $3/4$ et on parle alors de «super-enfant». Par contre, si la femelle ne s'accouple pas avec son frère, ce dernier aura la possibilité d'aller accoupler une autre femelle et la première femelle partagera alors $1/4$ des gènes avec l'enfant de ce nouveau couple, donc avec son neveu/nièce. En bout de ligne, ses gènes seront transmis au même niveau ($1/4 + 1/2 = 3/4$) même si les conséquences ne sont pas les mêmes. Ainsi, dans un système monogame, le fait d'entretenir des relations consanguines n'augmente pas la proportion de gènes d'un individu donné transmis à la progéniture. Cependant, dans un système polygyne, le fait de s'accoupler avec son frère n'empêche pas ce dernier de s'accoupler à nouveau avec d'autres femelles, d'autant plus s'il est un mâle dominant. La femelle possède un bénéfice direct par sa propre descendance (le nombre n d'enfants) et un effet indirect en améliorant le succès reproducteur du mâle apparenté (rn). L'aptitude phénotypique total de la femelle est donc de $(1 + r)n$ alors qu'il n'aurait été que de n avec un mâle non apparenté. Pour les mâles subordonnés, il est clair que s'accoupler avec une femelle apparentée représente un avantage par rapport à ne pas s'accoupler du tout.

Mise en contexte

Depuis 1971, la population de mouflons à Ram Mountain, Alberta, Canada, est étudiée. La population a augmenté passant de 100 mouflons au début de l'étude jusqu'à un maximum de 225 individus entre 1975 et 1992, mais depuis elle a chuté jusqu'à un minimum de 38

individus en 2002. À l'origine, cette baisse était due à des effets négatifs de densité-dépendance. Les ressources étant limitées et les individus étant plus nombreux, la compétition inter-spécifique était plus grande et c'est pourquoi la taille de la population a diminué. Par la suite, elle a été majoritairement occasionnée par une forte prédation par les couguars (*Puma concolor*) (Fig. 3). Malgré le fait que les sources du déclin ne soient plus présentes, la taille de la population demeure très faible; encore en 2009, la taille de la population ne dépassait pas 60 individus.

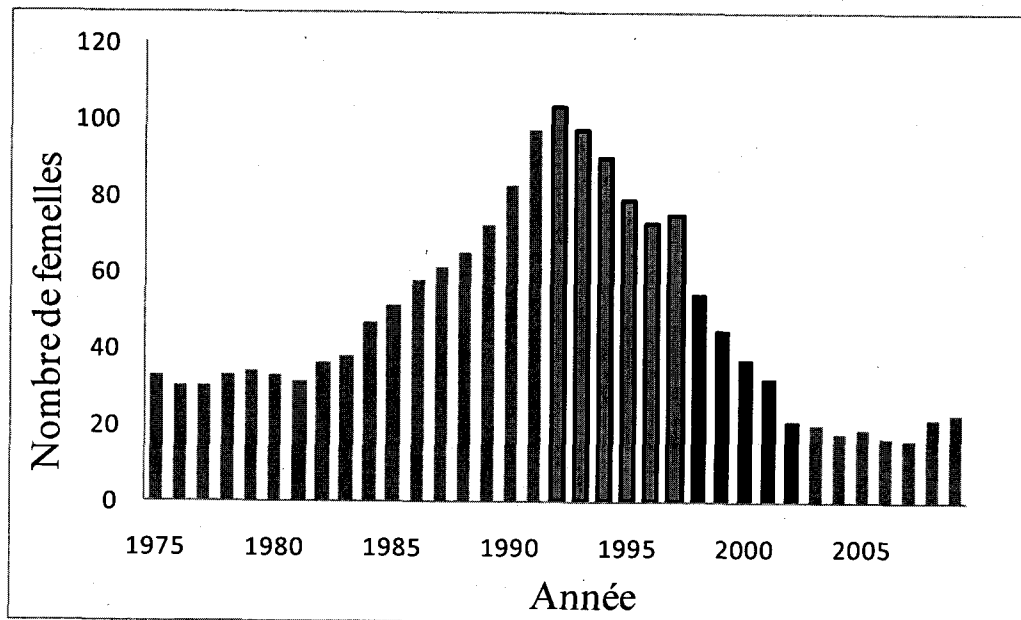


Figure 3. Nombre total de femelles mouflons âgées de 2 ans et plus à Ram Mountain, Alberta, entre 1975 et 2009, les barres encadrées en noir représentant les années de densité-dépendance et les barres noires, les années de forte prédation par le couguar.

Que se passe-t-il alors? Pourquoi les mouflons n'ont pas augmenté leur reproduction malgré la faible densité? Une avenue encore non explorée pour expliquer la situation observée à Ram

Mountain est les effets potentiels de la consanguinité. Cette population présente plusieurs des conditions qui augmentent le potentiel de consanguinité. En effet, non seulement nous sommes en présence d'une petite population, mais elle est également isolée. Finalement, comme il a été mentionné précédemment, le mouflon d'Amérique présente un mode de reproduction polygyne. Les effets de la consanguinité risquent d'être forts et notre capacité à détecter une dépression consanguine dans cette population est donc potentiellement élevée.

Mon étude comporte trois objectifs principaux. Premièrement, je regarderai l'occurrence de la consanguinité dans la population et je tenterai de voir comment le coefficient de consanguinité moyen annuel varie au fil des années dans la population, considérant que sa taille a subi une chute drastique dans les dernières années. Je m'attends à ce que le coefficient moyen annuel des agneaux augmente avec une baisse de la taille de la population. Je tenterai également de déterminer quels sont les effets de la consanguinité sur la croissance, la date de naissance et la survie des agneaux tout en tenant compte de diverses autres variables telles que le sexe des individus, la taille de la population, l'identité de la mère, l'année, les conditions environnementales. J'ai choisi d'étudier ces traits étant donné qu'ils ont un impact important sur la dynamique de population. La date de naissance affecte la masse (Feder et al., 2008) et la masse est un important déterminant de la survie hivernale des agneaux (Festa-Bianchet et al., 1997). Il est donc important d'étudier la consanguinité sur ces traits pour voir si la dynamique de population sera changée dans une population fortement consanguine. Mes hypothèses par rapport à ce deuxième objectif sont que la consanguinité devrait affecter négativement la survie et la masse des agneaux. Les individus plus consanguins (avec un coefficient f plus élevé) devraient subir une dépression consanguine plus forte et donc avoir une moins bonne survie et une masse plus faible. En effet, chez les agneaux, avoir une masse plus élevée procure de meilleures chances de survivre à l'hiver et donc augmente leur aptitude phénotypique (Festa-Bianchet et al., 1997). Les individus consanguins pourraient également naître plus tard si la consanguinité présente des effets sur leur développement. Finalement, je vérifierai s'il existe un évitement de la consanguinité au sein de la population ou si les accouplements se font de façon aléatoire. Des mécanismes d'évitement de la consanguinité

auraient pu évoluer dans la population. Étant donné que les individus ne se dispersent pas, ils auraient pu apprendre à reconnaître leurs pairs, supposant que la consanguinité génère un coût important sur l'aptitude phénotypique des individus.

CHAPITRE I

SEX-DIFFERENTIAL SURVIVAL OF INBRED LAMBS LEADS TO UNEXPECTED POSITIVE CORRELATION OF INBREEDING WITH MASS OF JUVENILE BIGHORN EWES.

Mise en contexte

Ce chapitre explore les effets de la consanguinité dans la population de mouflons de Ram Mountain, en Alberta. L'idée d'étudier cette problématique découle majoritairement de la situation de cette population qui a subi un déclin drastique et a depuis de la difficulté à récupérer même si les causes à l'origine de son déclin ne sont plus présentes. La consanguinité pourrait expliquer en partie pourquoi la taille de la population n'a pas augmenté à nouveau dans les dernières années. Dans cet article, l'occurrence de la consanguinité est tout d'abord établie et est mise en relation avec la taille de la population. Également, les effets de la consanguinité sur la masse (masse en juin, masse en septembre et gain en masse), la date de naissance et la survie des agneaux sont examinés.

Cette étude est importante dans un contexte de conservation des populations : les effets génétiques peuvent avoir des impacts importants et néfastes, pouvant mener à une baisse de l'aptitude phénotypique des individus, voire même, à l'extinction de populations (Saccheri et al., 1998). Ces impacts peuvent être davantage dommageables dans de petites populations isolées comme c'est le cas à Ram Mountain (Frankham et al., 2002). Il est donc utile d'étudier les effets potentiels de la consanguinité, au même titre que les facteurs démographiques et environnementaux (Saccheri et al., 1998 ; Acevedo-Whitehouse et al., 2003), afin de

conserver la variation génétique et d'éviter les effets néfastes de la consanguinité. Enfin, les études sur les effets de la consanguinité en nature sont rares car elles nécessitent des pedigrees détaillés et un suivi des traits des individus (Marshall et al., 2002). Ces derniers doivent donc être marqués ou reconnaissables. L'étude à Ram Mountain s'inscrit bien dans cette optique : elle est une des rares menées à long terme sur les grands mammifères en condition sauvage qui permet de récolter des données autant sur les caractéristiques morphologiques que celles liées aux traits d'histoire de vie de chaque individu. Également, grâce à des techniques moléculaires, les liens de paternité ont pu être établis ainsi que quelques liens maternels qui n'avaient pas pu être retracés directement sur le terrain. Un pedigree relativement complet est disponible pour la population à partir de 1988.

Ma contribution à cet article est majeure. J'ai participé à la récolte des données sur le terrain pendant deux étés pour poursuivre la base de données à long terme. J'ai établi les objectifs de mon projet, j'ai exécuté toutes les analyses statistiques présentées et j'ai rédigé l'article. Le D^r Marco Festa-Bianchet a supervisé le projet, en apportant maints commentaires et conseils et en effectuant plusieurs révisions du manuscrit. Une lecture finale a été effectuée par le D^r David Coltman qui a apporté plusieurs ajouts pertinents au manuscrit étant donné sa formation qui touche davantage à la génétique. D'ailleurs, le pedigree a généreusement été fourni par son laboratoire et sans lui, aucune étude sur la consanguinité utilisant le coefficient f de consanguinité n'aurait été possible.

Sex-differential survival of inbred lambs leads to unexpected positive correlation of inbreeding with mass of juvenile bighorn ewes.

Elise Rioux-Paquette^{1,†}, Marco Festa-Bianchet¹ and David W. Coltman²

¹ Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boul. de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1

² Department of Biological Sciences, University of Alberta, 11455 Saskatchewan Drive, Edmonton, Alberta, Canada, T6G 2E9

† Corresponding author and present address: Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boul. de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1 (e-mail : elise.rioux-paquette@usherbrooke.ca)

Key words : lambs survival, lambs growth, inbreeding depression, sex-differential effect, selection filter, *Ovis canadensis*.

Abstract

Although it is generally expected that inbreeding lowers fitness, very few studies have directly quantified the effects of inbreeding in wild mammals. We investigated the effects of inbreeding using long term data from a population of bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta, Canada, over the last 20 years. This population underwent a drastic decline from 1992 to 2002 and has since failed to recover. We used a pedigree to calculate inbreeding coefficients and examined their impact on lamb growth, birth date and survival. Inbreeding had no effect on growth or birth date, but inbred female lambs had to be almost 50% heavier than non-inbred females to reach a 50% probability of overwinter survival. Contrary to our expectations, when birth date was not accounted for, by mid-September, inbred female lambs were heavier than non-inbred ones. There was a trend for inbred female yearlings to weigh more than non-inbred ones. A stronger mass-dependent selection for inbred compared to non-inbred female lambs may explain why surviving inbred females were heavier than non-inbred ones. Survival of male lambs was not affected by inbreeding. Sex-differential effects of inbreeding may be a general pattern in sexually dimorphic mammals. They may be due to sex-biased maternal care or to different early development strategies according to both sex and inbreeding status.

Introduction

Inbreeding occurs when an individual's parents are related. Compared to the population average, inbred individuals have a greater chance of inheriting identical alleles at a given locus, increasing their homozygosity (Keller and Waller, 2002). Inbreeding can therefore reduce a population's genetic variability and an individual's fitness (Frankham, 1999). Decreases in values of fitness-related traits are called inbreeding depression (Keller and Waller, 2002; Snustad and Simmons, 2003). The overdominance of heterozygotes hypothesis

predicts that heterozygotes have a higher selective value than homozygotes for specific loci (Charlesworth and Charlesworth, 1987) so that inbreeding reduces the frequency of favorable genotypes in the population. The partial dominance hypothesis proposes that fitness is reduced by the expression of recessive or partially recessive deleterious alleles in inbred lines. This latter hypothesis may better explain inbreeding depression in the wild (Charlesworth and Charlesworth 1987, 1999). In natural populations, the occurrence of inbreeding is related to population size: when populations decline, the probability of mating with relatives increases. Therefore, inbreeding is a concern for endangered species (Frankham et al., 2002).

Many studies conducted in captivity found negative effects of inbreeding on traits ranging from juvenile mortality and adult fertility (Sausman, 1984; Hass; 1989, Alados and Escós, 1991) to mass at birth (Cassinello and Alados, 1996), and even to behavior (Mariette et al., 2006). Joron and Brakefield (2003), however, pointed out that fitness effect of inbreeding can be underestimated in captivity because animals are constrained in their behavior, interactions with the environment are rare, resources are not limited and mortality is reduced compared to natural situations. Accordingly, Crnokrak and Roff (1999) found that reported effects of inbreeding were generally higher in wild populations than in captivity. To quantify the role of inbreeding in evolution and in population dynamics, it is therefore important to study wild populations, where environmental factors may interact with the expression of deleterious recessives alleles (Szulkin and Sheldon, 2007). Studies of inbreeding in the wild are rare, however, because they require detailed pedigrees and data on fitness-related traits for most of the study population. Even with a relatively complete pedigree, the detection of inbreeding depression in the wild remains difficult (Keller and Waller, 2002) because kin-recognition mechanisms can reduce the frequency of inbreeding events and so lower the sample size of inbred individuals. Furthermore, although drastic reductions in population size can result in increasing levels of inbreeding, they can also purge recessive deleterious alleles from the population (Frankham et al., 2002).

