



HAL
open science

La sénescence en milieu naturel : une étude pluridisciplinaire chez deux oiseaux marins longévifs, le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges

Vincent Lecomte

► **To cite this version:**

Vincent Lecomte. La sénescence en milieu naturel : une étude pluridisciplinaire chez deux oiseaux marins longévifs, le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Poitiers, 2010. Français. NNT : . tel-00575424

HAL Id: tel-00575424

<https://theses.hal.science/tel-00575424>

Submitted on 16 Mar 2011

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

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



THÈSE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées
Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006
Ecole Doctorale : Gay Lussac. Secteur de Recherche :
« Biologie de l'environnement, des populations, écologie »

Présentée par :

Mr Vincent LECOMTE

La sénescence en milieu naturel : une étude pluridisciplinaire chez deux oiseaux marins longévifs, le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges

Directeurs de Thèse : Henri Weimerskirch et Olivier Chastel

Soutenance prévue le 20 septembre 2010

devant la Commission d'Examen

JURY

Dr Jean Michel Gaillard (DR, CNRS – LBBE / Université de Lyon)	Rapporteur
Prof Pat Monaghan (Professor, University of Glasgow).....	Rapporteur
Dr Anne Charmantier (CR1, CNRS - CEFE, Université de Montpellier)	Examinateur
Prof Didier Bouchon (Professeur, CNRS - ESE / Université de Poitiers)	Examinateur
Dr Christine Braquart-Varnier (MC, CNRS - ESE / Univ. de Poitiers)	Examinateur
Dr Henri Weimerskirch (DR1, CEBC-CNRS).....	Directeur
Dr Olivier Chastel (CR1, CEBC-CNRS).....	Co-directeur

“Research on senescence has largely focused on its underlying causes, and is concentrated on humans and relatively few model organisms in laboratory conditions. To understand the evolutionary ecology of senescence, research on a broader taxonomic range is needed, incorporating field studies”

Monaghan et al. 2008

« On n'est pas vieux tant qu'on cherche. »

Jean Rostand

Cette thèse a été conduite au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Unité Propre de recherche 1934 du Centre National de la Recherche Scientifique), dans l'équipe Prédateurs Marins, grâce à une bourse AMN (Allocataire Moniteur Normalien – Agrégation Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Univers – Ecole Normale Supérieure de Paris, ENS Ulm). Cette thèse a été effectuée dans l'Ecole Doctorale Gay Lussac - Sciences pour l'environnement [issue de l'Ecole Doctorale « ICBG », Ingénierie Chimique Biologique et Géologique, Dir. Jean-Michel Léger, au moment de l'inscription], à l'Université de Poitiers (département Sciences Fondamentales et Appliquées). Tout au long des trois années de son doctorat, le candidat a effectué son monitorat en biologie animale, évolution et écologie au département SFA (Sciences Fondamentales et Appliquées), sous l'égide du Centre d'Initiation à l'Enseignement Supérieur Centre (CIES Centre, Dir. Pr. Luc Morin-Allory), sous le tutorat pédagogique de Dir. Raimond Roland (laboratoire de Ecologie, Evolution, Symbiose ; LEES, UMR CNRS 6556, Dir. Didier Bouchon). Les travaux réalisés au cours de cette thèse dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises ont bénéficié du soutien logistique et financier de l'Institut Paul Emile Victor (IPEV), du soutien logistique des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) et du soutien financier et de la Fondation Albert II Prince de Monaco (himself).

Remerciements

Je remercie avant tout Henri Weimerskirch et Olivier Chastel de m'avoir accueilli dans l'équipe "Prédateurs marins" du CEBC et de m'avoir encadré tout au long de ces trois années de doctorat (septembre 2007 - septembre 2010). Merci pour votre confiance, votre engagement, votre soutien et pour nos nombreuses discussions scientifiques et/ou stratégiques. Je remercie le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, et son directeur Vincent Bretagnolle, pour m'avoir accueilli et permis de mener à bien cette thèse dans les conditions exceptionnelles que l'on sait.

Je tiens à remercier tout particulièrement Pat Monaghan, Anne Charmentier, Christine Braquart-Varnier, Michel Gaillard et Didier Bouchon pour avoir accepté de faire partie de ce jury de thèse, ainsi que pour l'ensemble des améliorations qu'ils auront apportées à ce travail.

Je remercie Matthieu Lecorre (laboratoire ECOMAR, Université de la Réunion), pour m'avoir accepté en Master 2 d'Ecologie et m'avoir initié à l'Ecologie de terrain au travers de l'étude des Pétrels de Barau, espèce endémique et menacée de l'Île de la Réunion, ce qui fut mon premier contact avec les procelariiformes et plus généralement avec l'approche de terrain en écologie des oiseaux.

Merci à Dominique Besson pour son aide dans la gestion de la base de données et bien sûr pour son implication formidable et humaine dans la bonne réalisation des missions sur le terrain. Merci à l'ensemble des personnes qui ont participé aux travaux de laboratoire présentés dans les articles de ce mémoire : Elodie Antoine, Olivier Chastel, Stéphanie Dano, André Lacroix et Colette Trouvé (CEBC, dosages hormonaux et sexage moléculaire) ; Emilie Arnoux, Stéphane Cornet, Bruno Faivre, Maria Gaillard, Gabriele Sorci (Université de Dijon, mesures immunitaires et de stress oxydant), Laurie Thiers, Yves Chérel (CEBC) et Pierre Richard (La Rochelle, mesures isotopiques). Je tiens tout particulièrement à remercier l'équipe qui m'a accueilli à Dijon et qui a contribué à l'étude de l'immunité et du stress oxydant chez le Grand Albatros : Gabriele Sorci, Elise Cellier-Holzem, Stéphane Cornet, Bruno Faivre, Emilie Arnoux et Maria Gaillard, merci pour votre accueil, votre disponibilité et votre implication. Gabriele, merci pour toutes nos discussions passionnantes sur l'immunité. Je suis particulièrement reconnaissant à Christophe Barbraud, Xavier Bonnet, Charles-André Bost, Yves Chérel, Céline Clément-Chastel, David Pinaud, Christophe Guinet, du laboratoire de Chizé, d'avoir pris le temps de discuter, de me donner des conseils avisés et de porter un regard critique sur ces travaux au cours des 'séminaires du vendredi'.

Je remercie l'équipe de Didier Bouchon (Laboratoire Ecologie, Evolution, Symbiose (LEES), UMR 6556, CNRS / Université de Poitiers) pour m'avoir accueilli durant les trois années de monitorat qui font partie de la thèse. Je remercie tout particulièrement mon tuteur Roland Raimond pour m'avoir

accueilli, encadré et avoir aménagé mes horaires de travail pour tenir compte des missions de terrain de très longue durée. Merci à Joanne Bertaux, Isabelle Marcadé et Mathieu Sicard pour m'avoir aidé à faire ce monitorat dans d'excellentes conditions.

Je remercie également l'Institut Paul Emile Victor (IPEV), les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et l'Ecole Normale Supérieure (ENS Ulm, Paris) pour leur appui logistique, administratif et financier. Je remercie aussi la société de production Galatée Films et tout particulièrement Jacques Perrin, Jacques Cluzaud, Philippe Barbeau, Martine Todisco et Johann Mousseau pour l'appui logistique et financier apporté lors de la campagne en Antartique.

Ce mémoire ne serait pas sans les nombreuses personnes dont l'assistance sur le terrain a été une composante essentielle de la réussite de cette thèse : Audrey Jaeger (collaboratrice de terrain sur l'Ile de la Possession), Elodie Antoine (VCAT 2008/2009, collaboratrice de terrain en Terre Adélie) et Marion Kriloff (VCAT 2009/2010, collaboratrice de terrain en Terre Adélie). Sans oublier : Hélène Mahéo et Maud Berlincourt (VCATs, Ile de la Possession), tous les 'manipulateurs' qui m'ont aidé lors de la mission CRO2007 (David Beaune, Hervé Cos, Olivier Delclos, Pierre Gabriel, Yves Handrich, Nicolas Hanuise, Jean Helissay, Pierre Hennequin, Thomas Lebard, Céline Le Bohec, Gaële Le Glaunec, Patrice Pellet, Frédéric Pont, Jessica Thévenot). Merci également aux nombreux accompagnateurs de terrain pour la mission en Terre Adélie (Eugénie Dumont, Guillaume Pepy, Jean Philippe, ... et tout particulièrement à Bruno Jourdain pour son engagement à toute épreuve !).

Bien sûr, je remercie tous mes camarades au laboratoire qui ont contribué la bonne humeur et la créativité de ces trois années au laboratoire, par ordre alphabétique : Françoise Amélineau, Matthieu Authier, Jean Marie Ballouard, Frédéric Barraquand, Maud Berlincourt, Cécile Bon, Christophe Bonenfant, Anne-Cécile Dragon, Sophie DeGrissac, Nadège Edouart, Hélène Gadenne, Benoît Gangloff, Aurélie Goutte, Nicolas Hanuise, Gillis Hanneke, Michaël Guillon, Audrey Jaeger, Laëtitia Kernaléguen, Marion Kriloff, Maxime LeHénanff, Vincent Lecoustre, Hervé Lelièvre, Sophie Lorioux, Maité Louzao-Arsuaga, Catherine Michel, Deborah Pardo, Clara Péron, Adrien Pinot, Thibault Powolny, Jean Baptiste Thiébot, Paul Tixier, Alban Thomas, Morgane Vivian et tous ceux que j'aurais oubliés.

Pour l'ensemble des conseils prodigués et des relectures attentives des manuscrits, pour leur soutien dans les dernières semaines, je remercie tout spécialement Sarah, Vivien, Patrick et Françoise. Pardon à ceux que j'aurais oubliés dans l'urgence de la mise au point finale de ce mémoire. Pardon aussi à mes voisins pour diverses stridulations (Mahler, Messian, Strauss et Janacek essentiellement).

Articles inclus dans ce mémoire

- ARTICLE A.** Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. Vincent Julien Lecomte, Gabriele Sorci, Stéphane Cornet, Audrey Jaeger, Bruno Faivre, Emilie Arnoux, Maria Gaillard, Colette Trouvé, Dominique Besson, Olivier Chastel, and Henri Weimerskirch. **Publié dans Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (PNAS), 2010, 107(14):6370-6375. 87**
- ARTICLE B.** Reduced cardiac and endocrine responses to acute stress in older male albatrosses. Vincent Julien Lecomte, Colette Trouvé, Henri Weimerskirch and Olivier Chastel. **Soumis à Functional Ecology. 131**
- ARTICLE C.** Age, stress and the cost of reproduction: the stress response of breeders, but not non-breeders, is affected by age in the Wandering Albatross, Vincent Julien Lecomte, Henri Weimerskirch, Olivier Chastel. **Soumis à Hormones and Behaviour. 159**
- ARTICLE D.** Ageing in the wild: no effect of age on PHA-induced immune response in the very long-lived Snow Petrel *Pagodroma nivea*. Vincent Julien Lecomte, Gabriele Sorci, Bruno Faivre, Henri Weimerskirch et Olivier Chastel. **A soumettre. 189**

Etudes complémentaires incluses dans ce mémoire

- Etude N°1.** Etude complémentaire à l'ARTICLE A : l'utilisation d'un marqueur isotopique pour affiner la description des effets de l'âge sur la latitude d'alimentation du Grand Albatros III.2.2., 104
En collaboration avec Yves Chérel, Pierrick Rocher et Laurie Thiers
- Etude N°2.** Age, comportement de recherche alimentaire et statut de reproduction : une étude chez le Grand Albatros par la méthode isotopique IV.3.2, 153
En collaboration avec Yves Chérel, Pierrick Rocher et Laurie Thiers
- Etude N°3.** Age des parents, phénotype du poussin : influence de l'âge des parents sur la croissance et la réponse au stress du poussin de Pétrel des Neiges V.I., 208
En collaboration avec Matthieu Authier

Présentations orales et posters

Présentation orale : “How does a long-lived animal age ? A field study in Wandering Albatrosses”, Vincent Julien Lecomte, Gabriele Sorci, Stéphane Cornet, Audrey Jaeger, Bruno Faivre, Emilie Arnoux, Maria Gaillard, Colette Trouvé, Dominique Besson, Olivier Chastel, and Henri Weimerskirch, le 8 janvier 2010, à la **Conférence de l'E.G.I. (Edward Grey Institute of Field Ornithology), Oxford University**, 6-8 Janvier 2010. Deuxième prix ex-æquo de la meilleure présentation orale du colloque (toutes catégories confondues).

Présentation orale : “Patterns of aging in a long-lived seabird, the Wandering Albatross”, Vincent Julien Lecomte, Gabriele Sorci, Olivier Chastel, and Henri Weimerskirch, 27 août 2010, au **25^{ème} Congrès International d'Ornithologie (25th International Ornithological Congress, IOC, Campos do Jordao, Brazil, 22-28 août 2010)**.

Présentation orale : “Etudier les oiseaux longévifs sur le terrain, un exemple d'étude dans le cadre d'un doctorat”, conférence donnée en public dans la base Dumont D'Urville, Terre Adélie, secteur français de l'Antarctique, devant Mr Rollon Mouchel-Blaisot (Préfet des Terres Australes et Antarctiques Françaises), Mr Yves Frénot (Dir. Adjoint de l'Institut Polaire Paul Emile Victor) et Mr Cédric Marteau (Conservateur de la Réserve Naturelles des TAAF), mars 2010.

Présentation orale : “Etudier le Grand Albatros sur le terrain”, conférence publique donnée à bord du Marion Dufresne, dans le cadre de l'animation scientifique (Rotations Avril 2008) devant l'Administrateur Supérieur des TAAF et le Conservateur de la Réserve Naturelles des TAAF, Avril 2010.

Poster : « Effets de l'âge et de la sénescence sur les trajets en mer du Grand Albatros », **6^{èmes} journées du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA)**, 23 et 24 octobre 2008, Paris).

Table des Tableaux

HORS TABLEAUX CONTENUS DANS LES ARTICLES

Tableau 1.	Les trois grandes théories évolutives de la sénescence.	13
Tableau 2.	Age, survie et reproduction dans le règne animal. Synthèse bibliographique des études menées en conditions naturelles et mettant en évidence des patrons compatibles avec la sénescence actuarielle ou reproductive.	27
Tableau 3.	Age, survie et reproduction chez les oiseaux marins. Synthèse bibliographique.	34
Tableau 4.	Quelques hypothèses actuelles sur les causes <i>proximales</i> du vieillissement.	43
Tableau 5.	A la recherche des causes proximales du vieillissement en conditions naturelles. Synthèse bibliographique des études ayant mis en évidence des patrons compatibles avec la sénescence.	48
Tableau 6.	Effets de l'âge sur un marqueur isotopique de la latitude d'alimentation ($\delta^{13}\text{C}$) chez le Grand Albatros.	108
Tableau 7.	Age et comportement de recherche alimentaire (<i>foraging</i>). Synthèse bibliographique des études actuellement disponible en écologie mettant en évidence des patrons compatibles avec la sénescence dans différents traits associés à la recherche alimentaire.	120
Tableau 8.	Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse.	220
Tableau 9.	Synthèse des différences des effets de l'âge (et de l'expérience) entre mâles et femelles observées au cours de cette thèse (Grand Albatros).	232

Table des figures

HORS ARTICLES CONTENUS DANS LES ARTICLES

Fig. 1.	Corrélat transversaux de la sénescence chez le Grand Albatros de Crozet.	3
Fig. 2.	Le Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i> . Parade, incubation, éclosion, élevage du poussin.	63
Fig. 3.	Cycle de reproduction et cycle de vie du Grand Albatros	63
Fig. 4.	Le Pétrel des Neiges <i>Pagodroma nivea</i>	64
Fig. 5.	Cycle de vie et cycle de reproduction du Pétrel des Neiges	64
Fig. 6.	Etudier le Grand Albatros dans l'archipel de Crozet	69
Fig. 7.	Etudier le Pétrel des Neiges en Terre Adélie	69
Fig. 8.	Méthodes d'étude du Grand Albatros	73
Fig. 9.	Méthodes d'étude du Pétrel des Neiges	73
Fig. 10.	Déclin avec l'âge de la latitude moyenne d'alimentation en mer chez les albatros mâles reproducteurs	107
Fig. 11.	Effet de l'expérience de reproduction sur la latitude d'alimentation en mer du G. Albatros	107
Fig. 12.	Influence du sexe et du statut reproducteur sur la latitude d'alimentation en mer du Grand Albatros de Crozet	157
Fig. 13.	La latitude d'alimentation en mer décline avec l'âge aussi bien chez les albatros mâles reproducteurs que non reproducteurs	157
Fig. 14.	Réponse hormonale au stress de manipulation chez les poussins de Pétrel des Neiges à l'âge de 21 jours	213
Fig. 15.	Relation entre la masse corporelle et l'amplitude de la réponse au stress chez les poussins de Pétrel des Neiges à l'âge de 21 jours	213
Fig. 16.	Influence de la date d'éclosion sur les courbes de croissance de Pétrel des Neiges : deux exemples de courbes de croissance	215
Fig. 17.	Influence de l'âge des parents sur la date d'éclosion de l'œuf du Pétrel des neiges.	215
Fig. 18.	Influence de la date d'éclosion sur la croissance et le taux d'hormone de stress des poussins chez Pétrel des Neiges.	216
Fig. 19.	Relations entre le taux basal d'hormone parentale (prolactine) et l'expérience d'appariement chez le Grand Albatros	233

Structure générale de la thèse

On trouvera la un énoncé synthétique des questions abordées dans les travaux de cette thèse en I.6. (p.54) ainsi qu'un tableau synthétique des résultats concrets en VI.1. (p. 221).

I. INTRODUCTION.	1
I.1. LE CONTEXTE D'ETUDE : SENESCENCE, ECOLOGIE, EVOLUTION ET PHYSIOLOGIE	2
I.2. LE CADRE THEORIQUE : L'ORIGINE DE LA SENESCENCE	8
I.3. ETUDIER LA SENESCENCE EN MILIEU NATUREL.....	24
I.4. A LA RECHERCHE DES FACTEURS PROXIMAUX DU VIEILLISSEMENT : HOMME ET MODELES DE LABORATOIRE.....	35
I.5. A LA RECHERCHE DES FACTEURS PROXIMAUX DU VIEILLISSEMENT CHEZ LES ANIMAUX SAUVAGES	47
I.6. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THESE.....	54
II. MODELES D'ETUDE, MATERIELS ET METHODES.	59
II.1. MODELES D'ETUDE.....	59
II.2. SITES D'ETUDE.....	68
II.3. METHODES D'ETUDE	72
III. AGE, SUCCES REPRODUCTEUR, PHYSIOLOGIE BASALE ET COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE CHEZ LE GRAND ALBATROS.	84
III.1. PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS, MODELE ET QUESTIONS POSEES	84
III.2. UNE ETUDE MULTIDISCIPLINAIRE CHEZ LE GRAND ALBATROS	86
[ARTICLE A + ETUDE HORS ARTICLE N°1]	
III.3. DISCUSSION	109
III.4. SYNTHÈSE, LIMITES, PERSPECTIVES.....	124
IV. AGE ET REPOSE A UN EVENEMENT 'STRESSANT' OU 'CONTRAIGNANT'.	126
IV.1. PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS, MODELE ET QUESTIONS POSEES	126
IV.2. AGE ET REPOSE A UN STRESS AIGU [ARTICLE B].....	128
IV.3. AGE ET EVENEMENT DE REPRODUCTION [ARTICLE C + ETUDE HORS ARTICLE N°2].....	151
IV.4. AGE ET REPOSE IMMUNITAIRE [ARTICLE D]	187
IV.5. SYNTHÈSE, LIMITES, PERSPECTIVES	206
V. AGE DES PARENTS, PHENOTYPE DU POUSSIN.	208
V.1. PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS, MODELE ET QUESTIONS POSEES	208
V.2. AGE DES PARENTS, CROISSANCE ET CORTICOSTERONE DU POUSSIN	211
V.3. MISE EN EVIDENCE DU PHENOMENE DE CROISSANCE ACCELEREE ('CATCH-UP GROWTH') CHEZ LE PETREL DES NEIGES ET IMPLICATIONS POUR LA SENESCENCE.....	214
[ETUDE HORS ARTICLE N°3]	
V.4. SYNTHÈSE, LIMITES, PERSPECTIVES.....	218
VI. SYNTHÈSE GENERALE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES.	220
VI.1. SYNTHÈSE DES RESULTATS OBTENUS AU COURS DE CETTE THESE.....	220
VI.2. CONCORDANCE DES RESULTATS AVEC LA THEORIE DU SOMA JETABLE ?	221
VI.3. DISCORDANCE DES RESULTATS AVEC L'UNE DES PREDICTIONS DE WILLIAMS (1966) ET LA THEORIE DE L'INVESTISSEMENT TERMINAL ?.....	225
VI.4. SEXE ET SENESCENCE : L'APPORT DE NOS RESULTATS A LA DESCRIPTION ET A LA COMPREHENSION DES DIFFERENCES SEXUELLES DANS LE VIEILLISSEMENT	231
VI.5. LIMITES DES APPROCHES EMPLOYEES DANS CETTE THESE	241
VI.6. CONCLUSIONS GENERALES DE LA THESE, QUESTIONS EN SUSPEND, PERSPECTIVES	246
BIBLIOGRAPHIE.	251

Table des matières

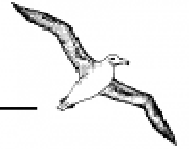
I. INTRODUCTION	2
I.1. LE CONTEXTE D'ETUDE : SENESCENCE, ECOLOGIE, EVOLUTION ET PHYSIOLOGIE	2
I.1.1. <i>Sénescence reproductive, sénescence « actuarielle »¹, sénescence somatique</i>	2
I.1.2. <i>Les enjeux actuels dans la recherche sur la sénescence</i>	3
I.1.3. <i>A la recherche des facteurs proximaux de la sénescence en conditions naturelles</i>	4
I.1.4. <i>Motivations et objectifs généraux de cette thèse</i>	6
I.1.5. <i>Modèles d'étude et approche méthodologique : présentation générale</i>	7
I.2. LE CADRE THEORIQUE : L'ORIGINE DE LA SENESCENCE	8
I.2.1. <i>« Pourquoi vieillissons-nous ? »</i>	8
I.2.2. <i>La théorie de l'accumulation de mutations délétères</i>	12
I.2.3. <i>La théorie de la pléiotropie antagoniste</i>	15
I.2.4. <i>La théorie du 'soma jetable' (disposable soma theory)</i>	18
I.2.4. <i>Synthèse : les facteurs ultimes du vieillissement</i>	23
I.3. ETUDIER LA SENESCENCE EN MILIEU NATUREL	24
I.3.1. <i>La sénescence est-elle observable en milieu naturel ?</i>	24
I.3.2. <i>La sénescence est-elle répandue dans le règne animal ?</i>	26
I.3.3. <i>Comment expliquer l'extrême diversité des patrons de sénescence ?</i>	29
I.3.4. <i>Un groupe modèle, les oiseaux</i>	31
I.3.5. <i>L'apport des oiseaux marins à la mise en évidence de la sénescence</i>	32
I.4. A LA RECHERCHE DES FACTEURS PROXIMAUX DU VIEILLISSEMENT : HOMME ET MODELES DE LABORATOIRE	35
I.4.1. <i>L'immunité : l'hypothèse de l'immunosénescence</i>	35
I.4.2. <i>Le stress oxydant : la 'théorie radicalaire du vieillissement'</i>	37
I.4.3. <i>Les hormones : l'hypothèse l'endocrinosénescence</i>	41
I.4.4. <i>Les autres facteurs proximaux de vieillissement</i>	43
I.4.5. <i>Les limites des études en laboratoire ou sur des animaux captifs</i>	46
I.5. A LA RECHERCHE DES FACTEURS PROXIMAUX DU VIEILLISSEMENT CHEZ LES ANIMAUX SAUVAGES	47
I.5.1. <i>Un domaine d'étude récent, des résultats très contrastés</i>	47
I.5.2. <i>Les facteurs proximaux du vieillissement chez les oiseaux</i>	49
I.5.3. <i>Un facteur ignoré : le comportement de recherche alimentaire</i>	50
I.5.4. <i>La nécessité d'une démarche pluridisciplinaire</i>	52
I.6. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THESE	54
I.6.1. <i>Objectif général</i>	54
I.6.2. <i>Choix des modèles d'étude</i>	54
I.6.3. <i>Problématique et questions abordées par les travaux empiriques</i>	55
II. MODELES D'ETUDE, MATERIELS ET METHODES	59
II.1. MODELES D'ETUDE	59
II.2.1. <i>Intérêts et choix de deux oiseaux marins longévifs</i>	59
II.2.2. <i>Les données actuelles sur nos modèles d'étude</i>	65
II.2. SITES D'ETUDE	68
II.2.1. <i>Les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) et l'Océan Austral</i>	68
II.2.2. <i>L'Île de la Possession (subantarctique), site de reproduction du Grand Albatros</i>	70
II.2.3. <i>La Terre Adélie (Antarctique), site de reproduction du Pétrel des Neiges</i>	71
II.3. METHODES D'ETUDE	72
II.3.1. <i>Accès aux oiseaux, suivi démographique, bases de données</i>	72
II.3.2. <i>Prises de sang et protocole de réponse au stress</i>	72
II.3.3. <i>Analyses biologiques sur le sang</i>	74
II.3.4. <i>Comportement de recherche alimentaire</i>	77
II.3.5. <i>Challenge immunitaire</i>	80
II.3.6. <i>Suivi de la croissance des poussins</i>	81
II.3.7. <i>Analyses statistiques</i>	82

Table des matières (suite)

III. AGE, SUCCES REPRODUCTEUR, PHYSIOLOGIE BASALE ET COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE CHEZ LE GRAND ALBATROS	84
III.1. PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS, MODELE ET QUESTIONS POSEES	84
III.1.1. <i>Problématique et objectifs</i>	84
III.1.2. <i>Modèle d'étude</i>	85
III.1.3. <i>Questions posées</i>	85
III.2. UNE ETUDE MULTIDISCIPLINAIRE CHEZ LE GRAND ALBATROS	86
III.2.1. <i>Les effets transversaux de l'âge sont-ils là où on les attend pas ?</i>	86
III.2.2. <i>Utilisation d'un marqueur isotopique pour affiner la description des effets de l'âge sur la latitude d'alimentation du Grand Albatros</i>	104
III.3. DISCUSSION	109
III.3.1. <i>Age et succès reproducteur chez le Grand Albatros</i>	109
III.3.2. <i>Modification des aires de pêche avec l'âge chez le Grand Albatros</i>	110
III.3.3. <i>Age et niveaux d'activité</i>	115
III.3.4. <i>Age et succès de pêche en mer</i>	116
III.3.5. <i>La performance de recherche alimentaire, un paramètre clé du vieillissement ?</i>	118
III.4. SYNTHÈSE, LIMITES, PERSPECTIVES.....	124
IV. AGE ET REPONSE A UN EVENEMENT 'STRESSANT' OU 'CONTRAIGNANT'	126
IV.1. PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS, MODELE ET QUESTIONS POSEES	126
IV.1.1. <i>Problématique et objectifs</i>	126
IV.1.2. <i>Questions posées</i>	127
IV.2. AGE ET REPONSE A UN STRESS AIGU.....	128
IV.2.1. <i>Introduction</i>	128
IV.2.2. <i>Une étude chez le Grand Albatros Article B</i>	130
IV.2.3. <i>Discussion</i>	148
IV.3. AGE ET EVENEMENT DE REPRODUCTION	151
IV.3.1. <i>Introduction</i>	151
IV.3.2. <i>Age, comportement de recherche alimentaire et statut de reproduction : une étude chez le Grand Albatros par la méthode isotopique</i>	153
IV.3.3. <i>Age, stress et reproduction, une étude chez le Grand Albatros</i>	158
IV.3.4. <i>Discussion</i>	185
IV.4. AGE ET REPONSE IMMUNITAIRE	187
IV.4.1. <i>Contexte et problématique</i>	187
IV.4.2. <i>Une étude chez le Pétrel des Neiges</i>	188
IV.4.3. <i>Discussion</i>	205
IV.5. SYNTHÈSE, LIMITES, PERSPECTIVES	206
V. AGE DES PARENTS, PHENOTYPE DU POUSSIN	208
V.1. PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS, MODELE ET QUESTIONS POSEES	208
V.1.1. <i>Problématique et objectifs</i>	208
V.1.2. <i>Modèle d'étude</i>	209
V.1.3. <i>Questions posées</i>	210
V.2. AGE DES PARENTS, CROISSANCE ET CORTICOSTERONE DU POUSSIN	211
V.2.1. <i>Pas d'impact de l'âge des parents sur la croissance des poussins</i>	211
V.2.2. <i>Pas d'impact de l'âge des parents sur la physiologie hormonale des poussins</i>	211
V.3. MISE EN EVIDENCE DU PHENOMENE DE CROISSANCE ACCELEREE ('CATCH-UP GROWTH') CHEZ LE PETREL DES NEIGES ET IMPLICATIONS POUR LA SENESCENCE.....	214
V.3.1. <i>Un retard à l'éclosion induit une croissance accélérée</i>	214
V.3.2. <i>Quels sont les liens entre le 'catch-up growth' et la sénescence ?</i>	217
V.4. SYNTHÈSE, LIMITES, PERSPECTIVES.....	218

Table des matières (suite)

VI. SYNTHÈSE GÉNÉRALE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES	220
VI.1. SYNTHÈSE DES RESULTATS OBTENUS AU COURS DE CETTE THESE.....	220
VI.2. CONCORDANCE DES RESULTATS AVEC LA THEORIE DU SOMA JETABLE ?	221
VI.2.1. <i>La théorie du soma jetable, les stratégies spécifiques et le « taux de vie »</i>	221
VI.2.2. <i>Concordance de nos résultats avec la théorie du soma jetable ?</i>	222
VI.2.3. <i>Conclusions et limites</i>	224
VI.3. DISCORDANCE DES RESULTATS AVEC L'UNE DES PREDICTIONS DE WILLIAMS (1966) ET LA THEORIE DE L'INVESTISSEMENT TERMINAL ?	225
VI.3.1. <i>Le Grand Albatros mâle semble réduire son investissement dans la reproduction en vieillissant</i>	225
VI.3.2. <i>Un question majeure dans la théorie de la sénescence : comment les organismes modulent-ils leur investissement dans la reproduction avec l'âge ?</i>	225
VI.3.3. <i>Les problèmes actuels relatifs à l'hypothèse de l'augmentation d'investissement dans la reproduction avec l'âge</i>	227
VI.3.4. <i>Interprétation de nos résultats au regard d'un nouveau cadre conceptuel</i>	229
VI.4. SEXE ET SENESCENCE : L'APPORT DE NOS RESULTATS A LA DESCRIPTION ET A LA COMPREHENSION DES DIFFERENCES SEXUELLES DANS LE VIEILLISSEMENT	231
VI.4.1. <i>Synthèse des différences observées entre mâles et femelles</i>	231
VI.4.2. <i>Importance des différences sexuelles dans le vieillissement au sein du règne animal</i>	235
VI.4.3. <i>Quelles sont les causes ultimes de la sénescence généralement plus rapide des mâles ?</i>	236
VI.4.4. <i>Différences mâles/femelles et sénescence : un lien proximal avec les stratégies d'acquisition des ressources (foraging) et/ou le dimorphisme sexuel ?</i>	238
VI.5. LIMITES DES APPROCHES EMPLOYEES DANS CETTE THESE	241
VI.5.1. <i>Les limites d'une approche transversale</i>	241
VI.5.2. <i>Les limites d'une approche corrélative</i>	245
VI.5.3. <i>Les limites d'une approche purement basée sur le paramètre âge</i>	245
VI.6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE LA THESE, QUESTIONS EN SUSPEND, PERSPECTIVES	246
VI.6.1. <i>Conclusions générales</i>	246
VI.6.2. <i>Questions en suspend</i>	247
VI.6.3. <i>Perspectives</i>	248
BIBLIOGRAPHIE	2510



Introduction

“It is necessary to bear in mind the laws of inheritance, as far as they are known. Two distinct elements are included under the term ‘inheritance’ - the transmission, and the ‘development’ [i.e. expression] of characters; but as these generally go together, the distinction is often overlooked. We see this distinction in those characters which are transmitted through the early years of life, but are expressed only at maturity or during old age...”

Charles Darwin, in The Descent Of Man (1871)

I. Introduction

I.1. Le contexte d'étude : sénescence, écologie, évolution et physiologie

I.1.1. Sénescence reproductive, sénescence « actuarielle »¹, sénescence somatique

La sénescence peut être définie comme le déclin des performances individuelles à partir d'un certain âge et/ou la détérioration progressive de l'organisme, qui conduit irréversiblement à la perte de fonction et à la mort (Medawar 1947, 1952; Williams 1966; Hamilton 1966; Kirkwood & Holliday 1979; Kirkwood & Austad 2000; Monaghan et al. 2008).

Historiquement, l'étude de la sénescence dans un contexte écologique a débuté par la mesure de la variation de la *survie* ou du *succès reproducteur* en fonction de l'âge à l'échelle des populations par des études transversales. Chez de nombreuses espèces captives ou sauvages, les performances de survie et/ou de la reproduction augmentent avec l'âge dans la première partie de la vie, se stabilisent, puis déclinent dans la dernière partie de la vie (pour revues : Clutton-Brock 1988; Newton 1989; Forslund & Pärt 1995).

Par exemple, chez le Grand Albatros *Diomedea exulans*, le succès reproducteur, c'est-à-dire la probabilité qu'un couple entamant une saison de reproduction arrive à mener à terme l'élevage d'un poussin, augmente progressivement et linéairement entre l'âge de première reproduction (8 ou 9 ans) et l'âge de environ 12 ans ; puis, il semble se stabiliser ou décliner faiblement progressivement entre l'âge de 12 ans et 25/30 ans, déclin qui s'accroît autour de l'âge de 25 ou 30 ans (Weimerskirch et al. 2005; Figure 1a). Un albatros âgé de 30 ans a typiquement 70% de chances de mener à terme sa reproduction une année donnée, contre 80% pour un individu âgé de 20 ans (Figure 1a). Parallèlement, la probabilité de survie d'un albatros diminue à partir de l'âge de 20 ans (Weimerskirch 1992, étude transversale).

On distingue classiquement la sénescence « actuarielle »¹ (déclin de la survie à partir d'un certain âge) et la sénescence reproductive (déclin de la performance de reproduction). Bien que leur existence dans la nature a été longtemps remise en cause (Williams 1957; Comfort 1979; Rose 1991; Williams & West 1992; Hayflick 2000; Kirkwood & Austad 2000), ces deux phénomènes ont été observés à l'échelle des populations depuis les années 1970 et cela dans un grand nombre

¹ Traduction du terme anglais *actuarial senescence* pour désigner le déclin de la probabilité de survie avec l'âge, encore peu usité en français.

d'espèces animales ayant des traits d'histoire de vie très diversifiés (pour revues : Partridge 2001; Bronikowski & Promislow 2005; voir aussi la synthèse bibliographique détaillée dans les tableaux 2 et 3, section I.3.2. et I.3.5.). On appelle sénescence somatique la détérioration progressive du soma avec l'âge (ce qui n'est pas nécessairement associé à un déclin de la *performance*, car nombre d'effets de la sénescence sont tout à fait neutres en termes de valeur sélective). Des corrélats de la sénescence somatique ont été décrits dans un grand nombre de traits et de taxons animaux (voir figure 1b, ci-dessous et le tableau 5, section I.5.1.)

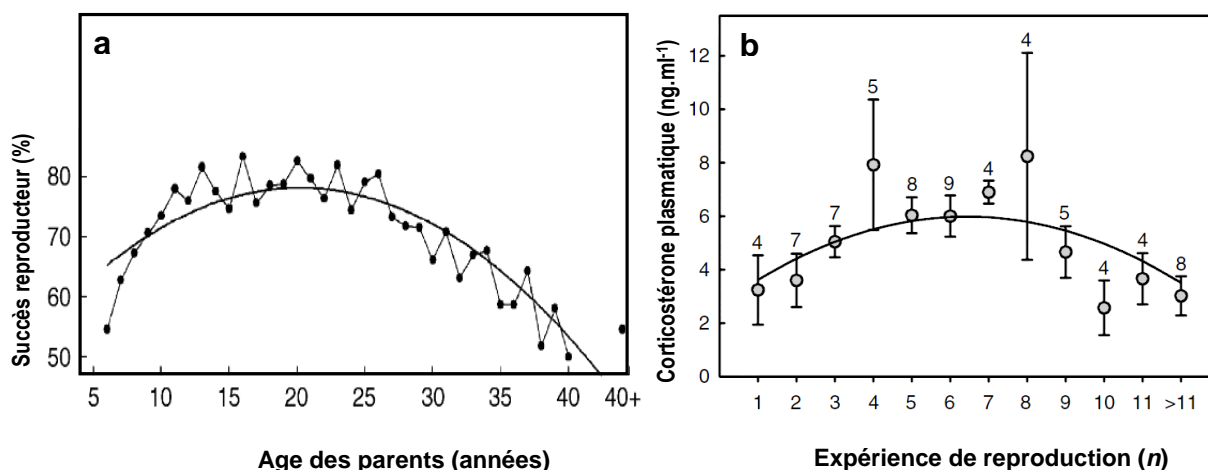


Fig. 1. Corrélat transversaux de la sénescence chez le Grand Albatros de Crozet. (a) Effets de l'âge sur le succès reproducteur. Le succès reproducteur est exprimé en pourcentage (par exemple, 50% signifie qu'un couple entamant une saison de reproduction a une chance sur deux de parvenir à élever un poussin). Reproduit de Weimerskirch et al. (2005). (b) Effets de l'expérience de reproduction (nombre de tentatives de reproduction au cours d'une vie) sur la concentration basale de corticostérone plasmatique (hormone du stress et du métabolisme énergétique). Reproduit de Angelier et al. (2006).

I.1.2. Les enjeux actuels dans la recherche sur la sénescence

Pendant de nombreuses années, à la suite de la formulation de la question « Pourquoi mourrons-nous ? » par Pearl en 1922, la recherche sur la sénescence s'est cantonnée à la détection du déclin de la survie par l'analyse des 'tables de survie' (*life tables*, *survival tables* ou *actuarial tables*) ou à la modélisation des courbes de mortalité en fonction de l'âge (voir, par exemple, la revue de Ricklefs, 2000, ou la discussion de Nussey et al. 2008). Il est intéressant de constater à quel point l'étude de la *mortalité*, de la *survie*, ou de la *longévité* a dominé la recherche sur le vieillissement pendant des décennies et que la course aux gènes de l'« immortalité » [les gènes dont les mutations induisent une modification de la longévité] domine encore aujourd'hui la gérontologie moléculaire.

Toutefois, la survie n'est qu'un des multiples composants de la *valeur sélective* (ou *fitness*), qui est la clé de voûte de la biologie évolutive. **Pour comprendre les forces qui régissent l'évolution des patrons de sénescence, de nombreux auteurs ont souligné l'importance de prendre en considération d'autres traits que la survie, en particulier ceux liés à la reproduction** (Monaghan et al. 2008), **à la physiologie du stress** (Liu & Mori 1999; Angelier et al. 2007b), **ou au comportement de recherche alimentaire** (MacNulty et al. 2009).

Depuis une quinzaine d'années, la Recherche sur la sénescence en écologie s'est largement diversifiée, s'intéressant notamment à la recherche de corrélats physiologiques et comportementaux de la sénescence (Figure 1b), à la comparaison des patrons de sénescence au sein des *phyla* ou entre les *phyla* (Ricklefs 1998; Jones et al. 2008), à l'analyse des trajectoires de vie individuelles, à la prise en compte de l'hétérogénéité individuelle (e.g. Loison et al. 1999; Ericsson et al. 2001; Weladji et al. 2002; Charmantier et al. 2006), au rôle crucial des compromis d'allocation de l'énergie dans le déterminisme des traits d'histoire de vie (Nussey et al. 2006; Reed et al. 2008; Péron et al. 2010), au rôle des télomères comme médiateur des compromis d'allocation de l'énergie (Monaghan & Haussmann 2006), aux influences de la variation environnementale dans l'évolution des patrons de sénescence (Monaghan et al. 2008), ou encore aux relations entre la sénescence et la sélection sexuelle (Bonduriansky et al. 2008; Nussey et al. 2009b ; voir partie VI.4).

L'extraordinaire diversité et la vivacité des recherches récentes sur la sénescence, son évolution et ses relations avec l'évolution des traits d'histoire de vie a déjà apporté des avancées considérables dans la compréhension de l'importance écologique et évolutive du phénomène de sénescence (e.g. Bryant & Reznick 2004; Charmantier et al. 2006; McCleery et al. 2008) .

I.1.3. A la recherche des facteurs proximaux de la sénescence en conditions naturelles

L'ensemble des études que nous venons de citer, aussi diversifiées soient-elles, tente de répondre à une simple question : pourquoi vieillissons-nous ? Quelles sont les « causes » du déclin de la reproduction et de la survie avec l'âge ? Il faut distinguer les **causes ultimes**, c'est-à-dire les causes évolutives du vieillissement (« comment la sélection naturelle a-t-elle permis l'émergence du phénomène de vieillissement et/ou pourquoi ne l'a-t-elle pas contre-sélectionnée ? ») et les **causes proximales**, c'est-à-dire les mécanismes physiologiques et/ou comportementaux qui expliquent, à l'échelle intra-individuelle, la perte de fonction avec l'âge qui conduit irréversiblement à la mort de l'organisme.

Les facteurs ultimes, c'est-à-dire les causes évolutives, influençant les patrons de variation avec l'âge de la survie et de la reproduction ont été largement discutés par la communauté scientifique (Medawar 1947, 1952; Williams 1966; Hamilton 1966; Kirkwood & Holliday 1979; Clutton-Brock 1988; Rose 1991; Partridge & Barton 1993; Gaillard et al. 1994; Forslund & Pärt 1995; Ricklefs 1998; Partridge & Mangel 1999; Kirkwood & Austad 2000; Sozou & Seymour 2004; Kirkwood 2005; Charmantier et al. 2006; Monaghan & Haussmann 2006; Monaghan et al. 2008; McCleery et al. 2008; Gaillard & Bonenfant 2008; Ricklefs 2008; McNamara et al. 2009).¹

Les causes proximales de la sénescence, quant à elles, ont suscité un intérêt extrêmement limité pendant les premières décennies du développement de la théorie de la sénescence, peut-être parce qu'elles étaient considérées comme une simple question de physiologie, sans lien avec la théorie de l'évolution. Comme l'ont souligné Monaghan et al. (2006) : « *Il fut un temps où, en écologie évolutive, on ne prêtait aucune importance aux processus intervenant à l'échelle mécanistique, mais, de nos jours, il est de plus en plus clair qu'il faut adjoindre l'étude des facteurs proximaux (qui nous informent sur les capacités et les contraintes) à l'étude de la fonction (qui nous informent sur les coûts et les bénéfices sur la valeur sélective) pour comprendre l'évolution des histoires de vie* ».

Bien que les mécanismes proximaux de la sénescence fassent l'objet d'études poussées depuis plus d'un demi-siècle chez l'Homme ou les animaux de laboratoire (Kirkwood & Austad 2000), ils demeurent encore aujourd'hui largement inconnus en milieu naturel.

Or, l'étude d'un nombre limité d'animaux de laboratoire ne permet pas d'expliquer l'extrême variation observée dans les taux de sénescence et les longévités des espèces au sein d'un phylum donné ou entre deux *phyla*, ni d'élucider comment les facteurs environnementaux et/ou les compromis d'allocation de l'énergie influencent l'évolution de la sénescence (Partridge & Gems 2006, 2007; Nussey et al. 2008). C'est pourquoi, poursuivent Monaghan et al. (2008) « *pour comprendre l'écologie évolutive de la sénescence, nous avons besoin de mener des recherches dans un plus large champ taxonomique, en incluant des études de terrain* »

¹ Afin de bien comprendre le cadre théorique sous-jacent à nos travaux empiriques, les différentes hypothèses et théories sur les causes ultimes de la sénescence seront développées en détail dans le sous-chapitre suivant.

I.1.4. Motivations et objectifs généraux de cette thèse

Cette thèse s'inscrit dans la volonté de répondre à ces deux grandes préoccupations actuelles dans la recherche sur la sénescence, à savoir : (i) le manque d'études sur les facteurs *proximaux* du vieillissement, (ii) la nécessité cruciale de conduire des études en conditions naturelles. Notre objectif est d'étudier les effets de l'âge sur différents traits phénotypiques susceptibles d'expliquer le déclin du succès reproducteur avec l'âge en conditions naturelles. En outre, la mise en place d'une démarche *pluridisciplinaire* sera l'une de nos lignes directrices.

Ce choix est justifié non seulement par la nature complexe et multifactorielle du phénomène de vieillissement, mais aussi par le récent plaidoyer selon lequel le vieillissement ne saurait se cantonner au seul examen de la survie (Nussey et al. 2008). Récemment, un appel a été lancé à la communauté des écologues et des gérontologues en faveur de l'examen simultané de multiples traits phénotypiques dans le but de mieux comprendre le phénomène de vieillissement (Nussey et al. 2008). En effet, les patrons de sénescence chez les animaux sauvages ne varient pas seulement entre les individus, populations ou espèces, il existe aussi des différences *entre différents traits phénotypiques* (Møller & De Lope 1999, Fig. 2; Bowen et al. 2006). L'examen d'un seul trait phénotypique, ou de deux paramètres relatifs à la même fonction, est susceptible de livrer une vision très restreinte de la variation phénotypique avec l'âge. Or, à l'exception d'une poignée d'études (Møller & De Lope 1999, Bowen et al. 2006, Weladji et al. 2009), les travaux actuellement disponibles portent sur un nombre limité de traits. Par exemple, aucune étude n'a simultanément examiné les effets de l'âge sur des traits phénotypiques liés au comportement, au succès reproducteur et à la physiologie *simultanément* sur les mêmes individus, ce à quoi nous nous proposons de participer.

Le point de départ de notre démarche est la volonté de mener à bien l'une des premières études *pluridisciplinaires* des patrons de variations avec l'âge en conditions naturelles, avec une attention toute particulière portée au comportement de recherche alimentaire (*foraging*), ainsi qu'à l'immunité, au stress oxydant et à la réponse au stress. Les objectifs détaillés seront présentés à la fin de cette première partie (section I.6).

I.1.5. Modèles d'étude et approche méthodologique : présentation générale

Nous avons choisi deux animaux qui sont considérés comme de bons modèles pour l'étude de la sénescence, deux oiseaux marins à grande durée de vie : le Grand Albatros *Diomedea exulans* (archipel de Crozet, Île de la Possession, Océan Austral) et le Pétrel des Neiges *Pagodroma nivea* (Terre Adélie, Antarctique). Ces deux espèces, qui partagent une extraordinaire longévité (plus de 50 ans), font l'objet d'études intensives depuis plus de 45 ans par le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. Au cours de cette thèse, elles seront étudiées en conditions naturelles par l'observation *in situ* du cycle reproducteur et du comportement alimentaire et par la réalisation de prélèvements sanguins visant à déterminer la réponse au stress et certains traits phénotypiques associés à l'immunité, aux taux hormonaux ou au stress oxydant. Nous formulerons les objectifs détaillés des travaux empiriques réalisés au cours de cette thèse à la fin de la première partie (on se reportera au paragraphe I.6), à l'issue de l'examen des grandes théories du vieillissement et des connaissances actuelles concernant les facteurs proximaux du vieillissement.

Du point de vue méthodologique, **nous serons limités par la difficulté d'observer et de manipuler sur le long terme le comportement et la physiologie des animaux en conditions naturelles. Notre approche sera donc principalement corrélative et purement transversale.** Il s'agira de mesurer la variation avec l'âge de paramètres phénotypiques associés à l'immunité, au stress oxydant, aux défenses antioxydantes, au comportement de recherche alimentaire et à la reproduction chez des individus de différents âges au cours d'une même saison d'étude (ces méthodes seront détaillées dans la deuxième partie). Nous sommes toutefois bien conscients des limites de l'approche transversale, notamment en ce qui concerne les problèmes liés à l'hétérogénéité individuelle et aux effets de cohortes (cf. Discussion, partie VI). Sur le plan historique, néanmoins, l'examen des corrélats proximaux liés à l'âge a bien servi de point de départ empirique à la mise en place et au développement d'approches longitudinales, en donnant par exemple des indications sur les traits phénotypiques susceptibles de varier à un niveau intra-individuel avec l'âge. L'étude de la physiologie de la sénescence et des effets de l'âge sur les comportements dans la nature constitue un domaine d'étude relativement jeune et nécessite encore le recueil d'informations par des méthodes transversales sur les variations des traits phénotypique avec l'âge à l'échelle populationnelle. Nous nous inscrivons dans une logique d'exploration des paramètres physiologiques et comportementaux susceptibles de varier avec l'âge dans les populations naturelles. Aussi, nous utiliserons parfois les termes de *vieillesse* et de *sénescence* dans un sens assez large, c'est-à-dire au sens de la variation d'un trait phénotypique dans le grand âge susceptible d'être associé à une baisse de performance.

I.2. Le cadre théorique : l'origine de la sénescence

Dans cette première partie, afin de poser le cadre théorique sous-jacent, nous répondrons aux questions suivantes : que sait-on aujourd'hui de l'origine évolutive de la sénescence ? La sénescence est-elle observable en milieu naturel ? Quel est l'apport des oiseaux marins à l'étude du vieillissement ? Après une synthèse bibliographique sur les causes dites « ultimes » (i.e. évolutives) de la sénescence, nous aborderons plus spécifiquement le problème des causes dites « proximales » (i.e. physiologiques et comportementales), lesquelles constitueront le fondement de notre approche empirique.

I.2.1. « Pourquoi vieillissons-nous ? »

L'idée que le vieillissement est inéluctable est si profondément ancrée dans notre propre conscience, que la possibilité d'une vie sans vieillissement, où la mortalité ne serait que le produit de facteurs extrinsèques (accidents, prédation) nous apparaît chimérique. Or, de nombreux organismes, tels que certaines souches bactériennes, ou l'hydre d'eau douce, un eucaryote pluricellulaire, ne présentent aucun signe apparent de vieillissement. De surcroît, certaines cellules cancéreuses ont un potentiel mitotique indéfini. Les cellules prélevées sur une métastase du cancer du col de l'utérus en 1951 sur la patiente Henrietta Lacks sont aujourd'hui d'un usage courant en laboratoire, où elles sont cultivées sous le nom de cellules de la lignée HeLa. Elles se divisent indéfiniment, alors que des cellules non cancéreuses mises en culture sont vouées à mourir par apoptose après un nombre relativement limité de mitoses (Hayflick 1965). Les cellules HeLa forment la première lignée cellulaire « immortelle » d'origine humaine jamais créée et démontrent que de simples mutations génétiques sont susceptibles de conférer, à un niveau cellulaire, des capacités accrues de résistance aux facteurs de mortalité intrinsèque. Même si la portée de ces observations à l'échelle des organismes demeure confuse, des approches modélisatrices ont démontré qu'il était possible d'envisager des systèmes biologiques possédant des trajectoires de vie dans lesquels la sénescence était indéfiniment reportée (e.g. Baudisch 2008).

Toutefois, les cas d'« immortalité » à l'échelle des organismes (au sens d'absence de manifestation détectable d'augmentation de la mortalité intrinsèque avec l'âge, c'est-à-dire de « sénescence négligeable » voire de « sénescence négative ») sont extrêmement rares et font l'objet de débats virulents (Comfort 1979; Strehler 1962; Finch et al. 1990; pour revue : Vaupel et al. 2004). On sait aujourd'hui que de très nombreux organismes présentent des signes manifestes de déclin de la survie avec l'âge (ce que nous détaillerons en section I.3.). Comment interpréter ce paradoxe apparent

(immortalité cellulaire possible vs. mortalité des organismes) ? Le vieillissement des organismes est-il *par essence* inéluctable, pour des raisons qu'il nous faut expliciter ? Le vieillissement a-t-il un *intérêt adaptatif* ? Avant même que ne soit posé et admis le cadre de réflexion darwinien, les biologistes du XVIII^{ème} siècle ont tenté d'expliquer le vieillissement en lui prêtant des vertus bénéfiques à l'échelle de la population. Telles sont les idées au cœur de la première théorie du vieillissement, que nous présentons ci-dessous pour son intérêt historique.

I.2.1.1. La première théorie du vieillissement

Au milieu du XIX^{ème} siècle, Alfred Russel Wallace fut le premier à formuler explicitement une « théorie du vieillissement », reprise quelques années plus tard par August Weismann, le fondateur de la théorie du plasma germinal, dans son ouvrage *Essays upon heredity and kindred biological problems* (1889). Selon ces deux auteurs, **le vieillissement existe car il accélère le renouvellement des générations et permet de « laisser la place aux jeunes » dans des conditions où les ressources sont limitées**. En se condamnant à mourir, les individus âgés aideraient les jeunes à survivre, parce qu'ils n'entreraient plus en compétition avec eux pour l'espace et/ou les ressources alimentaires. Le vieillissement serait donc la condition indispensable au renouvellement des générations, source de vigueur et de progrès. Ces idées, qui font appel à des notions vitalistes et finalistes, ont prévalu pendant plus d'un siècle, avant de tomber en désuétude. Lorsqu'on les reformule dans un cadre darwinien, ces idées font appel à des notions d'altruisme et/ou de sélection de groupe et ne résistent pas au problème des « tricheurs ». De plus, cette théorie présuppose l'existence du vieillissement et n'est donc pas à même d'en expliquer l'origine.

La théorie de Wallace est aujourd'hui unanimement rejetée. Du point de vue historique, il a fallu attendre l'avènement du cadre de pensée darwinien, et même néodarwinien, pour que soient conceptualisées les théories modernes du vieillissement.

I.2.1.2. Le paradoxe historique de Medawar

Comment expliquer le paradoxe apparent selon lequel la sélection naturelle, mécanisme maximisant la valeur sélective des individus, c'est-à-dire leur capacité à donner des descendants viables au cours de leur vie, n'a pas éliminé ou contre-sélectionné le vieillissement, qui pourtant limite la reproduction des individus ?

Pour un trait phénotypique ou génotypique donné, sous la condition qu'il soit variable et héritable, la sélection naturelle favorise les variants qui confèrent une meilleure valeur sélective à l'individu, c'est-à-dire une propension à augmenter son succès reproducteur par rapport à la moyenne de la population. Autrement dit, parmi l'ensemble des variants, un variant sera positivement sélectionné s'il est susceptible d'augmenter le nombre de descendants viables chez l'organisme qui le porte. Le critère du *nombre de descendants viables* est donc au cœur du mécanisme même du tri opéré par la sélection naturelle. Or, en limitant la durée de vie des individus, le vieillissement limite la durée de vie reproductive, donc le nombre de descendants viables potentiellement produits. Sur le plan théorique, la sélection naturelle devrait donc conduire à éliminer le vieillissement dans les populations, ce qui n'est pas le cas. Ce paradoxe majeur fut initialement formulé par Medawar (1952), dans son article « *An Unsolved Problem of Biology* ».

Une réponse simple et répandue est que la durée de vie des individus ne peut pas augmenter sous l'effet de la sélection naturelle car nous sommes tout simplement *contraints à mourir* par des limitations physiologiques et/ou génétiques, ou, plus largement, par une sorte de nécessité 'naturelle' dans la limitation de la durée de vie. Le vieillissement serait tout simplement biologiquement inéluctable, malgré l'existence de nombreux mécanismes cellulaires de réparation... Cette hypothèse, aux relents essentialistes, n'est pas sans rappeler le courant vitaliste initié par Bichat au XVIII^{ème} siècle, dont la maxime « *La vie c'est l'ensemble des mécanismes qui résiste à la mort* » a fait date en épistémologie. Dans la vision vitaliste, le vivant est un ensemble de mécanismes qui luttent perpétuellement contre la mort, laquelle est inévitable à la fois pour des raisons de 'résistance mécanique' et de nécessité intrinsèque au vivant. Ce courant de pensée est aujourd'hui profondément remis en cause, de par l'importance des mécanismes de mort cellulaire programmée, ou apoptose (Ameisen 1999). Ces mécanismes, découverts dans les années 1980, ont conduit Edgar Morin à parler du vieillissement comme une « déprogrammation programmée », soulignant l'importance du déterminisme génétique dans certains aspects de la sénescence. C'est d'ailleurs par l'étude d'une maladie génétique qu'un chercheur américain a ouvert la voie des théories modernes expliquant le vieillissement.

1.2.1.3. Vers une théorie évolutive du vieillissement : Haldane et la chorée de Huntington

En 1941, le biologiste américain John Haldane fit une remarque fondatrice pour la théorie de la sénescence. Sa réflexion se fondait sur les propriétés d'une maladie héréditaire, la chorée de Huntington. Cette maladie est due à une mutation dominante et entraîne chez l'Homme une

dégénérescence progressive du cerveau, puis la mort de l'individu. Or, la génétique des populations prévoit que de telles mutations dominantes à effet délétère, qui condamnent l'individu à mourir, sont fortement contre-sélectionnées et ne se maintiennent dans les populations qu'à des taux extrêmement faibles (i.e. uniquement entretenus par la pression de mutation). De fait, la plupart des maladies génétiques dominantes sont extrêmement rares dans les populations humaines. Prenons l'exemple du très médiatique syndrome de Hutchinson-Gilford, ou progeria. Cette maladie résulte d'une mutation dominante survenant de manière sporadique dans une cellule germinale paternelle. Il induit chez l'individu qui le porte un spectaculaire « vieillissement accéléré », avec notamment l'apparition dès 8 ans de syndromes dont souffrent habituellement les personnes de plus de 70 ans (rides, ostéoporose, ...). Les enfants atteints de progeria meurent tous avant l'âge de 15 ans. Cette maladie génétique est extrêmement rare, ne touchant qu'un cas sur quatre à huit millions de naissances.

Paradoxalement, la chorée de Huntington, qui condamne aussi les individus à mourir bien avant la longévité moyenne des individus, se maintient dans les populations humaines à des fréquences étonnamment élevées (un nouveau-né sur 10.000) et cela dans des contextes environnementaux très différents (Europe, Amérique, Australasie). Pourquoi n'est-elle pas contre-sélectionnée, c'est-à-dire maintenue à des taux extrêmement faibles comme la plupart des maladies délétères dominantes ? La première hypothèse est que la chorée de Huntington confère un avantage aux individus, mais tel n'est pas le cas. Haldane souligne avec raison que la chorée de Huntington ne se déclenche qu'à un âge avancé (35 à 45 ans), c'est-à-dire qu'elle résulte d'une mutation à effet(s) tardif(s). A cet âge, la plupart des porteurs de la maladie se sont déjà reproduits au moment où les symptômes apparaissent, transmettant ainsi leurs gènes à leurs descendants, dont la moitié a reçu le gène altéré et développera à son tour la maladie.

Telle est la première clé de la compréhension du vieillissement. Dans le cas du syndrome progeria, l'individu meurt avant l'âge de la maturité sexuelle et la mutation est rarissime. A l'inverse, bien qu'elle soit délétère, la mutation qui induit la chorée de Huntington ne peut pas être éliminée par sélection naturelle du fait de son caractère d'expression tardif qui permet aux individus porteurs de la transmettre.

Si nous étendons l'observation selon laquelle des mutations tardives, qui interviennent après la reproduction, ne peuvent tout simplement pas, ou peu, être influencées par la sélection naturelle, nous entrapercevons une origine possible au maintien de mutations ayant un effet négatif tardif sur la physiologie l'individu. Pour prendre un exemple simple, une mutation délétère s'exprimant après la ménopause humaine (comme une mutation induisant une dégradation du collagène dans la peau), bien que néfaste, ne sera pas ou peu contre-sélectionnée par la sélection naturelle car elle a déjà été transmise aux descendants au moment où elle s'exprime.

I.2.1.4. Trois grandes théories évolutives de l'origine du vieillissement

La grande découverte de Haldane, exposée dans le paragraphe précédent, est que **la sélection naturelle agit moins fortement sur une mutation à effet tardif que sur une mutation à effet constant. Autrement dit, comme l'a formulé Hamilton (1966), la force de sélection naturelle décroît inévitablement avec l'âge. Cette prédiction est d'une importance cruciale dans la théorie évolutive de la sénescence – bien qu'elle ait récemment été remise en cause par certaines études théoriques (Baudisch 2008)¹**. Sur le plan théorique, le vieillissement peut donc résulter de l'expression d'un certain nombre de gènes ayant des effets tardifs. Trois théories s'inspirent plus ou moins directement de ces conceptions. Elles essaient d'expliquer comment la sélection naturelle a pu retenir des mutations qui ont modelé des gènes capables d'écourter la vie des animaux. Leurs formulations se ressemblent, car elles font appel à des mutations agissant de manière variable suivant l'âge des individus. Ces trois théories sont résumées dans le tableau 1 et détaillées dans les sections suivantes.

I.2.2. La théorie de l'accumulation de mutations délétères

I.2.2.1. Définition

Si les individus meurent essentiellement de causes extrinsèques, la théorie prévoit que la force de sélection décline avec l'âge proportionnellement à la valeur reproductive résiduelle (*Fisher's reproductive value*, Fisher 1930, qui mesure la contribution d'un individu aux générations futures). Autrement dit, parce que le nombre de descendants qu'ils peuvent engendrer diminue constamment, la théorie prévoit que sélection devrait agir sur les individus avec une force décroissante au fur et à mesure qu'ils vieillissent (Hamilton 1966, Williams 1966). Dans ce contexte, **les mutations ayant des effets négatifs qui ne s'expriment qu'à partir d'un certain âge ne peuvent pas être contre-sélectionnées et, au fil des générations, elles s'accumulent irrémédiablement dans le génome (Haldane 1941; Medawar 1946; Medawar 1952) et sont susceptibles d'engendrer le déclin du succès reproducteur et la survie des individus avec l'âge.**

¹ Chez une espèce où la taille corporelle ou la fécondité augmente régulièrement avec l'âge tout au long de la vie, il est possible d'obtenir des trajectoires de vie où la sénescence est indéfiniment reportée.

Tableau 1. Les trois grandes théories évolutives de la sénescence. Ces théories visent à expliquer les causes *ultimes* (i.e. évolutives) de la sénescence, par opposition aux causes *proximales* (voir tableau 4).

Théorie	Auteurs	Enoncés	Références
Théorie de l'accumulation des mutations délétères <i>(deleterious mutation accumulation)</i>	Haldane, J.B.S. Medawar, P.B.	Le vieillissement est dû à l'accumulation de certaines mutations dans le génome qui ont un effet délétère <i>tardif</i> . Comme elles s'expriment tardivement (i.e. après l'âge de la première reproduction), elles sont transmises aux descendants sans qu'elles puissent être contre-sélectionnées efficacement. Elles s'accumulent dans le génome au fil des générations en échappant à la sélection naturelle et sont responsables de la détérioration progressive des organismes au fil des générations.	Haldane 1941 Medawar 1946 Medawar 1952
Théorie de la pléiotropie antagoniste <i>(antagonistic pleiotropy theory)</i>	Williams, G.C.	Le vieillissement est dû à l'accumulation de certaines mutations dans le génome qui ont un effet délétère tardif, comme dans la théorie précédente. Mais celles-ci sont <i>sélectionnées positivement</i> parce qu'elles ont un effet positif sur la valeur sélective dans la première partie de la vie. Le vieillissement résulte donc de la sélection positive de mutations bénéfiques aux jeunes et aux jeunes adultes, mais délétères dans le vieil âge (mutations pléiotropiques à effets antagonistes en fonction de l'âge).	Williams 1957
Théorie du 'soma jetable' (Traduction de l'expression historique <i>disposable soma theory</i> , le <i>soma</i> désignant le corps de l'individu à l'exception des cellules germinales...)	Kirkwood, T.B.L.	Etant donné que (i) le métabolisme oxydatif provoque des dégâts métaboliques irréversibles qui s'accumulent au fil des années, (ii) que les mécanismes de réparation sont coûteux pour l'organisme, (iii) que l'énergie dont dispose l'organisme est limitée, (iv) que l'organisme doit faire des compromis d'allocation de l'énergie entre l'entretien des cellules, tissus ou organes (<i>maintenance somatique</i>) et <i>la reproduction</i> , la théorie du soma jetable prédit qu'il est plus optimal de sacrifier une partie de la réparation au profit de la reproduction (c'est-à-dire de la transmission des gènes) afin de maximiser le succès reproducteur total. L'entretien indéfini du <i>soma</i> devient trop coûteux à partir d'un certain âge, il est plus optimale de le « sacrifier » pour se reproduire.	Kirkwood & Holliday 1979 Kirkwood & Austad 2000 Kirkwood 2002

Sur le plan théorique, la force de cette théorie est qu'elle permet de démontrer que même une population supposée immortelle, dont les organismes ne subiraient initialement aucun effet de l'âge, serait condamnée à évoluer progressivement vers une situation de mortalité au fil des générations : en effet, si l'on suppose (i) une pression constante de mutation engendrant des gènes à effets tardifs (dont l'existence est démontrée par exemple par l'existence de mutations dominantes à effets délétères), (ii) un effectif limité de la population (ce qui est le cas de toute population naturelle, du fait des ressources limitées), (iii) une source de mortalité extrinsèque, alors, au fil des générations, des individus avec des « gènes de vieillissement » apparaissent au hasard parmi les individus immortels. Comme ils ont la même valeur sélective que les individus immortels à l'âge de leur(s) premier(s) évènement(s) reproductif(s), leurs gènes ne sont pas contre-sélectionnés et la dérive permet leur propagation dans la population. Si on suppose l'existence d'une seule combinaison de mutations pour laquelle le phénotype « immortel » devient intrinsèquement « mortel », alors, l'inévitable accumulation de mutations engendre cette combinaison en un temps fini. Si l'on suppose enfin une mortalité extrinsèque constante, tout individu immortel disparaîtra de la population en un temps fini et sera remplacé par un « mortel ». On peut prédire que l'épuisement du phénotype « immortel » est inévitable, au profit du phénotype « vieillissant, mortel ».

1.2.2.2. Preuves empiriques de la théorie d'accumulation des mutations délétères

La compréhension du phénomène de sénescence et le test des grandes théories évolutives de la sénescence passe par la compréhension de ses fondements génétiques. La recherche en génétique du vieillissement s'est initialement essentiellement concentrée sur la recherche des « gènes du vieillissement », ou gérontogènes, susceptibles de valider empiriquement la théorie d'accumulation des mutations délétères. Ce sont les gènes qui, mutés, allongent ou raccourcissent significativement la durée de vie des individus, ou tout autre trait phénotypique en lien avec la sénescence.

La théorie d'accumulation des mutations délétères a inspiré de nombreuses expériences, presque exclusivement menées sur des modèles de laboratoire, tels que la Drosophile *Drosophila melanogaster*, le nématode *Caenorhabditis elegans*, la souris *Mus musculus* ou encore la levure de boulanger *Saccharomyces cerevisiae*. Dans les années 1990, l'application des méthodes de mutagenèse aléatoire ou dirigée a engendré la production de spectaculaires publications, touchant de près ou de loin le mythe de l'immortalité, via la découverte de mutations induisant une vie prolongée parfois de 50% chez les organismes de laboratoire (Kenyon et al. 1993; Nemoto & Finkel 2004).

L'une des principales implications de la théorie d'accumulation est l'effet additif de nombreux gènes sur la détermination de la durée de la vie. Cette prédiction a par exemple été vérifiée chez le nématode *Caenorhabditis elegans* par l'analyse détaillée du génome et la recherche des gérontogènes. Chez cette espèce, plusieurs centaines de gènes semblent impliqués dans le déterminisme de la longévité. Ils ont des fonctions extrêmement multiples (croissance des larves, métabolisme cellulaire, métabolisme oxydatif, protection contre les UVs, facteurs de transcriptions, enzymes, récepteurs à insuline, etc.), ce qui suggère que c'est l'ensemble du génome qui est impliqué dans le déterminisme de la longévité et que les mutations influençant la sénescence s'accumulent dans toutes les parties du génome. Cela va pleinement dans le sens de la théorie d'accumulation des mutations délétères (Johnson & Sinclair 1999; Guarente & Kenyon 2000). Toutefois, la portée de ces découvertes reste discutable dans le cadre de la compréhension de l'origine et de l'évolution de la sénescence, en particulier en conditions naturelles.

1.2.2.3. Critiques et limites de la théorie

La théorie de l'accumulation de mutations délétères s'appuie sur l'idée que la force de la sélection naturelle serait trop « faible » pour éliminer les mutations à effet tardif délétère, ce qui est une hypothèse forte et qui ne s'applique vraisemblablement pas à toutes les mutations impliquées dans le vieillissement. En outre, alors que la théorie repose sur la distinction entre la mortalité extrinsèque et la mortalité intrinsèque, il est en pratique extrêmement difficile de discriminer ces deux causes de mortalités dans la nature (Williams & Day 2003; Williams et al. 2006). Le fondement même de cette distinction est actuellement remis en cause. En effet, les mortalités extrinsèque et intrinsèque sont susceptibles d'interagir : par exemple, le taux de prédation ou l'incidence des maladies (facteurs de mortalité extrinsèque) sont tous deux susceptibles d'augmenter avec l'âge, c'est-à-dire à l'approche de la mort (mortalité « intrinsèque ») (Coulson & Fairweather 2001; Festa-Bianchet et al. 2006).

1.2.3. La théorie de la pléiotropie antagoniste

1.2.3.1. Définition

Williams (1957) fut le premier à formuler la théorie des *mutations pléiotropiques antagonistes*, qui peut être considérée comme un raffinement de la théorie de Medawar. En génétique, le terme de pléiotropie est employé pour désigner l'action des gènes qui ont des effets multiples (par exemple, le

gène de protéine p53 qui intervient dans la régulation des tumeurs, dans la croissance cellulaire et dans de multiples autres fonctions cellulaires). **Williams suggère l'existence de gènes pléiotropiques dont les différents s'exprimeraient à différents moments de la vie de l'individu. Des gènes à effets délétères dans le vieil âge pourraient alors être positivement sélectionnés à cause de leur contribution positive à la survie ou à la fécondité dans le jeune âge (Williams 1957). La sénescence serait ainsi la conséquence d'une sélection de facteurs génétiques favorisant la reproduction ou la survie dans la première partie de la vie, mais qui auraient des effets négatifs tardivement.** Ces derniers effets ne peuvent pas être contre-sélectionnés s'ils s'expriment après l'âge de la reproduction.

1.2.3.2. Preuves empiriques de la théorie de la pléiotropie des gènes antagonistes

a. Au laboratoire. L'examen détaillé des fonctions des gérontogènes chez les animaux de laboratoire révèle l'existence de nombreux gènes qui agissent conformément à ce que prévoit la théorie de la pléiotropie antagoniste. Par exemple, la mutation du gène de la protéine p53, un suppresseur de tumeur majeur chez les vertébrés, augmente considérablement la longévité de la souris. Son action a un effet très favorable sur la survie des jeunes individus, car il limite la prolifération des cellules cancéreuses, mais son action devient défavorable aux individus âgés, car elle limite le renouvellement de certaines cellules souches qui seraient nécessaires à la réparation des tissus endommagés. De nombreuses mutations qui ralentissent la sénescence ont aussi des conséquences néfastes sur le début de la vie. De nombreux gènes limitant la sénescence métabolique chez la drosophile (gènes *inr* et *chico/irs*) prolongent la durée de vie des individus en contrôlant la croissance, mais impliquent une diminution de la fécondité. Chez le nématode *C. elegans*, les gènes qui contrôlent le fonctionnement de la chaîne respiratoire (famille *isp1*) prolongent la vie des individus mais limitent la croissance dans le jeune âge (Johnson & Sinclair 1999; Guarente & Kenyon 2000). **L'étude des animaux de laboratoire a démontré que beaucoup de gérontogènes se comportent comme le prévoit la théorie des mutations pléiotropes à effets antagonistes.** Aujourd'hui, un certain consensus se dégage donc en faveur de la théorie de la pléiotropie des gènes antagonistes, du moins pour expliquer les fondements génétiques de la longévité.

Parallèlement à la recherche des gérontogènes, la recherche sur la sénescence s'est appuyée sur l'utilisation de la sélection artificielle et de la génétique quantitative pour tenter de valider l'une ou l'autre des théories évolutives de la sénescence (Rose 1984; Charlesworth & Hughes 1996). L'étude des bases génétiques du vieillissement par sélection artificielle ou génétique quantitative a d'abord été conduite chez les animaux de laboratoire, en particulier chez les invertébrés tels la Drosophile et le

nématode *C. elegans* (Charlesworth & Hughes 1996; Hughes et al. 2002; Snoke & Promislow 2003; Hughes & Reynolds 2005; Wilson et al. 2006) et a démontré l'existence de très nombreux patrons de l'âge compatibles avec la théorie de la pléiotropie des gènes antagonistes (Rose & Charlesworth 1980; Rose 1984; Charlesworth & Hughes 1996; Snoke & Promislow 2003), bien que la frontière entre les deux théories « génétiques » du vieillissement soit ténue.

b. En conditions naturelles ou semi-naturelles. Ce n'est que récemment que de la théorie de la pléiotropie des gènes antagonistes a reçu des validations empiriques dans les populations de vertébrés sauvages. En étudiant les populations de Cygne tuberculé *Cygnus olor*, Charmantier et al. (2006) ont montré un lien entre l'âge à la première reproduction (qui témoigne de l'investissement parental dans la première partie de la vie) et l'âge à la dernière reproduction (lié à l'expression de la sénescence). Ces deux traits sont en effet positivement corrélés, c'est-à-dire que les individus commençant à se reproduire jeunes cessent de se reproduire plus tôt dans la vie que des individus ayant commencé à se reproduire tardivement (Charmantier et al. 2006). Cela correspond à l'une des prédictions de la théorie de la pléiotropie antagoniste, selon laquelle une augmentation de performance au début de la vie devrait se traduire par un déclin plus rapide en fin de vie. Mais y-t-il un soubassement génétique à ce compromis ? Oui, car l'analyse multivariée et longitudinale de la co-variation entre l'âge de première reproduction et l'âge de dernière reproduction chez le Cygne tuberculé révèle que ces deux traits ont une importante variance génétique additive (c'est-à-dire qu'ils sont susceptibles d'être héréditaires) et qu'ils présentent de fortes variations interindividuelles (Charmantier et al. 2006). En d'autres mots, ces deux traits sont susceptibles d'être soumis à sélection naturelle et fournissent un support empirique à la théorie de la pléiotropie antagoniste.

Similairement, Nussey et al. (2008) ont détecté une co-variation négative entre la fécondité dans la première partie de la vie et la performance maternelle (mesurée par le poids des jeunes à la naissance) dans la fin de vie chez le Cerf élaphe, avec une variance génétique importante pour ces deux paramètres, fournissant ainsi une nouvelle preuve en faveur de la pléiotropie antagoniste en conditions naturelles.

Au cours de cette thèse, nous n'étudierons ni les fondements génétiques de la longévité des oiseaux marins (recherche des gérontogènes), ni l'héritabilité des traits d'histoire de vie reliés à la sénescence. Nos études étant purement transversales, nous n'aurons pas la liberté d'appliquer les méthodes de la génétique quantitative à nos jeux de données (ce point, critiquable, sera discuté en partie VI).

I.2.4. La théorie du 'soma jetable' (*disposable soma theory*)

La troisième théorie de la sénescence fut développée par Kirkwood (Kirkwood & Holliday 1979; Kirkwood & Austad 2000; Kirkwood 2002). La théorie du soma jetable (*disposable soma theory*) examine l'évolution du *soma*, c'est-à-dire du corps de l'individu à l'exception des cellules germinales, par opposition au *germen* (cellules reproductrices et, par extension, les générations futures). Cette théorie est basée sur la place centrale que prennent les *compromis d'allocation de l'énergie* dans l'évolution des *traits d'histoire de vie des espèces* (e.g. Stearns 1992) et nous devons au préalable nous arrêter sur ces différents concepts pour assimiler cette théorie qui sera plusieurs fois évoquée dans la discussion de cette thèse.

I.2.4.1. La théorie des traits d'histoire de vie et les compromis d'allocation de l'énergie

On appelle « traits d'histoire de vie » l'ensemble des caractères impliqués dans la reproduction et la survie des organismes, c'est-à-dire l'ensemble des paramètres impliqués dans le cycle de vie d'une espèce (par exemple : la fréquence des événements de reproduction, la taille de la couvée, le nombre moyen de descendants qui survivent, etc.). On établit une dichotomie entre les traits impliqués dans la reproduction (transmission des gènes) et les traits impliqués dans la maintenance et la survie de l'organisme (mécanismes de réparations cellulaires, mécanismes de fuite, etc.). On introduit ensuite l'idée que chacun de ces traits d'histoire de vie est coûteux (*dépense énergétique accrue* pour l'organisme).

Un organisme dispose d'une quantité limitée d'énergie qu'il extrait de son environnement grâce aux comportements de recherche alimentaire (en anglais *foraging*). L'individu alloue cette énergie à différentes activités : reproduction, survie (entretien, maintenance somatique) et croissance. **La théorie des traits d'histoire de vie prédit qu'au cours de leur vie, les organismes répartissent leur énergie disponible entre ces différentes tâches de manière à optimiser leur valeur sélective, c'est-à-dire leur capacité à transmettre leur patrimoine génétique aux générations futures (Stearns 1992; Roff 1992).**

Lors de la reproduction par exemple, l'individu doit prendre un certain nombre de décisions dans la répartition des ressources dont il dispose, afin d'allouer de manière optimale l'énergie disponible entre sa reproduction (investissement parental (Clutton-Brock 1991) et sa capacité immédiate à survivre, qui lui permettra, en cas d'abandon de la reproduction, de tenter des événements reproducteurs ultérieurs (et d'augmenter ainsi sa valeur reproductive résiduelle (Williams 1966;

Reznick 1985). Autrement dit, **comme l'énergie disponible dans le milieu est par essence limitée et que les mécanismes physiologiques sont coûteux, l'organisme doit faire des compromis d'allocation de l'énergie entre la reproduction et la survie tout au long de sa vie.** Il faut bien comprendre que, dans le cadre néodarwinien qui est le nôtre, la théorie des traits d'histoire de vie n'est pas finaliste : lorsque nous disons que l'organisme 'doit faire des compromis', cela ne veut pas dire qu'il a 'conscience' qu'une limitation énergétique le contraint à faire des compromis et à 'prendre des décisions', cela veut simplement dire que la sélection naturelle a favorisé l'émergence dans les populations de traits physiologiques qui induisent au niveau individuel des prises de décision maximisant le succès reproducteur total de l'individu. (i.e. le nombre de descendants viables produits sur toute la durée de vie).

I.2.4.2. La théorie du soma jetable

Hamilton (1966) suggère que, dans toute population structurée en âge, la sénescence est la conséquence inévitable de l'accumulation des événements reproductifs qui doivent conduire à une diminution de la valeur sélective avec l'âge au travers de mutations ne s'exprimant qu'au-delà d'un certain âge. A partir de ce concept, Kirkwood and Holliday (1979), ont fourni un cadre théorique ancrée dans la théorie des traits d'histoire de vie, faisant appel à la notion de compromis d'allocation de l'énergie et au concept du *coût de la reproduction*.

La théorie du soma jetable se base sur plusieurs observations : (i) au cours de la vie de l'individu, le métabolisme cellulaire et tissulaire engendre naturellement des dégâts irréversibles, notamment des dégâts oxydatifs¹, tant au niveau de l'ADN, que des protéines ou des lipides cellulaires et extracellulaires ; (ii) l'organisme dispose de mécanismes de défense contre ces dégâts, tels que des mécanismes de réparation d'ADN, des enzymes, des mécanismes d'éliminations des déchets toxiques, mais ces mécanismes sont tous très *coûteux* sur le plan énergétique ; (iii) lors d'un épisode de reproduction, lui-même extrêmement coûteux, le métabolisme augmente significativement et engendre un surcroît de dommages (concept du coût de la reproduction) qui s'accumulent avec l'âge (Westendorp & Kirkwood 1998; Sgro & Partridge 1999).

Compte tenu des mécanismes d'allocation exposés ci-dessus, **un organisme ne peut pas à la fois investir à un niveau optimal dans la réparation de son organisme (maintenance somatique) et dans la reproduction, il doit donc faire des compromis entre la reproduction (transmission des gènes) et l'accumulation de dégâts métaboliques qui compromettent sa santé et sa longévité.**

¹ Dégâts oxydatifs : dégâts chimiques liés à l'action des produits du métabolisme de l'oxygène. Voir la section I.4.2. pour une présentation détaillée de ces mécanismes et leur importance dans le vieillissement.

Autrement dit, le déclin du fonctionnement des organismes, c'est-à-dire le vieillissement physiologique, serait le résultat (i) de l'accumulation progressive de dommages tissulaires, cellulaires et moléculaires dus au métabolisme oxydatif ; (ii) et du fait que l'organisme, bien qu'il dispose de mécanismes de réparation souvent très efficaces, ne peut pas allouer toute son énergie à la mise en œuvre de ses mécanismes lors des épisodes de forte demande énergétique, tels la période de croissance ou les événements de reproduction.

La théorie du soma jetable, centrée sur les conflits d'allocation de l'énergie, peut être vue comme une version « phénotypique » de la théorie d'accumulation des mutations antagonistes de Williams. Simplement, elle s'articule autour des conséquences de l'allocation différentielle de l'énergie sur le métabolisme à différents âges, plutôt que sur les conséquences de l'expression de gènes à effets antagonistes à différents âges.

1.2.4.3. Preuves empiriques de la théorie du soma jetable

L'une des prédictions de la théorie du soma jetable est que les organismes font des compromis entre la reproduction et la longévité au cours de leur vie, autrement dit que l'investissement dans la reproduction dans la première partie de la vie a des répercussions sur la longévité. Cette prédiction a trouvé de nombreuses validations empiriques. C'est tout d'abord chez les animaux de laboratoire que l'existence d'un compromis entre la longévité et la reproduction a été démontrée. Par exemple, chez *C. elegans*, les individus normaux, qui pondent près de 300 œufs, vivent en moyenne 20 jours, mais les mutants qui vivent 40 jours ne pondent que 200 à 250 œufs. Par la suite, de nombreuses études *in natura* ont en effet démontré que l'investissement dans la reproduction au début de la vie reproductive a des impacts négatifs sur la fin de vie (Gustafsson & Pärt 1990; Orell & Belda 2002; Reid et al. 2003; Carranza et al. 2004; Pettay et al. 2005; Charmantier et al. 2006; Nussey et al. 2006; Reed et al. 2008; Monaghan et al. 2008; Hamel et al. 2010).

Un grand nombre d'études ont démontré qu'un délai dans le démarrage de la reproduction réduit le taux de sénescence (e.g. Gustafsson & Pärt 1990; Partridge & Mangel 1999; Orell & Belda 2002). Par exemple, chez la Mésange Boréale *Parus montanus*, les femelles qui sautent un ou plusieurs événements de reproduction dans la première partie de la vie ont une probabilité plus élevée de survivre au-delà de 5 années (Orell & Belda 2002). Une augmentation de l'investissement parental dans la première partie de la vie semble se répercuter par une diminution de la longévité¹. Un autre

¹ Il s'agit bien d'un coût de la reproduction qui s'exprime à long terme car un événement de reproduction n'affecte pas la probabilité de survie l'année suivante chez cette espèce.

exemple, plus spectaculaire, de compromis entre la longévité et la reproduction provient de l'étude des populations humaines préindustrielles : l'étude des arbres généalogiques a démontré que la longévité humaine était inversement corrélée à l'âge de première reproduction (Pettay et al. 2005). Autrement dit des femmes se reproduisant plus vite ont plus de chances de mourir jeunes.

D'autres paramètres peuvent entrer en jeu, comme le nombre de descendants produits ou l'âge de première reproduction. Chez le Guillemot de Troil *Uria aalge*, le rythme de la sénescence est inversement proportionnel au nombre de descendants produits dans la première partie de la vie (Reed et al. 2008). De même, chez le Cerf Elaphe *Cervus elaphus*, le taux de sénescence chez les femelles augmente avec la fécondité dans la première partie de la vie (Nussey et al. 2006). Enfin, chez le Cygne tuberculé *Cygnus olor*, l'analyse multivariée de la co-variation entre l'âge de première reproduction et l'âge de dernière reproduction a révélé que ces deux traits étaient positivement corrélés, c'est-à-dire que les individus commençant à se reproduire jeunes cessent de se reproduire plus tôt dans la vie que des individus ayant commencé à se reproduire tardivement (Charmantier et al. 2006).

De façon plus générale, **la recherche en écologie évolutive a souligné l'influence cruciale des conditions expérimentées par les individus lors de la première partie de la vie sur la détermination des trajectoires de vie** (e.g. Charmantier et al. 2006; Criscuolo et al. 2008; Péron et al. 2010). Par exemple, la vitesse de croissance a des répercussions spectaculaires sur la longévité et la performance en fin de vie (Metcalfé & Monaghan 2001; 2003). Récemment, l'analyse comparative de jeux de données longitudinaux obtenus chez 72 espèces d'oiseaux et de mammifères a démontré que la performance individuelle durant la première partie de la vie détermine en partie les patrons de sénescence dans un grand nombre de *phyla*. En effet, un indice combinant la fécondité, l'âge à la première reproduction et la survie pendant la période d'immaturation détermine une grande partie de la variance observée dans l'âge auquel la probabilité de survie commence à décliner (Péron et al. 2010). Cela souligne **le rôle majeur des compromis d'allocation et de la co-variation des traits d'histoire de vie dans le déterminisme de la sénescence.**

1.2.4.4. Critiques et limites de la théorie du soma jetable

De nos jours, la théorie du soma jetable rencontre un succès important et croissant en écologie. **La force de la théorie du soma jetable est de conceptualiser l'existence de plusieurs *stratégies de compromis* entre l'âge et la reproduction en fonction du milieu de vie, à même d'expliquer l'extrême diversité des patrons de vieillissement et de longévité entre les espèces.**

Toutefois, les bases mécanistiques de ce compromis (composantes génétiques, influences environnementales, ...) sont encore méconnues. Il semble qu'il existe une base génétique à cette influence de l'investissement précoce sur la fin de la vie, comme le démontrent certaines études de génétique quantitative : chez le Cygne tuberculé *Cygnus olor*, l'âge de première reproduction et l'âge de dernière reproduction ont une variance génétique additive (Charmantier et al. 2006), mais de telles études sont encore très rares.

De plus, de nombreuses études ont échoué à établir des liens entre l'investissement dans la reproduction et la sénescence, ou, au contraire, ont trouvé des corrélations positives, contradictoires à la théorie (pour revue : Nussey et al. 2006). Il existe donc de nombreux contre-exemple à la théorie du soma jetable et une forte variabilité dans les patrons de co-variation, en lien avec les influences environnementales. Comment expliquer une telle diversité ? Récemment, Hamel et al. (2010) ont établi un lien entre les histoires de vie, la longévité et les différentes composantes du coût de la reproduction (coût de la reproduction sur la survie future, ou coût de la reproduction sur la reproduction future), qui pourrait expliquer la diversité des patrons observés.

Des critiques ont également été formulées à l'encontre des méthodes d'analyse utilisées dans la recherche des compromis entre le début et la fin de vie. L'hétérogénéité individuelle et les variations environnementales sont rarement prises en compte, bien qu'elles soient susceptibles de masquer ou de simuler des patrons de compromis dans des analyses transversales. La présence dans les jeux de données d'individus de bonne qualité phénotypique peut en effet induire, à l'échelle de la population, une co-variation artéfactuelle de certains traits entre le début de la vie et la fin de vie (Nussey et al. 2008).

I.2.4. Synthèse : les facteurs ultimes du vieillissement

Nous avons donc trois explications différentes pour expliquer le « paradoxe » selon lequel la sélection naturelle, mécanisme maximisant la valeur sélective des individus, n'a pas éliminé le vieillissement, ou sénescence, qui pourtant limite le succès reproducteur des individus en limitant le nombre total de leurs descendants (tableau 1).

La théorie d'accumulation des mutations délétères (Haldane 1941 ; Medawar 1946; Medawar 1952) suggère que la force de sélection décroît avec l'âge et ne permet plus d'éliminer des gènes à expression tardive. La théorie de la pléiotropie des gènes antagonistes (Williams 1957) suggère que la sénescence est la conséquence de la sélection de mutations qui ont un effet positif sur le jeune âge (croissance, reproduction, survie immédiate) mais qui ont un effet négatif plus tardivement dans la vie de l'individu. La théorie du soma jetable (Kirkwood & Holliday 1979; Kirkwood & Austad 2000; Kirkwood 2002) suggère que, étant donné que les dommages du métabolisme, en particulier les dommages oxydatifs, sont inévitables, la sénescence est le fruit de l'investissement différentiel de l'énergie disponible entre les mécanismes de réparation de l'organisme et les mécanismes dans l'investissement dans la reproduction, via des compromis d'allocation de l'énergie. Ces trois grands processus évolutifs ne sont pas mutuellement exclusifs et pourraient jouer un rôle plus ou moins important selon le taxon considéré.

Il faut souligner que **les théories qui expliquent l'existence et le maintien de la sénescence dans un contexte de sélection naturelle reposent sur l'idée implicite qu'il existe une *variation génétique* dans les populations face au vieillissement, c'est-à-dire qu'il existe une *interaction génotype x âge* influençant la valeur sélective des individus.** Ce n'est que relativement récemment que l'existence d'une telle base génétique au vieillissement a été investiguée et démontrée dans la Nature (Gaillard & Bonenfant 2008; Wilson et al. 2008). En appliquant les outils de la génétique quantitative à des populations sauvages d'ongulés, Wilson et al. (2008) ont en effet démontré que des différences génétiques entre les individus induisaient une variation dans les taux de vieillissement (*rate of aging*) et que la variance génétique additive de la valeur sélective augmentait avec l'âge, comme le prévoit la théorie de la sénescence. Plus précisément, en utilisant une mesure de la valeur sélective annuelle des individus qui combine la survie et la reproduction, à savoir la contribution relative annuelle des individus à la croissance de la population, ces auteurs ont démontré que la variance génétique additive de cette contribution était plus importante dans les classes d'âges élevées, établissant le lien entre la théorie et les études empiriques de la sénescence.

I.3. Etudier la sénescence en milieu naturel

Comment observer et comprendre un phénomène biologique ? La majorité des théories biologiques sont nées de l'observation des espèces *in natura*, puis de l'expérimentation en conditions contrôlées afin de décomposer les processus en fixant tel(s) ou tel(s) paramètres. L'étude de la sénescence a pris un tout autre chemin, car elle a commencé par l'étude d'animaux de laboratoire – probablement à cause de la grande difficulté d'observer rigoureusement un processus aussi lent que le vieillissement dans les populations naturelles. Or, comme l'ont écrit Monaghan et al. (2008), « *la Recherche sur la sénescence s'est essentiellement concentrée sur les humains et un nombre restreint d'organismes modèles en laboratoire. Pour comprendre l'écologie évolutive de la sénescence, nous avons besoin de mener des recherches dans un plus large champ taxonomique, en incluant des études de terrain.* »

I.3.1. La sénescence est-elle observable en milieu naturel ?

Lors de son célèbre voyage dans l'archipel des Galápagos, Darwin a non seulement observé les adaptations morphologiques des pinsons, il s'est aussi intéressé à la longévité des tortues. En s'interrogeant sur l'origine de leur mortalité, il conclut : « *Les vieilles tortues semblent généralement mourir d'accidents, en tombant dans des précipices par exemple. Plusieurs habitants m'ont dit qu'ils n'avaient jamais trouvé une seule tortue morte sans que l'on ne puisse déceler une cause évidente de sa mort* » (Darwin, in *Le Voyage du Beagle*, Chapitre 17, Archipel des Galápagos). Autrement dit, la mortalité des tortues serait purement extrinsèque. Cela reste aujourd'hui l'un des débats **les populaires en écologie du vieillissement: les animaux meurent-ils vraiment de 'vieillesse' en conditions naturelles ? Autrement dit, la sénescence *sensu stricto* (mortalité intrinsèque) est-elle réellement observable chez les animaux ?** Dans les années 1930 et 1940, le même débat fait rage : les animaux ont-ils un taux de survie constant avec l'âge ou bien présentent-ils un phénomène de sénescence ? En 1937, Nice introduit l'hypothèse selon laquelle le taux de mortalité est constant tout au long de la vie. En analysant les tables de survie d'un certain nombre d'animaux, Deevey Jr (1947) conclut que « *Toutes les populations naturelles étudiées jusque là (...) semblent présenter un risque de mortalité constant depuis la première partie de la vie jusqu'à la fin de la vie* ». Cette hypothèse est largement acceptée dans la littérature portant sur la mortalité et/ou la longévité animale dans les années 1950 et 1960 (voir la revue dans Deevey Jr 1947). Il faut attendre l'étude des oiseaux marins – et tout particulièrement des Albatros –, pour modifier cette vision quasi essentialiste d'une Nature exempte de

mortalité intrinsèque, grâce aux données à long terme issues des programmes de Capture-Marquage-Recapture (CMR). Botkin & Miller (1974) font remarquer que, sous l'hypothèse d'un taux de mortalité indépendant de l'âge (Nice 1937), il serait virtuellement possible de croiser des albatros « qui avaient 25 ans quand le Capitaine Cook fit sa première visite sur l'île en 1769 » (compte tenu du taux de survie annuel élevé de l'Albatros royal *Diomedea epomophora* en Géorgie du Sud, environ 0.97) ! Autrement dit, sous l'hypothèse d'un taux de mortalité constant, certains oiseaux pourraient facilement atteindre 300 ans. Il semble donc raisonnable d'accepter l'idée selon laquelle la mortalité augmente avec l'âge.

Pourtant, entre les années 1970 et 2000, nombre de gérontologues et d'évolutionnistes — dont les plus fameux, ayant développé la théorie sur le vieillissement — ont continué à postuler que la sénescence n'était pas observable en conditions naturelles. Selon eux, **dans les populations sauvages, les individus meurent d'accident, de maladie ou de prédation avant d'avoir atteint un âge où la sénescence s'exprime** (Williams 1957; Comfort 1979; Rose 1991; Williams & West 1992; Hayflick 2000; Kirkwood & Austad 2000). Le vieillissement des animaux de laboratoire ou de l'Homme post-industriel ne serait qu'un état artificiel de dégradation des organismes maintenus en vie dans des conditions non représentatives de leur histoire évolutive. Si on libérait dans la nature les souris âgées de 2 ou 3 ans, elles seraient en effet immédiatement capturées par des prédateurs. Quant à l'Homme, dont on connaît la longévité moyenne aux temps préhistoriques (18 à 30 ans en moyenne), le maintien en vie au-delà de 30 ans ne serait-il que le fruit du 'relâchement' artificiel des pressions de sélection liée à l'industrialisation, aux mesures d'hygiène et à la médicalisation ?

La question de l'importance de la sénescence dans le règne animal a été hautement débattue jusqu'au début des années 2000 (Ricklefs 2000; Ricklefs 2008). De nombreuses ont échoué à détecter un patron de sénescence chez certaines espèces sauvages (voir, par exemple, Slade 1995; Pistorius & Bester 2002) et certains auteurs ont pu postuler que les oiseaux ne montraient en général pas ou peu de signes de sénescence (Ricklefs 2000; Ricklefs 2008). Toutefois, l'hypothèse selon laquelle des *phyla* entiers ne présenteraient pas de sénescence (Finch 1998; Finch & Austad 2001), basée sur des observations occasionnelles ou sur la présence d'individus exceptionnellement âgés dans certains jeux de données (Cailliet et al. 2001; Miller 2001) a été invalidée chez les poissons (Reznick et al. 2002), les oiseaux (e.g. Bennett & Owens 2002; Jones et al. 2008) et les mammifères (Jones et al. 2008).

A l'encontre des idées selon lesquelles le vieillissement est le simple fruit du maintien artificiel des organismes de laboratoire au-delà de leurs limites naturelles, de nombreuses études démontrent que la sénescence peut s'exprimer très rapidement dans la vie des individus, même s'ils ont de courtes longévités. L'exemple le plus spectaculaire provient de la mouche du fromage, qui présente un déclin du taux journalier d'accouplement dès l'âge de 10 ou 20 jours, ainsi qu'une

augmentation du risque de mortalité, alors que sa longévité ne dépasse guère 30 jours (Bonduriansky & Brassil 2002).

I.3.2. La sénescence est-elle répandue dans le règne animal ?

Aujourd'hui, un nombre considérable d'études empiriques (oiseaux : Bennett & Owens 2002; ongulés : Gaillard et al. 1993, 2000a, 2003; poissons : Reznick et al. 2002), **ainsi que des études théoriques** (simulations des trajectoires de vie, e.g. Sozou & Seymour 2004; McNamara et al. 2009) **suggèrent que la sénescence est très largement répandue au sein du règne animal.** Le tableau 2 présente un panorama sélectif de quelques études ayant mis en évidence la sénescence reproductive ou actuarielle en conditions naturelles. Ces études sont de nature longitudinale (mesures intra-individuelles, changements tout au long de la vie à un niveau individuel), ou transversale (comparaisons des performances d'individus d'âges différents au même moment dans une population donnée). Il convient de préciser dès à présent que les études transversales, ou les études longitudinales qui ne prennent pas en compte l'hétérogénéité individuelle, sont sujettes à des critiques théoriques et empiriques quant à la possibilité de distinguer les effets de la sénescence proprement dite (vieillesse, phénomène intra-individuel, évolution progressive avec l'âge de certains paramètres phénotypiques) et les effets de la sélection phénotypique (e.g. l'élimination d'individus de faible valeur sélective pour un trait donné, pouvant conduire à la sur-représentation d'individus de bonne qualité phénotypique dans les classes d'âges élevées). Ce point sera analysé plus en détail dans la discussion générale de cette thèse, en section VI.5.1.).

Tableau 2. Age, survie et reproduction dans le règne animal. Synthèse bibliographique des études menées en conditions naturelles et mettant en évidence des patrons compatibles avec la sénescence actuarielle ou reproductive. (voir aussi tableau 3, détaillant le cas des oiseaux marins). Ce tableau (non exhaustif) présente un état des lieux des connaissances actuelles sur la sénescence actuarielle (i.e. déclin de la survie avec l'âge) et la sénescence reproductive (i.e. déclin de la performance de reproduction avec l'âge) dans l'ensemble du règne animal. Les études menées en captivité ne sont pas recensées (voir texte). Pour des revues, voir aussi Bennett & Owens 2002 (oiseaux), Gaillard et al. 2000a, 2003 (ongulés) et Reznick et al. 2002 (poissons).