Inbreeding depression has been documented in the wild (Keller and Waller, 2002). In the very few studies where it has been examined, reported effect sizes are generally greater for life-history than for morphological traits (De Rose and Roff, 1999). For example, in song sparrows (*Melospiza melodia*), survival was reduced by an interaction of environmental factors and inbreeding (Keller *et al.*, 1994): inbreeding depression occurred in years when environmental stress was more severe. Amos *et al.* (2001) used data on grey seals (*Halichoerus grypus*), long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and three species of albatross (*Diomedea exulans*, *Thalassarche chrysostoma* and *T. melanophris*) to show that individuals born from more genetically distant parents had higher reproductive success. Coltman *et al.* (1999) showed that Soay sheep (*Ovis aries*) that were more homozygous at microsatellite loci had more parasites and subsequently reduced winter survival. Inbreeding can also affect the development early in life: heterozygous harbor seal (*Phoca vitulina*) pups are heavier at birth (Coltman *et al.*, 1998). A few studies reported severe inbreeding depression in the wild (Kruuk *et al.*, 2002; Szulkin *et al.*, 2007) and even extinction due to inbreeding (Saccheri *et al.*, 1998). The loss of genetic variability that should accompany high levels of inbreeding is of concern for the conservation of biodiversity (Frankham *et al.*, 2002) and it is important to understand how inbreeding may affect population dynamics.

Pedigrees can be used to calculate an index of inbreeding based on mating between individuals that share common ancestors (Keller and Waller, 2002). Most studies of inbreeding in wild mammals, however, used proxies based on multilocus heterozygosity and information on allele size or frequency (Coulson *et al.*, 1999; Balloux *et al.*, 2004; Pemberton, 2004; Slate *et al.*, 2004). Correlations between inbreeding measured from pedigrees and these indices, however, tend to be very low regardless of how many loci are used (Balloux *et al.*, 2004; Slate *et al.*, 2004) as do correlations and effect sizes between these indices and fitness-related traits (Coltman and Slate, 2003; Chapman *et al.*, 2009). Therefore, coefficients calculated from pedigrees remain the best estimator for detecting inbreeding depression (Pemberton, 2004).

Our study population of bighorn sheep offers a unique opportunity to evaluate the effects of inbreeding in the wild using a pedigree. This small population is isolated and has a polygynous breeding system (Hogg, 1987), likely increasing the strength of any effect of inbreeding and therefore our ability to detect them (Komers and Curman, 2000). The population underwent a severe decline, partly due to high predation (Festa-Bianchet et al., 2006) and in 2002-2006 it included on average only 18 females of breeding age. Despite many years at low density, the population continued to show very low recruitment. Inbreeding may have contributed to its poor performance. Here, we first compared the rate of inbreeding with population size. We then looked if inbreeding had an effect on the birth date of lambs. We finally tested the hypothesis that inbred lambs would show reduced mass and survival compared to non-inbred individuals. We chose to investigate the effect of inbreeding on these particular traits because they have an important implication for the dynamic of this population. Birth date influences mass of lambs (Feder et al., 2008) and higher masses of lambs contribute to a higher survival overwinter (Festa-Bianchet et al., 1997). If inbreeding affects these traits, survival of lambs may be lowered and have substantial consequences on the population.

Material and methods

Study area and bighorn sheep population

Ram Mountain, Alberta, is a mountainous complex (elevation 1080 to 2170 m) 30 km east of the Canadian Rockies (52°N, 115°W), with 38 km² of alpine and subalpine habitat used by sheep. The population is isolated: between 1988 and 2008, only three known immigrant males contributed to reproduction. The population has been monitored from late May to late September each year since 1972. Sheep are repeatedly captured in a corral trap baited with salt. More than 98% of the population is marked, so that its exact size and sex-age structure are known each year. Since 1975, the only unmarked animals have been immigrant males and

a few lambs not captured in the year of birth. We suspect that immigrants are from the nearby population on Shunda Mountain, across the North Saskatchewan River. From 1972 until 1981, the population was maintained at about 30 adult females by yearly removals of ewes (Jorgenson et al., 1997). When removals stopped, the population increased, peaking at 103 females in 1992. A combination of density-dependent effects on recruitment (Festa-Bianchet et al. 1995; Portier et al. 1998) and high cougar (*Puma concolor*) predation in 1997-2001 (Festa-Bianchet et al., 2006), led to a decline. The population was reduced to between 15 and 20 ewes in 2002-2008, and failed to recover despite the cessation of high predation. Introductions of sheep from another population in 2004 and 2007 have so far had only a minor impact on the population genetic structure. By July 2009, there were 53 residents, 8 introduced sheep and only 2 that were born to one introduced ewe.

Pedigree building and inbreeding estimation

Maternal links were established from field observations of marked lambs suckling from marked ewes. Paternal links were determined using microsatellites. Tissue collection for DNA analyses began in 1988, with blood sampling of each individual captured until 1993. Sampling resumed in 1997 with the collection of hairs. From 1998 onward, a tissue sample from the ear was obtained for all captured sheep. Polymerase chain reaction (PCR) amplification was performed at 32 ungulate-derived loci (Coltman et al., 2005). No evidence of linkage disequilibrium at these loci was found (Coltman et al., 2005). Paternities were assigned using CERVUS version 3.0 (Marshall et al., 1998) at a >95% confidence level (Coltman et al., 2002). Some individuals were identified as paternal half-siblings using COLONY version 2.0 (Wang, 2004) even though their father was not sampled because it died before we began tissue collections. Of 524 lambs born since 1988, paternity was known for 350 (67%). Most lambs of unknown paternity died soon after birth and were not captured. The available pedigree in 2008 contained 1017 individuals and extended up to 7 generations. We calculated the inbreeding coefficient f (Wright, 1922; Keller et Waller, 2002), the probability that two alleles

at a given locus in an individual are identical by descent (Crow and Kimura, 1970), using Pedigree Viewer version 5.5 (<http://www.-personal.une.edu.au/~bkinghor/pedigree.htm>). To ensure that for every individual we could calculate a minimum inbreeding coefficient f equal to or higher than 0.125 (Marshall et al., 2002), we followed the same approach as Kruuk et al. (2002) and Szulkin et al. (2007) and included in our analyses only lambs for which we knew both parents and at least one grand-parent. Immigrant males were assumed non-inbred.

To analyze the effects of inbreeding on lamb mass, survival and birth date, we coded individuals as “non-inbred” when $f=0$, and as inbred when $f>0$. To avoid classifying as non-inbred lambs with only 1-3 known grandparents, analyses included as ‘non-inbred’ only those for which all four grand-parents were known. Despite this additional criterion, we had more non-inbred ($n = 94$) than inbred lambs ($n = 60$), which included lambs with both known parents and at least one known grand-parent to maximize sample size. Although these data-selection criteria mean that the level of inbreeding may have been underestimated for some inbred lambs, of 60 lambs with $f > 0$, none had only 1 known grand-parent, only 1 had 2 known grandparents, 12 had 3 known grandparents and all 4 grandparents were known for 47 of them. We excluded from these analyses sheep that were first captured and sampled when aged 1 year or older, to avoid possible biases resulting from differential survival over the first year according to level of inbreeding.

Definition and collection of variables

Mass: 75% of lambs were captured and weighed at least twice between June and September. Most ewes were weighed 2-7 times each summer. Lamb mass was adjusted to June 15 and to September 15 using a linear mixed model (Pelletier et al., 2007). Female mass was adjusted to June 5 and September 15 using the same procedure. Absolute summer mass gain was calculated as the difference between estimated mass in September and in June.

Birth date: Estimated by field observations of ewes with newborn lambs with a precision of \pm 5 days (Feder et al., 2008).

Lamb survival: Only lambs that survived to September were included in analyses, because almost none of those that died earlier were captured, therefore we did not know their fathers. We measured lamb survival from September to the following June. Resighting probability is over 99% for ewes and yearlings (Jorgenson et al., 1997) and no lamb thought to have died overwinter was ever sighted in a subsequent year.

Neonatal mortality: When ewes are captured in late May or early June their lactation status is determined through udder examination. Lactating ewes that were never seen with a lamb were assumed to have lost their lamb at birth. Sex and paternity of these lambs were unknown. We calculated the proportion of neonatal mortality among all lambs born each year. This measure was used to take into account differences in environmental factors that could explain variation in yearly mass and survival.

Previous reproductive status: Previous reproductive status was a binomial variable coded 0 if the ewe did not wean a lamb the previous year and 1 if the ewe had a lamb that survived to September 15 (Feder et al., 2008). Mothers that did not wean a lamb the previous year may have had lower energy expenditure and this may affect the condition of their lambs the year after (Feder et al., 2008).

Population size: The number of ewes aged 2 years and older in June each year.

Fecal crude protein: A measure of summer forage quality (Blanchard et al., 2003) also used in other ungulates studies (Leslie and Starkey, 1985; Côté and Festa-Bianchet, 2001) that may influence mass and survival of lambs. Higher quantities of fecal crude protein represent a better summer of forage quality. We estimated fecal crude protein in summer as the area under a smoothed cubic spline relating the natural logarithm of fecal crude protein to date derived from fecal samples collected from late May to late September (details in Blanchard et al., 2003).

Weather: We used weather records from the Environment Canada station in Nordegg (elevation 1320 m, about 20 km west of Ram Mountain). “Summer” mean temperature and total precipitation were from May 15 to June 15, “winter” mean temperature and total snowfall were from December 1 to March 31, following Portier et al. (1998). Feder et al. (2008) previously reported an effect of weather on birth date. When snowfall was heavier in the rut, lambs were born later the following spring.

Statistical analyses

We used generalized linear mixed models (GLMMs) to test the effects of inbreeding on lamb mass in June and September, summer mass gain and birth date using a Gaussian error structure and the effects of inbreeding on survival using a binomial error structure. Because some lambs were born to the same mother in different years, we included mother identity and year as random factors. The significance of random terms was tested with a likelihood ratio test of models including and excluding random factors and testing the change in deviance against a χ^2 distribution with one degree of freedom (Pinheiro and Bates, 2000). In all models, we included the inbreeding coefficient and kept it in the final model selected to assess its effect (see Tables 1 for description of variables used in models, 2 and 3). All analyses were conducted in R 2.8.1 (R Development Core Team 2008). Models were fitted using the lmer function and the

restricted maximum-likelihood (REML) estimation procedure developed in the lme4 and matrix libraries. We used a stepwise method to select the final model following McCullagh and Nelder (1989). Model selection using AIC, a numerical value representing the maximum log-likelihood and penalized by two times the number of parameters included in the model (Burnham and Anderson, 2002), led to similar results. Inspection of residuals for models with a normal error distribution was used to check assumptions of normality and homoscedasticity. Birth date was log transformed to respect those criteria. Sample sizes varied between models because of gaps in the data.

Results

Occurrence of inbreeding vs population size

Of 339 lambs for which we could calculate an inbreeding coefficient, 20.1% (68) had an f greater than 0. Only 4.4% (15) of lambs had a coefficient of 0.125 or more. Coefficients greater than 0 ranged from 0.00195 to 0.13184 (Fig. 4). The mean inbreeding coefficient of lambs with 4 known grand-parents varied among cohorts ($F_{1,17} = 2.187$, $p = 0.007$; Fig. 5a). To account for a possible increase of inbreeding with time due to the increasing depth of the pedigree, we fitted a linear regression of the mean inbreeding coefficient with year ($t = 2.315$, $DF = 16$, $r = 0.501$, $p = 0.034$). We then assessed the Spearman rank correlation of the residuals of this regression with population size because they were not normally distributed. The number of breeding-age ewes was correlated with the number of rams aged 5 years and more ($t = 4.808$, $DF = 16$, $r = 0.769$, $p < 0.001$). We took the number of males aged 5 years and more because they obtained more than 80% of known paternities since 1988. The mean inbreeding coefficient of lambs with four known grand-parents, however, was only negatively correlated with the number of males

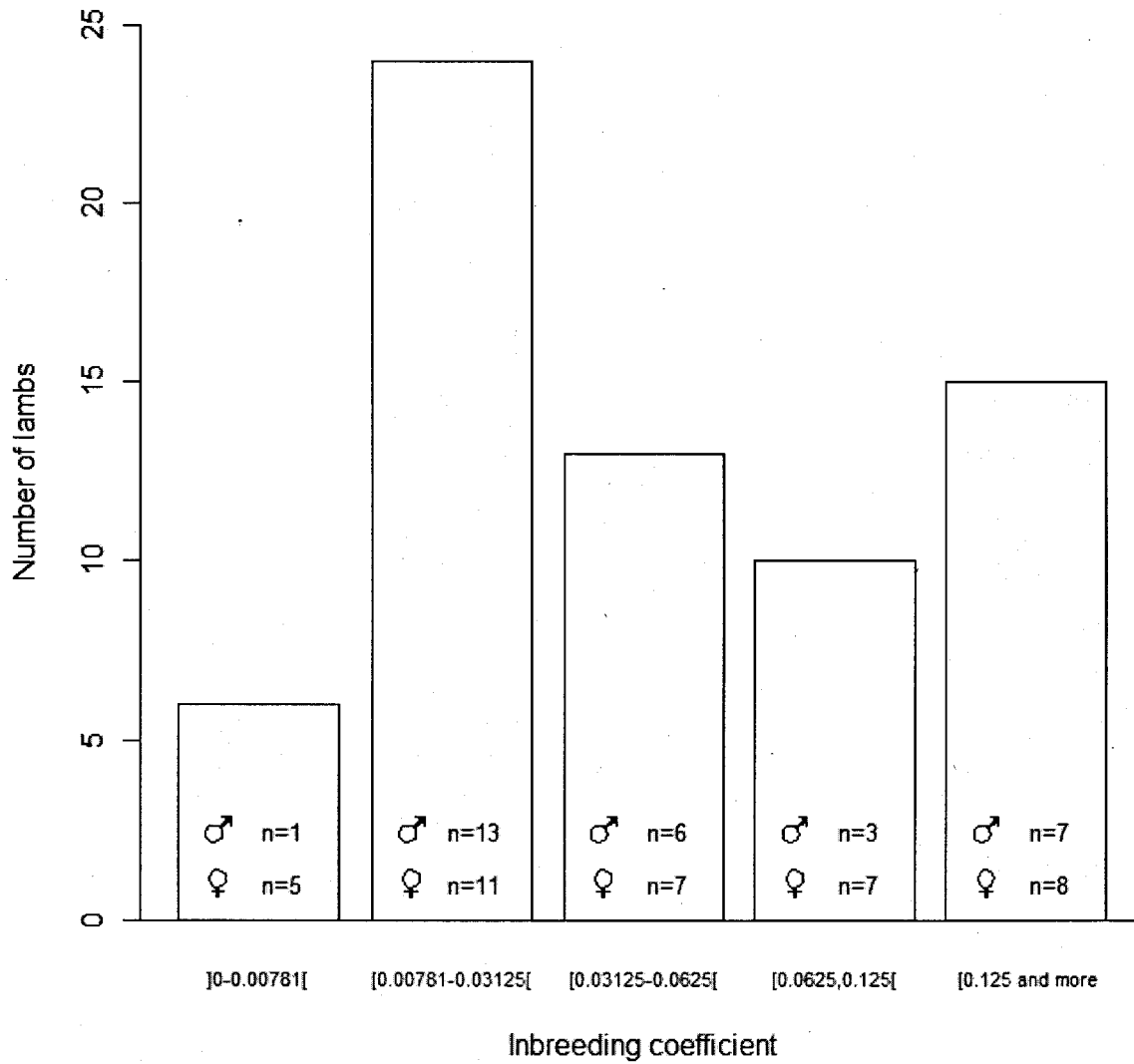
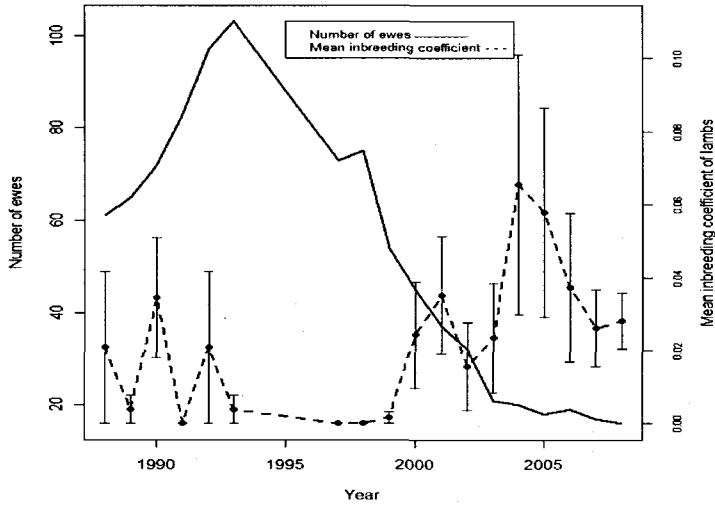
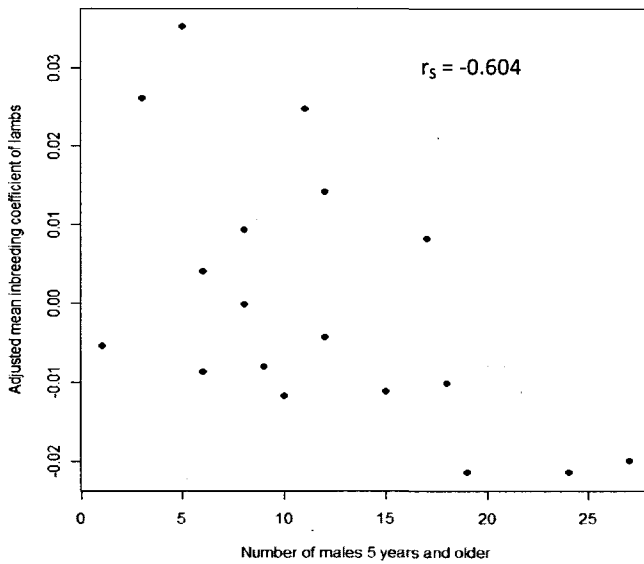