Trait phénotypique	Espèce	Effet de l'âge	Références
Survie			
Risque de mortalité	Mouche du fromage <i>Protophila litigata</i>	Augmentation avec l'âge. Etude longitudinale.	Bonduriansky & Brassil 2002
	Saumon rouge <i>Oncorhynchus nerca</i>	Augmentation avec l'âge. Etude transversale.	Morbey et al. 2005
Probabilité de survie (voir tableau 3 pour plus de détails sur les oiseaux marins)	Eider à duvet <i>Somateria mollissima</i>	Déclin chez les vieux individus.	Coulson 1984
	Fulmar antarctique <i>Fulmarus glacialis</i>	Diminution à partir d'un certain âge (après phase d'augmentation et de stabilisation). Etude longitudinale.	Berman et al. 2009
	Mésange Boréale <i>Parus montanus</i>	Diminution à partir d'un certain âge, mais uniquement chez les femelles. Etude longitudinale.	Orell & Belda 2002
	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Diminution à partir d'un certain âge. Etudes longitudinales.	Møller & De Lope 1999
	Guppy <i>Poecilia reticulata</i>		Bryant & Reznick 2004
	Lézard vivipare <i>Lacerta vivipara</i>		Ronce et al. 1998
	Mouton domestique <i>Ovis aries</i>		Catchpole et al. 2000
	Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>		Moyes et al. 2006
	Chevreuil <i>Capreolus capreolus</i>	Diminution à partir d'un certain âge après période de stabilité. Etude longitudinale. Déclin plus marqué chez les mâles.	Gaillard et al. 1993 ; 2004
	Mouflon canadien <i>Ovis canadensis</i>		Loison et al. 1999 ;
Isard des Pyrénées <i>Rupicapra pyrenaica</i>	Voir aussi Gaillard et al. 2000a, 2003 (revues pour les ongulés)		
Reproduction			
Fécondité	Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>	Diminution avec l'âge. Etude longitudinale.	Nussey et al. 2007
Probabilité de tentative de reproduction lors d'une saison donnée	Daim <i>Dama dama</i>	Diminution avec l'âge. Mâles. Etude longitudinale.	McElligott et al. 2002
Succès reproducteur (voir tableau 3 pour plus de détails sur les oiseaux marins)	Mouette tridactyle <i>Rissa tridactyla</i>	Déclin du succès d'éclosion de l'œuf.	Thomas & Coulson 1988
	Goéland à ailes grises <i>Larus glaucescens</i>	Déclin du succès d'éclosion de l'œuf.	Reid 1988
	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Diminution avec l'âge. Etude longitudinale.	Møller & De Lope 1999
	Epervier d'Europe <i>Accipiter nisus</i>	Diminution avec l'âge. Etude longitudinale.	Newton & Rothery 1997
	Chevreuil <i>Capreolus capreolus</i>	Diminution avec l'âge. Etude transversale. Mâles. Effets densité-dépendants.	Gaillard et al. 2000a, 2003; Yoccoz et al. 2002
	Elan <i>Alces alces</i>	Diminution avec l'âge. Femelles. Etude transversale.	Ericsson et al. 2001
	Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>	Diminution à partir de 9/10 ans (plus rapide chez les mâles que chez les femelles). Etude longitudinale.	Nussey et al. 2009b
Taux d'accouplement journalier	Mouche du fromage <i>Protophila litigata</i>	Diminution avec l'âge. Etude longitudinale.	Bonduriansky & Brassil 2002
Taille du Harem, durée de la phase de rut	Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>	Diminution à partir de 9/10 ans chez les mâles. Etude longitudinale.	Nussey et al. 2009
Intensité de coloration des ornements (caractère sexuel secondaire)	Fou à pieds bleus <i>Sula nebouxii</i>	Déclin avec l'âge. Etude transversale.	Velando et al. 2009

Tableau 2 (suite). Age, survie et reproduction en conditions naturelles dans le règne animal, synthèse bibliographique. (voir aussi tableau 3, détaillant le cas des oiseaux marins)

Trait phénotypique	Espèce	Effet de l'âge	Références
Reproduction (suite)			
Longueur des rectrices externes (caractère sexuel secondaire)	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Déclin avec l'âge. Etude transversale.	Møller & De Lope 1999
Réserves énergétiques mobilisables pour la saison de reproduction	Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>	Déclin avec l'âge chez les mâles. Etude transversale.	Yoccoz et al. 2002
	Ours polaire <i>Ursus maritimus</i>	Déclin avec l'âge chez les femelles. Etude transversale.	Derocher & Stirling 1994
Taille de la couvée	Chouette de Tengmalm <i>Aegolius funereus</i>	Déclin chez les vieux mâles. Etude longitudinale.	Laaksonen et al. 2002
	Cygne tuberculé <i>Cygnus olor</i>	Diminue après 12 ans. Etude longitudinale prenant en compte les problèmes d'hétérogénéité individuelle.	McCleery et al. 2008
Biométrie des œufs	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Modification de morphologie des œufs avec l'âge de la femelle, courbe quadratique.	Weimerskirch et al. 1992
	Fou à pied bleus <i>Sula nebouxii</i>	Diminution de la taille avec l'âge. Etude transversale.	Beamonte Barrientos et al. 2010
Poids des jeunes à la naissance	Caribou <i>Rangifer tarandus</i>	Diminution avec l'âge de la femelle.	Weladji et al. 2002, 2009
	Phoque gris <i>Halichoerus grypus</i>	Déclin avec l'âge des parents. Etude transversale / pluriannuelle.	Bowen et al. 2006
Qualité phénotypique des jeunes	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Déclin avec l'âge des parents de la taille corporelle, du développement du plumage et de l'immunité acquise). Etude transversale.	Saino et al. 2002
Temps passé à protéger la progéniture	Cheval <i>Equus caballus</i>	Diminution avec l'âge. Etude transversale.	Cameron et al. 2000
Sex ratio de la progéniture	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Davantage de femelles produites par les vieux parents. Patron quadratique. Etude pluriannuelle.	Weimerskirch et al. 2005
Dispersion des jeunes	Lézard vivipare <i>Lacerta vivipara</i>	Diminution avec l'âge des parents. Etude longitudinale.	Ronce et al. 1998
Phénologie de la reproduction			
Date d'arrivée sur les sites de reproduction	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Les vieux arrivent plus tardivement. Etude transversale.	Møller & De Lope 1999
Date de ponte	Cygne tuberculé <i>Cygnus olor</i>	Retardée après 12 ans. Etude longitudinale prenant en compte les problèmes d'hétérogénéité individuelle.	McCleery et al. 2008
Date d'éclosion	Pétrel des Neiges <i>Pagodroma nivea</i>	Retardée chez les vieux individus. Patron quadratique. Etude transversale.	Goutte et al. 2010

Toutefois, le seul fait de lister un grand nombre d'études démontrant l'existence de patrons liés à l'âge dans la survie et la reproduction (tableau 2) ne saurait constituer une justification adéquate de l'importance du phénomène de sénescence, ni une quantification rigoureuse de sa prévalence dans les différents *phyla*. Seules les approches comparatives sont à même de répondre à ces questions. **Récemment, une étude comparative portant sur 20 jeux de données longitudinaux d'animaux terrestres a souligné que la sénescence était largement répandue et facilement détectable en conditions naturelles (Jones et al. 2008), aussi bien chez les oiseaux que chez les mammifères** (à condition de disposer de jeux de données adéquats, couvrant au moins la durée de vie d'une génération). Une autre étude, de plus grande ampleur encore, comparant des jeux de données longitudinaux obtenus chez 72 espèces d'oiseaux et de mammifères, a renforcé l'idée de l'importance de la sénescence dans le règne animal (Péron et al. 2010). On admet aujourd'hui que la sénescence affecte une grande diversité de taxons ayant des traits d'histoire de vie variés et que les taux de sénescence sont très variables au sein des *phyla* et entre les *phyla*, souvent en corrélation avec les traits d'histoire de vie des espèces.

I.3.3. Comment expliquer l'extrême diversité des patrons de sénescence ?

L'étude de la sénescence en milieu naturel a mis en évidence l'extraordinaire diversité des patrons de vieillissement en fonction des histoires de vie (Jones et al. 2008 ; Péron et al. 2010).. Au sein d'un groupe taxonomique, différentes espèces phylogénétiquement proches peuvent présenter des variations extrêmes dans la longévité ou la vitesse de sénescence.

Quelles sont les forces évolutives qui modèlent les patrons de sénescence et génèrent cette extrême variabilité ? Les biologistes ont longuement débattu des causes sous-jacentes de l'extrême variation de la longévité et du taux de sénescence (voir, par exemple, Jones et al. 2008). De nombreuses études comparatives ont mis en évidence des corrélations entre la longévité moyenne des individus et/ou la vitesse de sénescence au sein d'une espèce et différents paramètres : la masse corporelle ou la taille (Sacher 1978; Hulbert et al. 2007), le taux métabolique basal ou la dépense énergétique totale au cours de la vie (pour revue, Hulbert et al. 2007), les niveaux de défenses contre le stress oxydant (pour revue, Hulbert et al. 2007), la composition lipidique membranaire (Hulbert 2005), l'âge de première reproduction (les espèces d'oiseaux dont l'âge de première reproduction est tardif ont des taux de sénescence moindres, Møller et al. 2006), la latitude de vie (le taux de sénescence est plus fort chez les espèces d'oiseaux inféodées aux hautes latitudes, Møller 2007), le niveau de socialité (les insectes sociaux présentent des longévités accrues, Keller & Genoud 1997), le comportement

migratoire (le taux de sénescence est plus rapide chez les oiseaux ayant une distance migratoire plus courte, Møller 2007) et même le degré de venimosité (les espèces venimeuses de poissons, de grenouilles et de reptiles présentent des longévités bien supérieures par rapport aux plus proches taxons non venimeux, Blanco & Sherman 2005). La portée de ces études corrélatives est discutable et, de surcroît, certains auteurs ont souligné la nécessité de bien distinguer l'étude de la variation interspécifique de longévité de l'étude de la variation interspécifique des taux de sénescence (Monaghan et al. 2008).

Il a souvent été avancé que le facteur principal déterminant l'évolution et la diversification des patrons de sénescence était la balance entre les sources de mortalités 'extrinsèque' et 'intrinsèque' dans le milieu de vie des espèces. **Williams (1957), le premier, fit la prédiction fondamentale que les populations évoluant sous des taux de mortalité extrinsèque élevés devraient évoluer vers des taux élevés de sénescence.** Les animaux disposant de mécanismes d'échappement à la prédation, tels que les mammifères volants (chiroptères) et les oiseaux, ont, à taille égale, des longévités spectaculairement plus grandes que leurs congénères terrestres (souris : moins de deux ans ; chauves-souris : 15-30 ans selon les espèces). Inversement, les espèces qui vivent dans des milieux hautement compétitifs, avec des taux de prédation élevés, ont développé des stratégies dites « de type r »¹, marquée par un investissement intense dans la reproduction au détriment de la longévité.

Les études en laboratoire ou les études comparatives ayant voulu tester l'hypothèse de Williams (1957) ont livré des résultats contradictoires (Promislow 1991; Ricklefs 1998; Reznick et al. 2004) et, de plus, les fondements théoriques ont été remis en causes (Williams et al. 2006), du fait de l'impossibilité de discriminer de manière absolue les sources de mortalité extrinsèques et intrinsèques dans la nature (Williams & Day 2003; Williams et al. 2006).

Pour expliquer la diversité des taux de sénescence au sein des mammifères ou au sein des oiseaux, l'hypothèse du 'taux de vie' (*rate of living, pace of life, ou speed of living*) a rencontré un certain succès (e.g. Ricklefs 1998) : la vitesse de sénescence serait tout simplement liée à la 'vitesse de vie', intimement liée au taux métabolique basal, ou encore à l'énergie totale dépensée au cours de la vie. En comparant les études sur les mammifères sauvages à courte durée de vie (*short-lived species*) et celles sur les mammifères à grand longévité (*long-lived species*), Hamel et al. (2010) ont mis en évidence que le coût d'un événement de reproduction pour la *survie* était plus facilement détectable chez les espèces à courte durée de vie (rongeurs), tandis que le coût d'un événement de reproduction pour le succès reproducteur futur était plus facilement détectable chez les espèces à

¹ On distingue classiquement la stratégie « r » (croissance rapide, investissement important dans la reproduction au détriment du soma, grand nombre de jeunes par événement de reproduction, mais faible survie des jeunes, durée de vie généralement courte, ...) et la stratégie « K » (croissance lente, première reproduction tardive, faible nombre de jeunes par événement de reproduction, grande durée de vie), bien qu'il s'agisse en réalité d'un continuum.

grande longévité (grand herbivores). Autrement dit, d'après Hamel et al (2010) il existerait un lien entre le 'taux de vie' et la composante de la valeur sélective (la survie future ou le succès reproducteur futur) qui serait en premier lieu affectée par le coût de la reproduction. Cela est lié au fait que les espèces à grande longévité ont développé des stratégies visant à ne pas compromettre leur survie immédiate (faible variance dans la survie annuelle) quitte à compromettre leur reproduction en cours (forte variance dans le succès reproducteur), ne laissant que peu de marge de manœuvre pour moduler la survie à long terme, tandis que les espèces à courte longévité ont développé des stratégies d'investissement accru dans la reproduction en cours (forte variance dans la survie annuelle, faible variance dans le succès reproducteur).

La théorie du soma jetable a le mérite d'expliquer simplement les différences extrêmes de longévité entre deux espèces au sein de mêmes groupes taxonomiques. La théorie prédit que le taux de détérioration somatique d'un individu (sénescence physiologique) reflète un équilibre optimal entre l'allocation de l'énergie à la maintenance somatique et à d'autres activités compétitives (Kirkwood 2005). Kirkwood souligne en effet que le niveau d'investissement dans les mécanismes de réparation dépend de l'environnement : le maintien de mécanismes coûteux de réparation des dégâts du métabolisme n'est pas évolutivement stable dans des milieux où l'espérance de vie est courte pour des raisons extrinsèques (fort taux de prédation). Inversement, chez les espèces vivant dans des milieux à faible taux de prédation, ou disposant de mécanismes d'échappement à la prédation, tels les animaux volants, la sélection naturelle devrait augmenter l'allocation de l'énergie vers la maintenance somatique, jusque dans le vieil âge et conférer aux individus des longévités accrues. Les individus vivant en milieu fortement compétitif ont de faibles chances d'atteindre un grand âge et vont miser sur la reproduction (stratégie *r*), quitte à investir beaucoup d'énergie dans le jeune âge (au prix d'une accumulation rapide de dégâts métaboliques, engendrant potentiellement un « vieillissement plus rapide »), alors que les individus vivant en milieu faiblement compétitif vont privilégier la maintenance somatique (stratégie *K*), quitte à se reproduire moins souvent, ce qui produit moins de dommages, voire un vieillissement « ralenti ». Au cours de cette thèse, nous étudierons précisément deux organismes longévifs appartenant à la « stratégie *K* », à l'instar de l'Homme et des grands mammifères.

I.3.4. Un groupe modèle, les oiseaux

Depuis la fin des années 1970, les oiseaux ont joué un rôle important dans la recherche sur la sénescence en écologie (Weimerskirch 1992; Møller & De Lope 1999; Holmes et al. 2001). Comparativement aux mammifères, les oiseaux ont en général une longévité exceptionnelle une fois

prise en compte la différence de taille (Holmes & Austad 1995; Holmes et al. 2001). Par exemple, le moineau domestique et la souris ont des tailles corporelles du même ordre de grandeur mais leurs longévités respectives diffèrent d'un ordre de grandeur (plus de 15 ans pour le moineau, contre 2 ans pour la souris en conditions naturelles). Le Pétrel des Neiges, qui ne pèse que 250 à 500 grammes, peut survivre plus de 48 ans, soit presque autant qu'un humain et cela malgré les conditions rigoureuses de son milieu polaire.

L'une des idées les plus débattues est que les oiseaux ont des taux de sénescence plus lents que les mammifères (Lack 1954; Finch 1994; Holmes & Austad 1995; Jones et al. 2008) et de nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer l'apparente « extraordinaire longévité » des oiseaux : les bénéfices du vol (Pomeroy 1990), les particularités de la physiologie aviaire (Holmes et al. 2001), le métabolisme oxydatif (Costantini 2008) et même la taille du cerveau (Sacher 1978).

De par leur longévité souvent exceptionnelle, les oiseaux ont attiré l'attention de nombreux gérontologues en quête de moyens de prolonger la vie ou de résister à la mort. Il serait néanmoins erroné de croire que les mammifères sont plus facilement atteints par le phénomène de vieillissement, ou que les oiseaux sont des « super-espèces » au métabolisme à toute épreuve, car une étude comparative a montré qu'il n'était pas plus difficile de détecter la sénescence chez les oiseaux que chez les mammifères (Jones et al. 2008).

Plus récemment, une étude portant sur 20 jeux de données longitudinaux suggère que si les oiseaux ont des taux de sénescence plus faibles que les mammifères, c'est tout simplement parce que les oiseaux ont une histoire de vie plus lente que les mammifères à taille égale (ou à métabolisme basal égal, Jones et al. 2008), peut-être en raison d'autres contraintes évolutives ayant façonné leurs histoires de vie. Mais, pour un taux de vie identique, les mammifères et les oiseaux ont de mêmes vitesses de sénescence (Jones et al. 2008).

I.3.5. L'apport des oiseaux marins à la mise en évidence de la sénescence

En plein débat sur la possibilité d'observer la sénescence en milieu naturel, les recherches sur les oiseaux marins ont constitué, dans les années 1970 à 1990, un tournant décisif dans la mise en évidence des patrons de sénescence reproductive et actuarielle dans la Nature. Cela est lié au fait que les oiseaux marins sont les rares animaux longévifs dont la démographie est facile à étudier en conditions naturelles (vie coloniale, facilité de marquage par baguage ; philopatrie élevée) et que ces études ont été conduites dès le milieu du 19^{ème} siècle par différentes écoles ornithologiques

européennes et américaines et tout particulièrement par l'école anglo-saxonne, qui initia de très nombreux programmes de Capture-Marquage-Recapture. Afin de savoir si la sénescence était observable dans la nature, les ornithologues ont, très tôt, analysé la démographie des colonies d'oiseaux marins, via l'analyse des tables de survies.

Dès les années 1970, de nombreuses études pionnières ont mis en évidence le déclin de la survie annuelle des individus avec l'âge (i.e. sénescence actuarielle) ou le déclin du succès reproducteur (i.e. sénescence reproductive) chez les oiseaux marins. Ces études sont synthétisées dans le tableau 3 (voir aussi les revues de Wooller et al. 1992; Forslund & Pärt 1995; Martin 1995).

Les oiseaux marins ont des taux de sénescence les plus faibles parmi les oiseaux (Anderson & Apanius 2003), ce qui en fait des modèles intéressants pour l'étude du vieillissement (Holmes et al. 2001; Nisbet 2001; Reed et al. 2008). Chez certains oiseaux marins, tels que l'Océanite culblanc *Oceanodroma leucorhoa* ou le Pétrel des Neiges, il est même impossible de détecter un déclin du succès reproducteur avec l'âge malgré plusieurs décennies de suivi démographique (Mauck et al. 2004; Berman et al. 2009)¹.

Ces données sont conformes à l'hypothèse de Williams (1957) selon laquelle les espèces qui ont des taux de mortalité extrinsèque faible devraient montrer des longévités accrues, ainsi qu'une longue vie reproductive, une maturité décalée (7 à 13 ans pour le Grand Albatros), des taux de reproduction très faibles (Nelson 1988) et un succès reproducteur élevé (Warham 1990). Un exemple spectaculaire de cette « vie lente » est notre principal modèle d'étude, le Grand Albatros, qui, à l'instar de nombreux oiseaux marins, ne produit qu'un seul poussin tous les deux ans en moyenne et prend une année de repos en mer (ou année sabbatique) après l'élevage à terme d'un poussin et avant une nouvelle reproduction. En outre, le Grand Albatros est caractérisé par une maturité sexuelle 'tardive' (7 ans en moyenne), en contre partie d'une longévité exceptionnelle.

Si l'existence et l'importance de la sénescence reproductive et actuarielle dans les populations naturelles, notamment des oiseaux marins, ne fait aujourd'hui plus de doute, la caractérisation physiologique et comportementale du phénomène de vieillissement au niveau individuel en conditions naturelles en est encore à ses débuts. La Recherche actuelle doit donc fournir un effort dans la recherches des facteurs proximaux du vieillissement.

¹ Chez le Pétrel des Neiges ou la Sterne Pierregarin *Sterna hirundo*, des effets subtils de la sénescence sont néanmoins détectables, ils se traduisent par un déclin avec l'âge la probabilité de tentative de reproduction et par un retard dans la de la phénologie chez les oiseaux les plus vieux (Berman et al. 2009; Goutte et al. 2010).

Tableau 3. Age, survie et reproduction chez les oiseaux marins. Synthèse bibliographique des études menées en conditions naturelles et mettant en évidence des patrons compatibles avec la sénescence actuarielle ou reproductive. A, sénescence actuarielle (i.e. déclin de la survie adulte avec l'âge) ; R, sénescence reproductive (i.e. déclin du succès reproducteur avec l'âge). Ce tableau démontre l'apport des oiseaux marins dans la mise en évidence de la sénescence en conditions naturelles dès les années 1980/1990, parallèlement aux études conduites chez les mammifères (Adams 1985; Clutton-Brock 1988; Gaillard et al. 1993) ou les poissons (pour revue, Reznick et al. 2002), s'opposant à une conception selon laquelle le 'vieillessement' n'était pas observable en conditions naturelles. Cette liste n'est pas exhaustive.

Chronologie, auteurs	Espèce	Ordre	Sénescence
Coulson 1984	Eider à duvet <i>Somateria mollissima</i>	Ansériiformes	A
Thomas & Coulson 1988	Mouette tridactyle <i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	R (déclin du succès d'éclosion de l'œuf)
Reid 1988	Goéland à ailes grises <i>Larus glaucescens</i>	Charadriiformes	R (déclin de la taille de la couvée et du succès à l'éclosion).
Bradley et al. 1989 Wooller et al. 1990	Puffin à bec grêle <i>Puffinus tenuirostris</i>	Procellariiformes	A + R
Dann & Cullen 1990	Manchot pygmée <i>Eudyptila minor</i>	Sphénisciformes	A + R
Sydeman & Emslie 1992	Goéland d'Audubon <i>Larus occidentalis</i>	Charadriiformes	R
Weimerskirch 1992	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	A + R
Harris et al. 1994	Cormoran huppé <i>Phalacrocorax aristotelis</i>	Pélécaniiformes	A
Pugesek et al. 1995	Goéland de Californie <i>Larus californicus</i>	Charadriiformes	A
Galbraith et al. 1999	Sterne pierregarin <i>Sterna hirundo</i>	Charadriiformes	R
Sagar et al. 2000	Albatros de Buller <i>Thalassarche bulleri bulleri</i>	Procellariiformes	A (les oiseaux qui ont plus de 25 ans de vie reproductive ont une mortalité plus forte que ceux qui ont moins de 25 ans de vie reproductive)
Anderson & Apanius 2003	Fous de Nazca <i>Sula granti</i>	Pelecaniiformes	R + A
Rattiste 2004	Goéland cendré <i>Larus canus</i>	Charadriiformes	R
Weimerskirch et al. 2005	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Procellariiformes	R
Velando et al. 2006	Fous à pieds bleus <i>Sula nebouxii</i>	Pelecaniiformes	R (mâles).
Catry et al. 2006	Albatros à tête grise <i>Thalassarche chrysostoma</i>	Procellariiformes	R (mâles, deux classes d'âge, étude transversale)
Angelier et al. 2007d	Albatros à sourcils noirs <i>Thalassarche melanophris</i>	Procellariiformes	R
Reed et al. 2008	Guillemot de Troil <i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	A. Déclin de la survie annuelle, (dépendant de l'investissement dans la reproduction au début de la vie).
Berman et al. 2009	Fulmar antarctique <i>Fulmarus glacialis</i>	Procellariiformes	R. Etude longitudinale.
Berman et al. 2009	Pétrel des Neiges <i>Pagodroma nivea</i>	Procellariiformes	R. Baisse de la fréquence de tentative de reproduction dans le grand âge. Etude longitudinale.
Rebke et al. 2010	Sterne pierregarin <i>Sterna hirundo</i>	Procellariiformes	R. Etude longitudinale prenant en compte l'hétérogénéité individuelle.

I.4. A la recherche des facteurs proximaux du vieillissement : Homme et modèles de laboratoire

Bien que les mécanismes ultimes et proximaux soient inextricablement liés, l'étude des mécanismes proximaux a largement été négligée par la communauté des écologues. A l'heure actuelle, le corpus académique explorant les facteurs de la sénescence humaine ou des animaux de laboratoire compte plus d'un million de publications. Sans avoir l'ambition de résumer l'état des recherches actuelles en ce domaine, nous allons nous arrêter sur quelques grandes lignes directrices. Cette étape nous est nécessaire pour identifier les différents facteurs proximaux à prendre en compte comme candidats d'étude du vieillissement des oiseaux marins.

I.4.1. L'immunité : l'hypothèse de l'immunosénescence

I.4.1.1. Immunité et vieillissement humain: le paradigme de l'immunosénescence

Le dysfonctionnement ou la dérégulation du système immunitaire observé au cours du vieillissement, ou immunosénescence, est aujourd'hui un paradigme central en gérontologie (pour revues : Malaguarnera et al. 2001b; Gomez et al. 2005; Larbi et al. 2008; Bauer 2008). En vieillissant, le fonctionnement du système immunitaire est profondément bouleversé, ce qui se traduit biologiquement par la plus grande sensibilité des personnes âgées aux maladies infectieuses, leur moins bonne réponse à une vaccination, ainsi qu'une facilitation de la carcinogénèse laquelle a pour conséquence l'augmentation de l'incidence des cancers avec l'âge (pour revue : Malaguarnera et al. 2001a). Les centenaires humains, en revanche, gardent intactes certaines fonctions immunitaires largement au-delà de l'âge moyen de déclin constaté dans la population (e.g. Franceschi et al. 1995). Chez l'Homme, il existe ainsi une relation inverse entre le statut inflammatoire et la longévité des individus (pour revue : Larbi et al. 2008).

L'immunosénescence humaine n'est pas la simple *atténuation, altération* ou *désactivation* de la réponse immunitaire, mais une évolution complexe qui se traduit à la fois par la réduction de certaines composantes du système immunitaire (composantes cellulaires, immunité acquise) et par l'hyperactivation ou l'hypersensibilité d'autres composantes (composantes inflammatoires, immunité innée). Nous allons à présent donner quelques exemples de ces deux phénomènes.

Au cours du vieillissement humain, on note une diminution du nombre de cellules B circulantes avec une augmentation du taux sérique des immunoglobulines IgG et des IgA (Paganelli et al. 1992), la

production d'auto-anticorps, une diminution importante de l'activité cytotoxique des lymphocytes T (Araneo et al. 1993), une diminution de la prolifération cellulaire des lymphocytes T en réponse à un antigène, comme la Phytohémagglutinine ou PHA (Murasko et al. 1986), ce qui sera étudié chez le Pétrel des Neiges au cours de cette thèse.

A l'inverse, en vieillissant, l'Homme souffre d'une augmentation de l'immunité dite *humorale*, ou *non spécifique*, c'est-à-dire du processus d'inflammation. Cela se traduit par l'inflammation chronique chez les personnes âgées, phénomène rencontré dans de nombreuses pathologies associées à l'âge, telles que l'athérosclérose, l'arthrite, certains cancers, le diabète, l'ostéoporose, certaines démences, les maladies cardiovasculaires, le syndrome métabolique et même certains cancers liés à l'âge (Chung et al. 2009). Par exemple, les marqueurs d'inflammation, tels que certaines interleukines, prédisent le risque de mortalité chez les personnes âgées (Franceschi 2007). L'âge semble également associé à une dérégulation spectaculaire de la production des interleukines (messagers des cellules immunitaires), à tel point que les taux d'IL6 (l'« interleukine des gérontologues »), sont positivement corrélés avec l'âge (Ershler et al. 1993). L'ensemble de ces phénomènes, induisant la surexpression de l'inflammation dans le grand âge, a été nommé "Inflammaging" (Franceschi et al. 2000a; Franceschi 2007; De Martinis et al. 2006), mais reste très peu étudiés en conditions naturelles.

1.4.1.2. L'immunosénescence chez les animaux de laboratoire ou captifs

L'immunosénescence affecte également les mammifères en captivité (souris : Blasco 2002; Jayashankar et al. 2003) et les oiseaux dans de nombreux ordres (Lozano & Lank 2003; Parmentier et al. 2004; Haussmann et al. 2005b). Au cours de cette thèse, bien qu'il nous soit impossible d'étudier en détails les différents mécanismes impliqués dans la fonction immunitaire, nous examinerons les relations entre le statut inflammatoire et l'âge (Grand Albatros, partie III), ainsi que les relations entre l'âge et la réponse à un challenge immunitaire (simulation d'une infection par un antigène, Pétrel des Neiges, partie IV). Nous soulignons que ces études sont novatrices dans le sens où presque aucune étude, même descriptive, n'a pour l'heure été conduite sur l'immunité des organismes longévifs en milieu naturel.

I.4.2. Le stress oxydant : la 'théorie radicalaire du vieillissement'¹

I.4.2.1. Radicaux libres et 'théorie radicalaire du vieillissement'

Le stress oxydant est aujourd'hui considéré comme un facteur proximal majeur associé au vieillissement chez les humains et les animaux de laboratoire (Harman 1956; Beckman & Ames 1998; Finkel & Holbrook 2000; Nemoto & Finkel 2004; Kujoth et al. 2005). L'accumulation différentielle des dommages oxydatifs au cours du temps est un candidat majeur pour expliquer la forte variation interindividuelle dans les changements liés à l'âge (Hamilton et al. 2001; Kujoth et al. 2007), ainsi que la forte variation interspécifique.

Au cours de cette thèse, nous étudieront certains marqueurs du niveau de stress oxydant et les défenses antioxydantes chez le Grand Albatros en fonction de l'âge. Dans cette partie, nous allons donc définir le stress oxydant et explorer ses relations fonctionnelles avec l'âge.

Le stress oxydant est intimement lié à la respiration aérobie des animaux. Le dioxygène O_2 est essentiel pour le métabolisme aérobie en tant qu'accepteur final de la chaîne respiratoire, mais son métabolisme implique la formation de molécules dérivées du dioxygène, appelées ERO (Espèces Réactives de l'Oxygène), qui comprennent de nombreux radicaux libres. L'activité respiratoire produit ainsi du peroxyde d'hydrogène H_2O_2 , des anions superoxydes $O_2^{\cdot-}$ et des radicaux hydroxyles OH^{\cdot} . La production de ces molécules extrêmement réactives n'est pas négligeable : par exemple, au niveau de la chaîne respiratoire mitochondriale, environ 2% de l'oxygène est transformé en radicaux superoxydes ($O_2^{\cdot-}$). Ces molécules induisent des réactions chimiques nocives qui sont susceptibles d'oxyder les lipides, les protéines, les acides nucléiques cellulaires (ADN, ARN), induisant parfois des mutations et/ou des altérations irréversibles du fonctionnement cellulaire.

Malgré son rôle essentiel à la respiration, l'oxygène est une source majeure d'altération des tissus biologiques (Gerschman et al. 1954). C'est sur la base de ce constat que **Harman (1956) propose la 'théorie radicalaire du vieillissement', selon laquelle les produits du métabolisme oxydatif induisent au sein des organismes aérobies une accumulation de dommages oxydatifs au niveau des biomolécules, des cellules et des tissus, engendrant peu à peu la détérioration fonctionnelle des individus, ou vieillissement physiologique.** Cette théorie, largement discutée par la suite (pour revues : Beckman & Ames 1998; Finkel & Holbrook 2000), a reçu de nombreuses confirmations empiriques. Des expériences chez des animaux de laboratoire (rongeurs, drosophile) ont également montré que la production d'ERO augmente avec l'âge (Lass et al. 1998). Cela

¹ Traduction de l'anglais '*free radical theory*' (Harman, 1956)

s'accompagne d'une moindre fonctionnalité des mitochondries, marquée par la diminution de la production d'ATP. De nombreuses études ont démontré que des composés oxydés s'accumulent au cours du vieillissement humain dans les cellules, tels la lipofuchsine, ou les produits de glycation avancée (AGEs, pour *Advanced Glycation Endproducts*). Certains de ces AGEs se lient à des protéines à longue durée de vie telles que le collagène, la laminine, les protéines du cristallin, et sont pour partie responsables de la diminution de fonctionnalité de nombreux organes avec l'âge (distension de la peau, perte de tonus musculaire, etc.). Du reste, la concentration de ces produits d'oxydation augmente avec l'âge en dehors de toute pathologie. Par exemple, la concentration tissulaire en collagène oxydé augmente avec l'âge (Wells-Knecht et al. 1997). Les protéines carbonylées, qui sont un marqueur majeur d'oxydation protéique, s'accumulent de façon exponentielle dans de nombreux types cellulaires avec l'âge (Moskovitz et al. 2002).

En mesurant les TBARS (pour Thiobarbituric Acid-Reactive Substances), produits par l'oxydation des lipides membranaires sous l'influence du métabolisme, Poubelle et al. (1982) furent les premiers à apporter une confirmation de la 'théorie' radicalaire du vieillissement (corrélation positive significative entre les TBARS plasmatiques et l'âge de sujets humains sains entre 19 et 90 ans, (Poubelle et al. 1982; Junqueira et al. 2004). Au cours de cette thèse, nous allons étudier cet aspect du stress oxydant, en mesurant précisément les sous-produits de peroxydation lipidiques (TBARS) chez le Grand Albatros.

Il ne faut toutefois pas réduire le vieillissement à une simple dégradation progressive des biomolécules sous l'effet des ERO, car il faut prendre en compte les capacités de défenses des organismes face aux ERO.

1.4.2.2. Stress oxydant, défenses antioxydantes, systèmes de réparation... et vieillissement

Que font les cellules face au stress oxydant ? Tous les organismes disposent, pour maintenir les espèces réactives de l'oxygène (ERO) à des concentrations relativement faibles, de systèmes de défense, contrôlant la production des ERO, qui sont désignés sous le terme d'antioxydants (ou défenses antioxydantes). Parmi ces antioxydants, on trouve des enzymes (telles que la Super Oxide Dismutase ou SOD, la glutathion peroxydase ou GPx, ...) et des molécules non enzymatiques (vitamine E, vitamine C, caroténoïdes, glutathion, ...). Le stress oxydant peut être défini par les dommages oxydatifs induits par le *déséquilibre entre la production des ERO et les capacités antioxydantes de l'organisme* (Sies 1997; Halliwell & Gutteridge 2007; Costantini 2008).

Comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, le vieillissement peut être associé aux dégâts cumulatifs causés par les ERO, mais aussi à une diminution des systèmes de réparation et de dégradation des constituants oxydés. Chez l'Homme, la baisse d'activité de la glutathion peroxydase, un complexe enzymatique majeur intervenant dans les défenses antioxydantes, a été mise en évidence chez les personnes âgées (Ducros et al. 2000). En outre, des carences en antioxydants non enzymatiques ont été relevées chez les personnes âgées (Schmuck et al. 1996).

L'expérimentation sur des animaux de laboratoire a livré des confirmations parfois spectaculaires du lien entre le niveau des défenses antioxydantes et le vieillissement. Par exemple, la surexpression d'enzymes antioxydantes (Superoxyde dismutase, Cu/Zn-superoxyde dismutase) augmente la longévité des drosophiles (Parkes et al. 1998; Sun & Tower 1999).

En résumé, toutes les composantes qui régulent le stress oxydant au sein des cellules et des tissus sont susceptibles d'être des facteurs proximaux du vieillissement chez l'Homme et certains modèles de laboratoire.

1.4.2.3. Stress oxydant en écologie

Dès les années 1990, de nombreuses études ont établi des liens entre le stress oxydant et les traits d'histoire de vie. Certaines des composantes de la gestion par les organismes du stress oxydant (en particulier les défenses anti-oxydantes) étant l'objet de compromis d'allocation avec d'autres fonctions biologiques, le stress oxydant pourrait être en effet un mécanisme pivot des compromis d'allocation, qui sont au cœur de l'évolution des traits d'histoire de vie (Von Schantz et al. 1999; Costantini 2008; Monaghan et al. 2009; Nussey et al. 2009). Le niveau des défenses antioxydantes est par ailleurs aujourd'hui considéré comme étant une composante essentielle de la valeur sélective (Beckman & Ames 1998; Hulbert et al. 2007).

Chez les oiseaux, les études récentes ont notamment établi des relations entre les niveaux de défenses antioxydantes, le coût de la reproduction (Alonso-Alvarez et al. 2004), l'immunité (Costantini & Dell'Omo 2006) et la croissance (Alonso-Alvarez et al. 2006). Il existe de fortes variations interspécifiques dans la capacité antioxydante du plasma qui est par exemple trois à quatre fois plus élevée chez le Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* et chez le Manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* que chez d'autres oiseaux polaires (Pétrel des Neiges ; Skua antarctique *Catharacta maccormicki* ; Corsolini et al. 2001), peut-être en lien avec les traits d'histoire de vie. Une étude comparative des passereaux a démontré que de hauts niveaux de défenses antioxydantes sont associés à un

développement rapide, à un faible taux de survie, à une petite taille corporelle, à un grand nombre d'œufs et à un plus fort taux métabolique (Cohen et al. 2008).

I.4.2.4. Quels sont les liens entre âge, longévité et stress oxydant en écologie ?

Bien que le stress oxydant soit aujourd'hui considéré comme un facteur proximal majeur de la sénescence cellulaire, avec des conséquences sur la performance reproductive et le taux de vieillissement chez l'Homme ou les animaux de laboratoire (Finkel & Holbrook 2000), rares sont les études qui ont tenté d'examiner si cela se vérifiait également en milieu naturel.

Chez les animaux, des études comparatives ont montré que des niveaux élevés de défenses antioxydantes étaient associés à des longévités élevées (pour revues : Hulbert et al. 2007; Costantini 2008) et à de meilleures performances dans la survie et la reproduction (Bize et al. 2008). Plusieurs études expérimentales ont démontré que l'augmentation des niveaux de défenses antioxydantes par administration pharmacologique ou par supplémentation augmentait la survie précoce et/ou diminuait l'incidence de différentes maladies (Hulbert et al. 2007). Une théorie récente stipule que les différences de longévité des individus entre les espèces pourraient être directement liées aux différences de susceptibilité des membranes plasmiques au stress oxydant (Hulbert et al. 2007). Toutefois, la seule démonstration totalement convaincante des liens entre stress oxydant et vieillissement provient d'une étude sur le Diamant mandarin *Taeniopygia guttata* (Moe et al. 2009). Cette étude longitudinale a mis en évidence un déclin du taux métabolique (BMR, Basal Metabolic Rate) au cours de la vie des individus (étude longitudinale, c'est-à-dire mesures répétées chez les mêmes individus). Comme le BMR reflète directement le métabolisme de l'oxygène, c'est-à-dire la source même du stress oxydant, le vieillissement semble associé à une modification du métabolisme oxydatif au cours de l'âge chez le Diamant mandarin en captivité. Toutefois, d'autres études ont échoué à mettre en évidence un déclin du BMR chez des oiseaux en conditions naturelles (Blackmer et al. 2005; Moe et al. 2007).

Aucun consensus sur les liens entre l'âge et le stress oxydant n'est actuellement possible, compte tenu du faible nombre d'études menées en conditions naturelles et de résultats contradictoires. Par exemple, il n'y a pas de relation simple entre le taux de productions d'ERO et la longévité (Perez-Campo et al. 1998; Barja 2004). C'est pourquoi il nous a paru crucial de prendre en compte le stress oxydant dans notre étude du vieillissement chez une espèce modèle d'étude de la sénescence, le Grand Albatros.

I.4.3. Les hormones : l'hypothèse l'endocrinosénescence

I.4.3.1. Age, hormones et vieillissement

Nous avons vu dans les sections précédentes que les humains, ainsi que de nombreux modèles animaux, présentent avec l'âge des altérations spectaculaires du système immunitaire (hypothèse de l'immunosénescence) et des mécanismes de régulation du stress oxydant ('théorie' radicalaire du vieillissement). Plus récemment, la recherche en gérontologie s'est également focalisée sur les altérations avec l'âge du système endocrinien, c'est-à-dire du système gouvernant la communication hormonale, à l'interface entre le milieu extérieur, les systèmes de perception et les organes effecteurs.

Chez les personnes âgées, on observe une diminution parfois drastique des taux plasmatiques de nombreuses hormones, dont la testostérone, la progestérone, l'androsténone et la déhydroépiandrosterone (ou DHEA). De nombreuses altérations des systèmes de sécrétion, de transports et de réceptions des messagers hormonaux ont été détectées et l'ensemble de ces phénomènes a été nommé *endocrinosénescence* (Straub et al. 2000).

Compte tenu de ces récentes avancées en endocrinologie, il nous a paru opportun de mesurer les taux plasmatiques de certaines hormones chez nos modèles d'étude, afin de détecter (ou d'éliminer) d'éventuels facteurs proximaux du vieillissement en conditions naturelles.

I.4.3.2. Le choix des hormones : prolactine et corticostérone

Quelles hormones étudier dans le cadre du vieillissement ? Nous nous sommes concentrés sur deux hormones qui ont été largement étudiées chez les oiseaux marins, y compris dans un contexte de sénescence (e.g. Angelier et al. 2006b; Angelier et al. 2007d; Goutte et al. 2010) : (i) la prolactine, ou « hormone parentale », qui joue un rôle majeur dans la reproduction y compris chez les oiseaux (pour revue : Angelier & Chastel 2009), ce qui est essentiel lorsque l'on étudie la sénescence reproductive ; (ii) la corticostérone, hormone de la famille des glucocorticoïdes, principale hormone de stress chez les oiseaux, ce que nous allons à présent détailler.

En dehors de tout évènement stressant, les taux basaux de corticostérone sont modérés et sont principalement déterminés par l'état énergétique de l'individu (ratio énergie disponible dans l'organisme / demande énergétique de l'organisme). Plus ce rapport est faible, plus le taux de corticostérone est élevé (Lynn et al. 2003; Landys et al. 2006; Angelier et al. 2007c). Par exemple, le taux basal de corticostérone augmente régulièrement au cours du jeûne, aussi bien chez les oiseaux

(Cherel et al. 1988) que chez les mammifères. La prise de nourriture rétablit un taux basal de corticostérone faible. Le taux basal de corticostérone est aussi un indicateur de la quantité de ressources disponibles dans l'environnement (Kitaysky et al. 1999; Lynn et al. 2003), ou de demandes énergétiques accrues (Romero 2002). Typiquement, les individus ont des taux élevés de corticostérone au moment de la reproduction (Silverin 1982; Silverin 1986; Lormée et al. 2003; Love et al. 2004; Chastel et al. 2005). Des taux élevés de corticostérone ont également été observés chez de nombreuses espèces confrontées à des situations climatiques très contraignantes ou à des forts taux de prédation (Astheimer et al. 1995; Wingfield 2005). En outre, il a récemment été démontré que les taux basaux de corticostérone constituaient un bon indicateur de 'qualité phénotypique', reproductible d'une année à l'autre (étude chez l'Albatros à sourcils noirs, Angelier et al. 2010).

En résumé, les taux basaux de corticostérone intègrent les conditions environnementales et énergétiques d'un organisme et sa qualité phénotypique. La sécrétion de corticostérone est influencée par (1) l'abondance des ressources disponibles dans le milieu, (2) le bilan énergétique de l'organisme (Landys et al. 2006) ; (3) l'intervention d'événements stressants (Wingfield et al. 1998). En outre, des études menées chez les humains et chez les animaux de laboratoire établissent des liens étroits entre les glucocorticoïdes (dont la corticostérone), l'immunité, l'inflammation et l'âge (Apanius 1998; Padgett & Glaser 2003).

Quels sont les liens entre cette hormone et l'âge en conditions naturelles ? S'ils sont bien établis chez les modèles animaux, ils sont encore peu étudiés en milieu naturel (Angelier et al. 2006, 2007, 2007b, 2009) notamment du fait de l'extrême diversité des fonctions de la corticostérone. Notre démarche visera donc à détecter des patrons de variations de cette hormone en fonction de l'âge chez nos modèles d'étude, à un niveau basal mais aussi en réponse à un événement stressant.

Un volet particulier de l'hypothèse de l'endocrinosénescence concerne la réponse hormonale au stress. Ces aspects seront détaillés en section IV.2 et étudiés chez le Grand Albatros (partie IV, Articles B et C). La réactivité et l'activité de l'axe hypothalamo-hypophysaire-adrénal (qui joue un rôle majeur dans le métabolisme énergétique et la physiologie du stress), sont sujettes à d'importantes modifications chez les humains âgés (pour revue : Rohleder et al. 2002) et pourraient se situer au cœur de la perte de fonctionnalité de certains organes avec l'âge. Les humains, comme les rats âgés, présentent de moindres capacités dans la réponse à un stress physique ou psychique (Sapolsky et al. 1983; Sapolsky 1985; Cano et al. 2008; Keenan et al. 2009). En écologie, des liens théoriques et empiriques existent entre le niveau de stress, la réponse au stress et la sénescence (Monaghan et al. 2008). Le stress aigu serait un facteur de vieillissement accéléré, tandis qu'un niveau modéré de stress serait crucial dans le maintien de la survie immédiate et à long terme (Wingfield et al. 1998). A l'échelle cellulaire, les processus qui améliorent la résistance au stress, comme l'expression des

systèmes antioxydants et des ‘protéines de chocs thermiques’ réduisent l’accumulation de dommages (notamment oxydatifs) et ont ainsi des effets positifs sur la longévité (Ogburn et al. 2001; Kapahi et al. 1999; Fabrizio et al. 2001). Chez les mammifères, il y a une corrélation positive entre la longévité et la résistance cellulaire au stress (Kapahi et al. 1999), mais la portée de ces résultats à l’échelle de l’organisme est méconnue.

I.4.4. Les autres facteurs proximaux de vieillissement

1.4.4.1. L'érosion des télomères

Dans les sections précédentes, nous avons attiré l’attention sur trois grandes hypothèses actuelles concernant les mécanismes proximaux de vieillissement (immunosénescence, endocrinosénescence et radicaux libres), qui sont résumées dans le tableau 4.

Tableau 4. Quelques hypothèses actuelles sur les causes proximales du vieillissement. Ce tableau expose quelques grandes théories ou hypothèses actuelles sur l’origine mécanistique du vieillissement des organismes, essentiellement basées sur l’étude d’animaux modèles de laboratoire [Voir tableau 1 pour les théories portant sur les causes *ultimes* (i.e. évolutives) du vieillissement]. Ces mécanismes représentent différents aspects interconnectés de la physiologie du vieillissement.

Hypothèse	Description	Références
Immunosénescence	Le déclin fonctionnel des organismes serait lié à un dysfonctionnement ou une dérégulation progressive de l’immunité en vieillissant.	Malaguarnera et al. 2001b; Gomez et al. 2005; Bauer 2008; Larbi et al. 2008
‘Théorie’ radicalaire du vieillissement (<i>free radical theory</i>)	Le déclin fonctionnel des organismes serait lié à l’accumulation de dégâts oxydatifs dans les biomolécules et/ou à une baisse des performances des défenses anti-oxydantes.	Harman 1956; Beckman & Ames 1998; Finkel & Holbrook 2000
Endocrinosénescence	Le déclin fonctionnel des organismes serait lié à un dysfonctionnement général des systèmes endocriniens (i.e. des mécanismes de la communication hormonale).	Sapolsky et al. 1983; Sapolsky 1985; Straub et al. 2000; Cano et al. 2008; Keenan et al. 2009
Hypothèses neuro-endocrino-immunologiques.	Le déclin fonctionnel des organismes serait lié à un dérèglement interconnecté des grands systèmes qui régissent la vie des organismes (systèmes neurologiques, endocriniens et immunitaires).	Par exemple, McEwen et al. 1997
Erosion des télomères	Le déclin fonctionnel des cellules et des tissus est lié à l’érosion progressive des télomères (extrémités protectrices des chromosomes) au fil des divisions cellulaires, engendrant mécaniquement la perte de fonctionnalité cellulaire au bout d’un certain nombre de divisions.	Blackburn 1991. En écologie : Haussmann et al. 2003; Hall et al. 2004; Monaghan & Haussmann 2006; Haussmann et al. 2007; Bize et al. 2009.

Toutefois, de nombreux autres aspects de la physiologie sont impliqués dans le vieillissement, aspects que nous ne pourrions étudier dans le cadre de cette thèse. Nous en exposons ici les grandes lignes. **L'un des mécanismes majeurs du dysfonctionnement des cellules et des organismes pourrait être l'érosion progressive et inéluctable de télomères au cours des divisions cellulaires**, qui a été étudiée en détail chez les modèles de laboratoire (Blackburn 1991), mais aussi chez les animaux sauvages (Blackburn 1991; Monaghan & Haussmann 2006) notamment chez les oiseaux marins (Haussmann et al. 2007).

Si l'on suppose que le taux d'érosion des télomères est constant au fil du temps, les télomères pourraient agir comme une horloge mitotique, condamnant la cellule à dysfonctionner à partir d'un nombre fixe de divisions cellulaires (Von Zglinicki 2003). Il existe en effet des corrélations entre l'âge et la longueur moyenne des télomères (du moins dans certains tissus et chez certaines espèces, voir références 24 à 43 dans Monaghan & Haussmann 2006). De manière intéressante, le rythme d'érosion des télomères est corrélé aux traits d'histoire de vie, puisqu'il est plus lent chez les oiseaux et les mammifères longévifs par rapport aux espèces à courte durée de vie (Haussmann et al. 2003). De plus, chez certains oiseaux, une plus grande longueur de télomères à un an est associée à une plus grande probabilité de survie (Haussmann et al. 2005; Bize et al. 2009). Les études conduites chez les oiseaux sauvages ont notamment montré une corrélation négative entre la longévité des individus et la vitesse de dégradation des télomères (Haussmann et al. 2003). Un exemple spectaculaire provient du Martinet à ventre blanc *Apus melba*, chez qui la longueur et la vitesse d'érosion des télomères est un bon prédicteur de l'espérance de vie. De plus, chez cette espèce, les individus ayant les plus longs télomères ou les plus faibles vitesses d'érosion ont de plus grandes probabilités de survie, ce qui a conduit les auteurs à suggérer que la dynamique des télomères, plutôt que l'âge en soi, prédisait l'espérance de vie dans la nature (Bize et al. 2009).