Figure 4. Distribution of inbreeding coefficients greater than 0 for bighorn lambs with at least one known grandparent on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008.



a)



b)

Figure 5. a) Number of adult bighorn ewes aged 2 years and older and mean inbreeding coefficient of lambs with 4 known grandparents on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008. b) Mean inbreeding coefficient, adjusted for yearly variability, of lambs with 4 known grandparents compared to the number of rams aged 5 years and older during the previous rut.

aged 5 years and older during the previous rut ($S = 1553$, $r_s = -0.604$, $p = 0.008$, Fig. 5b) but not with the number of breeding-age ewes ($S = 1252$, $r_s = -0.292$, $p = 0.239$). This result held when using the mean inbreeding coefficient of lambs with at least one known grand-parent. There are two ways of having higher mean inbreeding coefficients: the numerator, the sum of inbreeding coefficients of lambs, may be higher or the denominator, the number of lambs with 4 known grand-parents may be lower. It could be presumed that in years with lower population size, the number of lambs with 4 known grand-parents could have been lower as well. In this case, it could have led to an artificial correlation between mean inbreeding coefficient of lambs and population size. However, the number of lambs born with 4 known grand-parents was independent of the number of males aged 5 years and more ($t = 1.407$, $DF = 16$, $r = 0.332$, $p = 0.179$). This means that in years with lower population size, the number of lambs born with all known grand-parents was not necessarily lower. The correlation between mean inbreeding coefficients of lambs and males aged five years and more is therefore relevant.

Inbreeding effects on birth date and lamb mass

For birth date, the selected model included only population size (Table 2), with year (variance = 0.040, variance ratio = 31.8%, $\chi^2 = 19.106$, $p < 0.001$) as a random variable; mother identity (variance = 0.025, variance ratio = 15.9%, $\chi^2 = 1.188$, $p = 0.276$) was not significant. In years with many ewes, births were delayed (Table 2), explaining 9.2% of the variance. Inbreeding had no effect on birth date.

Lamb mass in June increased with larger maternal mass the previous fall and with earlier birth date (Table 2), with random effects of year (variance = 0.506, variance ratio (variance divided by the sum of residual variance and variance associated with random factors) = 31.8%, $\chi^2 = 10.162$, $p = 0.001$) and mother identity (variance = 0.412, variance ratio = 25.9%, $\chi^2 = 7.183$,

$p = 0.007$). Fixed effects explained 61.4% of variance. Inbreeding did not explain any additional variance.

Table 1. List of variables abbreviations, used in models shown in Table 2 and 3, and their signification.

Abbreviation	Description
bdate	lamb birthdate
sex	lamb sex
F	lamb inbreeding coefficient
mlj	lamb mass in June
mls	lamb mass in September
mmps	maternal mass the previous September
mmj	maternal mass in June
gmm	maternal mass gain during summer
mage	maternal age
PRS	previous reproductive status
snowP	total amount of snowfall previous winter
prec	total precipitation during summer
TPw	mean temperature previous winter
Ts	mean summer temperature
Tw	mean temperature the following winter
FCPPs	fecal crude protein previous summer
FCPs	fecal crude protein during summer
popsize	number of adult ewes in June
neo	yearly neonatal mortality

Table 2. Parameter estimates of fixed effects for the determinants of mass in June and September, summer mass gain and birth date of bighorn lambs on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008. The variable “inbreeding” was kept in all models even if it was not significant to show its effect size. Year and mother identity were included as random effects for all models except that for birth date, where only year was included. Female lambs and an inbreeding coefficient f of 0 (non-inbred lambs) were used as references. Analyses used restricted maximum likelihood linear mixed models. CI, Confidence interval.

	Estimates	95% CI		p-value
Birth date (n=91)				
Full model : mmPs + F + sex*F + mage + PRS + FCPPs + snowP + TPw				
Final model:				
Intercept	0.858	0.621	- 1.155	< 0.001
Population size	0.006	7.751 × 10 ⁻⁵	- 0.011	0.024
Inbreeding (<i>f</i> > 0)	0.039	0.129	- 0.207	0.683
Lamb mass in June (n=91)				
Full model : bdate + mmPs + F + sex*F + sex+ mage + PrevRS + snowP + TPw + FCPPs + popsize				
Final model:				
Intercept	4.183	0.633	- 7.042	0.041
Birth date	-0.113	-0.134	- -0.092	< 0.001
Maternal mass previous fall	0.063	0.021	- 0.108	0.022
Inbreeding (<i>f</i> > 0)	-0.255	-0.809	- 0.333	0.312
Lamb mass in September (n=91)				
Full model : bdate + sex + mmj + F + sex*F + mage + PRS + prec + Ts + FCPs + popsize				
Final model:				
Intercept	14.214	5.089	- 20.434	0.005
Birth date	-0.252	-0.303	- -0.207	< 0.001
Lamb sex (male)	2.908	1.899	- 4.183	< 0.001
Maternal mass in June	0.241	0.129	- 0.388	0.004
Inbreeding (<i>f</i> > 0)	-0.609	-1.766	- 0.878	0.497
Lamb mass gain (n=154)				
Full model : sex + ml + popsize + Ts + F + sex*F + mmPs + mage + PRS + bdate + FCPs + prec				
Final model:				
Intercept	10.068	8.97	- 11.748	< 0.001
Lamb sex (male)	2.012	1.666	- 2.531	< 0.001
Lamb mass in June	1.169	1.162	- 1.258	< 0.001
Population size	-0.038	-0.058	- -0.024	< 0.001
Inbreeding (<i>f</i> > 0)	0.059	-0.614	- 0.525	0.497

For lamb mass in September, fixed effects of the selected model explained 60.5% of the variance and included birth date, sex and maternal mass in June (Table 2), with year (variance = 3.228, variance ratio = 33.8%, $\chi^2 = 15.687$, $p < 0.001$) and mother identity (variance = 2.921, variance ratio = 30.6%, $\chi^2 = 7.129$, $p = 0.008$) as random variables. Lamb mass increased with earlier birth date and with larger maternal mass. Males were about 2.9 kg heavier than females in fall but there was no effect of inbreeding. Birth date explained 50% and 46.1% of variance in lamb mass adjusted to June and September respectively.

For absolute lamb summer mass gain, fixed effects of the selected model explained 61.2% of the variance (Table 2), with year (variance = 2.027, variance ratio = 54.8%, $\chi^2 = 80.590$, $p < 0.001$) and mother identity (variance = 1.142, variance ratio = 30.9%, $\chi^2 = 11.739$, $p < 0.001$) as random variables. Males gained about 2.0 kg more than females and mass gain was positively correlated with mass in June. Summer mass gain decreased with population size and, as previously reported (Feder et al., 2008), was independent of birth date. Inbreeding coefficient did not explain additional variance in mass gain. Similar results were observed when using the relative mass gain of lambs.

Inbreeding effect on lamb overwinter survival

Analyses of lamb overwinter survival were conducted separately for males and females because many of the variables explaining male survival did not affect female survival. Although males appeared to have lower survival (50%, $n = 72$) than females (60%, $n = 82$), the difference was not significant ($\chi^2 = 1.107$, $DF = 1$, $p = 0.293$). Neither year (males: variance = 0, variance ratio = 0%, $\chi^2 = 0$, $p = 1$; females: variance = 0.184, variance ratio = 15.6%, $\chi^2 = 0.246$, $p = 0.620$) nor mother's identity (males: variance = 2.102, variance ratio = 67.8%, $\chi^2 = 1.178$, $p = 0.278$; females: variance = 7.201×10^{-15} , variance ratio = 0%, $\chi^2 = 0$, p

= 1) were significant as random effects, therefore we used generalized linear models (GLM's) to analyze lamb survival with a binomial error structure.

The selected model for males included a positive effect of mass in September and a negative effect of yearly neonatal mortality (Table 3) and explained 15.8% of variance. For females, survival increased with mass in September, but showed negative density-dependence (Table 3). Inbreeding decreased the survival of female but not male lambs (Table 3). To reach 50% chance of surviving, inbred females had to weigh about 27 kg, or 50% more than non-inbred females (Fig. 6). Our analysis suggested that male lambs needed to weigh about the same as inbred females (27 kg in mid-September) to achieve a 50% probability of overwinter survival. The selected model for female lambs explained 18% of the variance and inbreeding explained 7% of the variance.

Table 3. Parameter estimates for selected generalized linear models of the determinants of overwinter survival for bighorn lambs on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008. The variable “inbreeding” was kept in the model for males even though it was not significant. Inbreeding coefficient f of 0 (non-inbred lambs) was used as reference. CI, Confidence interval.

Minimal model:	Females (n=82)				Males (n=72)			
	Estimates	95% CI	p-value		Estimates	95% CI	p-value	
Full model : mls + popsize + neo + F + mls*F + bdate*mls + gmm + bdate + mage + snow + Tw + FCPs								
Intercept	-2.208	-5.931	1.181	0.215	-1.907	-5.336	1.311	0.253
Lamb mass in September	0.216	0.086	0.370	0.003	0.113	0.005	0.233	0.049
Population size	-0.031	-0.056	-0.01	0.008	-	-	-	-
Neonatal mortality	-	-	-	-	-5.234	-9.638	-1.487	0.011
Inbreeding ($f > 0$)	-1.999	-3.650	-0.582	0.010	-0.077	-1.167	1.011	0.889

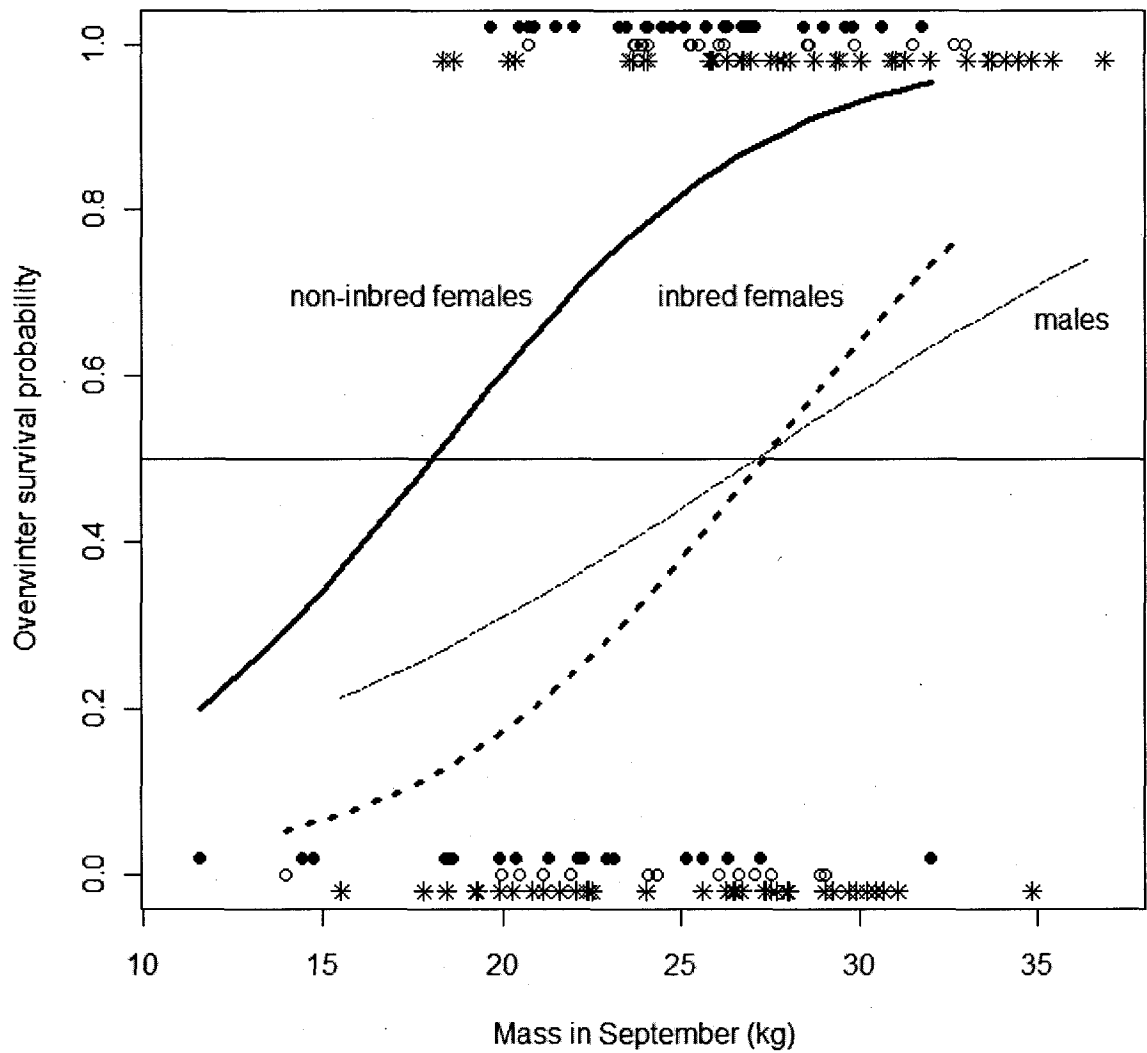


Figure 6. Overwinter survival of bighorn lambs on Ram Mountain, Alberta, 1988 to 2008 as a function of mass in September, sex and, for females, inbreeding status, adjusted to mean population size for females and neonatal mortality for males. Filled points represent non-inbred females ($f = 0$), open points, inbred females ($f > 0$) and asterisks, males. The horizontal line shows the mass in September associated with a 50% survival probability. Sample sizes were 50 non-inbred females, 32 inbred females and 72 males.