Toutefois, dans toutes les études sur les liens qui unissent les télomères et l'âge, la variabilité intra- et interindividuelle est très grande, du fait des influences extrinsèques ou de l'hétérogénéité individuelle (Hall et al. 2004; Monaghan & Haussmann 2006). Chez les espèces d'oiseaux longévifs, il n'y a pas de relation claire entre l'âge et les télomères (aucune relation, ou bien relation positive contraire aux prédictions, Hall et al. 2004; Monaghan & Haussmann 2006) et l'essentiel de l'érosion télomérique se fait entre l'éclosion de l'œuf et le sevrage du poussin (Hall et al. 2004).

De nombreux débats existent sur le rôle des télomères comme médiateur des compromis d'allocation de l'énergie (Monaghan & Haussmann 2006), l'influence du stress (Kotrschal et al. 2007) et/ou des conditions expérimentées pendant la première partie de la vie (Hall et al. 2004) sur la vitesse d'érosion des télomères, ou encore sur le lien entre la dynamique des télomères et les histoires de vie

(Bize et al. 2009), en interaction avec le stress oxydant (Monaghan et al. 2009). Toutefois, les liens entre la sénescence cellulaire et organismale sont extrêmement complexes et controversés (Bize et al. 2009). Les télomères ont déjà été étudiés chez le Grand Albatros, aucune relation entre l'âge et la longueur moyenne des télomères n'ayant été démontrée chez l'adulte, même après 30 ans (Hall et al. 2004). Ils ne seront pas étudiés dans le cadre limité de nos travaux.

1.4.4.2. D'autres mécanismes proximaux ?

De nombreux autres mécanismes proximaux associés à la sénescence ne seront pas explorés dans le cadre de cette thèse, dont : le dysfonctionnement des mécanismes réparateurs de l'ADN ; la neurodégénérescence ; la perte de fonctionnalité des gonades (ménopause ou andropause, actuellement non décrite chez les oiseaux) ; la diversité allélique des gènes de vieillissement (ou gérontogènes; voir, par exemple, Jazwinski 2006; Chen et al. 2007).

Les théories mécanistiques du vieillissement sont potentiellement aussi nombreuses qu'il y a de composantes physiologiques dans un organisme — et qu'il y a d'organismes dans un phylum donné —, et que la quête de la détermination du « facteur principal » de vieillissement ou du « gène de vieillissement », qui revêt des accents outre-atlantique, se heurte à une difficulté conceptuelle que l'on pourrait résumer ainsi : « *tout est lié !* ». Cette dernière remarque est d'ailleurs au cœur d'une théorie du vieillissement... En effet, selon un récent courant de pensée, qui s'articule autour des notions d'entropie, de systèmes complexes et de trajectoires individuelles, le vieillissement au sein d'une espèce n'obéit pas à une loi générale ; il serait la simple expression d'une entropie croissante au sein de systèmes complexes (cellules, tissus, organes). La détérioration fonctionnelle des organismes résulterait de l'accumulation inévitable de légers déséquilibres au gré de la stochasticité des événements, qui dépendrait des histoires strictement individuelles. Autrement dit, deux Renault 5 ne tombent jamais en panne pour la même raison (bien qu'elles sortent de la même usine). Néanmoins le chercheur, ou son doctorant, peut tenter de déceler *des points de fragilité* (exemple : la courroie de distribution, le carburateur, le système immunitaire), qui, s'ils ne seront pas forcément à l'origine de la sénescence chez tous les individus, reflèteront certaines prédispositions 'génétiques' au vieillissement physiologique...

I.4.5. Les limites des études en laboratoire ou sur des animaux captifs

La plupart des études du vieillissement ont été conduites sur des modèles de laboratoire (drosophile, rat, nématodes, levures) ou des animaux captifs (Diamant mandarin). Comme le soulignent Partridge et Gems (2007), les effets de l'âge en conditions contrôlées ne sont pas forcément représentatifs des mécanismes naturels. Par exemple, le taux de nutrition, dont on sait l'influence majeure sur la longévité des individus (cf. les célèbres expériences de restriction calorique chez la souris), est biaisé par le nourrissage *ad libitum* des animaux en laboratoire. De plus, de très nombreuses études ont mis en évidence le rôle des variations environnementales rencontrées par les individus à différentes périodes de leur vie sur le déterminisme de la variation interindividuelle des patrons de sénescence (Bryant & Reznick 2004; Morbey et al. 2005; Charmantier et al. 2006; Nussey et al. 2007; Münch et al. 2008).

Il semble donc inopportun de soustraire les animaux aux variations environnementales. En outre, un grand nombre d'animaux à très grande durée de vie ne sont tout simplement pas viables en captivité, à l'instar de nombreux oiseaux marins.

L'étude d'un nombre limité d'animaux de laboratoire ne permet pas d'expliquer l'extrême variation observée dans les taux de sénescence et les longévités des espèces au sein d'un phylum donné ou entre deux *phyla*, ni d'élucider comment les facteurs environnementaux et/ou les compromis d'allocation de l'énergie influencent l'évolution de la sénescence (Partridge & Gems 2006, 2007; Nussey et al. 2008). Pour toutes ces raisons, il apparaît judicieux d'étudier les animaux en conditions naturelles afin de participer à la compréhension des bases physiologiques et évolutives de la sénescence (Partridge & Gems 2007).

I.5. A la recherche des facteurs proximaux du vieillissement chez les animaux sauvages

I.5.1. Un domaine d'étude récent, des résultats très contrastés

Comment les animaux vieillissent-ils en conditions naturelles ? Malgré l'important corpus de études portant sur les facteurs proximaux du vieillissement sur les humains ou les animaux de laboratoire, les études actuelles en conditions naturelles sont relativement peu nombreuses et disparates (Ricklefs 2000; Partridge 2001). A l'heure actuelle, elles ne permettent pas de dresser un bilan hiérarchisé des facteurs principaux impliqués dans les mécanismes proximaux de la sénescence des organismes en milieu naturel (Partridge & Gems 2006; Partridge & Gems 2007).

Le tableau 5 présente une synthèse des études actuellement disponibles sur les facteurs proximaux de la sénescence en milieu naturel. De nombreux effets de l'âge ont été mis en évidence sur l'immunité, le stress oxydant, les taux hormonaux, la masse corporelle, le taux de parasitisme ou la performance migratoire. La lecture de ce tableau permet de souligner que les oiseaux et les mammifères sont très bien représentés dans ces études. Elle permet aussi d'identifier **le manque crucial d'études portant sur le comportement et les niveaux d'activité des animaux en fonction de l'âge**. Pourtant, en captivité, les études portant sur les conséquences comportementales du vieillissement sont largement présentes dans la bibliographie, au travers de tests comportementaux standardisés (labyrinthes, couloirs de nage...) qui reflètent peu la réalité. Les études comportementales menées chez les souris soulignent notamment des atteintes au niveau des comportements exploratoires et de la perception des situations anxiogènes (Brandewiede et al. 2005; Bessa et al. 2005). Le déclin des niveaux d'activité chez les individus âgés a été décrit pour de nombreux modèles de laboratoire ou animaux captifs, allant des nématodes aux insectes, en passant par les rongeurs, les chiens, les singes et les lémuriers. Il est le plus apparent pour des activités énergétiquement coûteuses comme la motricité et la coordination motrice (Emborg et al. 1998; Fernandez et al. 1999; Siwak et al. 2002; pour revue : Sallis 2000).

Tableau 5. A la recherche des causes proximales du vieillissement en conditions naturelles. Synthèse bibliographique des études ayant mis en évidence des patrons compatibles avec la sénescence. Ce tableau recense les études transversales ou longitudinales décrivant des effets de l'âge sur marqueurs traits phénotypiques relatifs à la physiologie ou au comportement des animaux sauvages. Il montre la grande disparité des résultats actuellement disponibles en écologie, du fait notamment de l'absence d'étude multidisciplinaire.

Age et hormones en conditions naturelles			
Niveaux basaux de progestérone	Sterne Pierregarin <i>Sterna hirundo</i>	Nisbet et al. 1999	Déclin avec l'âge chez les mâles. Etude transversale.
Niveaux basaux de corticostérone	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Angelier et al. 2006b	Patron quadratique avec l'expérience de reproduction (déclin chez les vieux). Etude transversale.
	Albatros à sourcils noirs <i>Thalassarche melanophris</i>	Angelier et al. 2007d	Augmentation dans la classe des individus les plus expérimentés (les plus vieux) par rapport aux adultes. Etude transversale.
Niveaux basaux de prolactine	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Angelier et al. 2006b	Augmentation linéaire avec l'expérience de reproduction, uniquement chez les mâles. Etude transversale.
	Albatros à sourcils noirs <i>Thalassarche melanophris</i>	Angelier et al. 2007d	Patron quadratique avec l'âge (déclin chez les vieux mâles). Idem avec l'expérience de reproduction. Etude transversale.
Niveaux de corticostérone en réponse au stress	Sterne Pierregarin <i>Sterna hirundo</i>	Heidinger et al. 2006	Déclin linéaire avec l'âge. Pas de sénescence reproductive détectée. Etude transversale, période de reproduction.
	Pétrel des Neiges <i>Pagodroma nivea</i>	Goutte et al. 2010	Patron quadratique. Réponse plus forte chez les vieux par rapport aux adultes. Etude transversale, avant la ponte.
Niveaux de prolactine en réponse au stress	Pétrel des Neiges <i>Pagodroma nivea</i>	Angelier et al. 2007b	Déclin linéaire du décrétement de prolactine en réponse au stress avec l'âge chez les mâles. Etude transversale.
Age et immunité en conditions naturelles			
Réponse immunitaire humorale	Gobemouche à collier <i>Ficedula albicollis</i>	Cichon et al. 2003	Déclin de certains marqueurs avec l'âge. Etude transversale. Etudes contradictoires (par exemple, (Nisbet et al. 1999).
	Hirondelle bicolor <i>Tachycineta bicolor</i>	Hausmann et al. 2005b	Décline avec l'âge de la réponse à la PHA. Etude transversale.
	Python d'eau <i>Liasis fuscus</i>	Ujvari & Madsen 2006	Déclin avec l'âge. Etude transversale.
Réponse immunitaire acquise	Aucune étude disponible	-	-
Age et stress oxydant en conditions naturelles			
Niveaux de stress oxydant	Martinet à ventre blanc <i>Apus melba</i>	Bize et al. 2008	Augmentation avec l'âge. Etude transversale
Niveaux d'antioxydants	Pas de données disponibles en conditions naturelles (voir Alonso-Álvarez et al. 2010, oiseaux en captivité)		
Taux métabolique basal (BMR, Basal metabolic rate)	Mésange charbonnière <i>Parus major</i>	Broggi et al. 2007	Déclin chez les vieux. Etude transversale. Etudes contradictoires chez d'autres espèces (Moe et al. 2007) .

Tableau 5 (suite). A la recherche des causes proximales du vieillissement en conditions naturelles. Synthèse bibliographique des études ayant mis en évidence des patrons compatibles avec la sénescence.

Age, masse, condition corporelle, recherche alimentaire en conditions naturelles			
Masse corporelle	Grand Albatros <i>Diomedea exulans</i>	Weimerskirch 1992	Stabilisation chez les vieilles femelles (mâles : augmentation continue). Etudes transversales.
	Chevreuil <i>Capreolus capreolus</i>	Mysterud et al. 2001	Plateau chez les adultes, puis déclin chez les vieux (plus rapide et précoce chez les mâles). Etude longitudinale.
	Mouflon canadien <i>Ovis canadensis</i>	Berube et al. 1999	Déclin chez les vieux. Etude transversale.
	Caribou <i>Rangifer tarandus</i>	Reimers et al. 2005 Weladji et al. 2009	Déclin à partir de 7 à 12 ans chez les mâles et les femelles. Etudes longitudinales.
Performance de recherche alimentaire	Albatros à tête grise <i>Thalassarche chrysostoma</i>	Catry et al. 2006	Déclin du gain de masse après un voyage en mer chez les « vieux » mâles. Deux classes d'âge. Etude transversale.
	Loups <i>Canis lupus</i>	MacNulty et al. 2009	Déclin de la performance de prédation chez les vieux loups. Etude longitudinale.
Condition corporelle	Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>	Yoccoz et al. 2002	Les vieux mâles entrent en période de reproduction en moins bonne condition corporelle.
Autres facteurs proximaux étudiés en conditions naturelles			
Comportement de dispersion	Fou à pieds bleus <i>Sula nebouxii</i>	Kim et al. 2007	Déclin avec l'âge. Etude transversale.
Performance migratoire	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Møller & De Lope 1999	Dates de retour de migration retardées avec l'âge. Etude transversale.
Intensité du parasitisme	Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	Møller & De Lope 1999	Augmentation avec l'âge (ectoparasitisme et endoparasitisme). Etude transversale
Investissement dans la reproduction	Effets sur la masse des œufs, l'expression des caractères sexuels secondaires, la qualité phénotypique des jeunes, la perte de masse pendant la période reproductrice (Voir tableau 2).		

I.5.2. Les facteurs proximaux du vieillissement chez les oiseaux

Quels sont les effets de l'âge sur la physiologie aviaire ? En captivité, les études du vieillissement des oiseaux ont notamment détecté des effets de l'âge sur la fertilité, le comportement reproducteur et le fonctionnement neuro-endocrinien (pour revue : Nisbet et al. 1999), mais aussi sur l'immunité (Cichon et al. 2003), le métabolisme basal (Moe et al. 2009) et le stress oxydant (Alonso-Álvarez et al. 2010). L'ensemble de ces résultats démontre que, contrairement à une idée avancée dans les années 1970 selon laquelle les oiseaux ne souffriraient pas de sénescence, il est tout à fait possible de mettre en évidence des corrélats physiologiques de la sénescence dans la biologie aviaire. Toutefois, les résultats de ces études conduites sur ces modèles captifs ou domestiques (Diamant mandarin *Taeniopygia guttata* ; Caille japonaise, *Coturnix japonica* ; Poule domestique *Gallus gallus* ; Perdrix rouge *Alectoris rufa*) ne sont peut-être pas applicables aux espèces vivant en conditions naturelles (Partridge & Gems 2006).

En conditions naturelles, des effets de l'âge sur le stress oxydant, la masse corporelle, la réponse immunitaire humorale, le comportement de dispersion, la performance migratoire, l'intensité du parasitisme et l'investissement parental dans la reproduction ont été mis en évidence chez certaines espèces d'oiseaux (voir Tableau 5), mais il n'est pas possible à l'heure actuelle de dresser un tableau fonctionnel des mécanismes principaux de la sénescence aviaire. En outre, de nombreux traits n'ont pratiquement pas été étudiés, comme les facteurs comportementaux.

Parmi ces comportements, le comportement de recherche alimentaire (intimement lié à la performance d'acquisition des ressources) nous apparaît crucial, ce que nous allons maintenant détailler.

I.5.3. Un facteur ignoré : le comportement de recherche alimentaire

I.5.3.1. Les comportements de recherche alimentaire, un point clé de la théorie des traits d'histoire de vie.

La stratégie de recherche alimentaire d'un individu détermine la quantité de nourriture qu'il peut extraire du milieu en un temps donné et par conséquent l'énergie qu'il va pouvoir allouer à différentes fonctions : survie, croissance et reproduction. En ce sens, la performance de recherche alimentaire est un trait comportemental crucial dans les histoires de vie des individus. Elle est susceptible d'influencer à la fois la survie de l'adulte (maintenance somatique) et la performance de la reproduction (Pianka 2000; Pierotti & Annett 1990; Pierotti & Annett 1991; Annett & Pierotti 1999). Chez le Goéland d'Audubon *Larus occidentalis*, par exemple, le régime alimentaire individuel est le principal trait d'histoire de vie influençant la survie et la reproduction (Annett & Pierotti 1999). Chez les pinsons des Galápagos (e.g. *Geospiza sp.*, *Camarhynchus sp.*), la taille du bec et les différences individuelles associées dans le choix de la nourriture ont des effets majeurs sur la survie adulte et sur la reproduction. Un tel lien entre histoire de vie et habitudes alimentaires a également été observé chez les mammifères. Chez le Cerf élaphe, par exemple, *Cervus elaphus* la qualité nutritionnelle de la nourriture influence directement la contribution reproductrice totale (Clutton-Brock et al. 1982; Grant & Grant 1996).

En outre, la performance de recherche alimentaire dans les premiers stades de vie peut avoir une répercussion sur toute la vie reproductive : par exemple chez la Mésange charbonnière *Parus major*, les différences dans les conditions de recherche alimentaire aux premiers stades de la vie explique les différences de survie au stade adulte (Boyce & Perrins 1988).

1.5.3.2. Quelles sont les relations entre les comportements de recherche alimentaire et l'âge des individus ?

Ces dernières années, quelques études ont mis en évidence des changements liés à l'âge dans les comportements, en particulier chez les oiseaux, mais ces études ne concernent que la première partie de la vie – c'est-à-dire la période de croissance, de maturation sexuelle et d'apprentissage. Durant leurs premières années de vie, les oiseaux améliorent leur performance migratoire (Thorup et al. 2003), leur performance compétitive (Sergio et al. 2008) et, comme nous l'avons vu, leur succès de reproduction et leur survie (e.g. Newton 1989), mais aussi leur performance de recherche alimentaire (pour revue : Wunderle 1991).

Par exemple, chez le Goéland à ailes grises *Larus glaucescens* en incubation, le gain de masse des adultes reproducteurs est supérieur à celui des jeunes individus reproducteurs (Reid 1988). Chez le Merle noir *Turdus merula*, la performance alimentaire, mesurée par la proportion de grosses proies dans le régime, est deux fois moindre chez les jeunes d'un an que chez les oiseaux de deux ans (Desrochers 1992). Quelles sont les raisons de cette augmentation du succès de la recherche alimentaire avec l'âge ? Ils peuvent résulter à la fois de la disparition sélective de certains phénotypes et de l'expérience (Forslund & Pärt 1995). De plus, une étude du Pygargue à tête blanche *Haliaeetus leucocephalus* a souligné l'importance de facteurs ontogéniques (augmentation de la masse, de la portance alaire) et de l'expérience (Bennetts & McClelland 1997). Les mécanismes d'apprentissage semblent cruciaux afin d'optimiser le rapport entre quantité d'énergie allouée à la recherche alimentaire et gain d'énergie (Marchetti & Price 2008). Chez la Truite saumonée *Salmo trutta*, le taux de nourrissage décline progressivement avec l'âge (de 1 à 8 ans), suggérant une optimisation par l'expérience de la recherche alimentaire (Bachman 1984). En outre, les études menées chez le Pourpre *Nucella lapillus* (ou 'bigorneau perceur') et les rats de laboratoire suggèrent que les indices environnementaux qui président à la décision de prise alimentaire varient avec l'âge (Vadas et al. 1994; Grandchamp & Schenk 2006). De plus, les contraintes développementales (immaturité des systèmes neuromusculaires ou du bec) semblent également impliquées dans l'évolution avec l'âge des régimes alimentaires, des méthodes de capture de proie et des performances alimentaires (Marchetti & Price 2008).

En résumé, des liens étroits existent entre l'âge, l'expérience, la performance de la recherche alimentaire et les histoires de vie, mais ceux-ci n'ont pour le moment été étudiés que dans la première partie de la vie des individus. Pratiquement aucune étude n'existe en ce qui concerne les liens entre la sénescence et les comportements de recherche alimentaire.

La plupart des études portant sur la sénescence en conditions naturelles se sont en effet concentrées sur les traits morphologiques ou physiologiques au détriment des traits comportementaux (Kingsolver et al. 2001), sans doute en raison de la difficulté de quantifier ces derniers.

Au moment de commencer les travaux relatés dans cette thèse, une seule publication, à notre connaissance, faisait état d'une baisse de performance alimentaire dans le vieil âge en conditions naturelles (Catry et al. 2006). Ces derniers ont en effet démontré que le gain de masse de l'Albatros à tête grise *Thalassarche chrysostoma* durant la période d'incubation était plus faible chez les « vieux » individus (âgés de plus de 26 ans) que chez les adultes « d'âge moyen » (13-23 ans). Toutefois, cette étude souffrait de quelques limitations : (i) les auteurs se basent sur une définition arbitraire de deux classes d'âge, sans que les « vieux » individus ne présentent de signe clair de sénescence reproductive ; (ii) il n'y a pas de contrôle de l'effet potentiellement confondant du statut physiologique des individus ; (iii) un seul trait du comportement de recherche alimentaire était examiné (le gain de masse au retour de mer).

Afin de pallier au manque d'étude reliant le vieillissement et le comportement de recherche alimentaire en conditions naturelles, la première partie de cette thèse se focalisera notamment sur les effets de l'âge sur les aires de pêche, les distances parcourues, l'activité à la surface de la mer et le succès de pêche chez le Grand Albatros (voir section III).

I.5.4. La nécessité d'une démarche pluridisciplinaire

Si le panorama actuel des connaissances concernant l'étude de la sénescence en conditions naturelles livre des résultats extrêmement contrastés et disparates (voir tableau 5), cela pourrait être lié au fait que, dans leur grande majorité, ces études n'examinent qu'un ou deux traits phénotypiques en fonction de l'âge, chez des espèces aux traits d'histoire de vie très contrastés.

A notre connaissance, très peu d'études ont simultanément exploré, chez un même animal sauvage, un grand nombre de paramètres susceptibles de varier avec l'âge [voir, cependant, Møller & De Lope 1999 (oiseaux), ou encore, Weladji et al. 2009 (mammifères)]. Récemment, un appel a donc été lancé à la communauté scientifique en faveur de *l'examen simultané de multiples traits* dans le but de mieux comprendre le phénomène de vieillissement (Nussey et al. 2008).

Comme le démontrent les études menées chez l'Homme ou les animaux de laboratoire, la plupart des grands phénomènes de sénescence (immunosénescence, endocrinosénescence, ...) sont interconnectés. La détection du déclin d'un paramètre donné (par exemple, la diminution des taux hormonaux avec l'âge) pourrait donc être le reflet indirect du déclin d'une autre fonction

physiologique. Afin de bien cerner l'importance de l'aspect multifactoriel du vieillissement, nous allons à présent illustrer certains en quoi certaines grandes fonctions physiologiques sont interconnectées face au vieillissement.

1.5.4.1. Age, immunité, hormones.

Une théorie récente établit des liens très étroits entre le déclin de l'immunité avec l'âge (ou *immunosénescence*) et le déclin des systèmes endocriniens avec l'âge (ou *endocrinoscénescence*). On sait depuis longtemps que le système endocrinien régule la réponse immunitaire et l'homéostasie durant l'inflammation (pour revue : McEwen et al. 1997) et que les glucocorticoïdes tiennent un rôle majeur dans l'immunosuppression (pour revue : Sapolsky et al. 2000). Des liens fonctionnels ont été mis en évidence avec la perte de fonctionnalité du système nerveux. L'ensemble de ces théories, dites théories neuro-endocrino-immunologiques de la sénescence, s'articule autour d'un concept simple : le vieillissement pourrait être dû à un dysfonctionnement de la communication entre les systèmes et de l'homéostasie. Dans le cadre de cette thèse effectuée sur des oiseaux en conditions naturelles, nous n'aurons pas la possibilité d'entrer dans les détails mécanistiques de ces systèmes, mais nous aurons à cœur de mesurer *simultanément* différents paramètres (hormonaux, immunitaires, ou liés au stress oxydant).

1.5.4.2. Age, immunité et stress oxydant.

Les antioxydants sont connus pour leurs fonctions régulatrices dans différents aspects de la réponse immunitaire (Surai 2002). De nombreuses études du vieillissement humain établissent un lien entre l'âge, l'immunité innée et le stress oxydant, selon un ensemble de mécanismes connus sous le nom d' « *inflammaging* »¹ (Franceschi et al. 2000a; Franceschi 2007; De Martinis et al. 2006). Avec l'âge chronologique, l'augmentation de la production des espèces réactives oxygénées et la diminution des systèmes de défenses contre le stress oxydant conduisent à une augmentation de l'état inflammatoire des individus, puis au vieillissement pathologique et physiologique (Franceschi et al. 2000a; Franceschi 2007). Des études récentes menées sur les oiseaux captifs ont exploré les effets de la réponse immunitaire sur le stress oxydant, mais ont livré des résultats contradictoires (Costantini & Dell'Omo 2006; Costantini & Møller 2009). Toutefois, les effets de l'âge sont rarement pris en compte dans ces études, ce que nous nous proposons de faire chez le Grand Albatros, en effectuant des mesures simultanées de paramètres immunitaires, de marqueurs du stress oxydant et d'indices de défenses antioxydantes chez des albatros âgés de 4 à plus de 49 ans.

¹ Terme anglais combinant les mots *inflammation* et *aging* (vieillesse).

I.6. Problématique et objectifs de la thèse

1.6.1. Objectif général

Ce travail porte sur les corrélats physiologiques et comportementaux de la sénescence en conditions naturelles. Le point de départ de notre démarche est la volonté de mener à bien l'une des premières études *pluridisciplinaires* des patrons de variations avec l'âge en conditions naturelles, avec une attention toute particulière portée au comportement de recherche alimentaire (*foraging*), ainsi qu'à l'immunité, au stress oxydant et à la réponse au stress. **Le but de nos travaux est de contribuer à la compréhension des mécanismes proximaux de la sénescence en conditions naturelles, par une approche purement transversale et essentiellement corrélative, dans une logique d'exploration à l'échelle de la population des paramètres phénotypiques susceptibles de varier avec l'âge à un niveau intra-individuel.**

1.6.2. Choix des modèles d'étude

Nos modèles d'étude seront deux oiseaux marins ayant des longévités exceptionnelles : le Grand Albatros *Diomedea exulans* et le Pétrel des Neiges *Pagrodroma nivea*, qui présentent trois avantages cruciaux pour l'étude des corrélats de la sénescence :

(i) Ces deux espèces font l'objet d'un programme de Capture-Marquage-Recapture effectué depuis plus de cinquante ans notamment par le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, ce qui permet d'avoir accès à des oiseaux d'un âge exceptionnel, probablement très proche de la fin des premières cohortes baguées (jusqu'à >49 ans pour le Grand Albatros et jusqu'à 47 ans pour le Pétrel des Neiges) et de connaître les histoires de vie de chaque individu (expérience de reproduction, âge de première reproduction, succès reproducteur, ...).

(ii) Ces espèces vivent dans des milieux isolés exempts de mammifères terrestres, où elles ont évolué sous de faibles pressions de prédation. Ayant manifestement perdu certains de leurs mécanismes de fuite, ils sont extrêmement faciles à attraper et à manipuler, sans conséquences détectables sur leur succès reproducteur. Ce fait est important d'un point de vue éthique mais aussi d'un point de vue conceptuel, car il est nécessaire de ne pas biaiser le succès reproducteur d'une espèce lorsqu'on étudie les mécanismes proximaux de la sénescence reproductive.

(iii) Plusieurs études effectuées par le CEBC ont déjà mis en évidence des effets transversaux de l'âge chez chacune de ces deux espèces : des patrons compatibles avec la *sénescence actuarielle* et

reproductive chez le Grand Albatros ; des patrons compatibles avec la sénescence *physiologique* et *reproductive*, chez le Pétrel des Neiges (qui seront détaillés en II.2.2.), ce qui nous conforte dans la faisabilité de la recherche de nouveaux patrons liés à l'âge.

1.6.3. Problématique et questions abordées par les travaux empiriques

Comme nous l'avons exposé en introduction de cette thèse, chez le Grand Albatros, le succès reproducteur décline à partir l'âge de 25 à 30 ans (Weimerskirch et al. 2005; Figure 1a) mais les mécanismes proximaux de ce déclin sont inconnus. A quels paramètres comportementaux et/ou physiologiques peut-on relier ce déclin apparent du succès reproducteur ? Peut-on mettre en évidence des patrons transversaux de variations avec l'âge dans différents traits phénotypiques ? L'expression de ces patrons est-elle dépendante du contexte de la reproduction ?

En outre, nous étudierons les éventuelles différences entre les deux sexes dans l'expression des patrons de variation avec l'âge, qui sont encore méconnues en conditions naturelles bien que cruciales chez l'Homme ou les animaux de laboratoire.

Dans le premier volet de cette thèse, nous nous poserons les questions suivantes (partie III, ARTICLE A et étude hors article III.2.2.) :

Q.1. Quels sont les effets de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire du Grand Albatros durant la reproduction ?

Q.1.1. Les aires de pêche, la durée et la longueur des voyages d'alimentation en mer varient-elles avec l'âge ?

Q.1.2. L'activité des individus à la surface de la mer varie-t-elle avec l'âge ?

Q.1.3. La performance de recherche alimentaire, paramètre fondamental dans la théorie des traits d'histoire de vie, varie-t-elle avec l'âge ? Peut-on observer une modification avec l'âge du statut hormonal des oiseaux au retour de mer ?

Q.2. Peut-on détecter un effet de l'âge sur la 'physiologie basale' du Grand Albatros durant la reproduction ?

Q.2.1. Quels sont les effets de l'âge sur le statut immunitaire humoral basal ?

Q.2.2. Les taux basaux de corticostérone (hormone de stress) varient-ils avec l'âge ?

Q.2.3. Les niveaux de stress oxydant et défenses antioxydantes varient-ils avec l'âge ?

Q.2.4. Les niveaux de défenses antioxydantes varient-ils avec l'âge ?

Q.3. Quels sont les effets de l'âge sur certains paramètres de la reproduction chez le Grand Albatros ?

Q.3.1. Quels sont les effets de l'âge *et de l'interaction age*sexe* sur le succès reproducteur des couples ?

Q.3.2. Quels sont les effets de l'âge sur la date de ponte, susceptible d'influencer le succès reproducteur chez les oiseaux ?

Q.3.3. Quels sont les effets de l'âge sur les taux d'hormone parentale (prolactine), susceptible de refléter le niveau d'investissement parental ?

Q.4. Y a-t-il des différences entre mâles et femelles dans les patrons de variations avec l'âge des différents paramètres mesurés ? Si oui, comment les interpréter ? Quelles sont les causes ultimes et proximales de ces différences ?

Dans la première partie, nous étudierons la variation avec l'âge d'un panel de traits phénotypiques mesurés à l'état basal pendant la reproduction. Dans le second volet de cette thèse, nous étudierons les effets de l'âge sur la *réponse au stress* de manipulation et sur la *réponse immunitaire*. Nous examinerons également l'effet du *contexte de reproduction* (oiseaux reproducteurs vs. non reproducteurs).

L'objectif de la deuxième partie sera d'étudier les liens entre l'âge des individus et des épisodes 'stressant' ou 'contraignants' pour l'individu : l'épisode de reproduction, l'exposition à un stress aigu et l'exposition à un antigène.

Dans la seconde partie, nous examinerons donc les questions suivantes (Partie IV, ARTICLES B, C, D et étude hors article IV.3.2.) :

Q.5. Quels sont les effets de l'âge sur la réponse des individus face un stress aigu (stress de manipulation) durant la reproduction ? (ARTICLE B)

Q.5.1. Quels sont les effets de l'âge sur l'amplitude de la réponse hormonale face au stress de manipulation (taux de prolactine et de corticostérone) ?

Q.5.2. Quels sont les effets de l'âge sur l'amplitude de la réponse du système cardiaque face au stress de manipulation ?

Q.6. Les effets de l'âge sont-ils dépendants du contexte de la reproduction ?

Q.6.1. Les effets de l'âge sur la réponse au stress sont-ils différents entre individus reproducteurs et non reproducteurs ? (ARTICLE C)

Q.6.2. Les effets de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire sont-ils différents entre individus reproducteurs et non reproducteurs ? (Etude hors article III.2.2.)

Q.7. Peut-on détecter un effet de l'âge sur la réponse à un challenge immunitaire ?

(ARTICLE D)

Q.7.1. Peut-on détecter un effet de l'âge sur l'amplitude de la réponse immunitaire ?

Q.7.2. Peut-on détecter un effet de l'âge sur l'augmentation des taux d'hormone de stress (corticotérostérone) induite par le challenge immunitaire ?

Ces questions seront abordées chez le Grand Albatros (Q.4 et Q.5) ou sur le Pétrel des Neiges (Q.6.). En outre, nous examinerons également les différences entre les deux sexes dans l'expression des patrons liés à l'âge.

Dans une troisième partie, nous aborderons un tout autre aspect de la sénescence, à savoir les effets de l'âge des parents sur certains traits phénotypiques de leur progéniture. Nous nous placerons ainsi dans le champ des *effets transgénérationnels* du vieillissement. Nous nous limiterons à l'étude du Pétrel des Neiges, qui se prête le plus facilement au suivi de la croissance des poussins que le Grand Albatros compte tenu de sa taille et de la durée relativement limitée de la période de croissance. Plus précisément, nous aborderons les questions suivantes :

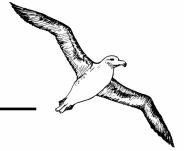
Q.8. L'âge des parents a-t-il une influence sur la biométrie et la courbe de croissance des poussins du Pétrel des Neiges ?

Q.9. L'âge des parents a-t-il une influence sur la physiologie de la corticotérostérone des poussins du Pétrel des Neiges ?

Q.9.1. L'âge des parents a-t-il une influence sur le taux basal d'hormone de stress des poussins ?

Q.9.2. L'âge des parents a-t-il une influence sur la réponse hormonale des poussins face au stress de manipulation ?

Q.10. La date de ponte a-t-elle une influence sur la croissance des poussins ? Peut-on mettre en évidence le phénomène de *catch-up growth* (croissance accélérée suite à un retard de croissance ou de phénologie, susceptible d'influencer à long terme le phénotype individuel et la sénescence) chez le Pétrel des Neiges ?



Modèles d'étude, matériels et méthodes

« Notre conception actuelle de la 'logique du vivant' est étroitement dépendante de nos méthodes d'investigation et des limitations internes de nos systèmes de représentation. Nous devons examiner nos méthodes, nos procédures, afin de tenter de discerner leurs pouvoirs réels, à quelles représentations nous pouvons aboutir et si le vivant peut s'y inscrire – ou non. »

Patrick Pluton, *in* *Quelle logique pour le vivant ?* (1997)

II. Modèles d'étude, matériels et méthodes

II.1. Modèles d'étude

II.2.1. Intérêts et choix de deux oiseaux marins longévifs

Dans le cadre de ce doctorat, deux espèces emblématiques d'oiseaux marins ont été étudiées *in situ*, le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges, qui ont tous deux une longévité exceptionnelle (plus de 50 ans pour les deux espèces). Ils appartiennent à l'ordre des Procellariiformes. L'ordre des Procellariiformes comprend 103 espèces, dont les Albatros, les Pétrels, les Pétrels Plongeurs et les Océanites. Lors des événements reproductifs, annuels ou biennaux (Warham 1990), la femelle pond un œuf unique et il n'y a pas de remplacement en cas d'échec. Cette faible fécondité est compensée par un taux de survie des adultes très élevé. Par exemple, le Grand Albatros possède un taux de survie adulte de plus de 95% (taux annuel). La combinaison du taux de survie annuel élevé et d'une grande longévité confère aux individus une forte valeur reproductive résiduelle chez les Procellariiformes (Goodman 1974). Cette stratégie reproductive est typique des espèces dites « à stratégie *K* ».

Ces deux espèces sont fortement philopatrices, c'est-à-dire qu'une proportion très importante de juvéniles reviennent sur leur lieu de naissance après plusieurs années passées en mer (Weimerskirch et al. 1986; Chastel et al. 1993; Jenouvrier et al. 2005). C'est un avantage indéniable pour la réalisation des études démographiques, qui ont commencé à la fin des années 1960. Ces deux espèces font l'objet d'un suivi démographique à long terme initié dans le début des années soixante par des chercheurs du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et depuis le début des années 1980 par l'équipe basée actuellement au CEBC-CNRS (Weimerskirch et al. 1986; Chastel et al. 1993; Weimerskirch et al. 1997). Grâce au travail annuel des VCATs (Volontaires Civils à l'Aide Technique) sous l'égide du CEBC, le cycle de reproduction de l'ensemble des individus est ainsi suivi annuellement, enregistré dans une base de données, qui constitue un historique des histoires individuelles (expérience de reproduction, nombre de partenaires différents, proportion de tentatives réussies (Weimerskirch et al. 2005). La durée exceptionnelle du suivi démographique permet également de décrire les patrons associés au phénomène de sénescence (déclin du succès reproducteur chez les individus les plus âgés (Weimerskirch et al. 1992; Weimerskirch et al. 2005) et d'en établir certains corrélats hormonaux (Angelier et al. 2006b; Angelier et al. 2007b). Nous allons maintenant exposer plus en détail le cycle de vie de chacun de nos deux modèles d'étude.

II.2.1.1. Le Grand Albatros

La famille des *Diomedidae* comprend 22 espèces d'Albatros, presque toutes cantonnées à l'hémisphère sud, dont 8 nichent dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF, Sud de l'Océan Indien / Océan Austral). Ils se reproduisent en colonies relativement denses, dans des falaises (par exemple, Albatros fuligineux) ou des endroits dégagés et ventés (par exemple, Grand Albatros).

Le Grand Albatros *Diomedea exulans* (Linnaeus, 1758), espèce emblématique de la famille des *Diomedea*, se reproduit sur plusieurs archipels de l'océan austral (Géorgie du Sud, îles de Prince Edouard, îles Crozet, îles Kerguelen, Macquarie). Sa population mondiale est estimée à 8500/9000 couples (BirdLife International 2006). A Crozet, la population de Grand Albatros est suivie sur toute l'Île de la Possession (46°25'S, 51°45'E) depuis 1960. Entre 300 et 400 couples s'y reproduisent chaque année. Il se nourrit de céphalopodes et de poissons qu'il capture essentiellement à la surface de l'eau.

L'espèce est biennale, c'est-à-dire que les couples ne se retrouvent que tous les deux ans (après une année consacrée à la reproduction, les partenaires se séparent et sillonnent l'océan austral pendant une année dite *sabbatique*). Toutefois, lorsque le couple échoue pendant l'incubation ou au début de l'élevage du jeune, la reprise de la reproduction est possible dès le mois de décembre suivant. En outre, certains couples sont en mesure de se reproduire deux années consécutives avec succès. Chez cette espèce, la fidélité est très forte et, après leur formation vers l'âge de 6-10 ans, les couples ne divorcent généralement pas sauf si l'un des deux disparaît, même en cas d'échecs reproducteurs répétés. Cela suggère que la fidélité présente un avantage sélectif majeur sur le succès reproducteur total au cours de la vie, probablement lié au coût de la recherche d'un nouveau partenaire et de l'apprentissage des signes de reconnaissance (parades). Les changements de partenaires n'interviennent que lorsqu'un des partenaires meurt ou quand les deux partenaires se désynchronisent. Il faut en moyenne deux à trois ans après la perte d'un conjoint pour retrouver un partenaire (Jouventin et al. 1999).

Les reproducteurs arrivent à la colonie en novembre pour démarrer la saison de reproduction. Le cycle de reproduction, depuis l'accouplement (novembre/décembre) jusqu'à l'envol du poussin (novembre/décembre), dure presque un an. L'œuf unique est pondu dans un nid constitué d'herbes et de terre. L'incubation dure en moyenne 78 jours (soit la plus longue connue dans le règne animal). Les deux partenaires y participent activement en alternant les périodes de résidence au nid et les périodes de voyage en mer. La période d'incubation représente une période de forte dépense énergétique, car l'œuf doit être maintenu à 38°C dans la poche incubatrice, pendant des durées parfois supérieures à 15 jours.

L'œuf est systématiquement surveillé par l'un des deux partenaires, car il serait immédiatement consommé par les prédateurs (*Skua subantarctique Catharacta lonbergii*) en cas d'abandon temporaire. L'individu qui jeûne attend patiemment le retour de son partenaire pour partir se nourrir. Les voyages en mer durent quelques jours à plus de 45 jours, pour une moyenne de 10 ou 12 jours. S'il ne parvient pas à se nourrir efficacement pendant son voyage en mer, l'Albatros prend le risque de revenir avec un mauvais niveau de réserves pour affronter son nouveau jeûne ; au contraire, s'il prend trop de temps pour se nourrir en mer, il court le risque de revenir sur un nid déserté par le partenaire. La période d'incubation représente donc un *conflit entre la maintenance somatique* (survie immédiate) et *l'investissement dans la reproduction* – c'est-à-dire un conflit d'allocation de l'énergie, qui pourrait s'avérer critique pour les individus sénescents. C'est pourquoi nous avons choisi d'étudier la physiologie des Albatros durant la période d'incubation de l'œuf. Après éclosion de l'œuf, au mois de février ou mars, le poussin est élevé par les deux parents en alternance. Les voyages en mer durant l'élevage du poussin sont plus courts, de un à trois jours. L'émancipation a lieu après l'hiver austral, au mois d'octobre ou novembre. Après son départ pour la mer, le jeune albatros passe 3 à 7 ans en mer avant de revenir sur une île pour s'y reproduire, le plus souvent sur la colonie voire sur le nid où il est né.

Les albatros constituent l'un des groupes d'oiseaux les plus menacés à l'heure actuelle (Butchart et al. 2004; BirdLife International 2004). Le Grand Albatros est classé 'Vulnérable' depuis 2000 (IUCN 2007). Dans plusieurs de ses colonies (Géorgie du Sud, îles Crozet, Prince Edouard), les populations de Grand Albatros ont fortement diminué ces dernières décennies (Weimerskirch & Jouventin 1998; Nel et al. 2003), en lien avec les captures accidentelles lors de la pêche à la palangre (Weimerskirch et al. 1997), en particulier de la pêche au thon (Tuck et al. 2001) et dans une moindre mesure de la pêche à la légine (Weimerskirch et al. 2000a). Grâce à différentes mesures de protection, les populations de Crozet, Kerguelen et Prince Edward ont de nouveau augmenté ces dernières années, mais n'ont pas atteint leurs effectifs initiaux.

II.2.1.2. *Le Pétrel des Neiges*

Le Pétrel des Neiges est un oiseau de taille modeste au sein des Procellariiformes (longueur : 35-40 cm, masse : 200 à 400 g, envergure : 75 à 80 cm), entièrement blanc, avec une faible fécondité annuelle, une probabilité de survie élevée (> 93%) et une grande espérance de vie (> 40 ans) (Chastel et al. 1993; Barbraud et al. 1999; Jenouvrier et al. 2005). Il niche exclusivement en milieu polaire, sur la côte du continent Antarctique et sur les archipels antarctiques (Géorgie du Sud, Shetlands du Sud,

Sandwich du Sud, Orcades du Sud, Îles Bouvet) parfois même jusqu'à 400 kilomètres à l'intérieur du continent. La population totale en Antarctique dépasse plusieurs millions de couples. Il se nourrit de céphalopodes, de crustacés (krill *Euphasia sp.*), de petits poissons qu'il capture essentiellement à la surface de l'eau ou en plongeant à quelques mètres de profondeur.

La période de reproduction est condensée durant l'été austral, d'octobre (arrivée des partenaires) à mars (émancipation du poussin). Les oiseaux arrivent sur les sites de reproduction (des îlots rocheux sur le pourtout du continent Antarctique) au début de l'été austral, en octobre et novembre. Après de spectaculaires ballets aériens en guise de parade, ils s'installent dans une cavité rocheuse ou sur des replats, dans des nids occasionnellement ensevelis par la neige. La ponte et l'élevage débutent après un exode préposital d'environ 3 semaines et s'étalent jusqu'à l'envol du poussin, durant la première quinzaine de mars. La femelle ne pond qu'un œuf par an, sans ponte de remplacement en cas d'échec (Chastel et al. 1993; Barbraud & Weimerskirch 2001).

Les deux partenaires participent activement à l'incubation (et, par la suite, à l'élevage du poussin), avec un investissement total similaire (Warham 1990). L'incubation de l'œuf dure environ 45 jours, avec un taux d'échec est assez élevé puisqu'il est de l'ordre de 30 à 40 % selon les années. Durant l'incubation de l'œuf, les partenaires alternent voyages en mer et résidence au nid, comme décrit pour le Grand Albatros, à la différence que l'œuf peut être laissé sans surveillance pendant plusieurs jours sans être capturé par un prédateur, car la plupart des nids sont rocheux et abrités. Les voyages en mer durent entre 3 et 10 jours et se raccourcissent au moment d'éclosion de l'œuf, courant février. L'élevage du poussin est extraordinairement rapide compte tenu de la taille de l'organisme : le poussin est thermiquement émancipé en moins d'une semaine, atteint sa taille maximale en trois semaines environ, et il prêt à partir en environ un mois.

La maturité sexuelle est acquise au bout de 10 ans en moyenne et les oiseaux se reproduisent annuellement, bien qu'une proportion substantielle d'oiseaux saute la saison de reproduction chaque année (Chastel et al. 1993). Comme pour le Grand Albatros, ils sont hautement fidèles à leur site de reproduction et à leur partenaire (89.8% et 88.3% respectivement, (Bried et al. 2003).



Fig. 2. Le Grand Albatros *Diomedea exulans*. Parade, incubation, éclosion, élevage du poussin. Encart : taille de l'œuf par rapport à l'œuf de poule. Photos Vincent Lecomte (Île de la Possession, décembre 2007-avril 2008).

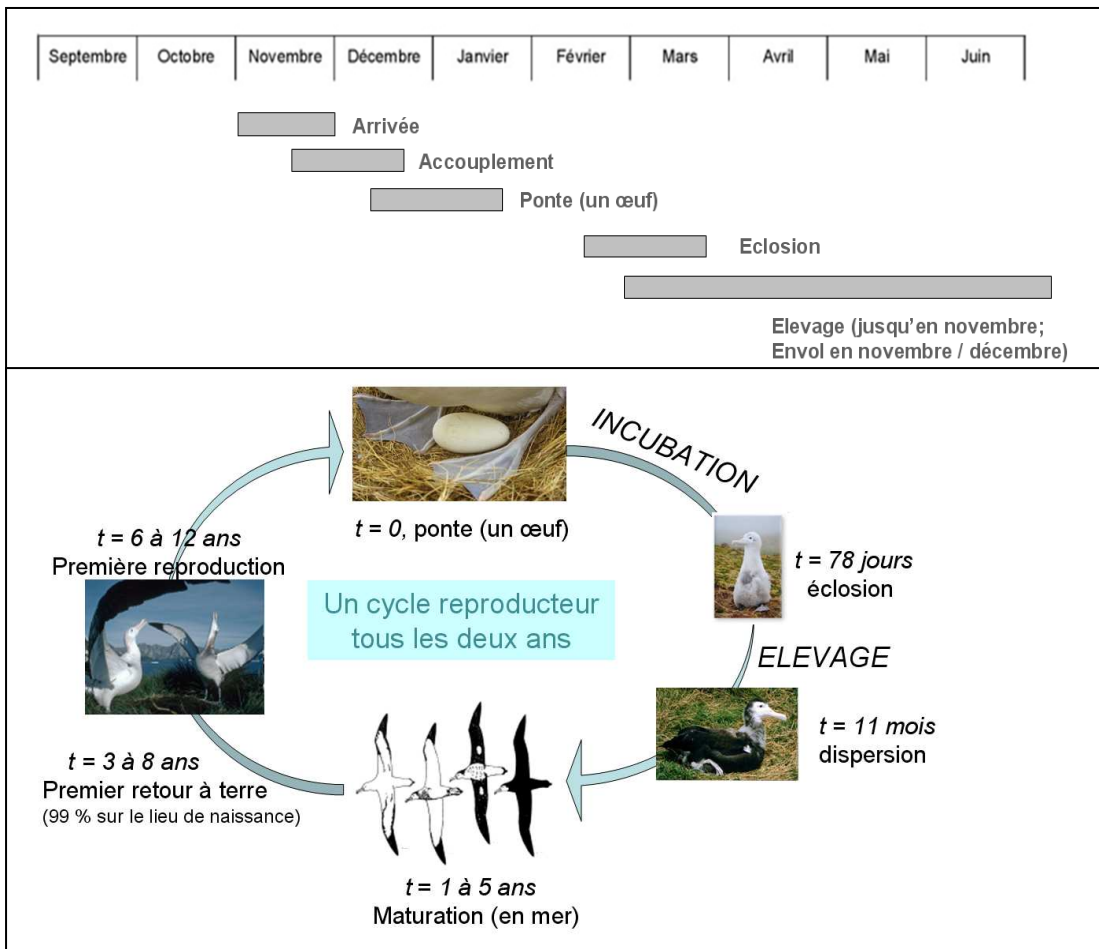


Fig. 3. Cycle de reproduction et cycle de vie du Grand Albatros.



Fig. 4. Le Pétrel des Neiges *Pagodroma nivea*. Adulte en vol, adulte sur nid pendant l'incubation de l'œuf ; poussin. Photos Vincent Lecomte (Terre Adélie, janvier février 2009).