The average mid-September mass of female lambs, corrected for birth date, did not vary with inbreeding coefficient (Table 2). However, only one of 14 inbred females weighed less than 20 kg, while non-inbred females were as light as 11.6 kg and 16% weighed less than 20 kg (Fig.6). When comparing mass in September without correcting for other variables, inbred females were 1.9 kg heavier than non-inbred ones ($t = -2.023$, $DF = 80$, $p = 0.046$; Fig. 7) and the result held when removing outliers ($t = -2.361$, $DF = 78$, $p = 0.021$; Fig. 7). Mass at weaning was strongly correlated with mass in mid-June ($t = 11.839$, $DF = 80$, $r = 0.798$, $p < 0.001$). Inbred female yearlings ($n=17$) were 1.0 kg heavier than non-inbred ones ($n=29$) but the difference was not significant ($t = -1.149$, $DF = 44$, $p = 0.257$; Fig. 7).

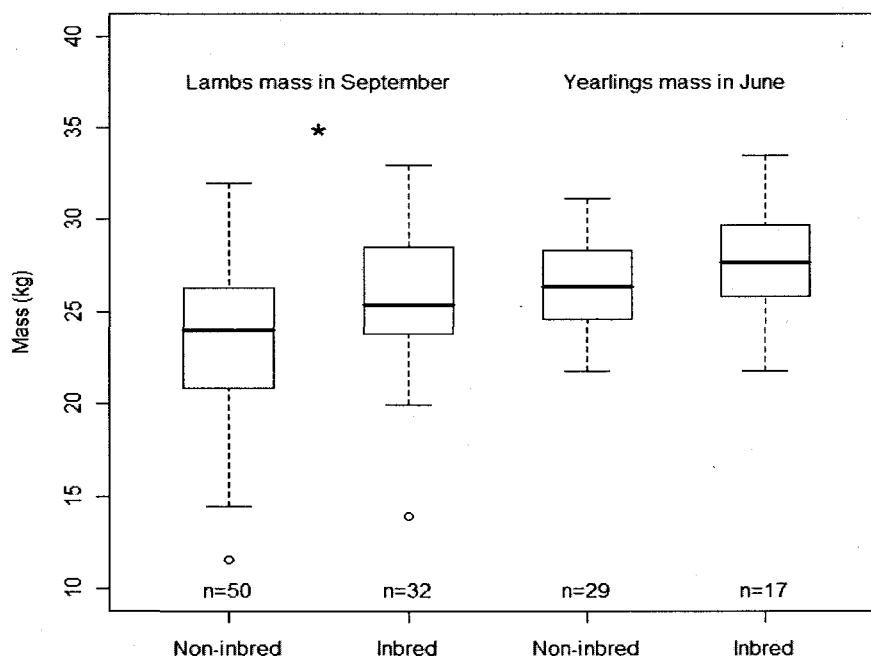


Figure 7. Distribution of mass for female bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta: non-inbred and inbred lambs in September (1988 to 2008) and yearlings in June (1989 to 2009). Box shows 25th to 75th percentiles and moustaches show the first and last 25 percentiles. Mean and median are similar in this boxplot. Empty circles are outliers. Asterisk shows significant difference in mass between inbred and non-inbred females.

Discussion

Our study revealed that inbreeding occurs in the population, but close inbreeding was rare. Inbreeding reduced substantially the survival of female lambs and increased in both frequency and intensity as the number of males aged five years and more declined. Lamb mass appeared independent of inbreeding.

Because inbred female lambs appeared to be heavier than non inbred ones by mid-September, it is possible that more inbred lambs died neonatally, before we could capture them. We could only measure mass and inbreeding coefficient for lambs that we captured, therefore if inbred lambs suffered higher neonatal mortality we may have underestimated the effects of inbreeding. A further indication that inbred lambs may suffer high neonatal mortality is provided by a closer examination of the distribution of birthdates. Inbred female lambs were heavier than non-inbred ones in September when other explanatory variables, especially birth date, were ignored. Birth date explained 46.1% of variance in mid-September mass. Although inbreeding had no statistically significant effect on mean birth date, 40.0% (6/15) of non-inbred female lambs were born during the last quartile of the lambing season, compared to only 19.2% (5/26) of inbred females. Such result is consistent with the possibility that late-born inbred females may suffer high neonatal mortality. Other studies reported that inbreeding had a strong effect early in life (Crnokrak and Roff, 1999). Results for male lambs did not suggest the same trend, as 26.9% (7/26) of inbred males were born during the fourth quartile of the lambing season compared to 25.0% (6/24) for non-inbred males.

The greater mean unadjusted mass in September for inbred female lambs and a trend for heavier mean mass in June for inbred yearling females are contrary to our expectation of a negative effect of inbreeding on physical development. Because of the strong mass-related selection on survival over the first winter, some of the heaviest yearling females were inbred,

and therefore likely more homozygous than the population average. Because very few studies of wild mammals have obtained accurate pedigrees, it is unknown whether a similar survival selection may affect the distribution of phenotypes among adults, but our results provide an explanation for why phenotypic measures of individual, such as body mass, do not necessarily correlate with genetic-based measures of quality (Moyes et al., 2009). Inbred female lambs experienced stronger selection and needed to weigh more than non-inbred ones to have the same probability of surviving overwinter. Because inbred lambs must accumulate more mass than non-inbred ones to survive the winter, they require an environment with enough resources to support rapid mass gain. It therefore seems likely that inbreeding depression would be stronger in years with severe environmental stress (see also Keller et al., 1994).

We were unable to detect any effects of inbreeding on males. There are few studies of inbreeding effects on free-ranging mammals, therefore little is known about such sexual differences. Coltman et al. (1999) used microsatellites heterozygosity to determine that less heterozygous adult Soay sheep had more parasites, which reduced their survival. There was no interaction with sex and this effect was not detected for lambs. However, other available data suggest that inbreeding effects may be stronger for females than for males. Sausman (1984) examined pedigrees in captive bighorn sheep and found that inbreeding reduced lamb survival, but the effect was greater for females. Coulson et al. (1999) also found that the effect of inbreeding on red deer calf survival was positive for males and negative for females. However, their index of inbreeding (d^2) and their results were later criticized (Slate and Pemberton, 2002). Similar results were found in the sexually dimorphic mandrill (*Mandrillus sphinx*): inbreeding had a negative effect on body size of females but not of males (Charpentier et al., 2006). Normally, in sexually dimorphic species, young males generally have lower survival than young females, especially during periods of resource scarcity (Clutton-Brock et al., 1985). To have the same probability of survival, males must weigh more than females (Fig. 6) and male lamb survival was reduced in years of high neonatal mortality (Table 3). An examination of a larger sample from Ram Mountain (not constrained by the requirement for data on ancestry) revealed that late birth had a stronger negative effect on the survival of male

than of female lambs (Feder et al., 2008). This is why we thought at first that inbreeding would have a greater effect on males. However, mean inbreeding coefficient of males ($\mu = 0.018$, $n = 72$) was the same as that of females ($\mu = 0.018$, $n = 82$) and it is possible that, as other studies mentioned above, inbreeding has a higher effect on females than males.

Coulson et al. (1999) suggested that the stronger effects of inbreeding in females may be related to different developmental strategies between sexes: young males grow more muscles, while female accumulate more fat. Sex hormones are also associated with the level of inbreeding (Kosowska and Zdrojewicz, 1996); when homozygosity increases, sex hormone levels decrease. Consequently, outbred males could have more androgens and higher muscle growth, possibly reducing survival overwinter. By reducing androgen levels, inbreeding may have a positive effect on survival of young males. It is also possible that differential maternal investment may partly compensate inbreeding effects in males. Bighorn ewes provide greater maternal care to sons than to daughters (Bérubé et al., 1996), potentially compensating for the negative effects of inbreeding for young males.

Inbreeding had a substantial effect on the overwinter survival of female lambs. Lower female lamb survival would decrease the rate of population growth, and is a conservation concern because the frequency of inbred matings increased as the population declined. Inbreeding depression, acting through lowered survival of female lambs, may partly explain why the study population maintained a low rate of growth over the last 5-6 years of the study, despite very low density. Our results are broadly relevant to the study of the effects of inbreeding for animals that survive their first year of life. If inbred individuals face a strong survival selection, only those with well-developed fitness-related traits may survive. As was the case in our study, stronger selection against inbred than non-inbred juveniles may lead to the paradoxical result that inbred young adults are of greater phenotypic quality than non-inbred individuals of the same age. We suggest that survival selection may partly explain why studies

find that inbreeding depression is stronger among juveniles. Further investigations are also required to confirm our results suggesting that inbreeding depression is more difficult to detect in males than in females.

Acknowledgements

This research was financially supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Ministère de l'Éducation, du Loisir et du Sport of Québec. We thank Dany Garant and Fanie Pelletier for their constructive comments on an earlier draft of the manuscript. We are grateful to the many field assistants and students who contributed to data collection at Ram Mountain over the last 30 years, especially Julien Martin, Julien Hénault-Richard, Alexandre Martin, Hubert Désilets and Alice Brambilla for their help in 2008-2009. Our research at Ram Mountain would be impossible without the logistical support and collaboration of the Alberta Fish and Wildlife Division, particularly Jon Jorgenson, Anne Hubbs and Chiara Feder.

CHAPITRE 2

NO INBREEDING AVOIDANCE IN AN ISOLATED POPULATION OF BIGHORN SHEEP.

Mise en contexte

Dans ce présent article, l'évitement de la consanguinité dans une population de mouflons à Ram Mountain en Alberta sera traité. Dans le premier chapitre, j'ai montré que la consanguinité diminuait la survie des agneaux femelles. Je me suis alors demandé, considérant ces coûts à la consanguinité, si les mouflons avaient développé des mécanismes d'évitement de la consanguinité. La dispersion étant très peu fréquente dans cette population, des mécanismes de reconnaissance des pairs pourraient avoir été sélectionnés de manière à ce que les individus choisissent un partenaire moins apparenté. L'objectif principal de ce chapitre est de voir si les accouplements se font de façon aléatoire ou non. Les coefficients moyens de consanguinité observés dans la population ont été comparés à des coefficients obtenus à partir de simulation d'accouplements aléatoires. Puis, nous avons vérifié si les individus évitaient de s'accoupler avec un partenaire hautement apparenté, c'est-à-dire des relations entre demi-cousins et degrés de parenté plus élevés.

Cette étude est importante, tout comme pour le premier chapitre, dans une optique de conservation des populations. Considérant qu'il existe un coût important à la consanguinité, il est bon de savoir si les individus ont développé des mécanismes d'évitement de la consanguinité advenant une baisse importante de la taille de la population. La population à l'étude a subi un sévère déclin depuis 1992. Le niveau moyen de consanguinité a alors augmenté. Or, si les individus n'ont pas développé des mécanismes d'évitement de la

consanguinité, il est possible que les conséquences du déclin soient davantage importantes. Également, de plus en plus d'études en nature montrent qu'il n'existe pas d'évitement de la consanguinité même si elle génère des coûts substantiels. Il est donc nécessaire d'étudier les contextes dans lesquels cela se présente pour mieux comprendre comment se produit l'évolution des mécanismes d'évitement de la consanguinité et mieux gérer les populations. Nous commençons à comprendre un peu mieux ce qui se produit chez les oiseaux, mais peu d'études ont été réalisées en nature sur les mammifères. Ceci pourrait nous donner de l'information pertinente pour la compréhension du phénomène d'évitement de la consanguinité et les circonstances où cela se manifeste.

Ma contribution à cet article est importante. J'ai contribué sur le terrain à la récolte des données de la base à long terme lors de deux étés (2008 et 2009). J'ai fixé les objectifs du projet avec l'aide du D^r Marco Festa-Bianchet et j'ai réalisé toutes les simulations et les analyses statistiques présentées. J'ai finalement rédigé l'article qui a été révisé et enrichi par les commentaires du D^r Marco Festa-Bianchet. Le D^r Dany Garant a fourni des conseils, qui ont été fort utiles, quant à l'exécution des simulations et analyses statistiques. Finalement, le laboratoire du D^r David Coltman a généreusement fourni le pedigree de la population de mouflons à Ram Mountain, ce qui nous a permis de calculer le coefficient f de consanguinité des agneaux.

No inbreeding avoidance in an isolated population of bighorn sheep.

Elise Rioux-Paquette^{1,†} and Marco Festa-Bianchet¹

¹ Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boul. de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1

[†] Corresponding author and present address: Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boul. de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1 (e-mail : elise.rioux-paquette@usherbrooke.ca)

Key words: inbreeding avoidance, inbreeding, kin discrimination mechanisms, selection pressures, relatedness, *Ovis canadensis*

Abstract

Inbreeding avoidance mechanisms such as mate choice should be selected for when inbreeding produces fitness costs. Yet several studies suggest that animals tolerate inbreeding despite its costs. We studied inbreeding avoidance in a population of bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta, Canada, with very limited dispersal. We used a randomization procedure to simulate a mean inbreeding coefficient of lambs produced if mating was random in every year, and compared these random mating scenarios with the actual pairings established from 1996 to 2007. We considered three possible sets of candidate males present each year: all males aged 2 years and more, only males known to reproduce and all males but accounting for age differences in reproductive success. In all cases, observed matings were not different from those expected under random mating scenarios except for the first three years of study, when bighorn sheep seemed to avoid inbreeding. We found no evidence of avoidance of closer relatives (half-cousins and higher degrees of relatedness). Mate choice was possibly constrained by the generally high level of relatedness among individuals in the population over the last 9 years of our study. Selective pressures for inbreeding avoidance, however, may also be weak for this species, because of sex-differential costs of inbreeding, limited opportunities of meeting close relatives and breeding migration of males. Lack of evidence for inbreeding avoidance has important implications for the conservation of this small isolated population of bighorn sheep.