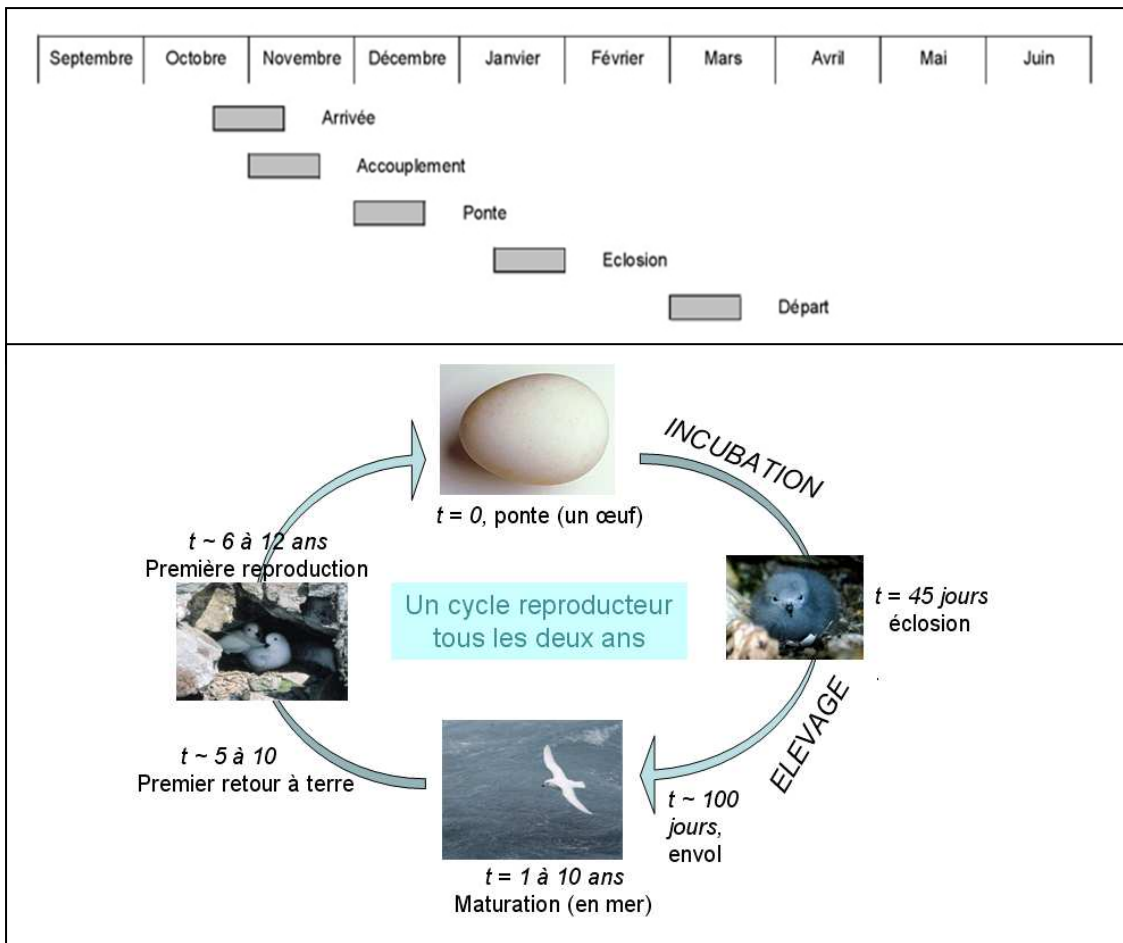


Fig. 5. Cycle de reproduction et cycle de vie du Pétrel des Neiges.

II.2.2. Les données actuelles sur nos modèles d'étude

Dans cette section, nous allons brièvement résumer les données disponibles sur l'effet de l'âge sur la reproduction et la physiologie de nos deux modèles d'étude, données préalables aux travaux entrepris au cours de ce doctorat. Comme nous l'avons souligné en introduction, ces données sont issues de travaux transversaux et corrélatifs.

II.2.2.1. Age, expérience, sénescence

Chez le Grand Albatros, des effets de l'âge ont été détectés à l'échelle de la population sur la survie (Weimerskirch 1992), la reproduction (Weimerskirch 1992; Weimerskirch et al. 2005) et les taux basaux de corticostérone (Angelier et al. 2006b). Le succès reproducteur des individus augmente dans la première partie de la vie reproductive (7 - 12 ans), se stabilise puis diminue à partir de 25/30 ans (figure 1a, section I.1). La survie diminue après environ 27 ans (Weimerskirch 1992), mais de nouvelles études pourraient être conduites afin d'affiner la description de la sénescence actuarielle chez le Grand Albatros compte tenu du recul que nous avons aujourd'hui dans le temps. Sur le plan physiologique, des études du taux de corticostérone basal ont démontré que ces taux variaient « quadratiquement » avec *l'expérience* de reproduction (mais pas avec l'âge proprement dit ; figure 1b, section I.1).

Pour décrire ces « courbes en cloches », telles que celles présentées en figure 1 dans l'introduction de cette thèse, susceptibles de refléter des patrons de sénescence, on évoque souvent un effet « quadratique » de l'âge (ou effet « en age^2 ») sur la performance de reproduction ou sur d'autres paramètres phénotypique (Weimerskirch et al. 2005). Cette approche reste relativement populaire en écologie de la sénescence : cela consiste à dire que le modèle *quadratique* est mieux adapté pour décrire la variation de tel ou tel trait phénotypique à l'échelle de la population qu'un modèle constant ou qu'une simple régression linéaire. Toutefois, il s'agit d'une approche simpliste car l'effet de l'âge sur le succès reproducteur ou la survie n'est pas véritablement *quadratique* (il n'y a pas de raison de croire qu'il y a une *symétrie* entre le début de la vie et la fin de vie, bien au contraire !). Il s'agit simplement de décrire un patron d'augmentation *puis* de déclin en fonction de l'âge. Nous renvoyons le lecteur à des études plus détaillées visant à modéliser ces effets de l'âge par des fonctions plus appropriées (voir, par exemple, en ce qui concerne la survie, l'utilisation des modèles de Gompertz par Gaillard et al. 2004, ou, en ce qui concerne le succès reproducteur, l'utilisation de modèles à seuil Berman et al. 2009).

Chez le Pétrel des Neiges, des effets de l'âge ont été détectés sur la probabilité de reproduction (Berman et al. 2009) et sur certains paramètres physiologiques, tels que la réponse hormonale au stress (Angelier et al. 2007b).. Par exemple, la réponse du taux circulant de prolactine (hormone parentale) en réponse au stress de manipulation décline avec l'âge chez les mâles (Angelier et al. 2007b). Cela pourrait traduire une augmentation de l'investissement parental avec l'âge (Angelier & Chastel 2009), ou une moindre réactivité du système endocrinien chez les vieux individus (détérioration fonctionnelle, ou sénescence). Ces résultats soulignent l'intérêt du Pétrel des Neiges comme modèle pour l'étude de l'endocrinosénescence.

En outre, l'examen détaillé des dates d'éclosion (composant essentiel du succès reproducteur) a permis de démontrer un effet de l'âge (Goutte et al. 2010, étude transversale) ou de l'expérience reproductive (Amélineau et al. 2009), ce qui souligne l'intérêt de cette espèce pour l'étude des patrons liés à l'âge. Cependant, contrairement au Grand Albatros, les études démographiques (Capture-Marquage-Recapture) n'ont pour le moment montré que des effets subtils de déclin de la performance de reproduction avec l'âge (diminution de la fréquence de tentative de reproduction, Berman et al. 2009). Compte tenu de la structure de la population et de l'âge des individus les plus vieux (46 ans), il semble peu probable que ce résultat reflète un manque de recul dans le temps (les jeux de données atteignent la fin de plusieurs cohortes). Il est possible que les taux de sénescence reproductive soient extrêmement faibles, voire nuls, chez le Pétrel des Neiges, ou encore que l'hétérogénéité individuelle masque les patrons de sénescence à l'échelle populationnelle (voir la Discussion de cette thèse, en partie VI).

II.2.2.2. Comportement de recherche alimentaire

Les effets de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire seront étudiés chez le Grand Albatros (section III) durant la période d'incubation de l'œuf. Nous synthétisons donc ici les données existantes concernant la recherche alimentaire de cette espèce.

Pendant l'incubation de l'œuf, les deux partenaires alternent périodes de nourrissage en mer et de résidence au nid, qui les obligent à jeûner en utilisant leurs réserves corporelles pendant de longues périodes, jusqu'à 45 jours (Weimerskirch et al. 1993). Lorsqu'ils vont se restaurer en mer, ils parcourent jusqu'à 15 000 kilomètres en un seul trajet (Jouventin & Weimerskirch 1990). Cet approvisionnement à très longue distance est possible grâce à une dépense énergétique très faible lors du vol, qui, chez le Grand Albatros, ne représente que 1,5 fois la dépense énergétique de base (*Basal*

Metabolic Rate, BMR ; Weimerskirch et al. 2000b). Grâce à l'exploitation dynamique du vent (*dynamic soaring*, Wood 2008), ils atteignent ainsi économiquement des vitesses élevées de voyage en mer, jusqu'à 50 km/h (Weimerskirch et al. 2000b). Ils optimisent la vitesse de vol par rapport à la dépense énergétique en se positionnant favorablement selon les champs de vent (de 3/4 dos, Weimerskirch et al. 2000b) et recherchent la nourriture en s'aidant d'indices olfactifs (Nevitt et al. 2008).

Au cours des trajets alimentaires, les taux basaux d'hormone de stress (corticostérone) diminuent (Angelier et al. 2007c) proportionnellement à leur succès de pêche (gain de masse). L'utilisation de capteurs d'ingestion a permis de montrer que les oiseaux se nourrissaient essentiellement de jour (Weimerskirch & Wilson 1992). Leurs proies sont principalement des céphalopodes et des poissons (Cherel et al. 2000), qui remontent à la surface après leur mort et sont ainsi consommés directement à la surface de l'eau. C'est pour cette raison qu'ils sont parfois surnommés les « charognards des mers ».

Les suivis satellitaires indiquent que, pendant la reproduction, les mâles de cette population vont s'alimenter essentiellement dans les eaux subantarctiques, au Sud de Crozet, tandis que les femelles exploitent essentiellement les eaux subtropicales, au nord de Crozet (Weimerskirch et al. 1993). On trouvera une illustration de cette ségrégation sexuelle dans les aires de pêche durant la reproduction dans l'Article A de cette thèse (Section III, ARTICLE A, Figure 2). Les effets de l'âge sur la répartition des oiseaux en mer n'étaient pas connus avant la réalisation de ce doctorat.

II.2. Sites d'étude

II.2.1. Les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) et l'Océan Austral

Les études de terrain effectuées au cours de cette thèse ont pris place sur deux territoires français situés dans l'hémisphère Sud, appartenant aux Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Les TAAF sont constituées de quatre districts, les îles Crozet, l'archipel des Kerguelen, les îles Saint-Paul et Amsterdam et l'archipel de Pointe Géologie en Terre Adélie (Antarctique). Un immense océan baigne ces archipels, l'Océan Austral (entre 37° et 60° de latitude sud, 76 millions de km²), océan annulaire qui ceinture le continent Antarctique et que l'on divise traditionnellement en grandes bandes concentriques : les eaux subtropicales, les eaux subantarctiques et les eaux antarctiques, délimitées respectivement par les fronts subtropical et polaire (voir Article A, figure 2). La présence de courants de flux ouest-est, séparés par des zones frontales, est à l'origine de la séparation physique entre ces différentes masses d'eau (Holliday & Read 1998). La productivité primaire globale de l'océan Austral est relativement faible et se concentre le long du continent Antarctique, sur les bordures des plateaux des îles subantarctiques et à la proximité des fronts océaniques. De grands réseaux trophiques marins s'y développent et constituent des sites d'alimentation pour les prédateurs supérieurs (Hunt Jr et al. 1999), dont les oiseaux marins. En relation avec l'énorme production biologique des plateaux continentaux et des fronts, l'océan Austral héberge une avifaune parmi les plus riches et diversifiées de la planète, totalisant plus de 360 millions d'individus reproducteurs (Van Franeker et al. 1997). On y rencontre principalement quatre ordres d'oiseaux: les Sphénisciformes (manchots), les Procellariiformes (albatros, pétrels, pétrels plongeurs et océanites), les Charadriiformes (skuas, sternes et goélands) et les Péléciformes (cormorans). Cette avifaune niche en grandes colonies sur des territoires minuscules perdus entre les 'quarantièmes rugissants' et les 'cinquantièmes hurlants'.

Les Procellariiformes, que nous étudierons dans cette thèse, dominent la communauté en termes de diversité spécifique (Warham 1990). Les sphénisciformes dominent la communauté en termes de biomasse, représentant plus de 80% de la biomasse aviaire de l'Océan Austral (Williams 1995). En outre, ayant évolué sous une faible pression de prédation, la faune est exceptionnellement peu farouche et présente de moindres réflexes comportementaux de fuite, ce qui permet de travailler efficacement dans d'excellentes conditions avec un minimum de perturbation pour les animaux. C'est pourquoi des études scientifiques y sont menées depuis les années 1960, notamment au niveau des îles Crozet et de la Terre Adélie, où ont eu lieu les deux missions de terrain nécessaires à ce travail de thèse.



Fig. 6. Etudier le Grand Albatros dans l'archipel de Crozet : Le 'Marion Dufresne', la Base Alfred Faure et la colonie de Grand Albatros de Pointe basse. Photos Vincent Lecomte (2007-2008).



Fig. 7. Etudier le Pétrel des Neiges en Terre Adélie : l'Astrolabe, la Base Dumont D'Urville, et un adulte couvant son œuf durant une tempête de neige à la colonie de Mont Dore. Photos Vincent Lecomte (2009).

II.2.2. L'Île de la Possession (subantarctique), site de reproduction du Grand Albatros

Nous avons étudié le Grand Albatros sur l'Île de la Possession (îles Crozet, 46°25'S, 51°45'E), en plein cœur du secteur indien de l'Océan Austral. Découvertes au XVIII^{ème} siècle et relativement épargnées de réelles occupations humaines, les îles Crozet sont occupées en continu depuis les années 1960 par des hivernants qui résident pendant 12 à 17 mois sur les bases scientifiques de l'Institut Paul Emile Victor (IPEV). Depuis les années 1980, le CEBC envoie chaque année des volontaires longue durée pour effectuer le suivi démographique, ainsi que des « campagnards d'été » pour la réalisation leurs travaux de thèse. La mission de terrain réalisée au cours de cette thèse (décembre 2007 – avril 2008) en collaboration avec de nombreux assistants sur le terrain, a consisté en (i) un suivi de la phénologie de la reproduction sur toute l'île (détermination des dates de pontes par passages réguliers sur toutes les colonies de l'île ; numérotation des nids et cartographie ; suivi du déroulement de l'incubation de l'œuf) ; (ii) une étude télémétrique et physiologique conduite spécifiquement sur la colonie de Pointe Basse (observation des shifts d'incubation, équipement de balises, prises de sang, protocole de réponse au stress, attente du retour de balises, suivi de la reproduction, collecte de coquilles d'œufs).

A Crozet, les températures moyennes de l'air sont de 3 à 12 °C (Crozet), celles de l'océan environnant de 2 à 15 °C. Les dépressions d'ouest se succèdent rapidement, apportant vents violents et humidité. C'est un climat océanique assez rigoureux, marqué par une forte nébulosité, des précipitations et des vents parfois extrêmes, qui limitent considérablement le développement de la flore terrestre. Aucun arbre n'y pousse. Cependant, les îles de l'Archipel sont un sanctuaire sauvage pour les mammifères marins et les oiseaux. Pas moins de 35 espèces d'oiseaux nichent sur les Îles Crozet et des effectifs considérables s'y reproduisent (par exemple, plusieurs millions de couples de Gorfou macaroni *Eudyptes chrysolophus*). Le Grand Albatros se reproduit sur 4 des 5 îles de l'Archipel. La plus grande colonie se situe sur l'Île de la Possession, au Cap de Pointe Basse, à une demi-journée de marche de la Base Alfred Faure. C'est là bas, entre la « cabane » de Pointe Basse et la colonie dite du « Champ aux Albatros », prêt du Jardin Japonais, que nous avons passé l'essentiel de notre temps de mission.

II.2.3. La Terre Adélie (Antarctique), site de reproduction du Pétrel des Neiges

Le deuxième modèle d'étude, le Pétrel des Neiges, a été étudié dans le secteur français de l'Antarctique, Terre Adélie. D'une superficie égale à vingt fois celle de la France, l'Antarctique est le plus froid, le plus sec et le plus venté des continents. La glace recouvre 99% du continent et les rares rochers ou îlots qui émergent (principalement le long de la côte) constituent des sites privilégiés pour la reproduction des oiseaux, qui s'y concentrent par plusieurs centaines de milliers pendant l'été austral. La base Française Dumont d'Urville est implantée sur l'un de ces archipels, celui de Pointe-Géologie, composé d'une quarantaine d'îlots. Il s'agit de la première base Française permanente construite en Antarctique (1956). L'Archipel, découvert et nommé par Dumont d'Urville en 1887, placé sous la souveraineté française en 1924, fait l'objet d'expéditions régulières depuis 1951 et d'hivernages en continu depuis 1955, avec le concours de l'Institut Polaire Paul Emile Victor et des Terres Australes et Antarctiques Françaises. Le climat est de type polaire, mais modéré par rapport à l'intérieur des terres, avec des vents moyens de 35 km/h sur l'année (qui dépassent fréquemment 100 km/h, avec des pointes à 210 km/h liées au blizzard et au vent catabatique) et des températures moyennes de -20 °C qui peuvent parfois atteindre 0 °C pendant l'été austral, mais -50°C pendant l'hiver.

L'avifaune est particulièrement riche pour l'Antarctique, avec 8 espèces et 2500 à 3000 couples reproducteurs de Manchot empereur *Aptenodytes forsteri*, environ 45 000 couples de Manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* et nombre d'autres espèces (Damier du Cap *Daption capense* ; Océanite de Wilson *Oceanites oceanicus* ; Pétrel géant *Macronectes giganteus* ; Fulmar antarctique *Fulmarus glacialisoides*...). Les colonies de Pétrels des Neiges sont implantées dans les rochers, éboulements et falaises tout autour de la base et sur les îles environnantes. L'effectif reproducteur est stable (environ 1000 couples sur l'ensemble de l'archipel, la plupart étant concentrés sur l'île des Pétrels). Le suivi des populations d'oiseaux en Terre Adélie est mené de longue date, depuis 1952 ou 1964 selon les espèces.

La mission de terrain réalisée dans le cadre de cette thèse (décembre 2008-mars 2009) a consisté en (i) un suivi de la phénologie sur l'ensemble de l'île (passage quotidien sur l'ensemble des 250 nids présents sur l'île des Pétrels pour la détermination des dates d'éclosion des œufs) ; (ii) une série d'études physiologiques conduites dans les colonies de Mont Dore, Mont Joli, Ex-Mont-Joli, Antavia et Mont Caro (prises de sang, tests immunitaires à la PHA, suivi du succès reproducteur, suivi de la croissance des poussins) selon des méthodes que nous allons décrire dans la section suivante ; (iii) une recherche spécifique de vieux individus dans les autres îles de l'archipel accessibles en zodiac (ou à pied par la banquise pour certains îlots) afin d'augmenter les tailles d'échantillons dans les classes d'âge élevées.

II.3. Méthodes d'étude

II.3.1. Accès aux oiseaux, suivi démographique, bases de données

La démographie des espèces est suivie depuis les années 1960 sur les colonies d'études selon des techniques classiques de marquage-capture-recapture (Grand Albatros : Weimerskirch et al. 1997; Pétrel des Neiges : Chastel et al. 1993; Barbraud & Weimerskirch 2001). Sur les colonies, au début de chaque saison de reproduction, chaque nid est répertorié, numéroté et cartographié, puis visité à chaque stade de la reproduction pour contrôler les individus nicheurs. Chaque individu est identifié par une bague métallique unique émise par le Muséum National d'Histoires Naturelles de Paris. Le contrôle se fait à des dates fixées en fonction de la phénologie du cycle de reproduction de chaque espèce et permet de suivre le succès reproducteur dont les éventuels stades d'échec (échec pendant l'incubation, échec pendant l'élevage du poussin). On peut donc suivre les variations interannuelles du succès reproducteur des couples et connaître l'histoire de vie de chaque individu.

II.3.2. Prises de sang et protocole de réponse au stress

II.3.2.1. Prise de sang

Selon une technique classique en ornithologie, les prises de sang sont effectuées juste après la capture par ponction de la veine tibiale (Albatros) ou alaire (Pétrels des Neiges) à l'aide d'une aiguille (25G ou 29G) fixée à une seringue de 1 millilitre préalablement héparinée afin d'éviter la coagulation du sang. Une partie du sang est en outre utilisée immédiatement pour la réalisation de frottis sanguins. Le reste du sang recueilli est transvasé dans un tube Eppendorf 1,5 mL. De retour à la « cabane » (à Crozet) ou au laboratoire de la Base (en Terre Adélie), les échantillons sanguins sont centrifugés (7000 tours par minute pendant 6 minutes), le plasma est séparé du culot d'hématies et transféré dans un autre tube Eppendorf. Les tubes sont ensuite congelés et conservés à -20°C jusqu'à ce qu'ils soient analysés, en France métropolitaine.



Fig. 8. Méthodes d'étude du Grand Albatros. Capture et contention, lecture de bague, pose de balise satellitaire GPS/ARGOS, prise de sang à la veine du tarse. Photos Vincent Lecomte.



Fig. 9. Méthodes d'étude du Pétrel des Neiges. Capture, lecture de bague, prise de sang à la veine alaire, biométrie du poussin. Photos Vincent Lecomte.

II.3.2.2. Protocole de réponse au stress

Un protocole de réponse au stress a été utilisé pour étudier les variations de la réponse au stress avec l'âge chez le Grand Albatros. Immédiatement après la capture, une première prise de sang est effectuée en moins de trois minutes afin d'obtenir le taux basal de corticostérone (hormone de stress) et de prolactine (hormone parentale). Puis, l'oiseau est maintenu captif durant 10 minutes (période mise à profit pour l'installation de la balise télémétrique et de l'enregistreur d'activité, ainsi que pour la collecte de parasites et la prise de photographie). A $t = 10$ min exactement, une deuxième prise de sang est effectuée et l'oiseau est relâché. La variation des taux d'hormones entre la première (taux basal d'hormone) et la deuxième prise de sang (taux d'hormone induit par un stress), éventuellement exprimée en pourcentage par rapport au taux basal, permet d'obtenir une mesure de la « sensibilité au stress de manipulation » de l'individu échantillonné (Wingfield 2005).

II.3.3. Analyses biologiques sur le sang

II.3.3.1. Sexage moléculaire

Il est particulièrement important de prendre en compte le sexe des individus dans les études sur les effets de l'âge (Bonduriansky et al. 2008). Chez le Grand Albatros, le dimorphisme sexuel de taille et de plumage permet une discrimination rapide des mâles et des femelles (Weimerskirch et al. 1989), effectuée sur le terrain et confirmée par des recoupements avec la base de données. Pour le Pétrel des Neiges, bien qu'il y ait un léger dimorphisme de taille et de chant, le sexe des individus ne peut être déterminé de manière certaine que par une approche moléculaire (Fridolfsson & Ellegren 1999). Nous avons utilisé le culot sanguin pour déterminer le sexe des Pétrels des Neiges. La technique, réalisée au laboratoire de Chizé, repose sur la différence de taille entre les introns CH1DW (femelle) et CH1Z (mâle). L'ADN est extrait à partir des érythrocytes (l'équivalent de nos globules rouges, qui sont nucléés chez les oiseaux), amplifié par PCR et séparé par électrophorèse sur gel d'agarose (Angelier et al. 2007b).

II.3.3.2. Dosages hormonaux de la corticostérone et de la prolactine

Les dosages hormonaux ont été effectués par le doctorant et la plateforme « Biochimie » du CEBC, qui est spécialisée dans les techniques de dosages radioimmunologiques (Lormée et al. 2003).

Tous les dosages se font sur du plasma décongelé et permettent l'obtention de taux plasmatiques totaux de corticostérone et de prolactine. La corticostérone est d'abord être extraite du plasma à l'aide d'un solvant organique qui permet d'éliminer les protéines de transport, pour un dosage de l'hormone totale. La prolactine étant une hormone protéique, il n'est pas nécessaire de l'extraire du plasma et elle peut être dosée directement à partir des échantillons plasmatiques, via un dosage radioimmunologique (dosage hétérologue impliquant des anticorps de Poulet) qui est la spécialité du CEBC-CNRS.

L'ensemble des dosages est basé sur la compétition d'un antigène marqué avec un isotope radioactif (hormone purifiée) et l'hormone naturellement présente dans les échantillons (« antigène froid », non marqué, que l'on veut doser) pour les sites de liaison d'un anticorps spécifique de l'hormone ciblée (anticorps anti-corticostérone, par exemple). L'hormone marquée et l'hormone non marquée ayant la même affinité pour l'anticorps avec lequel ils forment des complexes, ils entrent en compétition et du fait du défaut de réactif (i.e. la quantité d'anticorps est volontairement limitée), plus la concentration en hormone non marquée est forte, moins le signal radioactif que l'on capte après purification du complexe anticorps-antigène (par immuno-précipitation pour la prolactine ou par adsorption sur charbon recouvert de Dextran pour la corticostérone) est faible. Pour la mesure du signal radioactif et l'interpolation par rapport à une courbe étalon, on a utilisé un compteur à scintillations, soit directement pour l'iode 125 (prolactine) soit avec un liquide scintillant pour le tritium (corticostérone), liquide qui émet un nombre de photons fluorescents proportionnel à la radioactivité du tritium.

II.3.3.3. Immunité basale, stress oxydant et défenses antioxydantes

En collaboration avec le Laboratoire de Dijon (Gabriele Sorci et Bruno Faivre), une approche bibliographique nous a permis de sélectionner quatre indices décrivant l'immunité basale et trois indices mesurant les niveaux de stress oxydant ou les niveaux des défenses antioxydantes de l'individu (Matson et al. 2005; Matson 2006; Matson et al. 2006a; Matson et al. 2006b; Costantini 2008; Costantini & Møller 2009; Alonso-Álvarez et al. 2010). La bibliographie indique que tous ces indices ont été utilisés avec succès chez différentes espèces d'oiseaux. Ces tests sont décrits en détail dans le Supplementary Information Online de l'ARTICLE A (section III). Nous en donnons ici les principaux fondements.

Nous avons mesuré : (i) l'activité antibactérienne du plasma (Plasma antibacterial activity), mesure de la capacité du plasma à ralentir la croissance d'une culture bactérienne en pleine croissance. (ii) Le score de lyse, mesuré lors d'un test d'hémolyse-hémagglutination, qui est une mesure de la

capacité du plasma à détruire des cellules exogènes, en l'occurrence des globules rouges de lapin purifiés. Cet indice est une mesure de l'activité combinée des enzymes lytiques présentes dans le plasma et des anticorps naturels (Natural Antibodies, NABs). (iii) Le score d'hémagglutination, mesuré lors d'un test d'hémolyse-hémagglutination, est une mesure des capacités des NABs à agglomérer les cellules étrangères, étape nécessaire à l'induction de leur destruction (cela concourt au recrutement de l'immunité innée par l'immunité humorale). (iv) La taux circulant d'haptoglobine, protéine de la phase aigüe rencontrée dans un grand nombre de taxons, est une mesure du degré d'inflammation de l'individu. On trouvera de plus amples détails sur ces techniques dans la section Supplementary Information Online de l'ARTICLE A.

Nous avons vu que le stress oxydant résultait de l'accumulation de dégâts liés à l'action des radicaux libres et/ou d'un déficit de systèmes de défenses antioxydantes (section I.4.2). Dans cette thèse, pour évaluer le stress oxydant chez les Albatros, nous évaluerons les effets de l'âge sur ces deux compartiments, par (i) la mesure des dégâts imputables au stress oxydant, (ii) la mesure de l'activité totale antioxydante dans le plasma, (iii) la mesure de l'activité enzymatique antioxydante dans les cellules. Plus précisément, nous avons mesuré : (i) le niveau plasmatique de dégradation des lipides, un marqueur classique de niveau de stress oxydant. En effet, le stress oxydant produit une peroxydation des lipides membranaires qui se traduit par l'accumulation de sous-produits dans le plasma. La mesure de ces sous-produits à l'aide de kits commerciaux permet d'estimer le niveau de stress oxydant de l'individu. (ii) La mesure de la capacité du plasma à répondre à une attaque de radicaux libres, par des réactions spécifiques suivies en spectrophotométrie, permettant de mesurer le niveau des défenses antioxydantes naturellement présentes dans le plasma (vitamines E, C, caroténoïdes, enzymes. L'intérêt de ce test, très largement employé dans la littérature, est de mesurer l'action combinée de tous les antioxydants potentiellement présents dans le plasma. (iii) Les niveaux d'activité de la Super Oxyde Dismutase (SOD) cellulaire, présente dans les érythrocytes, permettant de mesurer la composante enzymatique intra-cellulaire des défenses antioxydantes. Tous les tests visant à étudier les effets de l'âge sur l'immunité basale et le stress oxydant ont été effectués chez le Grand Albatros à partir de plasma congelé ou d'érythrocytes congelés. Les indices immunitaires sont donc essentiellement des indices d'immunité humorale. Pour des raisons éthiques et pratiques, il n'est pas possible d'étudier la réponse immunitaire du Grand Albatros, car cette étude nécessiterait l'injection de molécules (l'étude de la réponse immunitaire a été effectuée chez le Pétrel des Neiges, voir section suivante). Parallèlement à ces études, nous avons également établi des frottis sanguins qui permettent de procéder à la numération cellulaire classique (leukocytes, lymphocytes, monocytes, plaquettes...). Des examens préliminaires n'ont pas permis de déceler des effets de l'âge sur ces marqueurs traditionnels (Ces résultats ne seront pas détaillés plus en avant dans cette thèse).

II.3.4. Comportement de recherche alimentaire

Dans cette section, nous exposerons (i) deux méthodes utilisées dans le cadre de cette thèse pour déterminer les zones d'alimentation en mer du Grand Albatros, à savoir les *balises satellitaires* et la *méthode isotopique* et (ii) deux méthodes utilisées pour décrire plus en détail l'activité de recherche alimentaire en mer, à savoir les *enregistreurs d'activité à la surface de la mer (GLS)* et un *indice hormonal de prise alimentaire* (Δ Corticostérone).

II.3.4.1. Utilisation des balises GPS / Argos

Un outil majeur pour déterminer les zones d'alimentation du Grand Albatros est le suivi satellitaire (*satellite tracking*), qui a été employé dès la fin des années 1980 et a permis d'apporter des informations cruciales sur la biologie du Grand Albatros (Jouventin & Weimerskirch 1990; Weimerskirch et al. 1993; Weimerskirch et al. 2002a). Les balises sont miniaturisées (PTTs -100, Microwave Telemetry Inc. Columbia, USA; dimensions externes : 62 x 22 x 14.5 mm, antenne 178 mm), pèsent moins de trente grammes, soit nettement moins de 1 % de la masse de l'oiseau, limite préconisée par différents auteurs (Kenward 2001; Phillips et al. 2003). Elles sont fixées sur le dos de l'oiseau à l'aide de ruban adhésif Tesa[®] le temps d'un ou deux voyages en mer, soit pour une durée limitée à quelques jours ou semaines. Ces balises permettent de suivre « en direct » les trajets alimentaires en mer à l'aide d'au moins trois satellites en orbite basse. Les satellites envoient les positions à un centre de traitement situé à Toulouse. La durée moyenne entre chaque localisation de l'oiseau en mer est de quelques heures. Chaque point se voit attribuer une classe de précision correspondant à la qualité du signal reçu, ce qui permet de filtrer les localisations en fonction de leur qualité (Weimerskirch et al. 1993). Les signaux filtrés permettent de reconstituer le trajet en mer et d'estimer la durée totale du voyage, la distance totale parcourue, la distance journalière et le point d'éloignement maximal de la colonie et bien sûr d'établir des cartes des déplacements des oiseaux en mer (ARTICLE A, figure 2). Toutefois, les balises satellitaires ne permettent de suivre les déplacements des oiseaux que sur une durée relativement limitée (10 jours en moyenne dans le cadre de notre étude, par exemple) et ne peuvent être déployées que sur un nombre restreint d'individus (50 dans notre étude) compte tenu du coût de chaque balise et des contraintes logistiques lors du déploiement des appareils sur le terrain. Nous avons donc également utilisé une autre méthode, à plus large échelle, pour déterminer les zones d'alimentation du Grand Albatros.

II.3.4.2. Utilisation des isotopes stables du carbone

Les isotopes sont des variants d'un même élément chimique. Seul le nombre de neutrons diffère d'un isotope à l'autre. Le nombre de protons et d'électrons restant le même, ils ont des propriétés chimiques identiques mais une masse très sensiblement différente (liée à un nombre de neutrons différents). Cette différence provoque une ségrégation des isotopes lourds ou légers lors des réactions biochimiques, selon un phénomène appelé fractionnement isotopique, qui se produit par exemple lors de la photosynthèse ou de l'assimilation. Le phénomène de fractionnement permet d'utiliser les isotopes afin de tracer l'origine chimique de différentes biomolécules. Pour cela, on mesure communément des ratios isotopiques, à savoir la concentration relative d'un isotope rare par rapport à celle d'un isotope commun, dans tel ou tel tissu d'un organisme, puis on compare la signature isotopique de ce tissu à celle des zones où il est susceptibles de s'alimenter.

Bien que moins connue du grand public que la méthode satellitaire, la méthode isotopique a été largement utilisée pour déterminer les masses d'eaux fréquentées par de nombreuses espèces (pour revues : Hobson 1999; Rubenstein & Hobson 2004), notamment chez les oiseaux marins de l'océan austral (Cherel et al. 2000; Cherel & Hobson 2007). Le principe de base de la méthode repose sur le fait que la signature isotopique des tissus d'un organisme reflète de manière prédictible celle de son alimentation (Kelly, 2000).

L'un des ratios isotopiques les plus utilisés en écologie est le ratio $\delta^{13}\text{C}$, à savoir le ratio relatif entre le carbone 13 (^{13}C) et le carbone 12 (^{12}C), rapporté à un standard international et exprimé en pour mille. Il existe d'importantes *variations géographiques* du ratio isotopique $\delta^{13}\text{C}$ dans la composition chimique de la matière organique à la base des chaînes alimentaires (à savoir le phytoplancton et les particules organiques dans les eaux de surface dans l'Océan austral). Ces variations peuvent être cartographiées et fournissent la base de *paysages isotopiques*. En outre, les variations géographiques dans le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton se reflètent dans la composition tissulaire des consommateurs et se transmettent de niveau trophique en niveau trophique, car le $\delta^{13}\text{C}$ ne varie pratiquement pas d'un niveau trophique à l'autre (Kelly 2000). La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus des prédateurs supérieurs, tels que les oiseaux marins, permet donc de retracer la localisation des proies qu'ils ont prélevées, donc les aires de nourrissage des individus, à condition bien sûr de connaître la distribution spatiale du $\delta^{13}\text{C}$ à la base du réseau trophique dans la zone d'étude. Nous allons à présent exposer l'utilisation du $\delta^{13}\text{C}$ dans le cadre précis du Grand Albatros.

Dans l'Océan Austral, où se nourrit le grand Albatros, il existe un fort gradient isotopique latitudinal en $\delta^{13}\text{C}$ à la base des réseaux trophiques océaniques (phytoplancton et particules

organiques), les eaux chaudes (subtropicales) ayant des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ supérieures à celles des eaux froides (antarctiques). Cette décroissance de $\delta^{13}\text{C}$ avec la latitude se retrouve dans les tissus des prédateurs supérieurs et permettent ainsi de définir leur zone d'alimentation à une grande échelle spatiale (Cherel et Hobson, 2007). Or, le grand Albatros effectue des voyages alimentaires de grande amplitude latitudinale, des eaux antarctiques jusqu'aux eaux tropicales. De fortes valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ (> -20 ppm) sont la signature d'un nourrissage en zone subtropicales ($< 41^\circ\text{S}$), des valeurs intermédiaires (de -20 à -22 ppm) seront la signature d'un nourrissage en zone subantarctique (de 41 à 53°S) et des valeurs basses (< -20 ppm) seront la signature d'un nourrissage dans les eaux de l'Antarctique ($> 53^\circ\text{S}$). Ces prédictions ont été directement validées chez le Grand Albatros par une étude préliminaire comparant des trajets satellitaires obtenus par des balises Argos et des mesures du $\delta^{13}\text{C}$ dans le plasma sanguin des individus équipés de balise (Jaeger, Lecomte et Cherel, en révision).

En collaboration avec Yves Cherel (CEBC-CNRS) et Pierrick Bocher (Université de La Rochelle), nous avons déterminé le $\delta^{13}\text{C}$ à partir de prises de sang effectuées à la veine du tarse. Le culot a été séparé par centrifugation et congelé à -20°C . Les culots ont été décongelés et placés dans un lyophilisateur pendant 24 heures, puis, une fois déshydratés, ils ont été broyés avec une spatule. Une fraction de chaque échantillon ($0,3$ à $0,6$ mg) a été pesée grâce à une microbalance puis insérée dans une capsule d'étain. La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ a été faite par spectrométrie de masse.

II.3.4.3. Enregistreurs d'activité

Pour étudier le comportement de recherche alimentaire des Albatros, des enregistreurs d'activité miniaturisés ont été utilisés (« Geolocators », GLS-Mk4 loggers, British Antarctic Survey, U.K., Phillips et al. 2004). Ces enregistreurs de faible taille (rayon: 10 mm, hauteur : 7 mm) sont très légers ($4,5$ gr, soit moins de 1% de la masse des individus équipés) et sont fixés à la patte de l'oiseau sur une bague en plastique amovible. Toutes les 3 secondes, l'enregistreur qui comporte deux électrodes détecte la présence d'eau de mer et toutes les dix minutes, il enregistre le pourcentage de temps passé en état mouillé (oiseau posé sur l'eau) au cours des dix dernières minutes. L'activité des individus est ainsi mesurée par tranches de dix minutes et, bien que l'information sur le nombre de décollages ou d'atterrissages ne soit pas accessible, les résultats donnent un excellent aperçu de l'activité en mer. On peut par exemple estimer le pourcentage de temps passé en vol, ou le temps moyen passé entre deux événements à la surface de l'eau. En outre, l'appareil est muni d'un capteur de lumière qui mesure le niveau de lumière ambiante, ce qui permet de distinguer activités diurne et nocturne des oiseaux. On se reportera à l'ARTICLE A (Table S6, Supplementary Information Online)

pour avoir un extrait d'enregistrement sur 24 heures qui permet de bien comprendre la structure des données analysées (alternances de séquences de vol, ou *flying boots* et de séquences d'activité sur l'eau, ou *water boots*) et un descriptif de l'analyse de ces données.

II.3.4.4. 'Proxy hormonal' du succès de pêche en mer

Afin d'estimer l'efficacité du voyage de nourrissage des oiseaux sur leur physiologie, le statut hormonal de l'oiseau avant et après le voyage en mer a été examiné. En particulier, nous avons suivi l'évolution des taux de corticostérone au cours des voyages en mer. Chez les oiseaux marins, les niveaux de corticostérone sont intimement liés à l'état des réserves énergétiques (Wingfield & Sapolsky 2003). A la fin du jeûne, c'est-à-dire avant son voyage en mer, un oiseau présente typiquement un taux de corticostérone élevé, qui traduit la diminution des réserves énergétiques. Au cours de son voyage en mer, la prise alimentaire restaure les réserves énergétiques. A l'issue du voyage en mer, un oiseau marin présente des taux d'hormone de stress typiquement plus faibles qu'avant son départ (Angelier et al. 2006b; Angelier et al. 2007c; Angelier et al. 2008). Chez les oiseaux marins, le taux de corticostérone est connu pour refléter l'abondance de nourriture et le succès de pêche en mer (Kitaysky et al. 2007; Angelier et al. 2007c). Chez le Grand Albatros de Crozet, une étude préalable a mis en évidence une corrélation linéaire négative entre le gain de masse en mer et le taux de corticostérone au retour du voyage en mer (Angelier et al. 2007c).

Dans le cadre de notre étude sur le Grand Albatros, chaque individu équipé d'une balise Argos a subi une prise de sang avant et après un voyage en mer. Nous avons alors mesuré le différentiel du taux de d'hormone de stress avant et après le voyage en mer (Δ Corticostérone), comme indice de la capacité des individus à réduire leur taux d'hormone de stress par un voyage de nourrissage. Compte tenu de la relation exposée ci-dessus entre le gain de masse et le taux de corticostérone chez le Grand Albatros de la même colonie (Angelier et al. 2007c), il constitue un indice indirect du succès de pêche en mer.

II.3.5. Challenge immunitaire

Afin d'évaluer les capacités des individus à répondre à une agression par un antigène, nous avons effectué un challenge immunitaire à la phytohémagglutinine (PHA), test extrêmement classique en immunologie utilisé avec succès sur les humains, les animaux de laboratoire, les animaux captifs et les oiseaux sauvages (Parmentier et al. 1998; Smits et al. 1999; Martin et al. 2006). Le principe est de

mimer une agression en injectant localement une protéine végétale, la phytohémmagglutinine (lectine ou phytolectine extraite de haricots et purifiée), qui, bien qu'inoffensive pour l'individu, va induire une stimulation rapide du système immunitaire. On injecte l'antigène dilué dans une solution saline sous le derme de l'individu, à l'aide d'une aiguille, typiquement dans le patagium de l'aile. L'injection, inoffensive, produit alors une réaction locale, à la manière des tests d'allergie chez les humains. La réponse immunitaire induit la prolifération des lymphocytes T sur le lieu de l'injection, l'infiltration de leukocytes hétérophiles, de basophiles, d'éosinophiles, de macrophages et de plaquettes dans le derme (Parmentier et al. 1998); la production d'un bouton inflammatoire dont on mesure l'épaisseur en général 24 heures après le test.

Le test à la PHA a souvent été utilisé comme indicateur de l'immunité cellulaire, bien que des études récentes démontrent qu'il implique à la fois la composante cellulaire et la composante humorale (Tella et al. 2008). Il mesure globalement la composante pro-inflammatoire de l'immunité de l'individu (Vinkler et al. 2010).

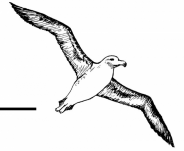
Bien qu'actuellement sujet de débats en ce qui concerne l'utilisation de la PHA et son interprétation en écologie (Kennedy & Nager 2006; Owen & Clayton 2007; Biard et al. 2009), le test à la PHA a été utilisé avec succès pour mesurer des corrélations entre l'immunité et l'âge des individus (Cichon et al. 2003; Haussmann et al. 2005b), ainsi que la condition corporelle (Alonso-Alvarez & Tella 2001), la taille de la couvée (Sorci et al. 1997), le taux de nourrissage des petits (Moreno et al. 1999), la dépense énergétique (Martin et al. 2003), l'intensité des ornements sexuels (Velando et al. 2001), la survie individuelle (Ardia et al. 2003).

II.3.6. Suivi de la croissance des poussins

Afin d'évaluer les effets de l'âge des parents sur certains traits phénotypiques de leur progéniture, nous avons suivi la croissance des poussins de Pétrel des Neiges au cours de la saison de reproduction 2008/2009. Tous les 3 jours, nous avons mesurés le tarse au dixième de millimètre près et le poids à 5 grammes près. Nous avons réalisé des mesures biométriques plus complètes à $t = 21$ jours exactement après l'éclosion de l'œuf. Nous avons utilisé des modèles logistiques afin d'estimer différents paramètres de croissance (taux de croissance maximale, croissance asymptotique, laps de temps entre la naissance et le point d'inflexion). Les analyses ont été effectuées en collaboration avec Matthieu Authier à l'aide des logiciels R et Winbugs. Des exemples de courbes de croissance seront présentés dans la section V.

II.3.7. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques a été effectué avec le logiciel R. Après vérification de la normalité et de l'homoscédasticité, nous avons utilisé des ANOVAs, des tests de comparaison de moyennes de Student, des modèles linéaires. Nous avons utilisé le critère AIC_c (Akaike Information Criterion corrigé pour de faibles échantillons) pour comparer les modèles (Burnham et Anderson 2002). Les poids statistiques associés aux différents modèles nous ont permis de mesurer la probabilité relative qu'un modèle soit le plus adapté à la description des données parmi les modèles comparés (Burnham et Anderson 2002). On trouvera des détails propres à chaque jeu de données et à chaque analyse dans les publications.



Age, succès reproducteur, physiologie basale et comportement de recherche alimentaire chez le Grand Albatros

“The emerging pattern is that natural selection
shapes senescence in predatory ability
as well as survival and reproduction.”

MacNulty et al., 2009

III. Age, succès reproducteur, physiologie basale et comportement de recherche alimentaire chez le Grand Albatros

III.1. Problématique, objectifs, modèle et questions posées

III.1.1. Problématique et objectifs

Dans la première partie de cette thèse, une synthèse bibliographique nous a permis d'identifier trois grandes causes proximales de la sénescence chez les humains et les animaux de laboratoire : les altérations du fonctionnement du système immunitaire (hypothèse de l'immunosénescence), la modification des taux hormonaux (hypothèse de l'endocrinosénescence) et l'accumulation des dégâts liés au stress oxydant ('théorie' radicalaire du vieillissement).

Cependant, en conditions naturelles, les causes proximales de la sénescence reproductive sont encore très largement incomprises (Partridge & Gems 2007). En outre, au cours de cette synthèse bibliographique, nous avons identifié deux lacunes dans les études du vieillissement en milieu naturel : (i) le manque crucial d'études reliant le vieillissement et les traits comportementaux, (ii) la quasi absence d'études multidisciplinaires, lesquelles sont seules à même de tenir compte du caractère multifactoriel du vieillissement (mais voir Møller & De Lope 1999; Bowen et al. 2006).

Quels sont les corrélats physiologiques et comportementaux de la sénescence chez les oiseaux marins longévifs ? **L'objectif de cette partie est de participer à la description des facteurs proximaux de la sénescence reproductive en milieu naturel, en se focalisant sur la physiologie hormonale, le système immunitaire, le stress oxydant et le comportement de recherche alimentaire pendant la reproduction.** Notre étude transversale et corrélative vise à décrire des variations de ces paramètres avec l'âge à l'échelle de la population, afin de mieux cerner les traits phénotypiques susceptibles d'être des candidats potentiels de causes proximales du vieillissement intra-individuel.

III.1.2. Modèle d'étude

Nous étudierons les aspects hormonaux, immunitaires, oxydatifs et comportementaux de la sénescence chez le Grand Albatros de Crozet. Nous allons mettre en place une approche multidisciplinaire afin d'étudier *simultanément* les effets de l'âge sur différents traits phénotypiques : des marqueurs d'immunité, des taux hormonaux, des niveaux de stress oxydant et plusieurs aspects du comportement de recherche alimentaire tels que les aires de pêche prospectées et l'activité à la surface de la mer. En outre, nous prendrons en compte l'effet du sexe qui joue un rôle majeur dans le vieillissement humain ou chez de nombreux animaux modèles de laboratoire. Notre approche sera purement corrélative et transversale, ce qui constitue un premier jalon dans la mise en évidence des mécanismes potentiels de la sénescence à l'échelle intra-individuelle.

III.1.3. Questions posées

Q.1. Quels sont les effets de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire du Grand Albatros durant la reproduction ?

Q.1.1. Les aires de pêche, la durée et la longueur des voyages d'alimentation en mer varient-elles avec l'âge ?

Q.1.2. L'activité des individus à la surface de la mer varie-t-elle avec l'âge ?

Q.1.3. La performance de recherche alimentaire, paramètre fondamental dans la théorie des traits d'histoire de vie, varie-t-elle avec l'âge ? Peut-on observer une modification avec l'âge du statut hormonal des oiseaux au retour de mer ?

Q.2. Peut-on détecter un effet de l'âge sur la 'physiologie basale' du Grand Albatros durant la reproduction ?

Q.2.1. Quels sont les effets de l'âge sur le statut immunitaire humoral basal ?

Q.2.2. Les taux basaux de corticostérone (hormone de stress) varient-ils avec l'âge ?

Q.2.3. Les niveaux de stress oxydant et défenses antioxydantes varient-ils avec l'âge ?

Q.2.4. Les niveaux de défenses antioxydantes varient-ils avec l'âge ?

Q.3. Quels sont les effets de l'âge sur certains paramètres de la reproduction chez le Grand Albatros ?

Q.3.1. Quels sont les effets de l'âge *et de l'interaction age*sexe* sur le succès reproducteur des couples ?

Q.3.2. Quels sont les effets de l'âge sur la date de ponte, susceptible d'influencer le succès reproducteur chez les oiseaux ?

Q.3.3. Quels sont les effets de l'âge sur les taux d'hormone parentale (prolactine), susceptible de refléter le niveau d'investissement parental ?