Introduction

Inbreeding occurs when close relatives mate. It can reduce fitness and lead to inbreeding depression, a decline in value of a trait (Keller and Waller, 2002; Snustad and Simmons, 2003). When inbreeding depression is substantial, theory predicts the evolution of inbreeding avoidance mechanisms (Pusey and Wolf, 1996). Animals may reduce the risk of inbreeding through dispersal, decreasing the chance of meeting relatives where mating occurs (Blouin and

Blouin, 1988; Pusey and Wolf, 1996). Alternatively, philopatric animals may avoid mating with close kin by suppressing offspring reproduction, delaying maturation or through various kin-recognition mechanisms (Blouin and Blouin, 1988). For example, female lions (*Panthera leo*) conceive at an earlier age if their father is replaced by a new male in their social group (Hanby and Bygott, 1987).

Kin recognition can lead to active mate choice. Although generally females are the choosier sex, there is evidence that males can also be selective (Amundsen and Forgsen, 2001; Doutrelant et al., 2008). Many mechanisms of kin recognition have been suggested. Hansson et al. (2007) proposed that birds avoid mating with conspecific to which they were exposed during early development. Mate choice could also be based on smell associated with the major histocompatibility complex (MHC) and therefore depend on genotype (Brown and Eklund, 1994). This hypothesis was also supported for some fish (Landry et al., 2001) and mammals (Piertney and Oliver, 2006). Finally, copulations by females with multiple males (Pusey and Wolf, 1996) can allow postmating kin recognition, again based on genotype. Chemoreceptors on spermatozoa, eggs, oviduct and ovarian liquid can allow post-copulatory or “cryptic” choice by females (Eberhard, 1996).

Several recent studies failed to detect inbreeding avoidance in natural populations (Van Noordwijk et al., 1985; Keller and Arcese, 1998; Hansson et al., 2007; Holand et al., 2007; Jamieson et al., 2009; Szulkin et al., 2009). The majority of these studies were conducted on birds, except for the study of Holand et al. (2007) conducted on reindeer (*Rangifer tarandus*). However, inbreeding avoidance has been reported in numerous other studies (reviewed in Pusey and Wolf, 1996) on a wide variety of species including ants (Keller and Passera, 1993), birds (Blomquist et al., 2002 and see for precisions Griffith and Montgomerie, 2003; Eimes et al., 2005) and mammals (Pusey, 1990).

Theory predicts that inbreeding avoidance mechanisms should be selected if their costs are lower than costs of inbreeding (Waser et al., 1986). Possible costs of inbreeding avoidance include the loss of breeding opportunities, or higher risk of mortality while searching for an unrelated mate (Kokko and Ots, 2006). Smith (1979) suggested that inbreeding depression would have to be substantial for inbreeding avoidance to be selected. For example, he estimated that for a father/daughter mating, the cost of inbreeding would have to be 1/3 for the female and 2/3 for the male. Recently, Kokko and Ots (2006) tried to estimate these inbreeding costs with a model including variables representing if an individual had the opportunity to select between a related and an unrelated mate, the mate encounter rate and the number of mating opportunities. With this new model, they estimated that the cost would have to be greater than previously thought by Smith for inbreeding to be avoided and predicted that inbreeding tolerance should be frequent. (Kokko and Ots, 2006).

Inbreeding tolerance is expected to be higher in polygynous than in monogamous species (Waser et al., 1986), based on the argument that mating with kin increases the parent's inclusive fitness (Bengtsson, 1978). A female who mated with her brother may help a relative to spread genes that they share, provided that inbreeding had a weak or no negative effect on fitness. If a female mates with a close relative without reducing mating opportunities for the male, the female will have a direct benefit from this mating through her n offspring and an indirect benefit by increasing the mating success of her male relative (rn). The female's total inclusive fitness will be $(1 + r)n$ while it would have been only n for an unrelated mating (Fisher, 1941). In this case there is an advantage for both female and male of mating with relatives. In monogamous species, however, mating with relatives does not increase the proportion of genes transmitted to progeny, because the male cannot mate with other females.

We took advantage of a long-term detailed pedigree to investigate inbreeding avoidance in an isolated population of bighorn sheep (*Ovis canadensis*). Previous research in this population revealed a substantial negative effect of inbreeding on the survival of female lambs (Rioux-

Paquette, 2010), suggesting a selective pressure for inbreeding avoidance. There is very little immigration and most breeders were born in the population. However, because bighorn sheep are highly polygynous (Coltman et al., 2002), they could be tolerant to inbreeding. We used a randomization method to test whether observed yearly mean inbreeding coefficients were less than expected from random matings. We used 3 different sets of candidate males to represent different scenarios of mating: all males present during the rut, only males that reproduced each year and all males present during the rut but accounting for age differences in reproductive success. We also examined whether individuals avoided mating with close relatives.

Material and methods

Study area

We studied bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta, a mountainous complex (elevation 1080 to 2170 m) 30 km east of the Canadian Rockies (52°N, 115°W) with 38 km² of alpine and subalpine habitat. The population is isolated and philopatric. Since 1988, only three immigrant males are known to have contributed to reproduction. Bighorn sheep on Ram Mountain have been monitored from late May to late September since 1972. Sheep are captured several times each summer in a corral trap baited with salt. Males are marked with ear tags and females with collars. Since 1975, over 98% of sheep one year of age and older have been marked. We know precisely which individuals were present each year as the resighting rate is over 99% for females and 96% for males (Jorgenson et al., 1997). Between 1975 and 1981, the population was maintained at approximately 30 ewes by yearly removal of adult females (Jorgenson et al., 1997). When removals stopped, the population increased to a maximum of 103 ewes in 1992. First because of density-dependent effects on recruitment (Festa-Bianchet et al., 1995; Portier et al., 1998) and then because of high cougar (*Puma concolor*) predation between 1998 and 2002 (Festa-Bianchet et al., 2006), the population declined and reached a minimum of 15

resident ewes in 2007. Despite the cessation of high cougar predation, the population failed to recover and included only 21 locally-born ewes in 2009. Introductions of sheep from another population in 2004 and in 2007 have so far had a minor impact on the population genetic structure.

Bighorn sheep have a polygynous mating system (Hogg, 1987) with older, heavy males with large horns obtaining most paternities (Coltman et al., 2002). Age and body size are also positively correlated with male dominance status (Pelletier and Festa-Bianchet, 2006). Yet, subordinate males ram sire up to 40% of lambs through alternative mating strategies (Hogg and Forbes, 1997). So far, no variable associated with mating success of subordinate males has been identified.

Pedigree building and candidate males

Maternal links were established by field observations of association of marked ewes and lambs. Paternal links were based on microsatellites. Sampling for DNA analyses began in 1988. Until 1993, blood samples were taken from all captured individuals. Tissue collection resumed in 1997 when hairs were collected from captured sheep. Since 1998, a small piece of ear tissues has been collected from each captured sheep using a biopsy punch. Polymerase chain reaction (PCR) amplification was executed at 32 ungulate-derived loci which showed no evidence of linkage disequilibrium (Coltman et al., 2005). Paternities were assigned using CERVUS version 3.0 (Marshall et al., 1998) with a 95% interval confidence. We used COLONY version 2.0 (Wang, 2004) to identify paternal half-sibling among unassigned offspring. A fictive identity was given to the shared father. Paternity was assigned to 350 of 524 lambs born since 1988. The pedigree includes 1017 individuals and extends up to 7 generations for some lambs born in 2007 and 2008. We calculated the inbreeding coefficient f which gives the probability that two alleles at a given locus are identical by descent (Crow and

Kimura, 1970), using Pedigree Viewer version 5.5 (<http://www.-personal.une.edu.au/~bkinghor/pedigree.htm>). We did not calculate relatedness between mating partners as it is equivalent to twice the inbreeding coefficient. We assumed that parents were related when their offspring's inbreeding coefficient f was different from 0. To assess the expected yearly level of inbreeding in the population if sheep mated at random, we used the pedigree to estimate the relatedness value of dummy offspring resulting from matings between each male and each female. We analyzed these new pedigrees with Pedigree Viewer and calculated the inbreeding coefficient for each of these matings. This manipulation generated an estimate of inbreeding coefficient for each possible male-female combination each year in the study population.

A major obstacle to an assessment of inbreeding avoidance in nature is knowing which males are possible mates. The study population is highly isolated so we are confident that each male alive in late September was present during the rut. However, we do not know whether some males from the nearby population on Shunda Mountain may have migrated to Ram Mountain during the rut. Between 1988 and 2008, 5 non-resident males were captured and sampled for their DNA, and at least 2 fathered lambs in the Ram Mountain population during our study. For simulations of possible male choice, we considered resident and non-resident males alive at the end of September, plus any non-resident males that were not seen but were assigned a paternity during a given rut.

Statistical analyses

We used a randomization procedure to test if the yearly mean inbreeding coefficients for the population was lower than under random mating. We excluded the first six years (1987 to 1992) to eliminate possible bias due to lack of information in the pedigree. We decided to start analyses after years when no DNA samples were taken (ruts of 1993 to 1995). For the

breeding seasons of 1996 to 2008, we calculated the mean observed inbreeding coefficient f of all lambs with two known parents and at least one known grand-parent, following Kruuk et al. (2002) and Szulkin et al. (2007). Given an incomplete pedigree, the method only includes individuals for which it would be possible to calculate a minimal inbreeding coefficient of 0.125 (Marshall et al., 2002).

For each year, we calculated a simulated mean inbreeding coefficient by generating randomly the same number of male-female pairings as the number of lambs for which both parents were known. We used program Perm version 1.0 (Duchesne et al., 2006) to execute randomizations. The program associated one male to each female with a known mate. For 29 of 149 lambs, we were not able to assign a father. This procedure was repeated 10000 times and the program calculated mean sum of inbreeding coefficients. We then calculated the yearly mean inbreeding coefficient and compared it with the observed mean inbreeding coefficient of lambs with an approximate t-test, which assumes that variances are unequal because sample sizes differ (Sokal and Rohlf, 1995).

We used three data sets to perform randomizations. The first set contained all males aged two years and older alive in September before each rut. The second set contained only males that were known to reproduce each year. To better represent the variability in reproductive success among males, we then considered two age classes: five years and younger and six years and more. In bighorn rams, reproductive success increases with age (Coltman et al., 2002). Males aged less than 6 years are unlikely to be able to adopt the highly successful tending tactic of defending individual estrous ewes (Hogg and Forbes, 1997). We then calculated an index of reproductive success for each age class as the mean number of lambs sired per male per year from 1988 to 2008. Males 6 years and older sired 4 times more lambs than younger males. Therefore, in the third simulation each male aged 6 years or older was entered four times as a possible partner, while younger males were entered only once. During the 1997 and 2000 ruts,

one unsampled male each year (identified by COLONY) reproduced and was treated as an unknown father. He was removed from the data set as well as the female he mated with.

To examine if females avoided mating with closely related males, we considered mating matrices from all data sets and compared the observed and predicted numbers of lambs with an inbreeding coefficient of 0.03125 (half-cousins mating) or higher. We used a Fisher's exact test because of small expected frequencies, repeating the test for each year and for each class of inbreeding coefficients (≥ 0.0625 , ≥ 0.125 and ≥ 0.25).

Results

Between 1996 and 2007, the data set including all males present in September produced 11339 possible matings. When restricted to males that reproduced, there were 3487 possible matings. The data set including all males but accounting for age-specific male reproductive success led to 5013 possible matings. Inbreeding coefficients of lambs produced by all possible matings ranged from 0 to 0.314. In all three cases, the majority of pairings (75%) were among unrelated individuals ($f = 0$) (Fig. 8).

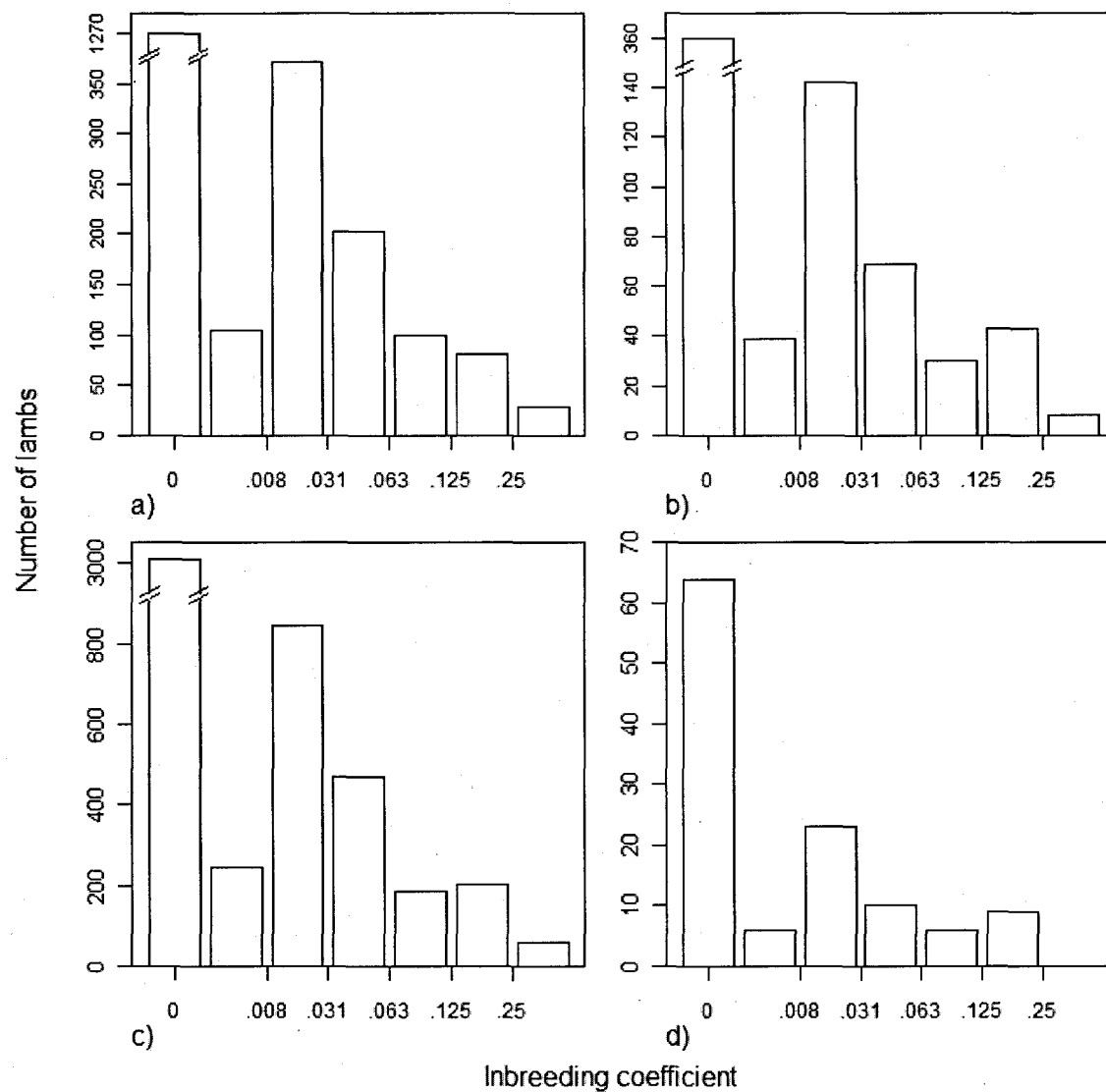


Figure 8. Distribution of simulated inbreeding coefficients f for lambs born on Ram Mountain, Alberta, 1996 to 2007, based on all possible combinations of mating considering a) all males aged 2 years and older present in September before the rut, b) only males that reproduced, and c) all males but accounting for expected age-related differences in reproductive success (see text). The observed distribution of coefficients is shown in d). Only females that reproduced and whose mate was known are included. First column represents inbreeding coefficients of 0, after, gradation is right-opened (left-closed). Maximum value of inbreeding coefficient is 0.314.