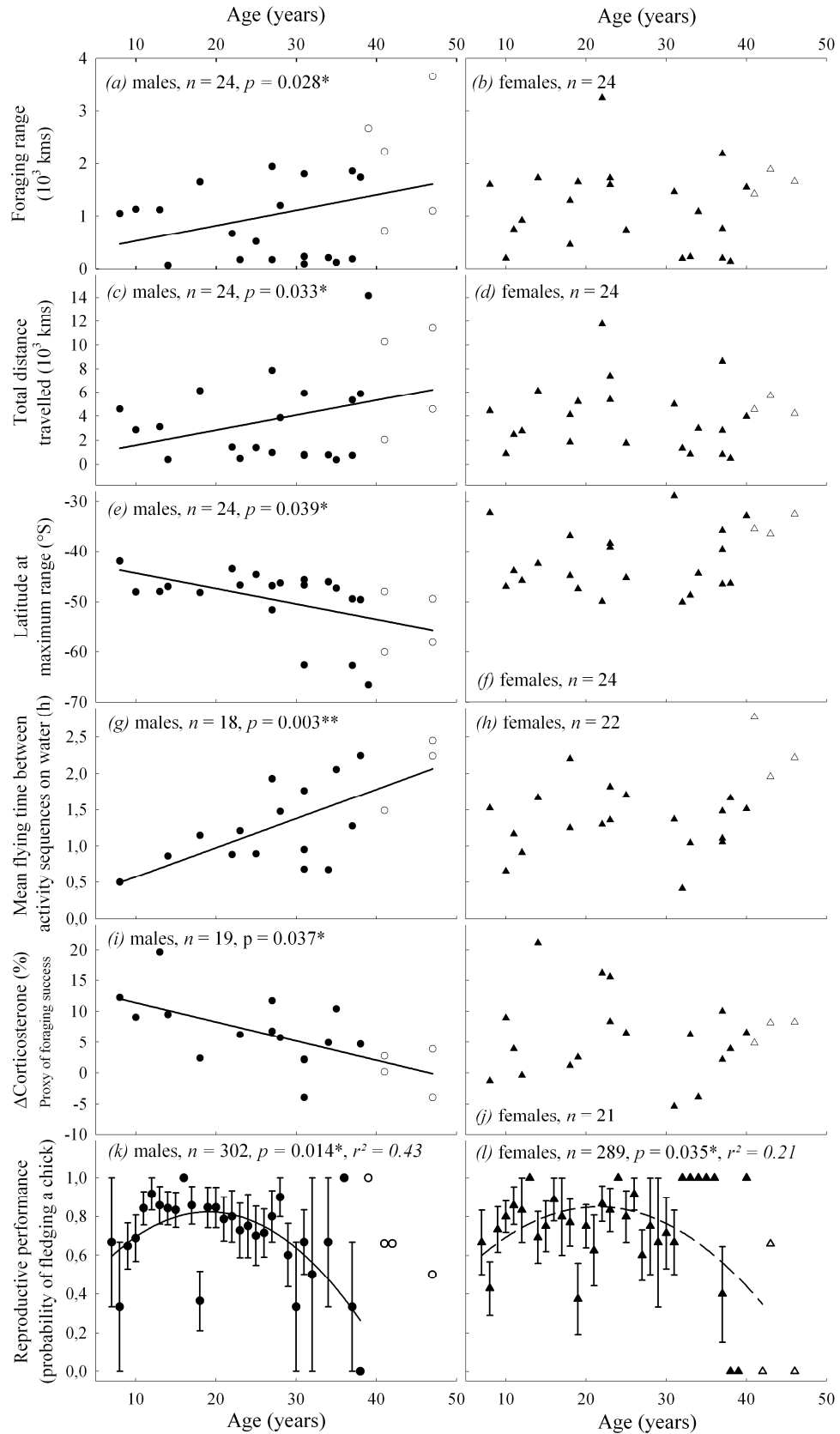
Q.4. Y a-t-il des différences entre mâles et femelles dans les patrons de variations avec l'âge des différents paramètres mesurés ? Si oui, comment les interpréter ? Quelles sont les causes ultimes et proximales de ces différences ?

III.2. Une étude multidisciplinaire chez le Grand Albatros

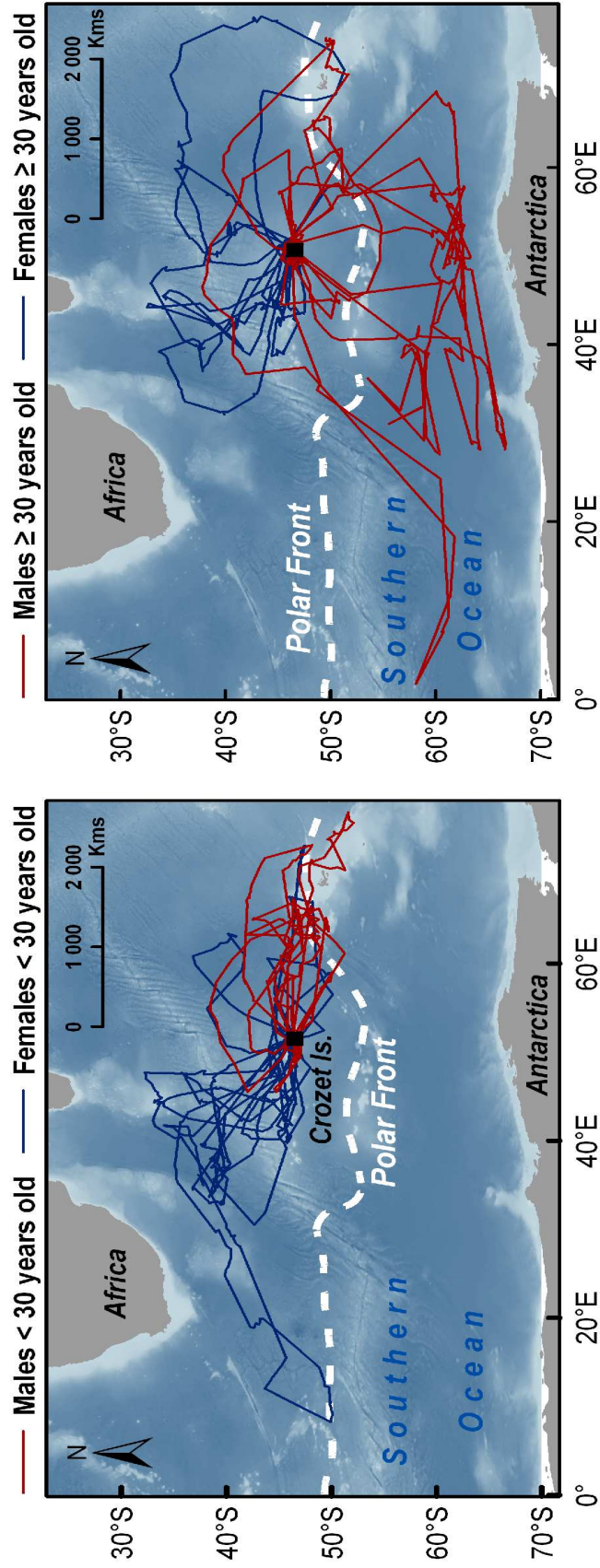
Nous avons conduit deux études chez le Grand Albatros de Crozet concernant les effets de l'âge sur la performance alimentaire, la reproduction et la physiologie des individus. La première étude est présentée ci-dessous sous forme d'article (ARTICLE A), la seconde est développée dans le texte dans le sous-chapitre suivant.

III.2.1. Corrélats de la sénescence chez le Grand Albatros : les effets transversaux de l'âge sont-ils là où on les attend pas ?

ARTICLE A (pages suivantes). Précédé des deux figures agrandies pour faciliter la lecture.



ARTICLE A, Fig. 1. Male-specific patterns of aging in foraging behavior and reproductive performance in wandering albatrosses. Age-related changes in foraging behavior were seen in males (circles, Left), but not in females (triangles, Right). Filled symbols represent exact known-age individuals and open symbols are individuals for which only a minimum age is known. Solid lines and P values denote significant linear (A–I) or ‘quadratic’ (K and L) effects of age. There was a quadratic effect of age on reproductive performance, and a model with age of the male (K, solid line) had greater statistical support and better fit than a model with age of the female (L, dashed lines). Error bars represent SEs. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ (GLM).



ARTICLE A, Fig. 2. Age effects on foraging areas in wandering albatrosses. Young/middle-aged (A, red lines) and old (B, red lines) males were spatially segregated, whereas foraging areas of females largely overlapped at every age (blue lines). All of the birds that foraged south of the Polar Front were old males. (A) Young/middle-aged birds (males, $n = 12$, age 8–28 years; females, $n = 12$, age 8–25 years). (B) Old birds (males, $n = 12$, age 31–47+ years; females, $n = 12$, age 31–46+ years). All birds were satellite-tracked during the incubation stage.

Patterns of aging in the long-lived wandering albatross

Vincent Julien Lecomte^{a,1}, Gabriele Sorci^b, Stéphane Cornet^b, Audrey Jaeger^a, Bruno Faivre^b, Emilie Arnoux^b, Maria Gaillard^b, Colette Trouvé^a, Dominique Besson^a, Olivier Chastel^a, and Henri Weimerskirch^a

^aCentre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers-en-Bois, France; and ^bUniversité de Bourgogne, Unité Mixte de Recherche – Centre National de la Recherche Scientifique 5561 BioGéoSciences, 21000 Dijon, France

Edited by Gordon H. Orians, University of Washington, Seattle, WA, and approved January 19, 2010 (received for review September 29, 2009)

How does an animal age in natural conditions? Given the multifaceted nature of senescence, identifying the effects of age on physiology and behavior remains challenging. We investigated the effects of age on a broad array of phenotypic traits in a wild, long-lived animal, the wandering albatross. We studied foraging behavior using satellite tracking and activity loggers in males and females (age 6–48+ years), and monitored reproductive performance and nine markers of baseline physiology known to reflect senescence in vertebrates (humoral immunity, oxidative stress, antioxidant defenses, and hormone levels). Age strongly affected foraging behavior and reproductive performance, but not baseline physiology. Consistent with results of mammal and human studies, age affected males and females differently. Overall, our findings demonstrate that age, sex, and foraging ability interact in shaping aging patterns in natural conditions. Specifically, we found an unexpected pattern of spatial segregation by age; old males foraged in remote Antarctica waters, whereas young and middle-aged males never foraged south of the Polar Front. Old males traveled a greater distance but were less active at the sea surface, and returned from sea with elevated levels of stress hormone (corticosterone), mirroring a low foraging efficiency. In contrast to findings in captive animals and short-lived birds, and consistent with disposable soma theory, we found no detectable age-related deterioration of baseline physiology in albatrosses. We propose that foraging efficiency (i.e., the ability of individuals to extract energy from their environment) might play a central role in shaping aging patterns in natural conditions.

senescence | foraging | immunity | oxidative stress | sex

Senescence, a decline in fitness with advancing age, has been documented across a wide range of wild animals (1–3). There is an ongoing debate in the literature regarding the proximate mechanisms underpinning senescence. Age-associated immune dysfunction (referred to as immunosenescence) and increased susceptibility to oxidative stress are strong candidates as the major driving forces behind senescence in humans and laboratory animal models (4–6), but their relevance in natural populations remains unclear. Because of their generally longer lifespan compared with mammals, birds have emerged as predominant models for studying aging (7, 8). The first studies on senescence were restricted almost entirely to investigations of age-dependent mortality or breeding performance (1). More recent pioneering studies that focused on proximal physiological patterns of aging in free-living birds yielded contrasting results; senescence was linked with decreased humoral immune response (9), increased oxidative stress (10), altered plasma levels of some hormones (refs. 2, 11; but see ref. 12), and decreased metabolic rate (ref. 13, but see ref. 14).

Foraging behavior, the set of processes by which organisms acquire energy and nutrients (15), merits specific attention, because it may play a key role in shaping patterns of age-specific reproduction in the wild (16). Basically, the ability of an individual to extract resources from the environment determines the amount of energy available to that individual to expend on fitness-related activities, such as self-maintenance and reproduction. Although foraging efficiency is known to be a major determinant of individual fitness (15),

the examination of foraging behavior is fraught with limitations related to methodology and interpretation in captive animals and laboratory animal models.

Although a large body of literature reports that foraging skills improve at a young age through learning (17), there is a surprising lack of information on the potential links between foraging and aging. Most previous studies on the physiology of aging have focused on immunity, hormones, metabolic rates, or oxidative stress (9–14). Only one study has reported a deterioration of foraging performance in old age (18), but this result was not controlled for immune, hormonal, and other physiological parameters that could covary.

Given the multifaceted nature of aging, physiological and behavioral traits might be inextricably linked. Examining only a single marker can possibly lead to misidentifying or overlooking some primary factors of aging. To the best of our knowledge, no previous attempts have been made to simultaneously monitor age-related patterns in a broad array of phenotypic markers in a single species under natural conditions. The present study was designed to investigate which physiological or behavioral trait would first decline with age in the free-living wandering albatross, *Diomedea exulans*, a long-lived seabird (50+ years). In this species, reproductive performance declines after about age 30 years; that is, old birds face “reproductive senescence,” which is arguably one of the best-documented phenomena in ornithology. The physiological mechanisms involved in mediating age-related changes in reproductive output remain unknown. What proximate factor determines the age-associated decline in reproductive performance in wandering albatrosses? Our main goal was to test whether we could detect age-related patterns in foraging behavior and baseline physiology in relation to reproductive senescence, while controlling for potential differences between males and females, given that senescence rates might be sex-specific (18, 19).

We selected nine markers describing a variety of immune indices, oxidative stress markers, and hormone levels susceptible to decline with age. We used satellite telemetry and immersion-activity loggers to simultaneously monitor 10 indices of foraging behavior. We performed a cross-sectional study on albatrosses age 8–47 years during the incubation stage, which is a suitable stage for exploring relationships among age, foraging performance, and reproductive performance (*SI Text*).

Results

We detected various age-related patterns in the foraging behavior and reproductive performance of wandering albatrosses (Table 1 and Fig. 1). The most important finding was that young/middle-

Author contributions: V.J.L., G.S., O.C., and H.W. designed research; V.J.L. and A.J. performed field work; V.J.L., G.S., S.C., A.J., B.F., E.A., M.G., C.T., D.B., O.C., and H.W. performed research; V.J.L. analyzed data; and V.J.L., O.C., and H.W. wrote the paper.

The authors declare no conflict of interest.

This article is a PNAS Direct Submission.

¹To whom correspondence should be addressed. E-mail: lecomte@cebc.cnrs.fr or vinclec@gmail.com.

This article contains supporting information online at www.pnas.org/cgi/content/full/0911181107/DCSupplemental.

Table 1. Effects of age on foraging behavior, physiology, and reproductive performance in wandering albatross, age 6–48+ years

Independent variable	Females		Males		df	Effect of age in selected model (males)		
	Date	Age	Date	Age		Estimate ± SEM	GLM	P
Foraging trip (24 males, 24 females)								
Total distance traveled, log	-	-	-	X	22	+0.047 ± 0.021	z = 2.282	0.033*
Foraging range, log	-	-	-	X	22	+0.044 ± 0.019	z = 2.350	0.028*
Latitude at maximum range	-	-	-	X	22	+0.304 ± 0.110	F = 7.69	0.011*
Duration of foraging trip	X	-	-	-				
Activity at the sea surface (18 males, 22 females)								
Proportion of diurnal time spent on water	-	-	-	-				
Number of Diurnal Activity Sequences (DASs) per day	-	-	X	-				
Proportion of time spent on water during DASs	-	-	-	X	16	+0.113 ± 0.062	F = 3.25	0.090
Mean DAS duration	-	-	-	-				
Flying time between 2 DASs	-	-	-	X	16	+0.027 ± 0.012	F = 5.16	0.037*
Variation of stress hormone levels over a foraging trip								
ΔCorticosterone (19 males, 21 females)	-	-	-	X	17	+0.312 ± 0.089	F = 12.21	0.003**
Humoral immunity								
Haptoglobin levels (51 males, 37 females)	-	-	-	-				
Bactericidal activity (23 males, 24 females)	X	-	-	-				
Agglutination score (22 males, 22 females)	X	-	-	-				
Lysis score (21 males, 22 females)	-	-	-	-				
Oxidative stress and antioxidant defenses								
Antioxidant capacity of plasma (52 males, 47 females)	X	-	-	-				
Lipid peroxidation (53 males, 48 females)	X	-	-	-				
Superoxid dismutase activity (53 males, 48 females)	-	-	-	-				
Baseline hormone levels								
Stress hormone (corticosterone; 55 males, 49 females)	-	-	-	-				
Parental hormone (prolactin; 55 males, 47 females)	X	-	X	X	52	+0.660 ± 0.350	t = 1.89	0.064
Reproduction								
Laying date (116 nests)	-	-	-	-				
Reproductive performance (302 males, 289 females)	-	(age ²)	-	age ²	299	-0.006 ± 0.001	z = 6.36	0.018*

Crosses denote which variable(s) appears in the most parsimonious model. Model selection (Tables S1, S2, and S3) shows a male-specific pattern of aging in foraging behavior, activity, and reproductive performance, independent of sampling date. Age² denotes a quadratic effect of age, with greater statistical support in males than in females. ΔCorticosterone is a hormonal witness of foraging success (Discussion). df, degrees of freedom. *P < 0.05; **P < 0.01 (GLM).

aged and old males partially segregated into different foraging areas (Fig. 2) and showed high levels of stress hormone on their return from the sea (Fig. 1I). Reproductive success also declined in old age, more sharply in males (Fig. 1K) than in females (Fig. 1L). There were no detectable effects of age on baseline physiology in either males or females.

Age and Foraging Behavior. Satellite-tracked albatrosses foraged over a large oceanic area with high latitudinal range, from subtropical to high latitudes (35–65 °S). Old males (age ≥30 years) foraged significantly farther south compared with young males (n = 24; P = 0.011) (Table 1 and Fig. 1E), with some making extremely long foraging trips in remote Antarctic waters (55–65 °S, Fig. 2). In contrast, young/middle-aged males foraged between 35 and 50°S and never foraged south of the Polar Front. Foraging zones of females largely overlapped at every age (Fig. 2). Distance traveled and foraging range increased significantly with age in males (n = 24; P = 0.033 and 0.028, respectively) (Table 1 and Fig. 1A and C), but not in females (n = 24; P > 0.5 for both parameters) (Table 1 and Fig. 1B and D). Old males also exhibited less intense activity; mean flying time between two consecutive diurnal activity sequences (DASs) on water significantly increased with age in males (n = 22; P = 0.037) (Table 1 and Fig. 1G), but not in females (n = 22; P = 0.8) (Table 1 and Fig. 1H), independent of sampling date (age, w_i = 57; age + date, w_i = 14) (Table S1). ΔCorticosterone (the relative variation of stress hormone level over a foraging trip) was negatively correlated with age in males (n = 19; P = 0.003), but not in females (n = 21; P = 0.7; Table 1 and Fig. 1C and J) meaning that old males, but not old females, failed to restore low baseline levels

of stress hormone during a foraging trip, as albatrosses usually do. There was no confounding effect of departure date on any these parameters, and duration of trips was not linked to age in either males or females (Table 1 and Table S1).

Age and Physiological Parameters. No age-related variations in humoral immunity, oxidative stress, or antioxidant defenses were detected (Table 1 and Table S2). Baseline levels of corticosterone (stress hormone) did not strongly decline with age (Table 1 and Table S2). Baseline levels of prolactin (parental hormone) increased slightly with age in males, but not in females (Table 1 and Table S2).

Age and Reproductive Performance. A quadratic effect of age on reproductive performance of males in the study colony during the 2008 breeding season was seen [generalized linear model (GLM), n = 302 males, age², P = 0.014] (Table 1). The probability of fledging a chick improved up to age 10–12 years, stabilized between 12 and 20–25 years, and declined after about age 25–30 years (Fig. 1F). This bell-shaped pattern was previously described in the wandering albatross based on a longitudinal analysis of breeding success in relation to the mean age of partners in the pair (20). Our sex-specific analysis demonstrated that a model with age of the male had better statistical support and better fit than a model with age of the female (males: r² = 0.43, w_i = 82, 11.2-fold more supported than the intercept-only model, w_i = 7.3; females, r² = 0.21, w_i = 62.8, only 2.4-fold more supported than the intercept-only model, w_i = 26) (Table S3). We found no confounding effect of laying date, detecting no effect of age of the female on laying date (GLM, n = 123 females, F_{1,121} = 0.095,

See enlarged figure 1 on page 87 of this manuscript

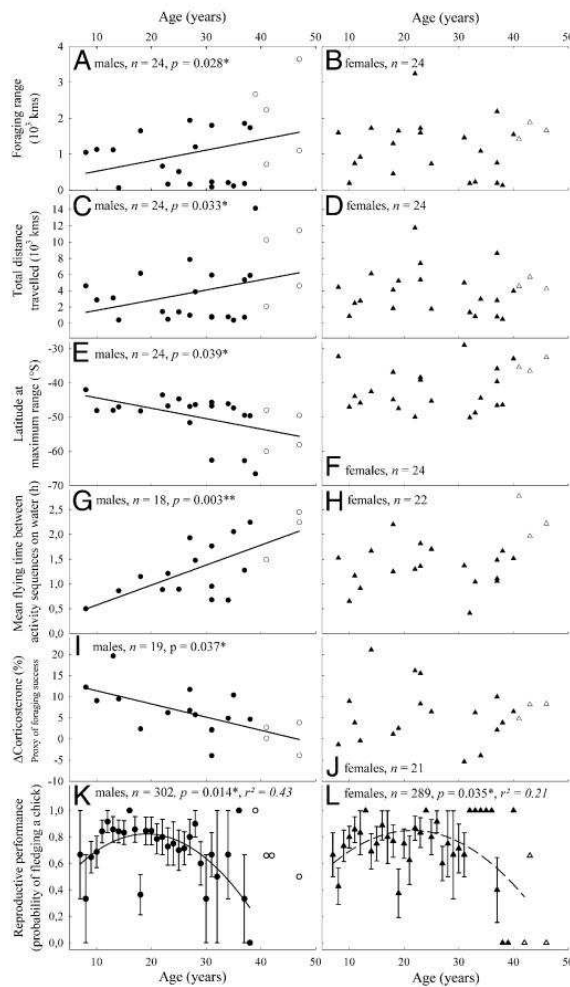


Fig. 1. Male-specific patterns of aging in foraging behavior and reproductive performance in wandering albatrosses. Age-related changes in foraging behavior were seen in males (circles, *Left*), but not in females (triangles, *Right*). Filled symbols represent exact known-age individuals and open symbols are individuals for which only a minimum age is known. Solid lines and *P* values denote significant linear (*A–I*) or quadratic (*K* and *L*) effects of age. There was a quadratic effect of age on reproductive performance, and a model with age of the male (*K*, solid line) had greater statistical support and better fit than a model with age of the female (*L*, dashed lines). Error bars represent SEs. **P* < 0.05; ***P* < 0.01.

P = 0.758) (Table S3). Because males might influence laying date via copulation date or arrival date, we also examined the influence of age of the male on the laying date of the partner, but found no effect (GLM, *n* = 131 males, $F_{1,129} = 0.269$, *P* = 0.607). Table S4 presents mean numerical values of all variables studied in male and female albatrosses.

Discussion

Our study of the behavior and physiology of albatrosses has revealed an age-related and male-specific pattern in foraging behavior. There was a surprising pattern of spatial segregation by age; only old males foraged over remote Antarctic waters, whereas young males foraged over northerly waters and never foraged

south of the polar front. Old males traveled a greater distance during foraging trips but were less active at the sea surface, and did not exhibit decreased baseline levels of stress hormone after foraging trips (as albatrosses and seabirds usually do). Reproductive senescence clearly occurred from age 30 years onward and was sharper in males. Interestingly, there was no detectable age-related decline in baseline physiology in either males or females, suggesting that the deterioration in foraging ability may be a proximal cause of reproductive senescence.

Age and Foraging Behavior: Elderly Go South! Resource partitioning is known to occur among albatross species (21), as well as between sexes within a single species (22, 23). Here, we report a surprising pattern of a spatial partitioning by age in foraging areas of a wild animal. Because we specifically selected incubating albatrosses from Crozet Island, this pattern was controlled for breeding status, sex, and origin of the individuals. To ascertain that this result was not due to unusual environmental conditions during the study season, we further examined long-term satellite-tracking data. Sixty-four male albatrosses were previously satellite-tracked during the incubation stage at Crozet Island between 1989 and 2003 (Table S5). Eight out of nine males that foraged in Antarctic waters were age ≥ 25 years. Thus, long-term data suggest that birds progressively segregate from young birds with advancing age. Overall, our findings provide perspectives on, and raise questions about, the evolutionary bases of resource partitioning between young and old individuals.

Why do old males, but not younger males, forage in Antarctic waters? We have no clear explanation to offer for this unexpected and puzzling result. To the best of our knowledge, no previous ecological study has documented a pattern of segregation by age in foraging areas. It may be hypothesized that old albatrosses might exploit different wind regimes. Wind strength is known to increase with increasing latitudes in the Southern Ocean. Wandering albatrosses exploit the wind using gliding flight to minimize travel costs and are able to forage more economically in windy areas, where the cost of energetically expensive take-offs and landings might be reduced (24, 25). Assuming that old males would be energetically constrained by age, as a result of aging, they might feed in Antarctic waters in an attempt to encounter sufficient wind strength to reduce flight and take-off costs, resulting in longer trips and higher likelihood of nest desertion by the partner (22). There also could be a competitive exclusion between birds of different age classes. At-sea observations suggest that white (old) birds are dominant over darker (younger) birds (26). Conversely, old males might face competitive exclusion by younger males and need to forage further south. Subsequent studies should focus on this very surprising and as-yet unexplained result.

Alternatively, the observed pattern could result from an effect of differential survival between “southern foragers” and “northern foragers.” Longitudinal studies are needed to definitively differentiate the aging effects from the selection effects. But because only 1 out of 30 males age <25 years foraged in Antarctic waters (roughly 3%), whereas the population structure indicates that ~16% of males survive to age >30 years (20), it seems reasonable to assume that segregation between older and younger males is an effect of age per se and not an effect of selection. Our results shed light on earlier observations based on ship surveys in the southern Indian Ocean demonstrating that the further south an albatross is seen, the whiter its plumage (27). Because the plumage of wandering albatrosses whitens progressively with age, only old birds were observed in the southern part of the observational range during the 1980s (27). Thus, the pattern of spatial segregation by age described in the present study likely already existed during the 1980s, although the at-sea observations could not be fully controlled for confounding effects of breeding status, origin, and sex.

ECOLOGY

See enlarged figure 2 on page 88 of this manuscript

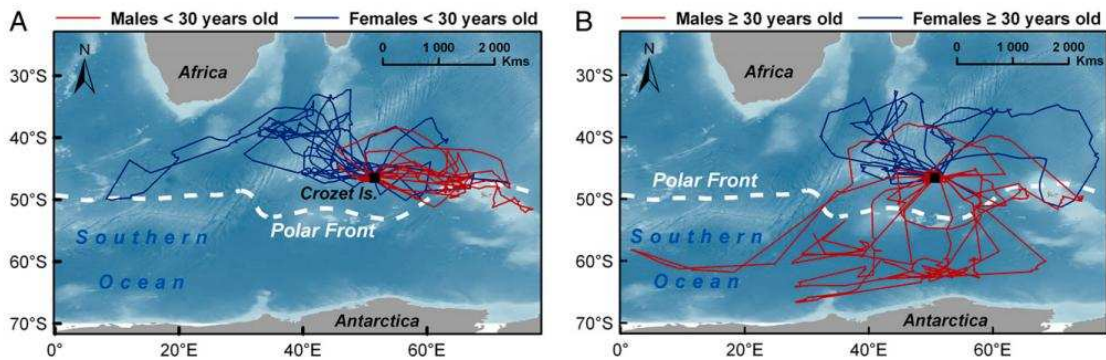


Fig. 2. Age effects on foraging areas in wandering albatrosses. Young/middle-aged (A, red lines) and old (B, red lines) males were spatially segregated, whereas foraging areas of females largely overlapped at every age (blue lines). All of the birds that foraged south of the Polar Front were old males. (A) Young/middle-aged birds (males, $n = 12$, age 8–28 years; females, $n = 12$, age 8–25 years). (B) Old birds (males, $n = 12$, age 31–47+ years; females, $n = 12$, age 31–46+ years). All birds were satellite-tracked during the incubation stage.

Age-Related Decline in Activity and Foraging Success. Here we report a decline of foraging activity with age in a wild animal. Old males spent longer time flying between two consecutive sequences of activity on water, and once engaged in an activity sequence (a series of take-offs and landings), they spent more time sitting on the water. Because taking off is the most energetically demanding activity for wandering albatrosses (24), our findings suggest that old males pursue an “energy-saving” strategy; however, further studies are needed to fully elucidate the nature of this age-related decline in activity. Do old individuals forage less effectively? Although immersion-activity loggers do not allow for the monitoring of prey capture at the sea surface, further information can be derived from corticosterone levels. Corticosterone, the primary avian glucocorticoid, mediates the stress response and plays a major role in energy mobilization (28). In seabirds, baseline corticosterone levels are known to decrease over a foraging trip (2, 29, 30) and to be negatively correlated with food abundance (31). In wandering albatrosses, we recently found a negative relationship between body mass change (namely, foraging success) and post-trip corticosterone; that is, birds that do not forage efficiently have high stress hormone levels when returning from the sea (2). In the present study, we found that old males returned from sea with high corticosterone levels relative to pre-trip levels, suggesting that old males had low foraging success, possibly ascribed to a physiological deterioration of soma (namely, aging).

No Age-Related Variation in Humoral Immunity or Oxidative Stress. Previous research on free-living populations has yielded no strong conclusions regarding which physiological function first undergoes senescence. Our findings suggest that reproductive senescence might not be linked primarily to a decline in immune functions or to an increased susceptibility to oxidative stress in wild seabirds, contrary to the current paradigm in human studies and in laboratory animal models (4–6). Indeed, an analysis of several indices that have been used in birds (32) showed no effect of age on immune, oxidative stress, or antioxidant defense markers in albatrosses. Many of these indices were found to vary throughout the incubation period in females, but not in males (Table 1). Thus, we are confident that the selected indices are sufficiently accurate to detect significant and meaningful variations among albatrosses. We could not detect any effect of age, however. We suggest that wandering albatrosses are likely to maintain a high level of somatic maintenance into old age. Interestingly, long-lived birds are known to maintain a high basal metabolic rate in old age (14, 33). In contrast, recent studies on short-lived birds reported an age-related decline in energy metab-

olism (34), humoral immune response (9), and plasma total antioxidant activity (35). Taken together, these results provide support for the disposable soma theory, in which species with different lifespans are expected to differ in their optimal investment in somatic maintenance and reproduction (36).

Do Old Males Sacrifice Reproduction for Somatic Maintenance? Our finding of declining reproductive and foraging performance with age suggests that older adults invest less in parental care to maintain somatic function compared with younger adults. This is consistent with the idea that foraging performance mediates a crucial conflict between egg care and self-feeding in wandering albatrosses (22). A single incubation shift typically lasts 8–15 days (but can extend up to 40 days) and causes a 5%–15% (or possibly up to 30%) decrease in body mass (22). Between two fasts at the nest, albatrosses forage over thousands of kilometers at sea to catch patchily distributed prey (37), and they need to restore body reserves for the next incubation shift. Allocation of time and energy between fasting and self-feeding could be challenging for old, potentially energetically constrained individuals that maintain immune and antioxidant defenses, which are energetically demanding processes (38, 39). We can speculate that wandering albatrosses sacrifice parental investment to maintain a high level of physiological fitness until old age, consistent with the recently published concept that it might be optimal for organisms to decrease their investment in reproduction as they age (40).

Male Aging: Sex-Specific Patterns of Senescence. Evolutionary research has recently highlighted the need for a detailed exploration of the links between sex and aging (41). Evidence for male reproductive senescence is scarce (but see ref. 42). In the present study, we detected a clear-cut male-specific senescence pattern in both foraging behavior and reproductive performance. Our results are consistent with predictions based on sex-specific selection of reproductive strategies (41, 43). Males are predicted to sacrifice longevity to maximize fitness by enhanced mating success, larger body size, or greater investment in reproduction. Of note, the wandering albatross is one of the few seabirds that exhibits significant sexual dimorphism in size, with males generally ~20% larger than females (44, 45). Males also tend to invest more in the provisioning of larger chicks (24), although overall breeding duties are shared almost equally (22, 26). Why should aging occur earlier in males than in females? The long-standing idea that males are selected to pursue a “live fast, die young” reproductive strategy is supported by higher mortality rates in males over a broad range of

taxa (41, 43, 46). In wild ungulates, compared with females, males have lower survival (46), have shorter life spans, reproduce earlier (47), and have earlier declines in body mass (47), possibly due to differences in the decline of foraging ability (tooth wear hypothesis). Human males live an average of 5 years less than females, with the sex difference in longevity decreasing with increasing resource availability (43). Previous studies might have failed to find a sex difference in aging patterns because food resources were not limited in the monitored populations (44). Thus, sex differences in survival might be driven by foraging ability and might be enhanced when resources are limited, as in albatrosses that rely on patchy, unpredictable, ephemeral prey (48).

Aging in the Wild: Foraging Ability as a Cornerstone? Overall, our present findings demonstrate that age, sex, and foraging behavior interact in shaping aging patterns in wild animals. Consistent with some recent pioneering studies in free-living birds (18) and mammals (49), we propose that the ability of individuals to extract energy from their environment might be one of the first phenotypic traits to reflect aging in natural conditions, as opposed to immune or oxidative stress physiology. The trade-off between current reproduction versus future reproduction and survival is a central tenet of life history theory and might shape the evolution of life history traits. We emphasize that this hypothesis is based on the assumption that individuals must allocate a *limited* amount of energy to competing life-history traits, and that foraging ability directly determines the amount of energy available to an individual to expend on fitness-related activities.

To avoid confounding effects of interannual variability in available resources, our study was of a purely cross-sectional design. Although cross-sectional data are often used in aging research (9–11, 13, 18, 20), the reliability of conclusions drawn from such data has been called into question (50). Because aging is a within-individual process, only longitudinal studies can allow researchers to properly separate within-individual aging patterns from selection processes and between-individual heterogeneity (50). One of the key challenges facing researchers working to understand senescence is to compare physiology and behavior in the same individual at different ages, a difficult but promising benchmark for future work in extremely long-lived animals such as wandering albatrosses.

Materials and Methods

Study Site and Birds. The field study was carried out on Possession Island, one of the Crozet Islands in the southwestern Indian Ocean (46.8°S, 51.8°E). To avoid potentially confounding effects of interannual environmental variability, all work was conducted during a single breeding season (2007–2008 austral summer). All birds had been ringed as part of the long-term mark-recapture program (51), with chicks being banded before fledging since 1965. Because some very old birds had been ringed as adults in the early part of the long-term study, we calculated their minimum age from the year of banding and the minimum age at first breeding, which is 7 years in wandering albatrosses (51). All birds were handled during the incubation stage (*SI Text*). Laying dates were obtained from checks of the colony every 6 or 8 days. Reproductive performance was computed as the probability of each pair successfully raising a chick to fledging stage during the 2008 breeding season (i.e., breeding success).

Foraging Behavior. The foraging trips of albatrosses ($n = 48$; age 7–46+ years) were studied using solar panel-powered satellite transmitters (Argos PTTs100, 22–30 g; Microwave Telemetry) attached to the back feathers by Tesa tape (52). Birds were captured by hand during the incubation period when they were about to leave their nest to forage at sea. Nests were monitored daily until the birds returned from sea to relieve their partners and start a new incubation shift.

Data were filtered as described previously (53). We quantified trip duration, total distance traveled, and foraging range (the maximum distance from the colony). To monitor foraging activity, we used leg-mounted miniature light-level/immersion devices (GLS-MK4 loggers; British Antarctic Survey) mounted on plastic leg bands. This device records the proportion of time spent on the water every 10 minutes (*SI Text* and *Table S6*). The two devices' total weight was only 0.8%–1.5% of the bird's body weight. The device was recovered after one foraging trip (1.7–38.8 days). The hatching success (i.e., the probability for each pair successfully incubating the egg until hatching) of the 48 birds fitted with satellite transmitter and activity loggers was 81.4% ($n = 48$ individuals), not significantly different from that in the control group (83.7%, $n = 145$ pairs; $\chi^2 = 0.014$, $P = 0.91$). To analyze activity patterns, we quantified the proportion of diurnal time spent on water and further analyzed DASs, which reflect foraging events on the water (*SI Text*). We quantified the number of DASs per day, percentage of time spent on the water during DASs, mean DAS duration, and mean flying time between two DASs (*SI Text*).

Blood Sampling, Hormone Assays, Immune Indices, and Oxidative Stress Assays. Blood was sampled from the tarsus vein within 2 min of capture (*SI Text*), before departure to sea (pre-trip), and after return (post-trip). For ethical reasons, all tests were performed *in vitro* on plasma or RBCs, following procedures detailed in *SI Text*. Corticosterone and prolactin levels in pre-trip and post-trip blood samples were measured using RIA techniques developed at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (*SI Text*). We quantified Δ Corticosterone, the relative decrease from baseline concentrations of corticosterone over a foraging trip, as a proxy of foraging success (*Discussion* and ref. 12). Seven indices were selected to probe various immune and oxidative stress status markers (32, 54) and were assessed in pre-trip blood samples (*SI Text*). Plasma antibacterial activity assesses the innate capacity of plasmatic proteins to kill invasive bacteria in a growth-inhibition test. Lysis score reflects the combined ability of lytic enzymes (complement) and natural antibodies to lyse exogenous rabbit RBCs in a standard avian hemagglutination and hemolysis assay (HHA). The agglutination score reflects the ability of natural antibodies to induce killing of exogenous cells. Haptoglobin, an acute-phase protein found in a wide range of taxa, including birds, is a well-known marker of inflammation. The plasma level of lipid peroxidation is a major indicator of oxidative damage. Total antioxidant capacity of plasma is a functional measure relying on the ability of total antioxidants in the plasma (e.g., vitamins E and C, carotenoids) to quench a free radical cation *in vitro*. Superoxide dismutase activity, an intracellular marker of antioxidant defense enzymatic activity, was assessed in RBCs. Because of ethical reasons, we could not challenge albatrosses; thus, all immune tests probed baseline immune status (i.e., innate immunity).

Statistical Analysis. We investigated the age-related effects on foraging and physiological parameters separately for both sexes, because we know that male and female wandering albatrosses have different foraging strategies and areas during the incubation period (22). Because the date of departure is known to influence the duration of foraging trips (36) and physiological traits (2, 22), we included the Julian date as a covariate in all of our analyses. Age and experience were highly correlated in both males and females (*SI Text*). We used a second-order Akaike information criterion (AIC_c) to select the most parsimonious model. Model-ranking and mean values are reported in *Tables S1–S4*. GLMs with logarithm link were used to test for age and date effects on total distance traveled and foraging range.

ACKNOWLEDGMENTS. We thank André Lacroix for the prolactin RIA, Hélène Maheo and Maud Berlincourt for their assistance in the field, Karine Delord and Maïte Louzao for their assistance with data analysis, and Matthieu Authier, Annie Jenkins, Nicolas Hanuise, Vivien Lecomte, Patrick Pluton, and two anonymous referees for their helpful comments. We thank Liz Flavall for thoroughly editing the manuscript. All research was performed at Alfred Faure Station (Crozet Islands) and was supported by the French Polar Institute (IPEV; Program 109) and by the Fondation Albert II de Monaco. The field study was approved by the IPEV's Ethics Committee. B.F. and G.S. received financial support from the Agence Nationale de la Recherche (ANR-NT05-2-45491: STRESS OX & AGE).

- Clutton-Brock TH (1988) *Reproductive Success* (Univ Chicago Press, Chicago).
- Angelier F, Shaffer SA, Weimerskirch H, Chastel O (2006) Effect of age, breeding experience and senescence on corticosterone and prolactin levels in a long-lived seabird: The wandering albatross. *Gen Comp Endocrinol* 149:1–9.
- McCleery RH, Perrins CM, Sheldon BC, Charmantier A (2008) Age-specific reproduction in a long-lived species: The combined effects of senescence and individual quality. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275:963–970.

- Hughes KA, Reynolds RM (2005) Evolutionary and mechanistic theories of aging. *Annu Rev Entomol* 50:421–445.
- Larbi A, et al. (2008) Aging of the immune system as a prognostic factor for human longevity. *Physiology (Bethesda)* 23:64–74.
- Partridge L, Gems D (2007) Benchmarks for aging studies. *Nature* 450:165–167.
- Nisbet ICT (2001) Detecting and measuring senescence in wild birds: Experience with long-lived seabirds. *Exp Gerontol* 36:833–843.

8. Holmes DJ, Flückiger R, Austad SN (2001) Comparative biology of aging in birds: An update. *Exp Gerontol* 36:869–883.
9. Cichon M, Sendecka J, Gustafsson L (2003) Age-related decline in humoral immune function in collared flycatchers. *J Evol Biol* 16:1205–1210.
10. Bize P, Devevey G, Monaghan P, Doligez B, Christe P (2008) Fecundity and survival in relation to resistance to oxidative stress in a free-living bird. *Ecology* 89:2584–2593.
11. Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: A hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61:611–621.
12. Angelier F, Moe B-R, Weimerskirch H, Chastel O (2007) Age-specific reproductive success in a long-lived bird: Do older parents resist stress better? *J Anim Ecol* 76:1181–1191.
13. Broggi J, et al. (2007) Sources of variation in winter basal metabolic rate in the great tit. *Ecology* 21:528–533.
14. Moe B, Angelier F, Bech C, Chastel O (2007) Is basal metabolic rate influenced by age in a long-lived seabird, the snow petrel? *J Exp Biol* 210:3407–3414.
15. Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC (2007) *Foraging: Behavior and Ecology* (Univ Chicago Press, Chicago).
16. Forslund P, Pärt T (1995) Age and reproduction in birds: Hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10:374–378.
17. Wunderli JM (1991) Age-specific foraging proficiency in birds. *Curr Ornithol* 8: 273–324.
18. Cattry P, Phillips RA, Phalan B, Croxall JP (2006) Senescence effects in an extremely long-lived bird, the grey-headed albatross, *Thalassarche chrysostoma*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:1625–1630.
19. Reed TE, et al. (2008) Reproductive senescence in a long-lived seabird: Rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *Am Nat* 171:89–101.
20. Weimerskirch H, Lallemand J, Martin J (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *J Anim Ecol* 74:285–291.
21. Weimerskirch H, Bartle JA, Jouventin P, Stahl JC (1988) Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. *Condor* 90: 214–219.
22. Weimerskirch H (1995) Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia* 102:37–43.
23. Phillips RA, Silk JRD, Phalan B, Cattry P, Croxall JP (2004) Seasonal sexual segregation in two *Thalassarche* albatross species: Competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271:1283–1291.
24. Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267: 1869–1874.
25. Shaffer SA, Costa DP, Weimerskirch H (2001) Behavioral factors affecting foraging effort of breeding wandering albatrosses. *J Anim Ecol* 70:864–874.
26. Bretagnolle V (1993) Adaptive significance of seabird coloration: The case of Procellariiforms. *Am Nat* 142:141–173.
27. Weimerskirch H, Lequette B, Jouventin P (1989) Development and maturation of plumage in the wandering albatross *Diomedea exulans*. *J Zool (Lond)* 219:411–421.
28. Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr Rev* 21:55–89.
29. Angelier F, Shaffer SA, Weimerskirch H, Trouvé C, Chastel O (2007) Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiol Biochem Zool* 80:283–292.
30. Angelier F, et al. (2008) Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*. *Gen Comp Endocrinol* 156:134–144.
31. Kitaysky AS, Piatt JF, Wingfield JC (2007) Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 352:245–258.
32. Matson KD, Cohen AA, Klasing KC, Ricklefs RE, Scheuerlein A (2006) No simple answers for ecological immunology: Relationships among immune indices at the individual level break down at the species level in waterfowl. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:815–822.
33. Blackmer AL, et al. (2005) Exploring individual quality: Basal metabolic rate and reproductive performance in storm petrels. *Behav Ecol* 16:906–913.
34. Moe B, Rønning B, Verhulst S, Bech C (2009) Metabolic aging in individual zebra finches. *Biol Lett* 5:86–89.
35. Cote J, Arnoux E, Gaillard M, Sorci G, Faivre B (2010) Age-dependent allocation of carotenoids to coloration versus antioxidant defences. *J Exp Biol* 213:271–277.
36. Kirkwood TBL, Austad SN (2000) Why do we age? *Nature* 408:233–238.
37. Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:4576–4581.
38. Lochmiller RL, Deerenberg C (2000) Trade-offs in evolutionary immunology: Just what is the cost of immunity? *Oikos* 88:87–98.
39. Dowling DK, Simmons LW (2009) Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 276:1737–1745.
40. McNamara JM, Houston AI, Barta Z, Scheuerlein A, Fromhage L (2009) Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 276:4061–4066.
41. Bonduriansky R, Maklakov A, Zajitschek F, Brooks R (2008) Sexual selection, sexual conflict and the evolution of aging and life span. *Funct Ecol* 22:443–453.
42. McElligott AG, Altwegg R, Hayden TJ (2002) Age-specific survival and reproductive probabilities: Evidence for senescence in male fallow deer (*Dama dama*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269:1129–1137.
43. Møller AP, Fincher CL, Thornhill R (2009) Why men have shorter lives than women: Effects of resource availability, infectious disease, and senescence. *Am J Hum Biol* 21: 357–364.
44. Weimerskirch H (1992) Reproductive effort in long-lived birds: Age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* 64:464–473.
45. Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP (2001) Functional significance of sexual dimorphism in wandering albatrosses, *Diomedea exulans*. *Funct Ecol* 15:203–210.
46. Loison A, Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Jorgenson JT, Jullien JM (1999) Age-specific survival in five populations of ungulates: Evidence of senescence. *Ecology* 80: 2539–2554.
47. Mysterud A, Solberg EJ, Yoccoz NG (2005) Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. *J Anim Ecol* 74:742–754.
48. Weimerskirch H, Gault A, Cherel Y (2005) Prey distribution and patchiness: Factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology* 86:2611–2622.
49. MacNulty DR, et al. (2009) Predatory senescence in ageing wolves. *Ecol Lett* 12: 1347–1356.
50. Nussey DH, Coulson T, Festa-Bianchet M, Gaillard JM (2008) Measuring senescence in wild animal populations: Towards a longitudinal approach. *Funct Ecol* 22:393–406.
51. Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: Conservation implications. *Biol Conserv* 79:257–270.
52. Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet F (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: Foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 255:91–97.
53. Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267: 1869–1874.
54. Alonso-Álvarez C, Pérez-Rodríguez L, García JT, Viñuela J, Mateo R (2010) Age and breeding effort as sources of individual variability in oxidative stress markers in a bird species. *Physiol Biochem Zool* 83(1):110–118.

Supporting Information

Lecomte et al. 10.1073/pnas.0911181107

Wandering Albatross Breeding Cycle

The breeding cycle of wandering albatross, *Diomedea exulans*, lasts a full year. Birds that successfully fledge a chick breed every 2 years. Birds that lose their egg or lose their chick during the early stages of chick-rearing engage in a new breeding attempt the following year (1). Sexual maturity is acquired at 8–10 years on average (2). Wandering albatrosses are long-lived birds (age 50 years+) that show a progressive increase in breeding success in relation to breeding experience between 8–9 and 25–30 years of age (3, 4). Breeding success decreases after six or seven breeding attempts, corresponding to birds age >25–30 years, suggesting senescence at older age. Thus, wandering albatrosses provide an excellent study system for exploring relationships between breeding performance and age-related declines in physiology and foraging behavior.

The incubation period in wandering albatrosses is about 78 days, and laying at the Crozet Islands occurs on January 1 on average (5). The male and the female forage alternately at sea while the other partner fasts on the nest. Only one adult can forage at a time, because the egg needs to be permanently attended lest it become rapidly predated. Thus, during pelagic foraging trips that typically last 5–15 days, albatrosses need to gain mass rapidly to restore body condition and accumulate energy to use during the next fast at the nest. Birds that do not accumulate sufficient energy during a foraging trip risk failing to complete the subsequent incubation shift. Conversely, if a bird remains at sea for too long, then the partner's prolonged fast can lead to nest desertion and breeding failure (6). Thus, the incubation stage represents a conflict between egg care and self-maintenance, and birds need to allocate time and energy between incubating (i.e., fasting) and self-feeding. The resolution of this conflict might be challenging for old, potentially energy-challenged individuals. Incubating albatrosses provide an excellent study system for exploring relationships among foraging performance, foraging behavior, somatic maintenance, and age-related breeding performance. Previous studies that detected age-related patterns in wandering albatrosses focused on incubation period (4, 7).

Choice of Parameter: Age or Experience?

Two parameters are of potential interest when examining senescence patterns: age and previous breeding experience. Both age (4, 5) and experience (7) have been successfully used in studies on wandering albatrosses. The “experience hypothesis” states that over the course of their lives, individuals progressively gain competence in behavioral traits that improve reproductive performance (8). The rates of these processes might differ among individuals. Individual quality has been found to interact with age in determining some senescence patterns (9). In long-lived seabirds, the breeding experience is potentially highly variable between individuals of the same age, because birds often skip reproduction (10), and also because the age at first reproduction varies (7). Some recent studies found that reproductive experience explained these differences more accurately than did age per se (11). Thus, although wandering albatrosses usually do not skip breeding opportunities, it is a priori crucial to consider experience when designing the experiment.

In the study colony (Possession Island, one of the Crozet Islands; 46.8°S, 51.8°E), experience has been monitored on an annual basis since 1965. The database provides information on age at first reproduction and number of breeding attempts. Given the ongoing debate in the literature on whether costs of reproduction early in

life might affect senescence (i.e., “reproduce now, pay later”) (12, 13), we controlled the age of birds at first reproduction when designing the experiment. We excluded the few birds with an “unusual” early life (e.g., birds with delayed age at first reproduction) from the design before starting the field work. In the study sample, age at first breeding attempt was remarkably constant in males (9.8 ± 1.8 years; $n = 49$) and females (9.1 ± 1.7 years; $n = 45$). Age and breeding experience (i.e., number of total breeding attempts before the study season) were highly correlated in males ($n = 56$, Pearson's product-moment correlation = 0.95, $df = 54$, $t = 22.8$, $P < 0.001$) and females ($n = 50$, Pearson's product-moment correlation = 0.94, $df = 48$, $t = 18.3$, $P < 0.001$). Thus, we could not include breeding experience as a covariate when modeling phenotypic markers with age and date. Age was preferred over experience for empirical reasons, described below.