Overall, there were 73 female-years with no related potential mates for the data set with all males, 8 for the data set with only males that reproduced and none for the set accounting for age-specific reproductive success of males. Table 4 shows the distribution of potential inbreeding coefficients for the data set with all males accounting for the effect of age on reproductive success. All subsequent results are for this data set because results obtained from other sets led to the same conclusions. The proportion of inbred lambs generated from all potential matings increased over time ($t = 5.714$, $DF = 10$, $r = 0.875$, $p < 0.001$) as did the observed proportion of inbred lambs ($t = 11.792$, $DF = 10$, $r = 0.966$, $p < 0.001$; Table 4).

Table 4. Distribution of potential inbreeding coefficients for all possible male-female pairs in the Ram Mountain population of bighorn sheep. Inbreeding coefficients were generated using all males present in late September before each rut and accounting for age-related differences in reproductive success (see text). Numbers in parenthesis indicate the observed number of lambs for each level of inbreeding in each year.

Year	$f = 0$	$0 < f < 0.03125$	$0.03125 \leq f \leq 0.0625$	$0.0625 < f \leq 0.125$	$f > 0.125$	Total
1996	753 (12)	83 (0)	87 (0)	20 (0)	14 (0)	957 (12)
1997	668 (8)	81 (0)	79 (0)	42 (0)	10 (0)	880 (8)
1998	601 (10)	106 (1)	90 (0)	28 (0)	11 (0)	836 (11)
1999	232 (9)	52 (1)	72 (2)	18 (1)	0 (0)	374 (13)
2000	214 (6)	79 (2)	42 (3)	22 (1)	3 (0)	360 (12)
2001	70 (3)	65 (1)	30 (1)	9 (0)	1 (0)	175 (5)
2002	36 (4)	47 (2)	39 (2)	4 (0)	10 (0)	136 (8)
2003	107 (3)	98 (4)	32 (1)	8 (1)	15 (1)	260 (10)
2004	30 (3)	47 (1)	15 (1)	13 (1)	7 (1)	112 (7)
2005	68 (2)	96 (5)	18 (0)	9 (0)	7 (2)	198 (9)
2006	99 (3)	193 (6)	47 (4)	20 (0)	33 (1)	392 (14)
2007	133 (1)	141 (6)	32 (1)	6 (1)	21 (0)	333 (9)

Between 1996 and 2007, of 118 lambs for which we knew both parents and at least one grandparent, 45% (54) were inbred (Fig. 8d). Simulated coefficients were similar for all data sets. On a yearly basis, the observed mean inbreeding coefficients \pm SE were lower than simulated ones for the first three ruts (1996 to 1998) (1996: observed = 0, simulated = 0.013 ± 0.001 , $z = -9.280$, $p < 0.001$; 1997: observed = 0, simulated = 0.010 ± 0.0007 , $z = -13.433$, $p < 0.001$; 1998: observed = 0.001 ± 0.001 , simulated = 0.023 ± 0.002 , $z = -9.811$, $p < 0.001$; Fig. 9). Overall, however, there was little evidence of inbreeding avoidance and mate choice appeared random with respect to kin relationships (Fig. 9). For the 12 ruts from 1996 to 2007, observed mean inbreeding coefficients were lower than the simulated ones 7 times and higher 5 times.

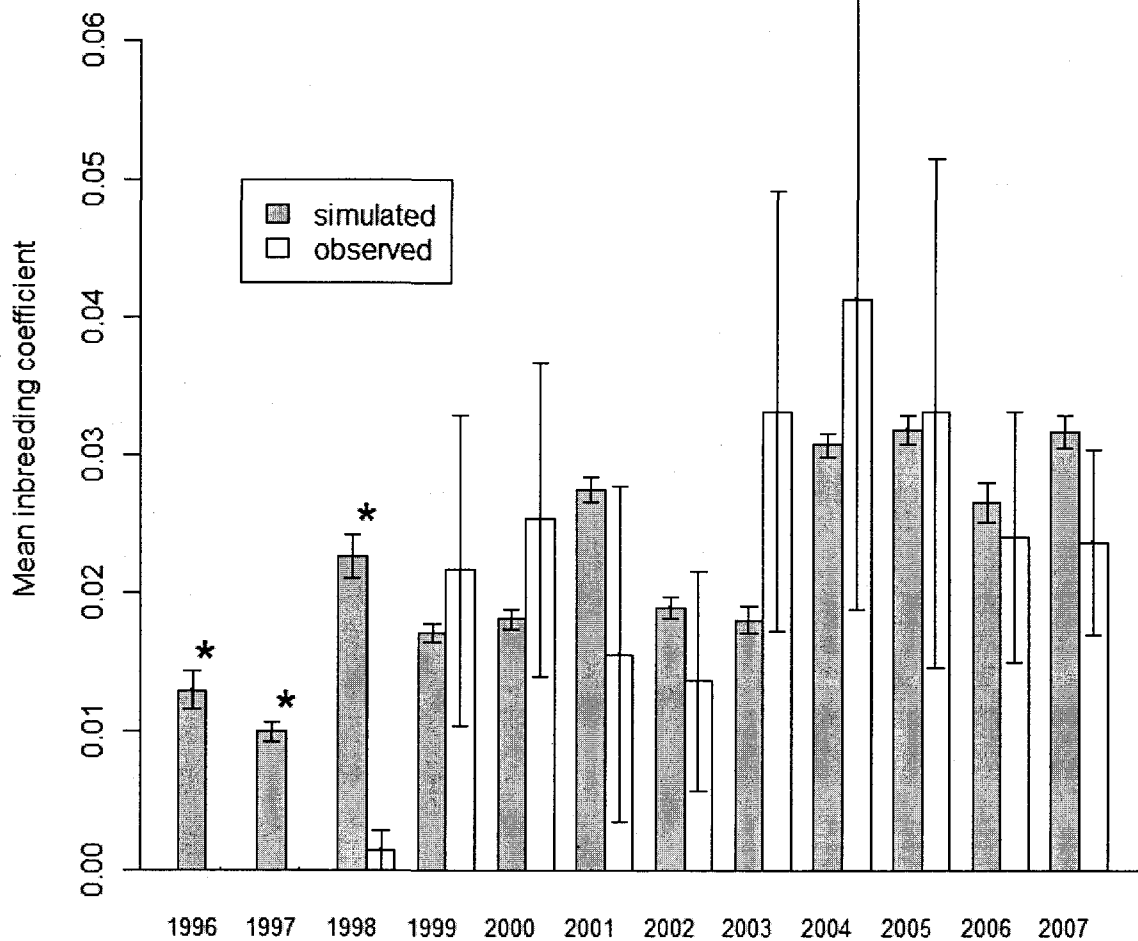


Figure 9. Simulated and observed mean inbreeding coefficient $f \pm SE$ of bighorn lambs with two known parents and at least one known grand-parent on Ram Mountain, Alberta, 1996 to 2007. The simulated mean coefficient was calculated from a data set including all males present at the end of September preceding the rut and accounting for age-related differences in reproductive success (see text). Asterisks represent years with a significant difference between simulated and observed mean inbreeding coefficients.

Because in most years we did not detect inbreeding avoidance, we assessed whether or not females avoided mating with closely related males. In data sets including all possible candidate males but accounting for the effect of age on reproductive success, there were some possible full-sib matings (Fig. 8, Table 4), but no lamb had such a high inbreeding coefficient. Considering a level of inbreeding higher or equal to 0.0625 and accounting for age-specific reproductive success, expected and observed frequencies did not differ for any years (Table 5). We obtained similar results for all other categories of inbreeding coefficient tested ($f \geq 0.03125$, $f \geq 0.125$, $f \geq 0.25$) and for all three types of simulated matings.

Considering all males, only 23 of 2157 possible pairs led to inbreeding coefficients equal to or higher than 0.25. Of these, 17 were mother/son pairs. There was a negative correlation between the mean inbreeding coefficient of lambs for a male with all potential females he could have mated with a given year and the male's age ($t = -2.980$, $DF = 186$, $r = -0.213$, $p = 0.003$).

Table 5. Observed and expected proportions of lambs with an inbreeding coefficient equal to or greater than 0.0625 for the Ram Mountain population of bighorn sheep. Proportions were generated using all males present at the end of September preceding each rut and accounting for age-related differences in reproductive success (see text). P-values were obtained with a Fisher's exact test. CI, confidence interval.

Year	Observed proportion	Predicted proportion	Odds Ratio	95% CI	p-value
1996	0	0.051	0	0-6.89	1
1997	0	0.082	0	0-6.71	1
1998	0	0.086	0	0-4.33	0.61
1999	0.154	0.107	1.52	0.16-7.33	0.64
2000	0.250	0.100	2.99	0.50-12.70	0.12
2001	0.200	0.103	2.17	0.04-23.54	0.43
2002	0.125	0.110	1.15	0.02-10.04	1
2003	0.200	0.069	3.33	0.33-17.99	0.16
2004	0.286	0.179	1.83	0.16-12.19	0.61
2005	0.222	0.086	3.02	0.29-17.65	0.20
2006	0.071	0.138	0.48	0.01-3.34	0.70
2007	0.111	0.084	1.36	0.03-10.79	0.55

Discussion

We compared observed matings to three scenarios of random mating for 12 years in a small population of bighorn sheep and we found little evidence of inbreeding avoidance. Observed mean inbreeding coefficients were not different from those predicted under random mating except for 1996 to 1998 when individuals appeared to avoid inbreeding. During those years, a high proportion of candidate males were unrelated to females whose lambs were sampled (Table 4). We found no evidence that females avoided mating with close relatives (Table 5). Lack of evidence of inbreeding avoidance, even when inbred matings generate fitness costs, may suggest a constraint on female choice (Kokko and Ots, 2006). The average relatedness between potential mating partners was most likely higher during the study years, ruts of 1996 to 2007, than during earlier years at Ram Mountain. A severe population decline began in 1992 and because of lower population sizes, mean inbreeding coefficients of lambs increased (Rioux-Paquette, 2010).

Dispersal can be effective in avoiding inbreeding in birds (Szulkin and Sheldon, 2008), and in some ungulates such as feral horses (Linklater and Cameron, 2009). In the study population, however, there is almost no dispersal of either sex and almost all lambs with known paternity are sired by males that were born in the population. When dispersal is very rare, the ability of individuals to recognize relatives may increase (Jamieson et al., 2009). Mammals should be efficient at avoiding inbreeding through active kin recognition because they have a highly developed sense of smell (Pusey and Wolf, 1996). Genetic variability in the MHC complex can be used to select dissimilar mates (Ziegler et al., 2005; Potts et al., 1991). In feral sheep, however, MHC diversity did not explain mating preferences (Paterson and Pemberton, 1997). Bighorn sheep have a polygynous social mating system and a few males sire most lambs each year (Coltman et al., 2002). Estrous females often copulate with several males (Hogg, 1988), which could allow for postcopulatory mate choice (Brown, 1997; Zeh and Zeh, 1997). Our data, however, do not suggest any mate choice based on relatedness. We found no evidence

for inbreeding avoidance, similarly to the results of several studies of wild birds (Van Noordwijk et al., 1985; Keller and Arcese, 1998; Hansson et al., 2007; Jamieson et al., 2009; Szulkin et al., 2009). Holand et al. (2007) found no inbreeding avoidance in polygynous reindeer, where the cost of searching unrelated males and delaying conception may override the fitness costs of parental relatedness.

The cost of avoiding inbreeding may at times be greater than the cost of tolerating it (Pärt, 1996) because of lost breeding opportunities, especially when mates are difficult to locate. In bighorn sheep, however, males and females during the rut form mixed-sex groups in open habitat. Recently, Kokko and Ots (2006) argued that inbreeding should be tolerated if the increased inclusive fitness from inbred matings outweighs its cost. There is a substantial cost of inbreeding in our study population, because inbred female lambs must weigh 50% more than non-inbred ones to have the same probability of surviving the winter (Rioux-Paquette, 2010). Inbreeding, however, has no effect on survival of male lambs. The sex-specific effect of inbreeding may lower its overall cost, weakening selection for inbreeding avoidance. In polygynous species, reproductive success varies substantially among males (Trivers, 1972) and in bighorn sheep male reproductive success is positively correlated with age, mass and horn length (Coltman et al., 2002). A female may not avoid mating with a related dominant male because of the potential fitness benefit she may derive if she conceives a son that may inherit his father's phenotypic traits. Horn size and body mass have a strong genetic component in bighorn sheep (Coltman et al., 2005).

Inbreeding avoidance mechanisms should not be strongly selected if the chance of mating with a relative is low (Kokko and Ots, 2006). None of the sampled lambs had an inbreeding coefficient of 0.25 or higher. There were very few potential full-sib matings in the population, and these originated mostly from mother/son matings. Given bighorn sheep demography, father/daughter matings should be rare because most lambs are sired by males aged 6 years and older (Coltman et al., 2002) and the survival of mature males is low (Gaillard et al., 2000).

The probability that they are still alive when their daughters reach sexual maturity is probably low. This is one plausible explanation why we found that relatedness between males and females was higher for younger males; there are probably more opportunities for mother/son than for father/daughter pairings.

In the Sheep River bighorn population that is part of a large metapopulation, many rams migrate to rut in neighboring ewe groups (Festa-Bianchet, 1986; Hogg, 2000). This breeding migration by otherwise philopatric rams could reduce inbreeding (Festa-Bianchet, 1991). Both demography and ram behavior suggests that for most bighorn sheep populations inbreeding depression may not be an important selective pressure, and therefore, likely explaining the apparent absence of inbreeding avoidance in our study population. Given the similarity in demography and the frequency of male dispersal for most species of large herbivores (Gaillard et al., 2000), it is likely that selective pressures favoring the evolution of inbreeding avoidance may also be low in many other ungulate species.

Mate choice in our study population appeared to be random with respect to relatedness. Lack of mechanisms for inbreeding avoidance, however, can have a substantial negative demographic impact on small populations, as was the case on Ram Mountain over the last few years (Rioux-Paquette, 2010). Populations of species that have not evolved mechanisms to avoid inbreeding may be particularly vulnerable to declines caused by overexploitation, habitat fragmentations or barriers to genetic exchange (Epps et al., 2005). Our results underline the need to carefully examine both the costs and opportunities of inbreeding in wild animals to understand why some species may not avoid inbreeding despite its fitness costs.

Acknowledgements

We are grateful for funding provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Ministère de l'Éducation, du Loisir et du Sport of Quebec and the Université de Sherbrooke. Jon Jorgenson, Chiarastella Feder and Anne Hubbs, biologists with Alberta Fish & Wildlife, provided logistic support for field work. Dany Garant provided constructive criticism of an earlier draft of the manuscript. This long-term study would not have been possible without the help of numerous students and field assistants. We particularly wish to thank Julien Martin, Julien Hénault-Richard, Alexandre Martin, Hubert Désilets and Alice Brambilla for their help in 2008-2009.

CONCLUSION

J'ai atteint la majorité des buts que je m'étais fixés. Commençons par le premier chapitre. Le but premier était de déterminer si la consanguinité était présente dans la population de mouflons à Ram Mountain, Alberta, Canada, et si elle affectait divers traits soient la date de naissance, la croissance et la survie des agneaux. L'idée de départ était de voir comment la consanguinité affectait les traits d'histoire de vie et la morphologie du mouflon tout au long de sa vie. Cependant, je me suis rapidement rendu compte qu'il était impossible de réaliser cet objectif : sur 339 agneaux dont je pouvais calculer un coefficient f de consanguinité, seulement 68 avaient un f différent de 0. Parmi ces agneaux, près de la moitié sont morts avant d'atteindre un an. Ainsi, la taille d'échantillonnage déjà assez faible pour exécuter des analyses sur les agneaux s'est avérée largement réduite pour les individus âgés de un an et devient particulièrement faible pour les classes d'âge supérieures, surtout qu'il fallait aussi prendre en compte le sexe de ces individus. Les analyses ont donc dû se limiter aux agneaux. Je n'ai pas été en mesure de tester si les effets de la consanguinité sont plus forts dans les stades de vie plus jeunes d'un individu (Crmokrak et Roff, 1999).

Plusieurs points importants de cette recherche sont ressortis. Premièrement, comme attendu, le coefficient moyen de consanguinité des agneaux a augmenté considérablement avec une baisse de la taille de la population, notamment en fonction du nombre de mâles âgés de cinq ans et plus présents lors du rut. Puis, la consanguinité affecte négativement la survie hivernale des agneaux femelles et cet effet n'est pas non négligeable : pour avoir la même probabilité de survie de 50 %, les agneaux femelles consanguines doivent peser environ 8 kg de plus que celles non-consanguines. Cependant, la consanguinité n'a aucun effet sur la masse des agneaux et leur date de naissance. J'obtiens des résultats intrigants lorsque je regarde les données brutes : les agneaux femelles consanguines sont significativement plus lourdes au mois de septembre que les non-consanguines et les femelles consanguines survivant jusqu'à l'âge de un an ont également cette tendance à être plus lourdes que les non-consanguines.

C'est le contraire de ce à quoi je me serais attendue. Premièrement, l'échantillon d'agneaux consanguins est peut-être biaisé : les agneaux consanguins trop légers meurent à la naissance ou avant qu'ils puissent être échantillonnés et ne sont donc pas inclus dans la base de données. C'est peut-être pourquoi aucun effet de la consanguinité sur la masse en contrôlant pour l'effet de la date de naissance n'a pu être détecté. Puis, la sélection contre les agneaux femelles consanguines agissant via la masse fait en sorte que les individus consanguins qui survivent seront des individus massifs. Cela pourrait expliquer pourquoi il est parfois difficile d'établir des corrélations entre des mesures de génétiques et certains traits, et que la dépression consanguine est souvent plus forte chez les juvéniles.

Finalement, je pense qu'il pourrait exister un patron spécifique chez les mammifères sexuellement dimorphiques : plusieurs études ont détecté un effet de la consanguinité plus fort chez les femelles que chez les mâles (Sausman, 1984; Coulson et al., 1999; Charpentier et al., 2006) et mon étude supporte cette observation. Il existe peut-être un effet négatif de la consanguinité sur la survie des mâles, mais l'habileté à le détecter est plus faible pour deux raisons potentielles. L'investissement maternel plus grand chez les mâles que chez les femelles peut venir contrebalancer les coûts de la consanguinité. Puis, une stratégie développementale en jeune âge différente entre les sexes et les statuts de consanguinité pourrait également expliquer l'effet différentiel de la consanguinité entre les sexes. La consanguinité aurait des effets opposés chez le mâle : elle pourrait affecter négativement la survie en général, mais augmenterait la survie hivernale via une accumulation de gras plus grande.

J'ai montré dans cette étude un effet négatif important de la consanguinité sur la survie des agneaux femelles. Il semble donc exister une sélection contre les individus consanguins. Il serait maintenant intéressant de regarder si les agneaux femelles consanguines qui survivent jusqu'à l'âge de un an sont également celles qui sont les plus hétérozygotes. Bensch et al. (2006) ont montré dans leur étude sur le loup (*Canis lupus*) que pour chaque catégorie de

coefficients de consanguinité, ce sont les individus les plus hétérozygotes qui s'établissent comme reproducteurs. Puis, les événements de consanguinité augmentent avec une diminution du nombre de mâles âgés de 5 ans et plus et combiner ceci au fait que la consanguinité a un effet négatif substantiel sur la survie des agneaux femelles met l'emphase sur le besoin d'avoir une bonne gestion de la population de mouflons à Ram Mountain. La chasse aux trophées est bien présente dans cette population isolée et cela fait en sorte de diminuer le nombre de mâles âgés de 5 ans et plus. Ceci jumelé à une faible survie du mouflon dans les dernières années peut vraiment avoir un impact considérable sur la population. La réglementation de la chasse devrait être révisée dans ce contexte.

Les objectifs du deuxième chapitre ont également été atteints : j'ai réussi à déterminer s'il existait un évitement de la consanguinité dans la population et en particulier, si les individus évitaient de s'accoupler avec ceux les plus apparentés. En simulant un coefficient moyen de consanguinité par année supposant que les accouplements sont aléatoires, j'ai trouvé qu'il n'était pas différent du coefficient moyen de consanguinité observé dans la population, sauf pour les trois premières années à l'étude. Lors de ces trois années, il est bon de noter que la proportion de mâles non apparentés aux femelles était élevée. Également, les individus ne semblent pas avoir évité de s'accoupler avec leurs demi-cousins ou des individus avec un degré de parenté plus élevé. Je pense donc que l'évitement de la consanguinité n'est pas un patron général dans la population.

L'interprétation de ces résultats rend l'étude intéressante et importante. Le non évitement de la consanguinité pourrait être une contrainte due au fait qu'il y a eu une diminution considérable de la population et que cela a engendré une augmentation du coefficient moyen de consanguinité des agneaux, les individus étant tous plus ou moins apparentés les uns aux autres. Cependant, je pense que cette population n'a peut-être pas subi des pressions de sélection assez fortes pour l'évolution de mécanismes d'évitement de la consanguinité. À prime abord, cette population présente un système d'accouplement polygyne. La tolérance à la

consanguinité devrait être en théorie plus élevée que dans les populations monogames (Waser et al., 1986). Également, les coûts de la consanguinité sont dépendants du sexe : négatifs pour les femelles et nuls pour les mâles. Puis, la fréquence de rencontre d'individus hautement apparentés est faible. Finalement, si nous regardons des populations de mouflons non isolées comme c'est le cas à Sheep River, des migrations lors du rut ont lieu sûrement pour éviter de s'accoupler avec des individus apparentés. La population de mouflons à Ram Mountain aurait pu autrefois évoluer de la même manière que d'autres populations non isolées telles que Sheep River.

Si les populations de mouflons n'ont pas évolué de mécanismes afin d'éviter la consanguinité, cela devient important pour leur conservation. Si la taille de la population vient à chuter drastiquement, comme il a été le cas à Ram Mountain, les individus deviennent de plus en plus apparentés. Ceci crée un problème pour la conservation. Si les individus n'ont aucun moyen d'éviter la consanguinité, les accouplements entre partenaires apparentés vont augmenter et générer des agneaux consanguins avec une aptitude phénotypique plus faible que les non-consanguins. Cela se fera ressentir négativement dans la population et pourrait mener à son extinction si les effets de la consanguinité sont trop sévères et qu'aucune purge des allèles délétères n'a lieu.

BIBLIOGRAPHIE

- Acevedo-Whitehouse, K., F. Gulland, D. Greig and W. Amos. (2003). Disease susceptibility in California sea lions. *Nature* 422, 35.
- Alados, C.L. and J. Escòs. (1991). Phenotypic and genetic characteristics affecting lifetime reproductive success in female Cuvier's, dama and dorcas gazelles (*Gazella cuvieri*, *G. dama* and *G. dorcas*). *J. of Zool.* 223, 307-321.
- Allendorf, F.W. and G. Luikart. (2007). Conservation and the genetics of populations. (Malden: Blackwell Publishing).
- Amos, W., J.W. Wilmer, K. Fullard, T.M. Burg, J.P. Croxall, D. Bloch and T. Coulson. (2001). The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proc. R. Soc. London. B* 268, 2021-2027.
- Amundsen, T. and E. Forsgren. (2001). Male mate choice selects for female coloration in a fish. *PNAS* 98, 13155-13160.
- Armbruster, P. and D.H. Reed. (2005). Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* 83, 260-270.
- Ballou, J. (1983). Calculating inbreeding coefficients from pedigrees. In *Genetics and conservation : a reference for managing wild animal and plant populations*, C.M. Shonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde and L. Thomas, eds., (London: Benjamin/Cummins Publishing Co.), pp. 509-520.
- Balloux, F., W. Amos and T. Coulson. (2004). Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Mol. Ecol.* 13, 3021-3031.
- Bean, K., W. Amos, P.P. Pomeroy, S.D. Twiss, T.N. Coulson and I.L. Boyd. (2004). Patterns of parental relatedness and pup survival in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Mol. Ecol.* 13, 2365-2370.
- Bengtsson, B.O. (1978). Avoiding inbreeding – at what cost? *J. Theor. Biol.* 73, 439-444.
- Bérubé, C.H., M. Festa-Bianchet and J.T. Jorgenson. (1996). Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 7, 60-68.
- Blanchard, P., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard and J. Jorgenson. (2003). A test of long-term fecal nitrogen monitoring to evaluate nutritional status in bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 67, 477-484.

- Blomqvist, D., M. Andersson, C. Küpper, I.C. Cuthill, J. Kis, R.B. Lanctot, B.K. Sandercock, T. Székely, J. Walladander and B. Kempenaers. (2002). Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* 419, 613-615.
- Blouin, S.F. and M. Blouin. (1988). Inbreeding avoidance behaviors. *Trends Ecol. Evol.* 3, 230-233.
- Brown, J.L. and A. Eklund. (1994). Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review. *Am. Nat.* 143, 435-461.
- Brown, J.L. (1997). A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav. Ecol.* 8, 60-65.
- Bulger, J. and W.J. Hamilton. (1988). Inbreeding and reproductive success in a natural chacma baboon, *Papio cynocephalus ursinus*, population. 36, 574-578.
- Burnham, K.P. and D.R. Anderson. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. (New York: Springer-Verlag).
- Caro, T.M. and M.K. Laurenson. (1994). Ecological and genetic factors in conservation: a cautionary tale. *Science* 263, 485-486.
- Cassinello, J. and L. Alados. (1996). Female reproductive success in captive *Ammotragus lervia* (Bovidae, Artiodactyla). Study of its components and effects on hierarchy and inbreeding. *J. Zool. Lond.* 239, 141-153.
- Cassinello, J. (1997). High levels of inbreeding in captive *Ammotragus lervia* (Bovidae, Artiodactyla) : effects on phenotypic variables. *Can. J. of Zool.* 75, 1707-1713.
- Cassinello, J. (2005). Inbreeding depression on reproductive performance and survival in captive gazelles of great conservation value. *Biol. Conserv.* 122, 453-464.
- Chapman, J.R., S. Nakagawa, D.W. Coltman, J. Slate and B.C. Sheldon. (2009). A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Mol. Ecol.* 18, 2746-2765.
- Charlesworth, D. and B. Charlesworth. (1987). Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 237-268.
- Charlesworth, B. and Charlesworth D. (1999). The genetic basis of inbreeding depression. *Genet. Res.* 74, 329-340.
- Charpentier, M., J.M. Setchell, F. Prugnolle, E.J. Wickings, P. Peignot, F. Balloux and M. Hossaert-McKey. (2006). Life history correlates of inbreeding depression in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Mol. Ecol.* 15, 21-28.

- Clutton-Brock, T.H., S.D. Albon and F.E. Guinness. (1985). Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313, 131-133.
- Coltman, D.W., W.D. Bowen and J.M. Wright. (1998). Birth weight and neonatal survival of harbour seal pups are positively correlated with genetic variation measured by microsatellites. *Proc. R. Soc. London. B* 265, 803-809.
- Coltman, D.W., J.G. Pilkington, J.A. Smith and J.M. Pemberton. (1999). Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living, island population. *Evolution* 53, 1259-1267.
- Coltman, D.W., M. Festa-Bianchet, J.T. Jorgenson and C. Stroebeck. (2002). Age-dependant sexual selection in bighorn rams. *Proc. R. Soc. London. B* 269, 165-172.
- Coltman, D.W. and J. Slate. (2003). Microsatellite measures of inbreeding: A meta-analysis. *Evolution* 57, 971-983.
- Coltman, D.W., P. O'Donoghue, J.T. Hogg and M. Festa-Bianchet. (2005). Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution* 59, 1372-1382.
- Côté, S. and M. Festa-Bianchet. (2001). Birthdate mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 127, 230-238.
- Coulson, T.N., J.M. Pemberton, S.D. Albon, M. Beaumont, T.C. Marshall, J. Slate, F.E. Guinness and T.H. Clutton-Brock. (1998). Microsatellites reveal heterosis in red deer. *Proc. R. Soc. London. B* 265, 489-495.
- Coulson, T., S. Albon, J. Slate and J. Pemberton. (1999). Microsatellite loci reveal sex-dependant responses to inbreeding in red deer calves. *Evolution* 53, 1951-1960.
- Crnokrak, P. and D.A. Roff. (1999). Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83, 260-270.
- Crow, J.F. and M. Kimura. (1970). *An introduction to population genetics theory*. (New York: Harper and Row).
- Dawkins, R. (1979). Twelve misunderstandings of kin selection. *Z. Tierpsychol. Beih.* 51, 184-200.
- De Rose, M.A. and D.A. Roff. (1999). A comparison of inbreeding depression in life history and morphological traits in animals. *Evolution* 53, 1288-1292.
- Doutrelant, C., A Grégoire, N. Grnac, D. Gomez, M.M. Lambrechts and P. Perret. (2008). Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *J. Evol. Biol.* 21, 226-233.