Previous studies on wandering albatrosses used birds nesting in accessible and carefully monitored parts of the colony (7). In the present study, to increase the sample size, we included a number of remote birds for which the monitoring of breeding experience might be underestimated even though their age is not. Indeed, birds that nest far from paths could be missed during controls, depending on observational effort and empirical constraints. Because albatrosses typically return to the same nesting places from one breeding cycle to the next, the cumulative number of chicks recorded in remote birds might be influenced by their geographical position. Importantly, because the oldest birds were ringed as adults in the early part of the long-term study, their exact experience was unknown. For these old birds (which are of prime interest when studying senescence), it was possible to calculate a minimum age from the year of banding, as well as a minimum age at first breeding in the species. It was not possible to calculate an accurate “minimum experience”—only the reproductive attempts that had been monitored since the year of banding could be considered. Thus, when analyzing our data, it was more relevant to focus on the age of the birds.

Activity at the Sea Surface

Activity Loggers. To address the question of the timing of activity, we used miniature light-level/immersion loggers (GLS-MK4, $25 \times 18 \times 7$ mm, 4.5 g; British Antarctic Survey) (14). This device incorporates a photoreceptor and two electrodes that function as a saltwater sensor. The logger is configured to record light level and saltwater immersion every 3 s. The information is stored as the proportion of each 10-min period spent on the sea surface (as distinct from flying or on land), with reference to an internal clock/calendar. Given the sampling interval (3 s), the value recorded at the end of each 10-min period ranged from 0 (fully dry; flying or on land activity) to 200 (fully wet; sitting on the water or scavenging activity at the sea surface). Because birds were also fitted with satellite transmitters, it was easy to distinguish flying activity from on-land activity.

Structure of the Activity Data: Diurnal and Nocturnal Patterns and Activity Sequences Table S6 presents a typical example of 24 hours of activity monitoring using a leg-mounted MK4 logger. Activity patterns were similar to those found in previous studies (15, 16). Wandering albatrosses spend most of the night sitting on the sea surface (dark gray area in Table S6). Previous studies using stomach temperature sensors demonstrated that wandering albatrosses generally rest during periods of darkness but actively search for widely spaced prey during the day (17). Prey are detected in flight mostly during the daytime using scent cues

(18) and are caught just after landing (15). Our data show the birds sat on the sea surface for 70%–80% of their nocturnal time on average, and preliminary analyses detected no pattern related to age or sex. Thus, to specifically focus on foraging effort, we eliminated nocturnal activity data and studied only diurnal activity data.

As shown in Table S6, the diurnal activity pattern of wandering albatrosses could easily be described as a series of DASs on the water separated by “flying bouts.” A typical DAS is a continuous diurnal series of 10-min intervals with at least 5% of the time spent on the water in each interval (e.g., activity levels of 0, 15, 75, 200, 200, 18, 0, with each value a score reflecting time spent on the water during a 10-min interval, with 0 representing fully dry and 200 representing fully wet). DASs are delimited by long flying bouts (activity levels 0, 0, 0, 0, 0, 0, . . . in Table S6), during which birds apparently search for prey or navigate over oceanic areas.

Activity Data Analysis. Activity was analyzed independently for each bird from the date of departure to date of return to the colony during one foraging trip (10.8 ± 6.0 days). We assessed an overall “time budget” by quantifying the proportion of diurnal time spent on the water (Table S2). To further analyze the temporal distribution of activity on the sea surface, we quantified four descriptive variables that exactly depict the activity pattern represented in Table S2: (i) the number of DASs per day, (ii) the percentage of time spent on the water during a DAS, (iii) the mean DAS duration, and (iv) the mean flying time between two DASs (see Table S2 for mean values).

Because the average time spent flying between two DASs was much longer than the recording interval (10 min) in both sexes (males, 1.35 ± 0.51 h; females, 1.06 ± 0.38 h), DASs were easily delimited. Given that the device records the *proportion* of time spent on the water every 10 min, DASs shorter than 10 min are detectable as well (e.g., a 7-min DAS is scored as an activity level of $140/200 = 70$). Thus, the exact number of DASs is known.

To describe the “intensity” of activity within a DAS, we quantified the mean proportion of time spent on the water during the DAS. Of note, the mean percentage of time spent on the water during DASs was very high and similar in males ($0.94\% \pm 0.036\%$) and females ($0.96\% \pm 0.029\%$), indicating a possible close relationship between the number of DASs and the number of total landings, that is, between the number of DASs and foraging costs.

The MK4 loggers used in the present study record only the proportion of time spent on the water every 10 min, not the exact number of landings or take-offs in a given 10-min interval. Thus, only a minimal number of landings might be inferred from our data. Previous studies recording exact numbers of landings showed a limited number of landings and take-offs during a 10-min period in these large birds (15, 16). We are confident that the number of DASs and number of landings are closely related. We analyzed DAS patterns (which provide exact values) as a proxy for take-off/landing patterns, which are known to be of prime importance to foraging costs in wandering albatrosses (34).

Physiology of Albatrosses

This section provides more detailed information about blood sampling, hormone levels, Δ corticosterone (i.e., variation in corticosterone levels over a foraging trip), immune indices, oxidative stress markers, and antioxidant defense assays.

Blood Sampling. Blood was collected from the tarsus vein with a 1-mL heparinized syringe and a 25-gauge needle. Blood was sampled on two occasions: at the time a bird was about to leave the nest (logger deployment; pre-trip sample) and after it returned from sea (logger recovery; post-trip sample). We collected blood samples from 56 males age 7–47+ years and on 50 females age 6–48+ years. The volume of the blood draws never exceeded 0.05% of the bird’s body mass (8–12 kg). Blood samples were collected

within 3 min of capture. The blood was centrifuged, and plasma was decanted and stored at -20°C until it was assayed.

Hormone Assays: Corticosterone, Prolactin, and Δ Corticosterone. Corticosterone (the “stress” hormone) and prolactin (the “parental” hormone) levels were measured in frozen plasma (pre-trip blood samples) using RIA techniques developed at the Centre d’Etudes Biologiques de Chizé (7, 19). All samples were run in a single assay for both hormones (intra-assay variation: corticosterone, 5.1%; prolactin, 7.4%; $n = 5$ duplicates). Because blood samples were collected within 3 min of capture, they were considered to reflect baseline corticosterone levels (20). No variation was found between the time of handling and prolactin levels (which did not vary until 10 min); thus, prolactin levels were considered to reflect baseline levels of prolactin. Baseline corticosterone levels were not influenced by meteorologic conditions at the time of sample collection (nebulosity/rain index: $F_{2,85} = 0.05$, $P = 0.95$; wind index: $F_{2,68} = 0.62$, $P = 0.55$), or by temperature ($F_{1,61} = 0.13$, $P = 0.72$) or meteorologic conditions in the 6 hours before sampling ($F_{3,81} = 0.82$, $P = 0.82$). Mean corticosterone and prolactin baseline levels in males and females (Table S1) were consistent with results from a previous study of the same colony (7).

We computed Δ Corticosterone, the relative decrement in baseline level of corticosterone over a foraging trip [i.e., (corticosterone pre-trip level – corticosterone post-trip level)/corticosterone pre-trip level $\times 100$], as a hormonal proxy of foraging success (see Discussion and ref. 21). High Δ Corticosterone values indicate high foraging success, whereas low Δ Corticosterone values reflect low foraging success. Although quantifying mass change would provide a direct indication of foraging effort, weighing such a large bird (up to 12 kg) could be stressful for individuals and thus affects hormonal status, activity at sea, and eventually reproductive success, one of the crucial parameters in our study.

Humoral Immunity, Oxidative Stress, Antioxidant Defenses. Seven indices were selected to probe various immune and oxidative stress markers. The assays were performed on frozen plasma or RBCs, using aliquots from the same pre-trip blood sample used for hormone measures. Because of ethical considerations, all tests were performed in vitro. Thus, immune indices rely on innate humoral immunity; albatrosses were not challenged.

Plasma antibacterial activity. Plasma antibacterial activity was assessed using a modified growth-inhibition test (22). We used a bacterial strain of *Escherichia coli* resistant to tetracycline (CIP 103410; Institut Pasteur). Bacteria were cultured in standard LB medium [10 g of bactotryptone, 5 g of yeast extract, 10 g of NaCl, and 1 L of dH₂O (pH 7.0)] at 37°C in a shaking incubator. Bacteria were washed with PBS buffer, and the concentration was evaluated under a microscope using a counting chamber (Neubauer Improved) and set at 8.10^4 bacterium/mL. For the experiment, 200 μL of LB medium was mixed with 10 μL of the *E. coli* suspension and 50 μL of plasma. Samples were incubated for 30 min at 37°C , after which 50 μL was spread on Petri dishes with agar containing 20 $\mu\text{g/mL}$ of tetracycline. The Petri dishes were incubated overnight at 37°C , and colony-forming units were counted. Antibacterial activity was expressed as the percent inhibition compared with controls; the fewer colonies developing compared with controls, the greater the antibacterial activity.

Lysis and agglutination scores. Innate humoral immune status was assessed by HHA as described previously (23–25). Lysis reflects the interaction of lytic enzymes (complement) and natural antibodies (NAb), whereas agglutination results only from NAb. The assay was carried out in 96-well (8 rows \times 12 columns) U-bottomed assay plates. First, 50 μL of plasma samples was pipetted into the first column of the plate, and then 50 μL of 0.01 M PBS (Sigma-Aldrich) was added to columns 2–12. The samples were serially diluted (1:2) through column 11 on the first line and through column 11 on the second line, with 22 wells

used for each plasma sample. This resulted in dilutions ranging from 1 to $4.7 \cdot 10^{-7}$. After 25 μL of a 2% rabbit blood cell suspension was added to all wells, each plate was vortexed for 15 s before being incubated at 39 °C. Plates were digitized after 90 and 120 min of incubation. Agglutination and lysis were scored from the first scan and the second scan, respectively. Assays were randomized and run blindly with respect to sample. Both lysis and agglutination were computed as the negative \log_2 of the last plasma dilution exhibiting each function (i.e., a dilution of 1:16 is scored as 4). Preliminary analyses with 20 μL of plasma and a 1% rabbit blood cell suspension (1–3) were not conclusive. Thus, we adapted the assay, using 50 μL of plasma and a 2% rabbit blood cell suspension.

Lysis scores were very low in our study (males, 2 ± 2 ; females, 1 ± 1). This result is consistent with a previous study (23) in which no lysis was observed in the waved albatross, *Phoebastria irrorata*, contrary to other bird species included in the dataset. Agglutination scores of birds range from 0 to 12 in the literature (24). In our study on wandering albatross, the mean agglutination score (males, 9 ± 1 ; females, 8 ± 1) was close to that reported in the waved albatross (6 ± 1 ; $n = 14, 25$).

Haptoglobin. Haptoglobin, a well-known acute-phase protein that indicates an ongoing inflammatory response, is found in a wide range of taxa, including birds (26). Haptoglobin normally circulates at low levels, but concentrations increase during inflammatory responses. Haptoglobin was quantified in plasma following the instructions provided with a commercially available assay kit based on hemoglobin-binding reaction (Tri-Delta Diagnostics). Mean haptoglobin levels (Table S2) were close to the levels measured previously in insular birds (25).

Antioxidant capacity of plasma. Oxidative stress refers to the imbalance between pro-oxidant substances and the level of antioxidant defenses, leading to the generation of oxidative damage. The oxidative stress theory of aging proposes that age-related loss of function is the result of accumulated oxidative damage throughout life (27). Recent studies found that levels of pro-oxidants and antioxidants also may have relevant ecological and evolutionary roles and may provide insight into functional interactions among life history traits (28). A common test of antioxidant capability, measurement of the total antioxidant capacity of plasma, was recently used in captive birds and yielded detectable age-related patterns (29). Plasma samples were incubated with a chromogen [metmyoglobin and 2,2-azino-di-[3-ethylbenzthiazoline sulpho-

nate] (ABTS)]. After the addition of hydrogen peroxide, the samples were incubated for 2 min, inducing production of the radical cation ABTS, the concentration of which was determined by spectrophotometry at 600 nm (blue). Any extracellular antioxidant in the plasma sample (e.g., vitamins E and C, carotenoids) causes suppression of the blue color to a degree proportional to its concentration. Results are given as millimoles per liter of total antioxidants in plasma.

Level of lipid peroxidation. The level of lipid peroxidation is a major indicator of oxidative damage (28). Lipid peroxidation in plasma was estimated by quantifying malondialdehyde, a plasmatic by-product of lipid peroxidation, using a commercially available kit (TBARS Assay kit; Cayman Chemical). Levels of peroxidized lipids were expressed as nanomoles of MDA per milliliter of blood.

Superoxide dismutase activity. The activity of superoxide dismutase (an intracellular enzyme involved in antioxidant defense) in RBCs was assessed using the Superoxide Dismutase Assay Kit (Cayman Chemical). This assay kit uses a tetrazolium salt for detecting superoxide radicals generated by xanthine oxidase and hypoxanthine. Ten microliters of RBCs was lysed in 40 μL of Milli-Q water and centrifuged ($13,725 \times g$ at 4 °C for 15 min). Assays were performed on the supernatant.

Impact of the Experiment

To assess the potential impact of the experiment on reproductive performance, we compared the reproductive success of pairs in the study group (constituting pairs in which at least one of the two partners was handled; $n = 77$ pairs) with the reproductive success of pairs in the control group (pairs in which no bird was handled; $n = 283$ pairs) during the 2008 breeding season. Specifically, we monitored the hatching success (i.e., the probability of each pair successfully incubating the egg until hatching), as well as the overall breeding success (i.e., the probability of each pair successfully raising a chick until fledging at the end of the 2008 breeding season). Hatching success did not differ between the study group (0.83, $n = 72$ nests) and the control group (0.82, $n = 266$ nests; $\chi^2 = 0.0004$, $P = 0.98$). Breeding success also did not differ between the study group (0.73, $n = 77$ nests) and the control group (0.72, $n = 283$ nests; $\chi^2 = 0.0024$, $P = 0.96$). Thus, there was no detectable impact of the experiment on the reproductive success of albatrosses.

1. Tickell WLN (1968) The biology of the great albatrosses, *Diomedea exulans* and *Diomedea epomophora*. *Antarct Res Ser* 12:1–55.
2. Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: Causes and consequences of the population decline. *Oikos* 49:315–322.
3. Weimerskirch H (1992) Reproductive effort in long-lived birds: Age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* 64:464–473.
4. Weimerskirch H, Lallemand J, Martin J (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *J Anim Ecol* 74:285–291.
5. Weimerskirch H, Salamolard M, Jouventin P (1992) Satellite telemetry of foraging movements in the wandering albatross. *Wildlife Telemetry Remote Monitoring and Tracking of Animals*, eds Priede IG, Swift SM (Ellis Horwood, New York), pp 185–198.
6. Weimerskirch H (1995) Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia* 102:37–43.
7. Angelier F, Shaffer SA, Weimerskirch H, Chastel O (2006) Effect of age, breeding experience and senescence on corticosterone and prolactin levels in a long-lived seabird, the wandering albatross. *Gen Comp Endocrinol* 149:1–9.
8. Forslund P, Pärt T (1995) Age and reproduction in birds: Hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10:374–378.
9. McCleery RH, Perrins CM, Sheldon BC, Charmantier A (2008) Age-specific reproduction in a long-lived species: The combined effects of senescence and individual quality. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275:963–970.
10. Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *J Anim Ecol* 72:576–587.
11. Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: A hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61:611–621.
12. Gustafsson L, Pärt T (1990) Acceleration of senescence in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, by reproductive costs. *Nature* 347:279–281.
13. Reed TE, et al. (2008) Reproductive senescence in a long-lived seabird: Rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *Am Nat* 171:89–101.
14. Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272.
15. Weimerskirch H, Wilson RP, Lys P (1997) Activity pattern of foraging in the wandering albatross: A marine predator with two modes of prey searching. *Mar Ecol Prog Ser* 151:245–254.
16. Weimerskirch H, Guionnet T (2002) Comparative activity pattern during foraging of four albatross species. *Ibis* 144:40–50.
17. Weimerskirch H, Wilson RP (1992) When do wandering albatrosses *Diomedea exulans* forage? *Mar Ecol Prog Ser* 86:297–300.
18. Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:4576–4581.
19. Cherel Y, Maugeot R, Lacroix A, Gilles J (1994) Seasonal and fasting-related changes in circulating gonadal steroids and prolactin in king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Physiol Biochem Zool* 67:1154–1173.
20. Romero LM, Reed JM (2005) Collecting baseline corticosterone samples in the field: Is under 3 min good enough? *Comp Biochem Physiol A* 140:73–79.
21. Angelier F, Moe B-R, Weimerskirch H, Chastel O (2007) Age-specific reproductive success in a long-lived bird: Do older parents resist stress better? *J Anim Ecol* 76:1181–1191.
22. Matson KD, Tieleman BI, Klasing KC (2006) Capture stress and the bactericidal competence of blood and plasma in five species of tropical birds. *Physiol Biochem Zool* 79:556–564.
23. Matson KD, Ricklefs RE, Klasing KC (2005) A hemolysis-hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds. *Dev Comp Immunol* 29:275–286.
24. Matson KD, Cohen AA, Klasing KC, Ricklefs RE, Scheuerlein A (2006) No simple answers for ecological immunology: Relationships among immune indices at the individual level break down at the species level in waterfowl. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:815–822.

25. Matson KD (2006) Are there differences in immune function between continental and insular birds? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:2267–2274.
26. Delers F, Strecker G, Engler R (1988) Glycosylation of chicken haptoglobin: Isolation and characterization of three molecular variants and studies of their distribution in hen plasma before and after turpentine-induced inflammation. *Biochem Cell Biol* 66: 208–217.
27. Finkel T, Holbrook NJ (2000) Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* 408:239–247.
28. Costantini D (2008) Oxidative stress in ecology and evolution: Lessons from avian studies. *Ecol Lett* 11:1238–1251.
29. Alonso-Álvarez C, Pérez-Rodríguez L, García JT, Viñuela J, Mateo R (2010) Age and breeding effort as sources of individual variability in oxidative stress markers in a bird species. *Physiol Bioch Zool* 83:.
30. Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343:746–748.
31. Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: A study using satellite telemetry. *Auk* 110:325–342.
32. Shaffer SA, Costa DP, Weimerskirch H (2001) Behavioral factors affecting foraging effort of breeding wandering albatrosses. *J Anim Ecol* 70:864–874.
33. Shaffer SA, Costa DP, Weimerskirch H (2003) Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Funct Ecol* 17:66–74.
34. Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267: 1869–1874.
35. Weimerskirch H, et al. (2002) GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295: 1259–1261.

Table S1. Modeling foraging behavior parameters of male and female wandering albatrosses

Independent variables and models	Males				Females		
	<i>k</i>	<i>AIC_c</i>	ΔAIC_c	<i>w_i</i>	<i>AIC_c</i>	ΔAIC_c	<i>w_i</i>
Total distance traveled (log, 24 males, 24 females)							
~ age	3	465.2	0	59.5	453.9	2.6	16.9
~ intercept	2	467.5	2.4	18.2	451.3	0	62.4
~ age + date	4	467.6	2.5	17.4	456.8	5.5	3.9
~ date	3	470.2	5	4.9	453.9	2.6	16.8
Foraging range (log, 24 males, 24 females)							
~ age	3	398.5	0	57.9	393.2	2.6	16.7
~ intercept	2	400.6	2.1	20.1	390.5	0	62
~ age + date	4	401.2	2.8	14.5	395.9	5.4	4.2
~ date	3	402.6	4.1	7.4	393.1	2.6	17.1
Latitude at maximum range (24 males, 24 females)							
~ age	4	157.8	0	68.7	160.5	0.8	31.9
~ age + date	3	160.1	2.3	22	163.1	3.4	8.7
~ intercept	2	162.4	4.6	7	159.8	0	46.5
~ date	3	164.7	6.8	2.3	162.3	2.6	12.9
Duration of trip (24 males, 24 females)							
~ intercept	4	323.7	0	36.4	291.8	0.3	36
~ age	3	323.9	0.3	32.1	294.1	2.6	11.6
~ date	2	325.1	1.4	17.7	291.5	0	41.9
~ age + date	3	325.6	2	13.7	294.3	2.8	10.4
Percentage of diurnal time spent on water (18 males, 22 females)							
~ intercept	2	143.9	0	58.8	171.5	0	42.1
~ date	3	146.2	2.3	18.4	172.5	0.9	26.4
~ age	3	146.3	2.4	17.3	172.7	1.1	24.1
~ age + date	4	148.6	4.7	5.5	175	3.5	7.4
Number of DASs per day (18 males, 22 females)							
~ date	3	53.6	0	72.2	76.6	4.9	5.7
~ age + date	4	56.5	2.9	16.8	74.6	3	15
~ intercept	2	58.2	4.6	7.2	71.6	0	66.6
~ age	3	59.4	5.9	3.8	75	3.3	12.7
Percentage of time spent on water within DAS (18 males, 22 females)							
~ age	3	92.7	0	33.8	124.1	2.2	19.6
~ age + date	4	93.1	0.3	28.8	126.6	4.6	5.8
~ intercept	2	93.1	0.4	27.5	121.9	0	58.8
~ date	3	95.2	2.4	10	124.6	2.6	15.8
Mean DAS duration (18 males, 22 females)							
~ intercept	2	30.7	0	51.2	21.1	0	62.3
~ age	3	32.6	1.8	20.4	23.8	2.7	16.5
~ date	3	32.8	2	18.6	25.9	4.8	5.7
~ age + date	4	34.1	3.3	9.7	23.9	2.8	15.5
Flying time between two DASs (18 males, 22 females)							
~ age	3	32.7	0	56.3	38.7	0	38.8
~ intercept	2	34.9	2.1	19.5	38.7	0	39.5
~ age + date	4	35.5	2.8	13.9	41.2	2.5	11.1
~ date	3	36.1	3.4	10.2	41.3	2.6	10.5
Variation of stress hormone level over a foraging trip (Δ Corticosterone) (19 males, 21 females)							
~ age	3	116.5	0	76	144.6	2.7	16.5
~ age + date	4	119	2.5	21.6	147.7	5.8	3.5
~ intercept	2	123.9	7.4	1.8	141.9	0	63.7
~ date	3	126.6	10.1	0.5	144.6	2.7	16.2

AIC_c (AIC corrected for small sample size) was used to compare each set of models. ΔAIC_c is the difference between the model and the model with lowest *AIC_c* value, or the most parsimonious model (in bold type). *w_i* is the *AIC_c* weight, which provides a measure of the relative likelihood of a given model to be the best among the models fitted. *k* is the number of estimated parameters. Date refers to Julian date of departure (foraging trips). Models were ranked according to *AIC_c* value in males.

Table S2. Modeling of immune indices, oxidative stress markers, antioxidant defenses, and baseline hormone levels in male and female wandering albatrosses

Independent variables and models	k	Males			Females		
		AIC _c	Δ AIC _c	w _i	AIC _c	Δ AIC _c	w _i
Total antioxidant capacity of plasma (52 males, 47 females)							
~ intercept	2	-56.9	0	39.7	-7.2	7.2	1.9
~ date	3	-55.9	1	23.7	-14.4	0	69.1
~ age	3	-55.4	1.5	19	-6.6	7.8	1.4
~ age + date	4	-55.3	1.6	17.6	-12.6	1.8	27.6
Lipid peroxidation (53 males, 48 females)							
~ intercept	2	463.3	0	57.1	476.5	4.3	7.8
~ date	3	465.5	2.2	18.6	472.1	0	68.1
~ age	3	465.5	2.2	18.5	478.1	6	3.4
~ age + date	4	467.9	4.6	5.8	474.5	2.4	20.8
Haptoglobin (51 males, 37 females)							
~ intercept	2	-97.2	0	34.2	-108.4	0	41.6
~ age	3	-96.7	0.5	26.8	-108.1	0.3	35.2
~ date	3	-96.7	0.5	26.1	-106.1	2.3	12.9
~ age + date	4	-95.2	2	12.9	-105.7	2.8	10.4
Bactericidal activity (22 males, 22 females)							
~ intercept	2	-14.7	0	53.7	-4.9	1.9	21.1
~ date	3	-12.8	1.9	20.3	-6.8	0	54.0
~ age	3	-12.6	2.1	19.2	-3.8	3.0	12.1
~ age + date	4	-10.6	4.1	6.8	-3.9	2.9	12.8
HHA agglutination score (22 males, 22 females)							
~ intercept	2	64.4	0	53.5	88.7	3.6	11.0
~ date	3	65.9	1.5	24.8	85.1	0	66.3
~ age	3	66.9	2.4	15.7	91.0	5.9	3.5
~ age + date	4	68.8	4.4	5.9	87.6	2.5	19.2
HHA lysis score (22 males, 22 females)							
~ intercept	2	0	52.6	-30.2	43.3	0	45.1
~ date	3	1.7	22.5	-29.6	46.7	3.4	8.3
~ age	3	2.2	17.5	-29.9	45.5	2.2	14.8
~ age + date	4	3.9	7.4	-29.0	44.0	0.7	31.8
Corticosterone baseline level (55 males, 49 males)							
~ intercept	2	252.9	0	52.2	206.9	0	54.4
~ date	3	254.6	1.7	22.8	209	2	19.6
~ age	3	255.1	2.2	17.3	209	2	19.5
~ age + date	4	256.8	3.8	7.7	211.2	4.3	6.4
Prolactine baseline level (55 males, 47 females)							
~ age + date	4	528	0	41.8	455.5	2.2	17.4
~ date	3	529.4	1.3	21.6	453.3	0	53.6
~ intercept	2	529.5	1.5	20.1	455.1	1.8	21.9
~ age	3	529.9	1.9	16.5	457.3	4.1	7.1

AIC_c was used to compare each set of models. Δ AIC_c is the difference between the model and the model with lowest AIC_c value, or the most parsimonious model (in bold type). w_i is the AIC_c weight which provide a measure of the relative likelihood of a given model to be the best among the models fitted. Estimation of the age parameter is given in Table 1. Date refers to Julian date of departure (foraging trips) or blood sampling date (other parameters). k is the number of estimated parameters. Models were ranked according to AIC_c value in males.

Table S3. Modeling laying date and reproductive performance in wandering albatrosses

Independent variables and models	Pairs				Biological meaning
	<i>K</i>	<i>AIC</i>	ΔAIC	w_i	
Laying date (<i>n</i> = 116 pairs)					
~ intercept	2	738.0	0	29.2	No detectable effect of age of male or female on laying date
~ absolute age difference in pair	3	738.2	0.2	26.4	
~ breeding experience of pair	3	739.9	1.8	11.6	
~ age of female	3	740.0	1.9	11.1	
~ age of male	3	740.1	2.1	10.4	
~ age of female + (age of female) ²	4	740.7	2.7	7.6	
~ age of male + (age of male) ²	4	742.2	4.2	3.6	
Reproductive performance (<i>n</i> = 302 pairs with exact known-age males)					
~ age of male + (age of male) ²	4	333.5	0	82.0	Quadratic effect of age of male on breeding success of pair (<i>r</i> ² = 0.43)
~ age of male	3	337.6	4.1	10.7	
~ intercept	2	338.3	4.8	7.3	
Reproductive performance (<i>n</i> = 289 pairs with exact known-age females)					
~ age of female + (age of female) ²	4	326.9	0	62.8	Quadratic effect of age of female but weaker model than in males ($\Delta AIC < 2$ with intercept model, and <i>r</i> ² = 0.21)
~ intercept	2	328.7	1.8	26.0	
~ age of female	3	330.4	3.5	11.2	

The *AIC* was used to compare models. Models are ranked according to *AIC* value. ΔAIC is the difference between the model and the model with lowest *AIC* value, or the most parsimonious model (in bold type). w_i is the *AIC* weight which provide a measure of the relative likelihood of a given model to be the best among the models fitted. Estimation of the age parameter is given in Table 1. *k* is the number of estimated parameters. Models were ranked according to *AIC* value in males.

Table S4. Mean numerical values of the phenotypic traits measured in male and female wandering albatrosses

	Females				Males			
	<i>n</i>	Mean value	SD	Note	<i>n</i>	Mean value	SD	Note
Foraging trip								
Distance traveled, km	24	3,980	2,720	–	24	4,010	3,820	*
Foraging range, km	24	1,190	770	–	24	1,090	950	*
Latitude at maximum range, °	24	–47.6	1.6	–	24	–51.8	6.4	*
Duration of foraging trip, days	24	10.0	4.1	†	24	11.5	7.9	–
Foraging activity								
Diurnal time spent on water, %	22	37.4	11.0	–	18	46.7	11.9	–
Number of DASs per day	22	4.21	2.52	–	18	3.50	2.20	–
Time spent on water during DASs, %	22	93.9	3.6	–	18	94.5	2.9	*
DAS duration, hours	22	1.06	0.38	–	18	1.35	0.51	–
Flying time between 2 DASs, hours	22	1.46	0.54	–	18	1.44	0.57	*
Variation of stress hormone levels over a foraging trip								
Δ Corticosterone, %	21	5.8	6.5	–	19	5.6	5.7	*
Humoral immunity								
Haptoglobin level, mg · mL ⁻¹	37	0.34	0.05	–	51	0.33	0.09	–
Bactericidal activity, %	24	24	20	†	23	27	16	–
Agglutination score (no. of wells in HHA)	22	9	1	†	22	8	1	–
Lysis score (no. of wells in HHA)	22	2	2	–	21	1	1	–
Oxidative stress and antioxidant defenses								
Antioxidant capacity of plasma, mmol.L ⁻¹	47	0.67	0.22	†	52	0.66	0.14	–
Lipid peroxidation, MDA nM · mL ⁻¹	48	54.6	33.5	†	53	43.4	18.6	–
Hormone baseline levels								
Stress hormone (corticosterone), ng · mL ⁻¹	49	4.7	1.9	–	55	4.9	2.3	–
Parental hormone (prolactine), ng · mL ⁻¹	47	40.1	5.7	†	55	30.3	5.5	*†
Reproduction								
Laying date	116 nests	12/31/07	5.7 days	–	116 nests	–	–	–
Reproductive performance [‡]	289 females	0.755		*	302 males	0.747		*

All data have been quantified on wandering albatross that were incubating an egg during austral summer 2008 at Crozet Island.
 *Age of individuals has a statistically significant effect (see Tables S3, S4, S5, and S6 and Table 1 for statistical analysis and Fig. 1 for graphical representation of variation with age).
 †Sampling date has an effect (see Tables S3, S4, S5, and S6 and Table 1 for effect analysis).
 ‡Reproductive performance is the probability to successfully raise a chick.

Table S5. Long-term satellite tracking data of male wandering albatross at Crozet Island, 1989–2008

Year	<i>n</i>	Dates	Foraging range, km	Latitudinal range	Antarctica foragers	Sub-Antarctica foragers	References
1989	4	1/20 to 3/21	min 610, max 2,550	min 44 °S, max 65 °S	1 male, ≥ 25 years	3 males	6, 30
1990	6	1/14 to 3/16	min 600, max 1,300	min 43 °S, max 58 °S	1 male, ≥ 25 years.	5 males	5
1991	2	1/18 to 2/5	min 680, max 3,300	min 42 °S, max 64 °S	1 male, ≥ 25 years	1 male	5, 31
1992	3	1/2 to 3/14	min 810, max 3,800	min 44 °S, max 62 °S	1 male, ≥ 25 years	2 males	6
1994	4	1/17 to 2/22	min 380, max 3,880	min 40 °S, max 62 °S	1 male, 15 years	3 males	6
1998	12	1/6 to 3/22	min 280, max 1,200	min 39 °S, max 48 °S	0	12 males	32, 33
1999	19	1/1 to 3/10	min 100, max 2,560	min 40 °S, max 60 °S	3 males, ≥ 25 years	16 males	19, 32
2000	2	1/6 to 1/19	min 210, max 1,010	min 45 °S, max 47 °S	0	2 males	34
2001	4	2/8 to 1/29	min 580, max 1,590	min 43 °S, max 49 °S	0	4 males	34
2003	8	1/1 to 2/5	min 860, max 1,280	min 39 °S, max 54 °S	1 male, ≥ 25 years	7 males	Not applicable
2008	24	1/10 to 3/24	min 60, max 3,640	min 38 °S, max 67 °S	5 males, ≥ 25 years	19 males	Present study

n, annual effort of satellite tracking (i.e. number of birds satellite-tracked per year during incubation); foraging range, maximum distance from the colony during a foraging trip; Antarctica foragers, number and age of birds that foraged to Antarctica waters (south of polar front, 53°S); age, age of birds at the time of device deployment; sub-Antarctica foragers, number of birds that foraged to northern, sub-Antarctica waters. This table assess the overall proportion of old birds that forage in remote Antarctica waters, without further analysis of interannual effects. Because females do not forage in Antarctica waters, data for females are not described here.

Table S6. MK4 activity-logger data

Date and time	Light	Activity level	Interpretation	Date and time	Light	Activity level	Interpretation	Date and time	Light	Activity level	Interpretation
1/3/08 02:44	64	0	Flying	1/3/08 07:24	64	0	Flying	1/3/08 12:04	64	0	Flying
1/3/08 02:54	64	0	Flying	1/3/08 07:34	64	0	Flying	1/3/08 12:14	64	0	Flying
1/3/08 03:04	64	0	Flying	1/3/08 07:44	64	0	Flying	1/3/08 12:24	64	0	Flying
1/3/08 03:14	64	0	Flying	1/3/08 07:54	64	0	Flying	1/3/08 12:34	64	0	Flying
1/3/08 03:24	64	0	Flying	1/3/08 08:04	64	0	Flying	1/3/08 12:44	64	0	Flying
1/3/08 03:34	64	0	Flying	1/3/08 08:14	64	15	Landing on water	1/3/08 12:54	64	0	Flying
1/3/08 03:44	64	0	Flying	1/3/08 08:24	64	75	A/S on water	1/3/08 13:04	64	0	Flying
1/3/08 03:54	64	0	Flying	1/3/08 08:34	64	200	A/S on water	1/3/08 13:14	64	0	Flying
1/3/08 04:04	64	0	Flying	1/3/08 08:44	64	200	A/S on water	1/3/08 13:24	64	57	Landing on water
1/3/08 04:14	64	0	Flying	1/3/08 08:54	64	200	A/S on water	1/3/08 13:34	64	200	A/S on water
1/3/08 04:24	64	0	Flying	1/3/08 09:04	64	18	Taking off	1/3/08 13:44	64	200	A/S on water
1/3/08 04:34	64	0	Flying	1/3/08 09:14	64	0	Flying	1/3/08 13:54	64	180	A/S on water
1/3/08 04:44	64	0	Flying	1/3/08 09:24	64	0	Flying	1/3/08 14:04	64	200	A/S on water
1/3/08 04:54	64	0	Flying	1/3/08 09:34	64	0	Flying	1/3/08 14:14	64	200	A/S on water
1/3/08 05:04	64	0	Flying	1/3/08 09:44	64	0	Flying	1/3/08 14:24	64	196	A/S on water
1/3/08 05:14	64	37	Landing on water	1/3/08 09:54	64	0	Flying	1/3/08 14:34	64	200	A/S on water
1/3/08 05:24	64	200	A/S on water	1/3/08 10:04	64	0	Flying	1/3/08 14:44	64	200	A/S on water
1/3/08 05:34	64	200	A/S on water	1/3/08 10:14	64	0	Flying	1/3/08 19:14	0	174	Taking off
1/3/08 05:44	64	200	A/S on water	1/3/08 10:24	64	0	Flying	1/3/08 19:24	0	197	Landing on water
1/3/08 05:54	64	200	A/S on water	1/3/08 10:34	64	78	Landing on water	1/3/08 19:34	0	200	A/S on water
1/3/08 06:04	64	200	A/S on water	1/3/08 10:44	64	16	A/S on water	2/3/08 01:24	0	200	A/S on water
1/3/08 06:14	64	200	A/S on water	1/3/08 10:54	64	200	A/S on water	2/3/08 01:34	12	105	Taking off
1/3/08 06:24	64	200	A/S on water	1/3/08 11:04	64	180	A/S on water	2/3/08 01:44	50	0	Flying
1/3/08 06:34	64	192	A/S on water	1/3/08 11:14	64	200	A/S on water	2/3/08 01:54	64	0	Flying
1/3/08 06:44	64	167	Taking off	1/3/08 11:24	64	75	Taking off	2/3/08 02:04	64	0	Flying
1/3/08 06:54	64	0	Flying	1/3/08 11:34	64	0	Flying	2/3/08 02:14	64	0	Flying
1/3/08 07:04	64	0	Flying	1/3/08 11:44	64	0	Flying	2/3/08 02:24	64	0	Flying
1/3/08 07:14	64	0	Flying	1/3/08 11:54	64	0	Flying	2/3/08 02:34	64	0	Flying

Twenty-four hours of activity monitoring in a wandering albatross. Light refers to light level, from 0 (night) to 64 (day). Light gray denotes sunset or sunrise; dark gray denotes night. Given the sampling interval (3 s), the value recorded at the end of each 10-min period ranges from 0 (fully dry) to 200 (fully wet). A/S represents activity on water or sitting. Note that although the logger does not record the exact number of landings on water, the exact number of activity sequences on water can be inferred from the data. The time is Greenwich Mean Time.

III.2.2. Etude complémentaire à l'ARTICLE A : l'utilisation d'un marqueur isotopique pour affiner la description des effets de l'âge sur la latitude d'alimentation du Grand Albatros

III.2.2.1. Contexte et objectif de l'étude

Dans la section précédente, nous avons mis en évidence une importante variation en fonction de l'âge dans la distribution spatiale des albatros reproducteurs au cours de leurs voyages en mer (ARTICLE A, figure 2). Nous avons détecté une ségrégation spatiale des mâles en fonction de l'âge, avec des vieux mâles (≥ 30 ans) qui vont se nourrir plus au Sud que leurs congénères plus jeunes (< 30 ans), dans des secteurs très éloignés de la colonie (eaux Antarctiques). Autrement dit, **la télémétrie satellitaire révèle qu'il y a un effet de l'âge sur la distribution spatiale des individus au cours de la recherche alimentaire.** Ce résultat est novateur, dans le sens où aucune étude n'avait jusqu'à présent détecté un effet de l'âge sur la répartition des individus lors de la recherche alimentaire en conditions naturelles. Nous discuterons des mécanismes potentiels de cette ségrégation et de la signification de ce résultat dans un contexte de sénescence dans le sous-chapitre suivant. Car il faut d'abord souligner que ce résultat a été obtenu en comparant un petit nombre de trajets (24 mâles, 24 femelles) sur une courte période de temps (un seul voyage en mer par oiseau, d'une durée de 10 jours en moyenne). Cela est lié à l'utilisation des balises satellitaires. Il ne nous a pas été possible de procéder à un plus large déploiement de balises satellitaires pour des raisons financières et logistiques. La question qui se pose dorénavant est donc : peut-on extrapoler nos résultats à la durée totale de l'incubation du Grand Albatros ?

L'objectif de cette partie est d'utiliser un second outil de l'écologie alimentaire, à savoir la signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ des cellules sanguines, pour étudier les relations entre l'âge et la latitude d'alimentation sur un grand nombre d'individus et sur une durée de plusieurs mois. Nous allons tout d'abord exposer le principe de la méthode isotopique et l'intérêt de cette mesure intégrative qui reflète l'alimentation des oiseaux sur une durée de plusieurs mois.

III.2.2.2. Principe de la méthode isotopique et application à l'écologie alimentaire

Dans cette étude, nous allons utiliser la méthode isotopique (dont les principes techniques sont détaillés en II.3.4.) afin de déterminer à plus large échelle temporelle la latitude d'alimentation du Grand Albatros. Le principe de base de la méthode repose sur le fait que la signature isotopique des tissus d'un organisme reflète de manière prédictible celle de son alimentation (Kelly 2000). L'un des

ratios isotopiques les plus utilisés en écologie est le ratio $\delta^{13}\text{C}$, à savoir le ratio relatif entre le carbone 13 (^{13}C) et le carbone 12 (^{12}C), rapporté à un standard international et exprimé en pour mille. Il existe d'importantes *variations géographiques* du ratio isotopique $\delta^{13}\text{C}$ dans la composition chimique de la matière organique à la base des chaînes alimentaires et la détermination du $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus des prédateurs supérieurs permet d'estimer la zone géographique où ils sont allés se nourrir. Bien que moins connue du grand public que la méthode satellitaire, la méthode isotopique a été largement utilisée pour déterminer les masses d'eaux fréquentées par de nombreuses espèces (pour revues : Hobson 1999; Rubenstein & Hobson 2004), notamment chez les oiseaux marins de l'océan austral (Cherel et al. 2000; Cherel & Hobson 2007). Contrairement à la méthode satellitaire, l'outil isotopique permet de définir l'alimentation d'un grand nombre d'oiseaux sur une durée plus importante que celle d'un seul voyage en mer.

III.2.2.3. Intérêt des isotopes du carbone pour la détermination des zones d'alimentation du Grand Albatros

L'intérêt de la méthode isotopique dans le cadre de notre étude sur le Grand Albatros est le fruit de la combinaison de plusieurs phénomènes (i) il existe un important gradient isotopique latitudinal en $\delta^{13}\text{C}$ dans la matière organique située à la base des réseaux trophiques (phytoplancton et particules organiques), avec de fortes valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ en zone subtropicale et de faibles valeurs en zone antarctique (Francois et al. 1993; Trull & Armand 2001) (ii) le $\delta^{13}\text{C}$ des oiseaux marins (mesuré dans le sang, par exemple) est spectaculairement corrélé au $\delta^{13}\text{C}$ des eaux de surface dans lesquelles ils se nourrissent (Cherel & Hobson 2007) ; (iii) le Grand Albatros effectue des voyages alimentaires de grande amplitude latitudinale (des eaux antarctiques jusqu'aux eaux tropicales) ; (iv) il n'existe pratiquement pas de variation longitudinale du $\delta^{13}\text{C}$ dans l'océan austral, ce qui permet d'interpréter sans ambiguïté les valeurs $\delta^{13}\text{C}$.

De fortes valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ (> -20 ppm) sont la signature d'un nourrissage en zone subtropicale ($< 41^\circ\text{S}$), des valeurs intermédiaires (de -20 à -22 ppm) seront la signature d'un nourrissage en zone subantarctique (de 41 à 53°S) et des valeurs basses (< -20 ppm) seront la signature d'un nourrissage dans les eaux antarctiques ($> 53^\circ\text{S}$). Cela a été montré par une étude préliminaire comparant directement des trajets satellitaires obtenus par des balises Argos et des mesures du $\delta^{13}\text{C}$ dans le plasma sanguin des individus équipés de balise (Jaeger, Lecomte & Cherel, en révision, étude non exposée dans cette thèse).

L'interprétation de la mesure du $\delta^{13}\text{C}$ chez le Grand Albatros doit également tenir compte du *temps de renouvellement* du tissu employé pour la mesure. Dans le cadre de cette étude, nous avons mesuré le $\delta^{13}\text{C}$ dans les cellules sanguines (érythrocytes), qui ont un taux de renouvellement d'environ 2 mois. **La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ dans les cellules sanguines du Grand Albatros permet donc d'estimer latitude moyenne (ou la bande latitudinale) où il est majoritairement allé se nourrir au cours des deux mois précédant la mesure et d'évaluer l'effet de l'âge ou du sexe sur cette latitude.** Nous soulignons ainsi que, contrairement à la méthode satellitaire, la méthode isotopique permet d'obtenir une valeur qui intègre l'histoire alimentaire de l'individu sur une durée relativement longue, couvrant de nombreux voyages en mer.

III.2.2.4. L'âge affecte la latitude moyenne d'alimentation chez les albatros mâles

Au cours de la saison de reproduction 2007/2008, le $\delta^{13}\text{C}$ des cellules sanguines de 112 Grand Albatros reproducteurs en la période d'incubation de l'œuf a été mesuré. Voici les résultats de cette étude et leur interprétation biologique.

Le $\delta^{13}\text{C}$ décline avec l'âge chez les mâles mais pas chez les femelles (tableau 6, figure 10, en page suivante). **Ces résultats suggèrent que les femelles se nourrissent principalement aux latitudes subtropicales et tropicales, quel que soit leur âge, tandis que les mâles se nourrissent à des latitudes variant en fonction de leur âge, allant des zones subtropicales (jeunes mâles), aux zones subantarctiques (âges intermédiaires) jusqu'à des latitudes élevées (vieux mâles), autrement dit qu'il y a un effet net de l'âge sur la répartition en mer des individus mâles.**

En outre, comme précédemment montré par l'étude satellitaire, la différence entre les deux sexes est significative ($\delta^{13}\text{C} \sim \text{sexe} + \text{age} + \text{age}*\text{sexe}$, effet *sexe*, $F = 89.0$, $p < 0.001^{***}$), avec une ségrégation globale entre les mâles (Sud de Crozet) et les femelles (Nord de Crozet) d'autant plus marquée que les mâles avancent en âge. Ces effets sont indépendants de la date de prélèvement (voir la sélection de modèles, tableau 6), de la date de ponte, du nombre de jours de jeûne au nid, de l'expérience préalable de reproduction, de la localisation dans la colonie, du statut reproducteur au cours de la saison précédant la saison d'étude et du bilan reproducteur (succès ou échec) au cours de la saison d'étude (données non montrées).

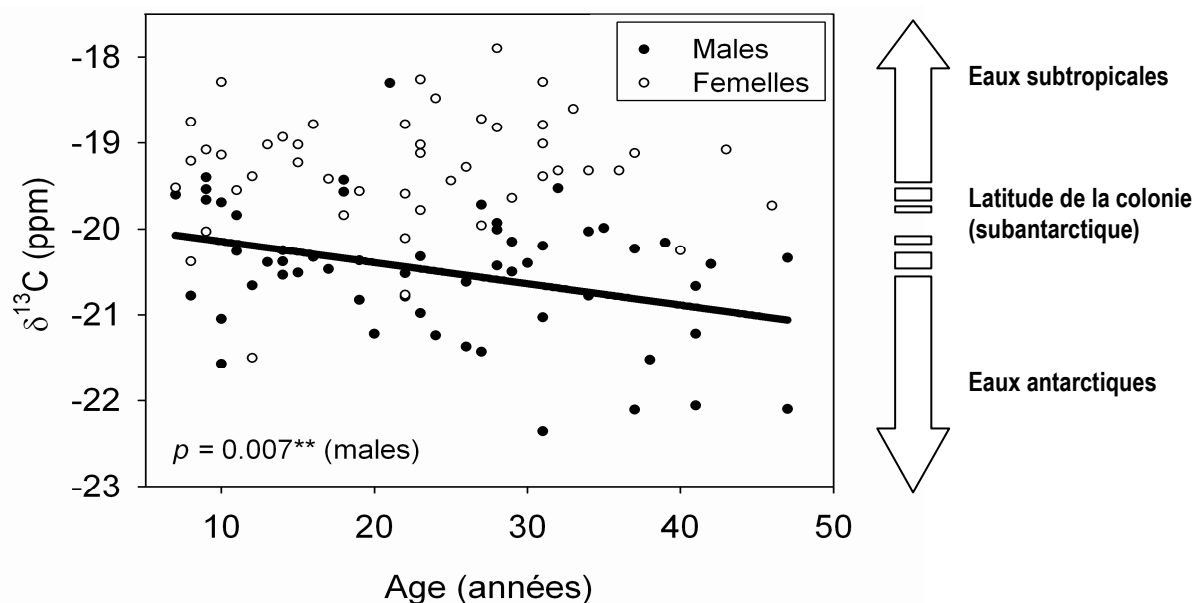


Figure 10. Déclin avec l'âge de la latitude moyenne d'alimentation en mer chez les albatros mâles reproducteurs. Le $\delta^{13}\text{C}$ des cellules sanguines est un marqueur isotopique qui reflète la latitude d'alimentation de l'oiseau dans l'Océan Austral sur une durée d'environ deux mois. Ce graphique suggère que les vieux albatros mâles vont se nourrir en moyenne plus au Sud que jeunes mâles, tandis qu'il n'y a pas d'effet de l'âge sur la latitude de nourrissage des femelles. Cela confirme les résultats obtenus par satellite (ARTICLE A), mais sur un plus grand échantillon ($n = 112$ contre $n = 48$) et sur une grande échelle de temps (~ 2 mois contre 10 jours en moyenne pour l'étude télémétrique).