- Duchesne, P., C. Étienne and L. Bernatchez. (2006). PERM : A computer program to detect structuring factors in meaningful social units. *Mol. Ecol. Notes* 6, 965-976.
- Eberhard, W.J. (1996). *Female control sexual selection by cryptic female choice*. (Princeton: Princeton University Press).
- Eimes, J.A., P.G. Parker, J.L. Brown and E.R. Brown. (2005). Extrapair fertilization and genetic similarity of social mates in the Mexican jay. *Behav. Ecol.* 16, 456-460.
- Epps, C.W., P.J. Palsbøll, J.D. Wehausen, G.K. Roderick, B.R. Ramey II and D.R. McCullough. (2005). Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecol. Lett.* 8, 1029-1038.
- Feder, C., J.G.A. Martin, M. Festa-Bianchet, C. Bérubé and J. Jorgenson. (2008). Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156, 773-781.
- Festa-Bianchet, M. (1986). Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Can. J. Zool.* 64, 2126-2132.
- Festa-Bianchet, M. (1991). The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42, 71-82.
- Festa-Bianchet, M., J.T. Jorgenson, M. Lucherini and W.D. Wishart. (1995). Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76, 871-881.
- Festa-Bianchet, M., J.J. Jorgenson, C.H. Bérubé, C. Portier and W.D. Wishart. (1997). Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75, 1372-1379.
- Festa-Bianchet, M. (1998). Condition-dependant reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.* 1, 91-94.
- Festa-Bianchet, M., T. Coulson, J.-M. Gaillard, J.T. Hogg and F. Pelletier. (2006). Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proc. R. Soc. London. B* 273, 1537-1543.
- Fisher, R.A. (1941). Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugen.* 11, 53-63.
- Frankham, R., K. Lees, M.E. Montgomery, P.R. England, E.H. Lowe and D.A. Briscoe. (1999). Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? *Anim. Conserv.* 2, 255-260.
- Frankham, R., J.D. Ballou and D.A. Briscoe. (2002). *Introduction to conservation genetics*. (Cambridge: Cambridge University Press).

- Gaillard, J.M., M. Festa-Bianchet, N.G. Yoccoz, A. Loison and C. Toïgo. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 367-393.
- Griffith. S.C. and R. Montgomerie. (2003). Why do birds engage in extra-pair copulation? *Nature* 422, 833.
- Guyapay, G., J. Morissette, A. Vignal, C. Dib, C. Fizames, P. Millasseau, S. Marc, G. Bernardi, M. Lathrop and J. Weissnbach. (1994). The 1993-94 généthon human genetic linkage map. *Nature Genet.* 7, 246-249.
- Hamilton, M.B. (2009). *Population genetics.* (Chichester: Wiley-Blackwell).
- Hanby, J.P. and J.D. Bygott. (1987). Emigration of subadult lions. *Anim. Behav.* 35, 161-169.
- Hansson, B., L. Jack, J.K. Christians, J.M. Pemberton, M. Akesson, H. Westerdahl, S. Bensch and D. Hasselquist. (2007). No evidence for inbreeding avoidance in a great reed warbler population. *Behav. Ecol.* 18, 157-164.
- Hass, C.C. (1989). Bighorn lamb mortality: predation, inbreeding, and population effects. *Can. J. Zool.* 67, 699-705.
- Hogg, J.T. (1987). Intrasexual competition and mate choice in Rocky Mountain bighorn sheep. *Ethology* 75, 119-144.
- Hogg, J.T. (1988). Copulatory tactics in relation to sperm competition in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22, 49-59.
- Hogg, J.T. and S.H. Forbes. (1997). Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via high-risk « unconventional » tactic. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 33-48.
- Hogg, J.T. (2000). Mating systems and conservation at large spatial scales. In *Vertebrate mating systems*, M. Apollonio, M. Festa-Bianchet and D. Mainardi, eds. (Singapore: World Scientific Printers) pp. 214-252.
- Holand, O., K.R. Askim, K.H. Røed, R.B. Weladji, H. Gjøstein and M. Nieminen. (2007). No evidence of inbreeding avoidance in a polygynous ungulate: the reindeer (*Rangifer tarandus*). *Biol. Lett.* 3, 36-39.
- Jamieson, I.G., S.S. Taylor, L.N. Tracy, H. Kokko and D. Armstrong. (2009). Why some species of birds do not avoid inbreeding: insights from New Zealand robins and saddlebacks. *Behav. Ecol.* 20, 575-584.
- Jiménez, J.A., K.A. Hughes, G. Alaks, L. Graham and R.C. Lacy. (1994). An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science* 266, 271-273.

- Jorgenson, J.T., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard and W.D. Wishart. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78, 1019-1032.
- Joron, M. and P.M. Brakefield. (2003). Captivity masks inbreeding effects on male mating success in butterflies. *Nature* 424, 191-194.
- Keller, L.F. and L. Passera. (1993). Incest avoidance, fluctuating asymmetry, and the consequences of inbreeding in *Iridomyrmex humilis*, an ant with multiple queen colonies. *Behav. Ecol.* 33, 191-199.
- Keller, L.F., P. Arcese, J.N.M. Smith, W.M. Hochachka and S.C. Stearns. (1994). Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* 372, 356-357.
- Keller, L.F. and P. Arcese. (1998). No evidence for inbreeding avoidance in a natural population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Am. Nat.* 152, 380-392.
- Keller, L.F. and D.M. Waller. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230-241.
- Kokko, H. and I. Ots. (2006). When not to avoid inbreeding. *Evolution* 60, 467-475.
- Komers, P.E. and G.P. Curman. (2000). The effect of demographic characteristics on the success of ungulate re-introductions. *Biol. Conserv.* 93, 187-193.
- Kosowska, B. and Z. Zdrojewicz. (1996). Relationship between inbreeding and sex-hormone concentration in rats under stress. 2. The influence of various inbreeding levels on steroid-sex hormone concentrations in two types of stress. *J. Anim. Breed. Genet.* 113, 135-143.
- Kruuk, L.E.B., B.C. Sheldon and J. Merilä. (2002). Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*). *Proc. R. Soc. London. B* 269, 1581-1589.
- Laikre, L., N. Ryman and N.G. Lundh. (1997). Estimated inbreeding in a small, wild muskox *Ovibos moschatus* population and its possible effects on population reproduction. *Biol. Conserv.* 79, 197-204.
- Landry, C., D. Garant, P. Duchesne and L. Bernatchez. (2001). « Good genes as heterozygosity » : the major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Proc. R. Soc. London. B* 268, 1279-1285.
- Leslie, D.M. and E.E. Starkey. (1985). Fecal indices to dietary quality of cervids in old-growth forests. *J. Wildl. Manage.* 49, 142-146.
- Linklater, W.L. and E.Z. Cameron. (2009). Social dispersal but with philopatry reveals incest avoidance in a polygynous ungulate. *Anim. Behav.* 77, 1085-1093.

- Madsen, T., R. Shine, J. Loman and T. Håkansson. (1992). Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355, 440-441.
- Margulis, S.W. (1998). Differential effects of inbreeding at juvenile and adult life-history stages in *Peromyscus polionotus*. *J. Mamm.* 79, 326-336.
- Mariette, M., J.L. Kelley, R. Brooks and J.P. Evans. (2006). The effects of inbreeding on male courtship behaviour and coloration in Guppies. *Ethology* 112, 807-814.
- Markert, J.A., P.R. Grant, B.R. Grant, L.F. Keller, J.L. Coombs and K. Petren. (2004). Neutral locus heterozygosity, inbreeding, and survival in Darwin's ground finches (*Geospiza fortis* and *G. scandens*). *Heredity* 92, 306-315.
- Marshall, T.C., J. Slate, L.E.B. Kruuk and J.M. Pemberton. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol. Ecol.* 7, 639-655.
- Marshall, T.C., D.W. Coltman, J.M. Pemberton, J. Slate, J.A. Spalton, F.E. Guinness, J.A. Smith, J.G. Pilkington and T.H. Clutton-Brock. (2002). Estimating the prevalence of inbreeding from incomplete pedigrees. *Proc. R. Soc. London. B* 269, 1533-1539.
- McCullagh, P. and J.A. Nelder. (1989). Generalized linear models. Monographs on statistics and applied probability. (London: Chapman and Hall).
- Moyes, K., B.J.T. Morgan, A. Morris, S.J. Morris, T.H. Clutton-Brock and T. Coulson. (2009). Exploring individual quality in a wild population of red deer. *J. Anim. Ecol.* 78, 406-413.
- Parker, G.A. (1992). Snakes and female sexuality. *Nature* 355, 395-396.
- Packer, C. (1979). Inter-troop transfer and inbreeding advance in *Papio anubis*. *Anim. Behav.* 27, 1-36.
- Pärt, T. (1996). Problems with testing inbreeding avoidance: the case of the collared flycatcher. *Evolution* 50, 1625-1630.
- Paterson, S. and J.M. Pemberton. (1997). No evidence for major histocompatibility complex dependent mating patterns in a free-living ruminant population. *Proc. R. Soc. London. B* 264, 1813-1819.
- Pelletier, F. and M. Festa-Bianchet. (2006). Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Anim. Behav.* 71, 649-655.
- Pelletier, F., D. Réale, D. Garant, D.W. Coltman and M. Festa-Bianchet. (2007). Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass. *Evolution* 61, 1969-1979.

- Pemberton, J. (2004). Measuring inbreeding depression in the wild: the old ways are the best. *Trends Ecol. Evol.* 19, 613-615.
- Perrin, N. and V. Mazalov. (1999). Dispersal and inbreeding avoidance. *Am. Nat.* 154, 282-292.
- Piertney, S.B. and M.K. Oliver. (2006). The evolutionary ecology of the major histocompatibility complex. *Heredity* 96, 7-21.
- Pinheiro, J.C. and D.M. Bates. (2000). *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. (New York: Springer-Verlag).
- Portier, C., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J.T. Jorgenson and N.G. Yoccoz. (1998). Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool.* 245, 271-278.
- Potts, W.K., C.J. Manning and E.K. Wakeland. (1991). Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature* 352, 619-621.
- Pusey, A.E. (1990). Mechanisms of inbreeding avoidance in non-human primates. In *Pedophilia: Biosocial dimensions*, J.R. Feirman, ed. (Berlin: Springer-Verlag), pp. 201-220.
- Pusey, A. and M. Wolf. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol. Evol.* 11, 201-206.
- Pusey, A.E. and C. Packer. (1987). The evolution of sex-biased dispersal in lions. *Trends Ecol. Evol.* 101, 275-310.
- R Development Core Team. (2008). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Available at: <http://www.R-project.org> R Foundation for Statistical Computing Vienna.
- Ralls, K. and J. Ballou. (1983). Extinction: lessons from zoos. In *Genetics and conservation: A reference for managing wild animal and plant populations*, C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde and L. Thomas, eds. (Menlo Park: Benjamin/Cummings), pp. 164-184.
- Rioux-Paquette, E. (2010). Effets de la consanguinité sur les traits d'histoire de vie, les caractéristiques morphologiques et le choix de partenaire du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). Mémoire de maîtrise, Université de Sherbrooke.
- Saccheri, I., M. Kuussaari, M. Kankare, P. Vikman, W. Fortelius and I. Hanski. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491-494.
- Sausman, K.A. (1984). Survival of captive-born *Ovis canadensis* in North American zoos. *Zoo Biol.* 3, 111-121.

- Slate, J. and J.M. Pemberton. (2002). Comparing molecular measures for detecting inbreeding depression. *J. Evol. Biol.* 15, 20-31.
- Slate, J., P. David, K.G. Dodds, B.A. Veenvliet, B.C. Glass, T.E. Broad and J.C. McEwan. (2004). Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity : theoretical expectations and empirical data. *Heredity* 93, 255-265.
- Smith, R.H. (1979). On selecting for inbreeding in polygynous animals. *Heredity* 43, 205-211.
- Snustad, D.P. and M.J. Simmons. (2003). Principles of genetics. 3rd edn. (Danvers: John Wiley and Sons, Inc.).
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. (1995). Biometry. 2nd edn. (San Francisco: Freeman).
- Szulkin M. and B.C. Sheldon. (2007). The environmental dependence of inbreeding depression in a wild bird population. *PLOS ONE* 2, e1027.
- Szulkin, M., D. Garant, R.H. McCleery and B.C. Sheldon. (2007). Inbreeding depression along a life-history continuum in the great tit. *J. Evol. Biol.* 20, 1531-1543.
- Szulkin, M. and B.C. Sheldon. (2008). Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proc. R. Soc. London. B* 275, 703-711.
- Szulkin, M. P. Zelazowski, G. Nicholson and B.C. Sheldon. (2009). Inbreeding avoidance under different null models of random mating in the great tit. *J. Anim. Ecol.* 78, 778-788.
- Trivers R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man*, (Chicago: B. Campbell), pp. 136-176.
- Van Noordwijk, A.J., P.H. van Tienderen and G. de Jong. (1985). Genealogical evidence for random mating in a natural population of the great tit (*Parus major* L.). *Naturwissenschaften* 72, 104-106.
- Vrijenhoek, R.C. (1994). Genetic diversity and fitness in small populations. In *Conservation genetics*, V. Loeschcke, J. Tomiuk and S.K. Jain, eds., (Basel: Birkhäuser), pp. 37-53.
- Wang, J.L. (2004). Sibship reconstruction from genetic data with typing errors. *Genetics* 166, 1963-1979.
- Waser, P.M., S.N. Austad and B. Keane. (1986). When should animals tolerate inbreeding? *Am. Nat.* 128, 529-537.
- Wright, S. (1922). Coefficients of inbreeding and relationship. *Am. Nat.* 56, 330-338.
- Zeh, J.A. and D.W. Zeh. (1997). The evolution of polyandry II : post copulatory defences against genetic incompatibility. *Proc. R. Soc. London. B* 264, 69-75.

Ziegler, A., H. Kentenich and B. Uchanska-Ziegler. (2005). Female choice and the MHC. *Trends Immunol.* 26, 496-502.