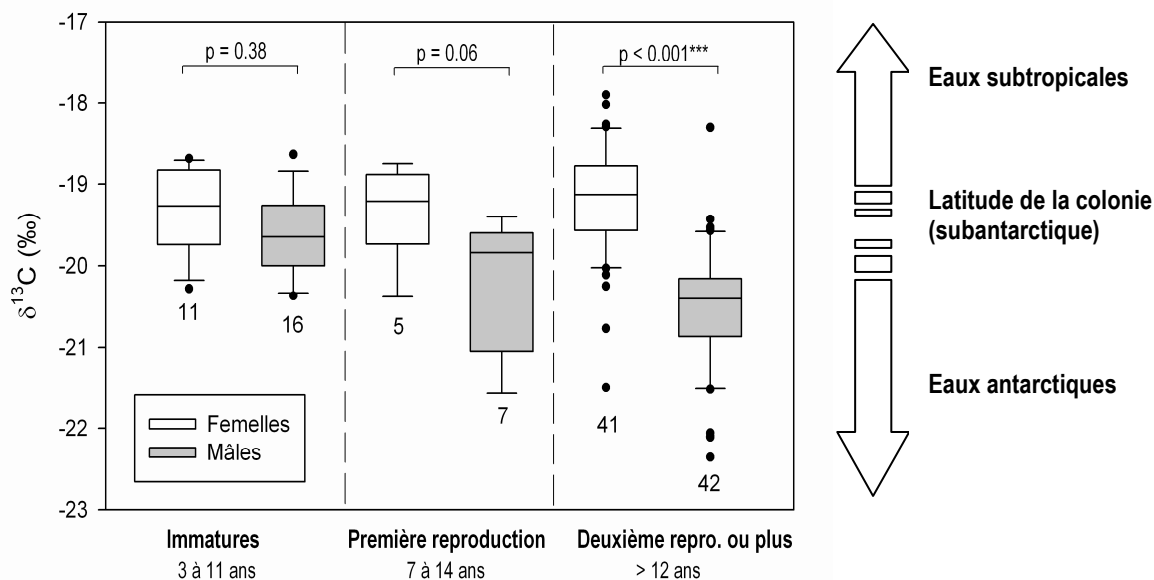


Figure 11. Effet de l'expérience de reproduction sur la latitude d'alimentation en mer du Grand Albatros. Il n'y a pas de ségrégation spatiale entre les mâles et les femelles chez les immatures (à gauche, jeunes individus ne s'étant jamais reproduits). Il y a une tendance à la ségrégation spatiale entre les mâles et les femelles dès la première tentative de reproduction (milieu). La ségrégation spatiale s'accroît chez les individus plus expérimentés (droite). Ce graphique suggère que le patron de ségrégation spatiale mâles/femelles n'existe pas au stade juvénile, mais se met en place dès la première reproduction. En outre, il semble plus compatible avec un effet de la sénescence qu'avec un effet de la sélection phénotypique, car *aucun* immature mâle ne va se nourrir à de basses latitudes, contrairement aux vieux.

Tableau 6. Effets de l'âge sur un marqueur isotopique de la latitude d'alimentation ($\delta^{13}\text{C}$) chez le Grand Albatros. Sélection de modèles et paramètres statistiques.

Sélection de modèles	<i>k</i>	<i>AIC_c</i>	ΔAIC_c	<i>w_i</i>			
$\delta^{13}\text{C}$ (males reproducteurs, <i>n</i> = 56)							
~ âge**	3	127.3	0.000	0.649			
~ âge + date	4	129.4	2.095	0.228			
~ âge + date + âge*date	5	131.2	3.864	0.094			
~ Terme constant	2	134.1	6.762	0.022			
~ date	3	136.3	8.977	0.007			
$\delta^{13}\text{C}$ (femelles reproductrices, <i>n</i> = 52)							
~ âge*** + date	4	107.0	0.0000	0.417			
~ âge	3	107.3	0.3168	0.355			
~ âge + date + âge*date	5	108.4	1.3980	0.207			
~ date	3	114.0	7.0080	0.013			
~ Terme constant	2	114.8	7.7940	0.008			
Effets statistiques	Modèle sélectionné	Paramètre	Estimation	Ecart type	<i>F</i>	<i>d.d.l</i>	<i>p</i>
Males reproducteurs, <i>n</i> = 56	~ age	age	-0.025	0.009	7.87	1,54	0.007**
Femelles reproductrices, <i>n</i> = 52	~ age + date	age	+ 7.84*10 ⁻³	9.00*10 ⁻³	2.08	2,49	0.156
		date	+ 1.13*10 ⁻⁷	7.04*10 ⁻⁸	2.58	2,49	0.115

Nous avons utilisé le critère *AIC_c* (Akaike Information Criterion corrigé pour de faibles échantillons) pour comparer les jeux de modèles. ΔAIC_c est la différence entre le modèle et le modèle avec le plus faible *AIC_c* (en gras, modèle(s) le(s) plus parcimonieux) *w_i* est le poids statistique qui fournit une mesure de la probabilité relative qu'un modèle donné soit le meilleur modèle parmi les modèles comparés. *k* est le nombre de paramètres estimés. *d.d.l.* est le nombre de degré de libertés. La *date* est la date d'échantillonnage en jours Juliens. Nous avons classé les modèles selon leur *AIC_c*. *p* est la *p*-value (modèles linéaires, distribution gaussienne). * *p* < 0.05; ** *p* < 0.01, * * *p* < 0.001***

III.2.2.5. La ségrégation entre les mâles et les femelles s'accroît avec l'âge et l'expérience de reproduction

Nous venons de montrer une corrélation significative entre l'âge des mâles et la latitude de recherche alimentaire inférée à partir du $\delta^{13}\text{C}$ sanguin (figure 10). A l'inverse, les femelles vont pêcher dans la même bande latitudinale quel que soit leur âge. De ce fait, la ségrégation spatiale entre les mâles et les femelles augmente avec l'âge (figure 10). Pour aller plus loin dans l'interprétation de la ségrégation entre mâles et femelles, laquelle avait déjà été mise en évidence par des études satellitaires (e.g. Weimerskirch et al. 1993) nous avons comparé les signatures isotopiques en carbone des albatros *immatures*, c'est-à-dire n'ayant jamais eu d'expérience reproductive, à la signature isotopique en carbone des individus *primo-reproducteurs*, c'est-à-dire des individus effectuant leur première tentative de reproduction au cours de la saison d'étude (figure 11). L'objectif était de voir si la ségrégation mâles/femelles se mettait progressivement en place avec l'âge dès le stade juvénile, ou si le premier événement reproduction induisait cette ségrégation. Notre comparaison révèle qu'il y a une **tendance à la ségrégation spatiale entre les mâles et les femelles dès la première tentative de reproduction.** Les immatures mâles semblent prospecter dans les mêmes zones que les immatures femelles. L'ensemble de ces résultats suggère que, sous l'hypothèse que le patron de variation transversal soit le

reflet du patron longitudinal, **la stratégie de ségrégation entre les mâles et les femelles se met en place peu à peu au fil des années, en lien avec l'épisode de reproduction.**

En outre, il est particulièrement intéressant de constater qu'*aucun* individu mâle immature ($n = 16$) ne semble aller prospecter à de basses latitudes où des vieux mâles sont observés (Figure 11, gauche). Cela suggère en effet que le déclin de la latitude d'alimentation en mer avec l'âge des mâles n'est pas un effet de la sélection phénotypique, mais bien un effet de l'âge proprement dit sur la latitude d'alimentation. Ce point sera spécifiquement discuté dans la partie III.3.

III.3. Discussion des résultats de la troisième partie

Nous avons étudié les liens entre l'âge, les comportements de recherche alimentaire, le succès reproducteur et différents paramètres physiologiques. Le message principal de ces deux études (ARTICLE A et Etude complémentaire III.2.2.) est que, **chez le Grand Albatros, la sénescence reproductrice, i.e. la baisse de succès reproducteur avec l'âge, pourrait être le reflet d'une modification du comportement alimentaire avec l'âge, et non à un déclin de la physiologie immunitaire, hormonale ou du stress oxydant comme c'est le cas chez de nombreux animaux de laboratoire.** Nous allons à présent discuter ces résultats dans un contexte écologique. En premier lieu, nous allons examiner les relations entre l'âge et le succès reproducteur, puis, les relations entre l'âge et le comportement alimentaire du Grand Albatros. A la fin de cette discussion, pour aller au delà de notre modèle d'étude, nous effectuerons une synthèse bibliographique des relations entre l'âge et l'écologie alimentaire chez les vertébrés et chez les invertébrés, un champ disciplinaire prometteur bien qu'à peine exploré à l'heure actuelle. Cette synthèse nous permettra de souligner que la performance de recherche alimentaire pourrait être l'une des clés du vieillissement des animaux en conditions naturelles, ce que nous ne pouvons avancer définitivement à partir de notre étude corrélative et transversale.

III.3.1. Age et succès reproducteur chez le Grand Albatros

Dans la première étude sur le Grand Albatros, nous avons mis en évidence un déclin apparent du succès reproducteur avec l'âge au cours de la saison de reproduction étudiée (ARTICLE A, figure 1,K et L). Ce patron de sénescence reproductrice confirme des travaux précédents menés sur des jeux de données corrélatifs pluriannuels (Weimerskirch et al. 2005). Toutefois, notre étude apporte une information supplémentaire. Nous avons en effet souligné l'importance de la prise en compte du

facteur sexe dans l'analyse de ce déclin. En effet, la contribution des mâles semble plus importante que celle des femelles dans l'échec des couples d'Albatros (ARTICLE A, figure 1,K et L ; pour expliquer la variation du succès reproducteur des couples avec l'âge, un modèle avec l'âge du *mâle* est préféré par rapport à un modèle avec l'âge de la femelle). La signification des différences observées entre mâles et femelles et leur interprétation dans un cadre évolutif seront évoquées dans la Discussion générale de cette thèse (section VI.4.).

Nous avons également étudié les paramètres proximaux susceptibles d'expliquer le déclin du succès reproducteur. Nous n'avons pas détecté d'effet de la date de ponte, qui est potentiellement une composante majeure du succès reproducteur d'un couple (McCleery et al. 2008), ni du taux d'hormone parentale (prolactine) chez les femelles. Cela semble suggérer que le déclin du succès reproducteur à partir d'un certain âge n'est pas lié à une baisse évidente de l'investissement parental de la femelle. En outre, une étude parallèle, menée au cours de la même saison de reproduction, n'a pas permis de détecter de variation d'épaisseur de la coquille des œufs en fonction de l'âge (Vincent Lecomte, données non publiées).

Nous pouvons suggérer que le déclin du succès reproducteur des albatros à partir de l'âge de 25 ou 30 ans ne semble pas lié à une altération *évidente* de la fonction reproductrice elle-même, mais à d'autres facteurs que nous allons exposer dans le sous-chapitre suivant. Il serait néanmoins judicieux d'étudier la *fertilité* des individus avec l'âge, un paramètre exceptionnellement peu étudié chez les oiseaux à l'heure actuelle. En outre, de nombreux traits phénotypiques relatifs à la fonction reproductrice n'ont pas été mesurés dans cette étude (par exemple, la taille des œufs des femelles diminue avec l'âge selon une fonction quadratique, Weimerskirch, 1992). A l'heure actuelle, il est donc difficile de déterminer avec précision la contribution du mâle et/ou de la femelle au déclin du succès reproducteur dans le grand âge.

III.3.2. Modification des aires de pêche avec l'âge chez le Grand Albatros

III.3.2.1. Un résultat surprenant et inexpliqué

Nous avons mis en évidence un patron de ségrégation spatiale lors des trajets alimentaires chez le Grand Albatros en fonction de l'âge et du sexe (ARTICLE A, figure 2, traits rouges ; Etude isotopique, section III.2.2., figure 10). En effet, parmi les albatros en incubation, seuls les vieux mâles vont se nourrir dans les eaux proches de l'Antarctique, en deçà de 53 degrés de latitude Sud. Ils parcourent des distances parfois exceptionnelles (jusqu'à 15 000 kilomètres en un seul trajet

alimentaire, ARTICLE A, figure 1) et vont pêcher jusqu'à 5000 kilomètres de la colonie, tandis que les mâles de moins de 30 ans sont plutôt cantonnés dans les eaux subantarctiques (ARTICLE A, figure 2, traits rouges). En revanche, aucun effet de l'âge sur les aires de pêche n'a été observé chez les femelles, ni par l'étude satellitaire (ARTICLE A, figure 2, traits bleus) ni par l'étude isotopique (section III.2.2, figure 10). Les femelles vont se nourrir dans les eaux subtropicales, et l'inclusion de nombreuses femelles âgées de plus de 30 ans dans notre étude n'a pas modifié les patrons observés lors d'études télémétriques précédentes (Weimerskirch 1995).

La ségrégation spatiale chez les oiseaux marins est très bien connue à un niveau inter-spécifique (partage de l'espace entre plusieurs espèces, voir par exemple Weimerskirch et al. 1988) et à un niveau inter-sexuel (ségrégation des mâles et des femelles chez le Grand Albatros, Weimerskirch et al. 1993, 1995). Les facteurs ultimes à l'origine de la ségrégation en mer entre les espèces ou entre les mâles et les femelles ont été largement discutés dans la littérature. Cependant, **à notre connaissance, notre étude est la première à documenter une ségrégation spatiale entre de vieux individus et des plus jeunes au sein d'une même espèce et d'un même sexe.** Cette découverte, qui a été rendue possible grâce à l'utilisation de la télémétrie sur un grand nombre d'individus simultanément et aux particularités du Grand Albatros (facilité d'accès, sexage facile et rapide, longue expérience du CEBC en matière de pose de balises, etc), reste délicate à interpréter. Les causes ultimes et proximales de ce résultat surprenant sont toutefois inconnues.

Nous avons vérifié que le patron de ségrégation observé lors de la saison d'étude durant l'été austral 2007/2008 était corroboré par une analyse pluri-annuelle, effectuée sur l'ensemble des trajets télémétriques obtenus à Crozet entre 1989 et 2008 par le CEBC (Weimerskirch et al. 1992; Weimerskirch 1995; Weimerskirch et al. 2002a). Sur 75 individus mâles suivis par télémétrie au cours de la période d'incubation de l'œuf entre 1989 et 2008, seuls 15 oiseaux sont allés se nourrir aux latitudes proches de l'Antarctique et, sur ces 15 oiseaux, 14 d'entre eux avaient plus de 25 ans. De 1989 à 2008, durant la reproduction, seuls les vieux mâles sont allés se nourrir dans les eaux éloignées de l'Antarctique, ce que nous avons observé dans notre étude (ARTICLE A, figure 2). Par ailleurs, ces observations sont corroborées par des observations faites depuis les bateaux dans les années 1980, durant lesquelles on a découvert une variation latitudinale de la distribution des classes d'âge des albatros : en deçà de 55° Sud, seuls des oiseaux très blancs avaient été observés durant ces années là (Weimerskirch et al. 1989). Même si ce patron n'avait pas été interprété en termes d'âge et de sénescence à l'époque de sa découverte, il semble probable que le patron observé existe depuis longtemps et ne soit pas un simple hasard lié à d'éventuelles conditions particulières de notre saison d'étude 2008. Nous allons maintenant discuter plus précisément de sa signification.

III.3.2.2. Quels mécanismes peuvent expliquer la ségrégation spatiale avec l'âge ?

La découverte d'une ségrégation entre les vieux et les jeunes dans les aires de nourrissage du Grand Albatros est surprenante et, à notre connaissance, aucune étude préalable n'avait détecté de modification des aires de nourrissage avec le grand âge chez une espèce animale. Il faut néanmoins souligner que quelques rares études ont mis en évidence une modification des aires de nourrissage avec l'âge chez différents vertébrés, mais dans la première partie de la vie seulement. Par exemple, chez la Truite de mer *Salmo trutta*, les jeunes exploitent préférentiellement les milieux littoraux, tandis que les adultes utilisent les milieux benthiques et pélagiques (Haraldstad & Jonsson 1983). Cette ségrégation spatiale pourrait s'expliquer par des différences dans la profitabilité alimentaire des milieux et/ou par des facteurs d'interactions sociales (Haraldstad & Jonsson 1983). Il ne s'agit cependant nullement d'un effet de sénescence, car cette étude compare des jeunes à des adultes dans la force de l'âge. Un autre exemple provient de la Marmotte à ventre fauve *Marmota flaviventris*. Chez cette marmotte, les jeunes n'utilisent pas de la même manière les aires de nourrissage que les jeunes adultes (Carey 1985). De même, chez l'Ibis Blanc *Eudocimus albus*, il existe un effet de l'âge sur la position géographique des individus : les juvéniles se nourrissent à la périphérie des attroupements d'oiseaux, avec un succès moindre que les adultes qui se nourrissent plus au centre, suggérant l'influence de facteurs sociaux (Bildstein 1983). La littérature nous indique donc qu'il est tout à fait plausible que les animaux modifient leurs aires de nourrissage avec l'âge, du moins lors de la phase de maturation sexuelle et/ou d'apprentissage. Toutefois, notre découverte d'une différence entre des individus *sénescents* et des adultes dans la force de l'âge est difficilement reliable à ces différents résultats.

Pourquoi les vieux mâles albatros vont-ils pêcher dans des aires partiellement différentes ? Faut-il invoquer le vieillissement *stricto sensu*, des effets de dominance sociale en fonction de l'âge, des effets d'acquisition d'expérience par les mâles, des facteurs environnementaux, ou bien la résultante d'une sélection phénotypique induisant un pseudo-patron de sénescence ? Plusieurs hypothèses sont plausibles et nous ne sommes pas en mesure de les discriminer à l'heure actuelle.

La première hypothèse est que les vieux individus sont exclus par les jeunes et sont contraints de chasser dans des zones éloignées (hypothèse de dominance sociale). Cela semble peu probable car les vieux individus montrent souvent des comportements dominants sur les plus jeunes (observations en mer). A l'inverse, les mâles pourraient exclure les jeunes de leurs zones de pêche, mais rien ne permet de le démontrer. Il semble toutefois déraisonnable de penser qu'un individu puisse contrôler l'occupation de son « territoire » de pêche qui couvre plusieurs millions de kilomètres carrés. A ce

stade de nos recherches, nous rejetons donc l'hypothèse que les facteurs sociaux déterminent les patrons observés.

La deuxième hypothèse est qu'il y a une pression de sélection positive pour les individus qui pêchent aux latitudes proches de l'Antarctique, ayant pour conséquence la survie différentielle des oiseaux pêchant plus au Sud avec l'âge (hypothèse de sélection). Autrement dit, les patrons observés ne seraient pas liés à la sénescence (c'est-à-dire à des effets intra-individuels de l'âge) mais au biais induit par la sélection d'individus de bonne qualité phénotypique au fil des années. Dans ce scénario, les jeunes mâles iraient aléatoirement pêcher à toutes les latitudes et, parmi eux, ceux allant pêcher à de hautes latitudes seraient positivement sélectionnés. Au fil des années, les mâles n'allant jamais en Antarctique seraient éliminés et les « super-mâles » allant pêcher en Antarctique seraient les plus vieux à survivre, donnant un patron apparent de sénescence. Même si nous ne pouvons pas formellement éliminer l'hypothèse de sélection, compte tenu de la nature transversale de notre approche, plusieurs indices suggèrent fortement que le patron observé est incompatible avec une simple sélection phénotypique.

Nous avons plusieurs arguments en défaveur de l'hypothèse de sélection phénotypique pour expliquer la corrélation entre l'âge des albatros mâles et la latitude d'alimentation : (i) Dans un scénario de sélection phénotypique, les jeunes mâles seraient 'initialement' distribués aléatoirement à toutes les latitudes (du subantarctique à l'Antarctique) et les oiseaux allant se nourrir en Antarctique seraient positivement sélectionnés ; or, au cours du suivi télémétrique conduit entre 1989 et 2008, un seul jeune mâle a été détecté aux latitudes proches de l'Antarctique. (ii) De surcroît, comme le montre la figure 11 (voir III.2.2.5), si on examine attentivement la latitude d'alimentation des immatures mâles, nous n'avons pu détecter aucun individu allant se nourrir aux latitudes où les vieux mâles se nourrissent. (iii) L'hypothèse d'une sélection positive des individus allant se nourrir en Antarctique suppose qu'il y a un avantage à le faire en terme de survie, or, la mesure des taux de corticostérone avant et après voyage en mer semble indiquer que le succès de pêche est moins bon dans ces zones là (du moins, les vieux mâles reviennent avec des niveaux d'hormone de stress élevés). L'hypothèse de sélection est donc difficilement justifiable à ce stade de l'étude.

La troisième hypothèse est que les individus apprennent à exploiter des zones éloignées avec l'âge (hypothèse de l'expérience), peut-être sous l'effet d'une variation de la masse et/ou des capacités de vol avec l'âge. Toutefois, cela suggère à nouveau qu'il y a un bénéfice à aller pêcher si loin, ce qui est loin d'être compatible avec nos données hormonales. Inversement, les vieux individus pourraient avoir appris à pêcher en Antarctique car ces zones leur étaient plus profitables il y a 30 ou 40 ans (au moment d'un éventuel *apprentissage* dans le choix des aires de pêche), zones où ils continueraient à aller pêcher, tandis que les jeunes pourraient aujourd'hui avoir appris à sélectionner des zones plus au

Nord au gré de nouvelles conditions de profitabilité alimentaires apparues il y a moins de 30 ans (hypothèse d'un changement des conditions environnementales). Toutefois, cette hypothèse suggère que des individus qui apprendraient à pêcher dans un secteur donné resteraient fidèles à ce secteur pendant au moins dix ans, quand bien même les conditions changeraient. Cela semble tout à fait incompatible avec le mode de recherche alimentaire des albatros qui parcourent des milliers de kilomètres en recherchant des proies au hasard dans un environnement difficilement prédictible (Weimerskirch et al. 2005b; Nevitt et al. 2008), sans montrer de fidélité particulière aux aires de nourrissage.

Il semble donc raisonnable de considérer l'hypothèse de sénescence comme étant la plus adaptée pour expliquer la ségrégation spatiale entre les jeunes albatros mâles et les vieux albatros mâles, bien que nous ne soyons pas en mesure de conclure définitivement compte tenu de la nature transversale et corrélative de nos données. Nous pouvons suggérer que les vieux mâles exploitent les hautes latitudes car les vents y sont forts (du moins au niveau du front polaire), ce qui leur permettrait de parcourir de grandes distances à moindre coût, afin de pallier à leurs difficultés éventuelles à trouver de la nourriture (voir la discussion de l'ARTICLE A), mais cela reste spéculatif à ce stade de l'étude.

Une autre interprétation est que les vieux mâles souffrent de certaines modifications dans leurs capacités à percevoir leurs proies dans l'environnement, mais nous n'avons aucun argument pour appuyer cette hypothèse. Pour mémoire, nous pouvons citer quelques études démontrant la possibilité que l'âge affecte la capacité des individus à percevoir leur environnement dans le cadre de la recherche alimentaire. Des expériences menées chez le rat sur la recherche alimentaire en labyrinthe ont démontré un changement avec l'âge d'utilisation des indices environnementaux : les vieux rats, sénescents, n'utilisent plus d'indices olfactifs et se basent presque uniquement sur des indices visuels (Grandchamp & Schenk 2006). Chez le Pourpre *Nucella lapillus*, les jeunes et les adultes n'utilisent pas les mêmes indices environnementaux lors de la recherche alimentaire (Vadas et al. 1994). Mais ces études, encore très fragmentaires au sein du corpus des études sur la sénescence, ne nous livrent pas la clé de l'interprétation mécanistique de nos résultats. Il faudrait étudier plus en profondeur les trajets alimentaires des vieux mâles, notamment en mesurant réellement le gain de masse, la dépense énergétique et la distribution des proies capturées.

III.3.3. Age et niveaux d'activité

L'utilisation d'enregistreurs d'activité nous a permis de mettre en évidence un déclin apparent de l'activité des oiseaux à la surface de la mer : les vieux mâles passent en moyenne plus de temps à voler entre deux événements d'activités sur l'eau et, une fois posés sur l'eau, l'intensité de leur activité y est plus faible (ARTICLE A, table 1, figure 1G).

Notre étude sur le Grand Albatros est la première à documenter un déclin des niveaux d'activité chez un animal sauvage avec l'âge. Ce résultat corrobore de nombreuses études effectuées sur des modèles de laboratoire ou des animaux captifs, allant des nématodes aux singes, en passant par les rongeurs, les chiens, les insectes et les lémuriens. Chez les rats de laboratoire, par exemple, la vitesse de nage et la performance locomotrice sur un plan incliné diminue progressivement entre l'âge de 24 et 30 mois (Carter et al. 2002). Chez un lémurien arboricole, *Microcebus murinus*, des tests de balancement, de maintien en l'air et d'activité locomotrice ont démontré un déclin progressif de la performance (Némoz-Bertholet & Aujard 2003). Chez la drosophile *Drosophila melanogaster*, l'activité locomotrice décline progressivement en fin de vie (voir l'étude longitudinale de Fernandez et al. 1999). **Le déclin des niveaux d'activité avec l'âge est aussi une expression majeure de sénescence chez les humains** notamment et, dans certains cas, il prédit la longévité des individus (pour revue : Ingram 2000). De manière générale, le déclin des niveaux d'activité avec l'âge est le plus marquant pour des activités énergétiquement coûteuses comme la motricité et la coordination motrice (Emborg et al. 1998; Fernandez et al. 1999; Siwak et al. 2002; pour revue : Sallis 2000) et, à l'instar de notre étude chez le Grand Albatros, le sexe joue un effet différentiel majeur dans les détériorations de l'activité liées à l'âge (voir, par exemple, Siwak et al. 2002).

Compte tenu des limitations techniques et matérielles de notre étude, ainsi que de la nature transversale et corrélative des données, il nous est à l'heure actuelle impossible de comprendre l'origine exacte du déclin d'activité chez les vieux albatros mâles. Nous ne pouvons que spéculer sur le lien potentiel avec le vieillissement des individus. La littérature disponible nous renseigne toutefois sur les mécanismes à explorer dans le cadre de prochains travaux. Chez les mammifères, les bases mécanistiques du déclin de l'activité avec l'âge sont principalement la détérioration de la fonction motrice et neurobiologique, et non une simple stratégie d'adaptation ou une baisse de 'motivation', ni le simple effet d'influences sociales (Emborg et al. 1998; Ingram 2000; Carter et al. 2002). L'altération progressive des systèmes de libération de dopamine, l'un des principaux stimulants des fonctions liées à la circulation sanguine, pourrait être la clé de ce déclin (Ingram 2000; Sallis 2000), soit par réduction de la libération de dopamine, soit par perte progressive de récepteurs à dopamine, de sorte que

l'injection de dopamine augmente les niveaux d'activité chez les vieux animaux (Ingram 2000). Chez de nombreuses espèces, le déclin de l'activité semble bien être lié à une détérioration fonctionnelle progressive des individus (i.e., sénescence physiologique) et non à une stratégie d'adaptation. Le champ des études des mécanismes proximaux du déclin d'activité avec l'âge des animaux dans la nature est encore pratiquement vierge, et le Grand Albatros pourrait constituer un modèle adéquat pour des études futures.

III.3.4. Age et succès de pêche en mer

III.3.4.1. La performance de recherche alimentaire diminue-t-elle avec l'âge chez le Grand Albatros ?

A l'aide de la mesure du taux d'hormone de stress (corticostérone) dans le plasma sanguin avant et après un voyage en mer, nous avons démontré que les vieux mâles reviennent de mer avec des taux de corticostérone qui tendent à être anormalement élevés (ARTICLE A, table 1, figure 1J) par rapport aux autres classes d'âge. En effet, tandis que chez les oiseaux marins le voyage en mer se traduit typiquement par une baisse des niveaux d'hormone de stress, chez les vieux albatros mâles ceux-ci ne déclinent pas ou peu, voire sont plus élevés au retour. La corticostérone étant la principale hormone impliquée dans le métabolisme énergétique (chez les oiseaux marins, son taux augmente au cours du jeûne par exemple), **nos résultats pourraient refléter une moindre capacité à des vieux mâles à extraire l'énergie du milieu et/ou à « gérer » leur bilan énergétique au cours de leur voyage en mer.** Un taux élevé de corticostérone au retour de mer pourrait refléter un mauvais bilan énergétique, voire un mauvais succès de pêche, car il a été démontré que chez le Grand Albatros le gain de masse est linéairement et négativement corrélé au taux de corticostérone au retour de mer (Angelier et al. 2007c). Cette dernière hypothèse (le moindre succès de pêche des vieux albatros mâles) rejoint une étude préalable, menée chez une autre espèce d'Albatros, dans laquelle il avait été démontré que chez l'Albatros à Tête Grise *Thalassarche chrysostoma*, le gain de masse après un voyage en mer était plus faible chez les vieux mâles que chez les mâles adultes dans la force de l'âge (Catry et al. 2006). Ainsi, chez au moins deux espèces d'albatros, **les vieux mâles semblent présenter de moindres capacités à extraire l'énergie du milieu, éventuellement sous l'effet de la sénescence, mais d'autres interprétations sont possibles (sélection ou adaptation).** Sous l'hypothèse de sénescence, plusieurs mécanismes sont susceptibles d'expliquer le déclin du succès de pêche avec l'âge : soit les individus âgés ont des problèmes qui touchent directement leur comportement de

recherche alimentaire (motricité, perception olfactive, ...), soit la baisse de performance de recherche alimentaire avec l'âge est le reflet d'une altération de l'état physiologique général (Catry et al. 2006).

III.3.4.2. Pas de variation avec l'âge de l'immunité basale, du stress oxydant ou des niveaux hormonaux

Malgré l'emploi de sept marqueurs d'immunité basale, de stress oxydant et de défenses anti-oxydantes, nous n'avons pas pu mettre en évidence de déclin lié à l'âge dans ces différents paramètres chez le Grand Albatros (ARTICLE A). En outre, les mesures des taux de corticostérone et de prolactine n'ont pas révélé de déficiences manifestes de ces paramètres endocriniens. D'autres traits phénotypiques ont été examinés sur les mêmes individus, tels que le nombre et la diversité d'ectoparasites que l'on peut dénombrer sur le plumage en un laps de temps donné et la formule leucocytaire (établie à partir des frottis sanguins), mais les analyses préliminaires, non détaillées ici, n'ont pas donné de signe de détérioration avec l'âge dans ces divers paramètres. Aucun signe manifeste de sénescence physiologique, autre que le déclin de la capacité à assurer un bon bilan hormonal (corticostérone) et la baisse des niveaux d'activités avec l'âge durant un voyage en mer, n'a pu être mis en évidence chez le Grand Albatros lors de notre étude de terrain. Ce résultat est très intéressant car **cela suggère que le déclin de la capacité des individus à extraire l'énergie du milieu n'est pas le simple effet secondaire d'un problème immunitaire, hormonal ou oxydatif, mais plus probablement bien un facteur premier de la baisse du succès reproducteur avec l'âge chez le Grand Albatros.** Autrement dit, les individus mâles pourraient être contraints de se reproduire moins bien en raison de déficiences comportementales (comportement de recherche alimentaire) plutôt qu'en raison de problèmes physiologiques « classiques » (maladies, immunosénescence, endocrinosénescence). Il faut toutefois reconnaître que nous n'avons pas pu investiguer toutes les fonctions biologiques susceptibles de décliner avec l'âge chez le Grand Albatros. De plus, notre étude n'étant pas expérimentale, mais corrélative, il nous est impossible de conclure sur la place centrale de la modification des performances de la recherche alimentaire dans la détermination de la sénescence reproductive. Toutefois, nous soulignons l'originalité de ce résultat compte tenu des travaux actuellement existants sur les possibles facteurs proximaux du vieillissement en conditions naturelles.

III.3.5. La performance de recherche alimentaire, un paramètre clé du vieillissement ?

III.3.5.1. Les causes du vieillissement seraient-elles là où on ne les attend pas ?

L'un des principaux résultats de cette thèse suggère que les vieux Albatros mâles présentent des modifications dans leurs comportements de pêche durant l'incubation, affectant à la fois les aires de pêche prospectées, les distances parcourues, l'activité à la surface de l'eau et le taux d'hormone de stress au retour d'un voyage en mer. Cela se produirait en parallèle à une baisse du succès reproducteur avec l'âge. Contrairement aux expériences menées sur animaux de laboratoire, en conditions contrôlées, ces effets de l'âge ne seraient pas liés à des altérations de l'immunité basale, du stress oxydant ou des taux hormonaux.

En résumé, notre étude multidisciplinaire, sans pouvoir le démontrer formellement, suggère que le vieillissement en conditions naturelles pourrait être en premier lieu lié à un déclin de l'efficacité du comportement alimentaire. En conditions naturelles, le déclin des performances alimentaires pourrait apparaître bien avant qu'une autre détérioration ne soit détectable dans la physiologie ou l'immunité basale des individus. **La discordance entre notre étude et les études menées en laboratoire pourrait provenir du fait qu'il est impossible de prendre en compte la performance alimentaire dans les études de laboratoire** (conditions contrôlées, nourriture illimitée, etc.), ce qui expliquerait que ce facteur, bien que central dans la théorie des traits d'histoire de vie (Annett & Pierotti 1999; Kramer 2001; Stephens et al. 2007) ait été sous-estimé jusqu'à présent.

Notre étude concorde cependant avec des travaux très récents qui ont spécifiquement étudié le lien unissant la sénescence et les stratégies d'acquisition. Ces travaux, menés en conditions contrôlées (insectes ou araignées) ou naturelles (oiseaux, canidés, ongulés...) sont résumés dans le tableau 7. Ils constituent la base d'un corpus relativement récent qui nous alerte sur la nécessité de prendre en compte ce paramètre dans les études de vieillissement.

Malgré le peu d'intérêt qui a été porté sur les liens qui unissent la sénescence aux traits phénotypiques liés à la performance de la recherche alimentaire, probablement en raison de la grande difficulté d'observer et de mesurer rigoureusement les comportements alimentaires *in natura*, quelques études récentes ont toutefois montré qu'il était possible de détecter un déclin de la capacité des individus à se nourrir avec l'âge dans des *phyla* très éloignés (insectes, mammifères, oiseaux, cf. tableau 7). Par exemple, chez les loups, la performance de prédation augmente pendant la première partie de la vie, puis diminue drastiquement au-delà d'un certain âge (MacNulty et al. 2009). De surcroît, si la proportion d'individus sénescents dans une meute augmente, le taux de capture de proie

de la meute diminue (MacNulty et al. 2009). Similairement, la performance de recherche alimentaire des abeilles ouvrières (nombre moyen de visites aux fleurs, temps moyen pour collecter une portion de nourriture) décline à partir du milieu de la vie (Tofilski, 2000). Rappelons que chez l'Albatros à tête grise *Thalassarche chrysostoma*, le gain de masse durant la période d'incubation est plus faible chez les vieux mâles que chez les mâles d'âge moyen (Catry et al. 2006).

En outre, de nombreuses études menées chez les ongulés sauvages ont démontré un lien entre certains paramètres phénotypiques directement ou indirectement liés à l'acquisition des ressources (masse corporelle, usure des dents) et les traits d'histoire de vie qui influencent la dynamique de la population (survie, succès reproducteur, longévité). Par exemple, la masse corporelle des femelles de Chevreuil est un bon prédicteur de leur longévité, ce qui suggère un lien indirect entre la disponibilité en ressources, la capacité à acquérir les ressources et la longévité (Gaillard et al. 2000a; on trouvera d'autres exemples dans le tableau 7 ; voir aussi la discussion spécifique sur le lien entre la sénescence et les comportements de recherche alimentaire dans la dernière partie de cette thèse).

Tableau 7. « For... aging ? » Age et comportement de recherche alimentaire. Synthèse bibliographique des études actuellement disponible en écologie mettant en évidence des patrons compatibles avec la sénescence dans différents traits associés à la recherche alimentaire.

Espèce	Effets de l'âge sur le comportement alimentaire	Remarques	Référence
Abeille mellifère <i>Apis mellifera</i>	La performance alimentaire des ouvrières (nombre moyen de visites aux fleurs, temps moyen pour collecter une portion de nourriture) décline à partir du milieu de la vie.	Conditions contrôlées (fleurs artificielles). Etude longitudinale, i.e. intra-individuelle (du premier voyage alimentaire jusqu'à la mort).	Tofilski 2000
Albatros à tête grise <i>Thalassarche chrysostoma</i>	Le gain de masse lors d'un voyage alimentaire durant la période d'incubation est plus faible chez les « vieux » individus que chez les adultes « d'âge moyen »	Conditions naturelles. Etude transversale. Deux classes d'âge. Uniquement chez les mâles. Pas de contrôle du statut physiologique.	Catry et al. 2006
Grand Albatros <i>Wandering Albatross</i>	Modification des aires de pêche avec l'âge. Augmentation des distances parcourues . Diminution de l' activité à la surface de l'eau . Influence sur le taux d'hormone de stress au retour de mer. En lien avec la sénescence reproductive ?	Etude transversale. Effets détectés uniquement chez les mâles. L'effet sur la latitude moyenne est valide quelque soit le statut de reproduction.	Lecomte et al. 2010 (ARTICLE A de la présente thèse) et étude complémentaire III.2.2.
Loups <i>Canis lupus</i>	1. Déclin de la ' performance de capture de proie ' avec l'âge. 2. Si la proportion d'individus sénescents dans une meute augmente, le taux de capture de proie de la meute diminue.	Conditions naturelles. Etude longitudinale.	MacNulty et al. 2009
Chevreuril <i>Capreolus capreolus</i>	Déclin de la masse corporelle chez les vieux individus, ce qui suggère une moindre capacité à acquérir des ressources ?	Conditions naturelles. Etude longitudinale.	Mysterud et al. 2001
Cerf élaphe <i>Cervus elaphus</i>	Les vieux mâles entrent en période de reproduction en moins bonne condition corporelle (réserves), ce qui suggère une moindre capacité à acquérir des ressources ?	Conditions naturelles. Etude longitudinale.	Yoccoz et al. 2002
Caribou <i>Rangifer tarandus</i>	Le gain de masse saisonnier (juin-septembre) diminue avec l'âge chez les femelles. Le gain de masse entre deux années consécutives diminue également avec l'âge chez les femelles.	Conditions naturelles. Etude longitudinale.	Weladij et al. 2009
Chevreuril <i>Capreolus capreolus</i> et Mouflon du canada <i>Ovis canadensis</i>	La masse corporelle des femelles est un bon prédicteur de leur longévité (corrélation positive), ce qui suggère un lien indirect entre la disponibilité en ressources, la capacité à acquérir les ressources et la longévité.	Conditions naturelles. Etude longitudinale.	Gaillard et al. 2000a
Chevreuril <i>Capreolus capreolus</i>	Corrélation positive entre la longévité et la hauteur initiale des molaires (mais pas de lien avec l'usure des dents).	Conditions naturelles. Comparaison de deux populations.	Veiberg et al. 2007
Propithèque de Edwards (Lémurien) <i>Propithecus edwardsi</i>	La dentition s'use avec l'âge (sénescence dentaire) et cela se répercute directement sur le succès reproducteur des femelles.	Conditions naturelles. Etude transversale. Influence des conditions climatiques.	King et al. 2005
Tarentule <i>Lycosa tarantula</i>	Les femelles reproductives âgées se nourrissent moins activement que les jeunes femelles reproductives.	Conditions contrôlées. Etude transversale.	Moya-Laraño 2002
Chouette de Tengmalm <i>Aegolius funereus</i>	Le taux de survie des vieux mâles est plus faible que celui des jeunes mâles lors de mauvaises conditions alimentaires , mais pas lors de bonnes conditions.	Conditions naturelles. Etude longitudinale.	Laaksonen et al. 2002

III.3.5.2. Age et déclin de la performance de recherche alimentaire : quels mécanismes proximaux ?

Parmi les facteurs proximaux responsables du déclin de la performance alimentaire avec l'âge dans de nombreux *phyla* (tableau 7), plusieurs hypothèses peuvent être émises. Chez les mammifères, la détérioration irréversible de la dentition, qui n'est pas remplaçable au stade adulte, pourrait tout simplement limiter le nourrissage des vieux animaux et avoir un impact direct sur la performance de reproduction et la longévité (Mysterud et al. 2001; King et al. 2005). En effet, chez les mammifères, la dentition a une morphologie et une taille fixée dès le début de la vie adulte et les dégâts liés à l'abrasion s'accumulent peu à peu. L'usure des dents, connue sous le nom de sénescence dentaire (*dental senescence*) est bien connue chez les ongulés (Veiberg et al. 2007) et chez de nombreux primates, dont l'Homme, parfois en lien avec la sénescence reproductive (Caro et al. 1995). Cela a conduit King (2005) à émettre l'hypothèse selon laquelle la sénescence dentaire pourrait être un facteur causal de la sénescence reproductive. Chez le lémurien *Propithecus edwardsi*, par exemple, l'usure des dents avec l'âge, en limitant la capacité des femelles à se nourrir correctement, induit une baisse du succès de l'élevage des jeunes (i.e. un patron de sénescence reproductive, King et al. 2005).

En outre, la taille des dents à la naissance pourrait jouer un rôle déterminant dans la longévité des espèces : en comparant deux populations de Chevreuils, Veiberg et al. (2007) ont en effet établi une corrélation positive entre la longévité et la hauteur initiale des molaires : la population de Chevreuils de plus grande longévité est également celle où les molaires sont en moyenne les plus grandes à la naissance, sans qu'il n'y ait de différence notable dans l'usure des dents entre les deux populations. Ces réflexions seront développées dans la discussion générale de cette thèse (partie VI), en faisant appel à la littérature reliant la survie, la longévité, la valeur sélective, la masse corporelle, les systèmes d'acquisition des ressources et la disponibilité des ressources, notamment chez les ongulés (e.g. Gaillard et al. 2000a).

Toutefois, ces études ne peuvent expliquer les différences dans les patrons de sénescence au sein des espèces non munies de dents, tels les oiseaux ou les insectes. Chez les oiseaux, la diminution des capacités de vol pourrait engendrer le déclin de la performance alimentaire avec l'âge. Chez l'hirondelle rustique *Hirundo rustica*, dont le succès reproducteur décline avec l'âge, il y a une modification avec l'âge dans la longueur des rectrices externes, qui jouent un rôle majeur dans la performance de vol (Møller & De Lope 1999). Møller a émis l'hypothèse que cela pourrait affecter directement la recherche alimentaire des insectes au vol, mais aucune étude n'a été conduite à l'heure actuelle pour tester cette hypothèse chez les oiseaux. Toutefois, **chez les hyménoptères en captivité**

(abeilles et bourdons), de nombreuses études ont permis d'explorer en détail les liens entre l'usure des ailes, le comportement de recherche alimentaire et les mécanismes proximaux du vieillissement. C'est le seul corpus d'études corrélatives *et* expérimentales actuellement disponible explorant la possibilité d'un lien causal entre la sénescence et la performance de la recherche alimentaire. Nous allons donc résumer les découvertes effectuées chez les hyménoptères afin de proposer des perspectives de recherche intéressantes en ce qui concerne les vertébrés.

III.3.5.3. Age, performance de recherche alimentaire et vieillissement : le modèle des hyménoptères

Chez les hyménoptères, l'âge influence clairement la performance de la recherche alimentaire. Par exemple, le temps moyen mis par une abeille pour collecter de la nourriture et le temps de retour à la ruche dans une fleur artificielle augmentent avec l'âge (Tofilski 2000), tandis que le nombre de fleurs visitées par voyage alimentaire (Tofilski 2000) et la sélectivité florale des individus diminuent (Higginson & Barnard 2004). En outre, l'intensité de l'activité de recherche alimentaire module la longévité des individus (Neukirch 1982; Schmid-Hempel & Wolf 1988) : si un individu s'investit fortement dans la recherche d'aliments pour la colonie, sa longévité diminue, sous la forme d'un compromis entre l'intensité de l'activité de recherche alimentaire et la longévité (voir aussi Houston et al. 1988). De plus, la nature des éléments recherchés par les individus (nectar ou pollen) module la longévité des abeilles (Biesmeijer & Toth 1998).

Quelles sont les causes du déclin de la recherche de performance alimentaire avec l'âge chez les hyménoptères ? Elle serait liée à des détériorations des muscles alaires (Schmid-Hempel et al. 1985), ainsi qu'à une accumulation exponentielle de dommages irréversibles au niveau des ailes, tels que l'asymétrie alaire et la diminution de la surface (Rodd et al. 1980; Cartar 1992; Higginson & Barnard 2004). En outre, un lien clair existe entre ces dégâts fonctionnels et la diminution de la survie avec l'âge. Par exemple, chez le Bourdon américain *Bombus melanopygus*, on observe un parallèle entre l'usure des ailes avec l'âge et une baisse de la survie adulte. L'hypothèse dite de l'usure des ailes (*wing wear hypothesis*) stipule que c'est la baisse de performance alimentaire, induite par l'usure des ailes, qui est le premier facteur proximal de la sénescence des individus chez certains modèles d'hyménoptères (Rodd et al. 1980).

Pour résumer, les études menées en conditions contrôlées chez les hyménoptères suggèrent que l'altération des systèmes locomoteurs impliqués dans le vol, par accumulation de petits dégâts irréversibles aux muscles et aux ailes, pourrait être un paramètre clé de la sénescence. Bien qu'il soit

délicat d'extrapoler aux oiseaux des résultats obtenus chez les insectes, en particulier parce que les oiseaux changent leurs plumes annuellement, cela démontre néanmoins qu'il est possible, dans certains *phyla*, que l'accumulation de dégâts moteurs et mécaniques soit à l'œuvre dans le déterminisme de la sénescence, avant que n'interviennent des problèmes plus « classiques » tels que des maladies ou des déficiences immunitaires.

Malgré la formulation précoce de cette hypothèse chez les insectes (e.g. Rodd et al. 1980), force est de constater que le rôle de la performance alimentaire dans le déterminisme de la sénescence chez les vertébrés est largement sous-étudié à l'heure actuelle, cela malgré le caractère primordial des traits permettant l'acquisition de l'énergie dans l'évolution des traits d'histoire de vie. Cela peut être dû à la prévalence des hypothèses immunitaires, oxydatives et/ou hormonales dans la littérature sur le vieillissement, du fait de la surabondance des études menées sur des modèles animaux.

III.3.5.4. Performance de recherche alimentaire et vieillissement : signification dans le contexte de la théorie des traits d'histoire de vie

Nos résultats et notre synthèse bibliographique nous conduisent à proposer l'hypothèse selon laquelle la performance de recherche alimentaire pourrait être un paramètre clé du vieillissement en milieu naturel. Cette suggestion prend toute son importance dans le cadre de la théorie des traits d'histoire de vie. Selon cette théorie, un organisme donné dispose d'une quantité limitée d'énergie qu'il extrait dans son environnement grâce aux comportements de recherche alimentaire (en anglais *foraging*). L'individu, à un instant donné, doit allouer cette énergie à différentes activités : reproduction, survie (entretien, maintenance somatique) et croissance. La théorie des traits d'histoire de vie prédit qu'au cours de leur vie, les organismes répartissent leur énergie disponible entre ces différentes tâches de manière à optimiser leur valeur sélective, c'est-à-dire leur capacité à transmettre leur patrimoine génétique aux générations futures (Stearns 1992; Roff 1992). La théorie des traits d'histoire de vie a donc été invoquée pour expliquer un grand nombre de patrons observés dans la survie, la reproduction et différents comportement animaux, comme la réponse au stress.

La théorie des traits d'histoire de vie repose sur une hypothèse simple mais cruciale : l'individu dispose d'une quantité d'énergie limitée à allouer entre différentes activités. Or, c'est précisément la performance de la recherche alimentaire, en conjonction avec la disponibilité des ressources, qui détermine cette quantité limitée d'énergie. La moindre altération de la performance alimentaire est donc susceptible de se répercuter sur tous les traits phénotypiques et comportementaux des animaux, bien avant l'apparition des déclin fonctionnels de l'immunité, du système endocrinien

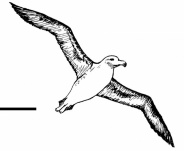
ou des défenses anti-oxydantes qui sont susceptibles de ne s'exprimer que tardivement chez les espèces à longue durée de vie (Moe et al. 2007).

III.4. Synthèse, limites, perspectives de la troisième partie

Les résultats de cette partie suggèrent que, chez le Grand Albatros mâle, il est plus facile de détecter des effets transversaux de l'âge sur des paramètres phénotypiques liés aux comportements de recherche alimentaire et aux niveaux d'activités en mer (intimement liés aux comportements de recherche alimentaire) que sur les grandes fonctions physiologiques connues pour décliner avec l'âge chez les animaux de laboratoire ou les mammifères.

Sous l'hypothèse que les patrons interindividuels mesurés dans ces études reflètent des effets longitudinaux (i.e. intra-individuels), nous pouvons suggérer que, en vieillissant, le Grand Albatros (i) éprouve un déclin de la capacité à extraire l'énergie du milieu, en lien avec le déclin du succès reproducteur (ii), que ce déclin n'est pas lié à une modification de l'immunité basale, du stress oxydant ou des taux hormonaux, (iii) et que ce déclin est dépendant du sexe : seuls les mâles expriment de tels signes de sénescence à niveau détectable par nos méthodes de mesure.

Une des critiques principales qui peut être formulée à l'encontre de notre approche, outre le fait qu'elle soit corrélative et transversale (voir Discussion générale de la thèse, partie VI), est que nous avons mesuré uniquement l'état *basal* des individus (immunité basale, taux hormonaux basaux...), alors que la théorie prédit que le vieillissement est susceptible d'affecter de manière plus flagrante la capacité des individus à répondre à un événement stressant ou énergétiquement contraignant. Cela constitue l'objet de notre partie suivante.



Age et réponse à un évènement 'stressant' ou 'contraignant'

"The ultimate factors influencing age-specific reproductive performance in birds have been widely discussed. In comparison, proximate factors and, particularly, hormonal mechanisms influencing age-related reproductive performance have received lesser attention."

Angelier F. et al., 2006

IV. Age et réponse à un événement 'stressant' ou 'contraignant'

IV.1. Problématique, objectifs, modèle et questions posées

IV.1.1. Problématique et objectifs

Dans la première partie empirique de cette thèse, nous avons examiné les effets de l'âge sur différents traits phénotypiques (immunité, stress oxydant, taux hormonaux, comportement de recherche alimentaire...) en conditions 'basales', c'est-à-dire en conditions non perturbées par un stress. Nous avons détecté des patrons liés à l'âge dans les comportements de recherche alimentaire, mais nous n'avons pas pu détecter d'effet de l'âge sur les autres traits.

Or, les études menées sur l'Homme et les animaux de laboratoire nous enseignent que l'âge est susceptible d'affecter la *réponse* d'un organisme à des *conditions transitoirement difficiles* ou '*exigeantes*' (du point de vue de la dépense énergétique ou de l'exposition à certains risques, par exemple). Chez les humains et de nombreux rongeurs, la réponse cardiaque au stress physique ainsi que la réponse hormonale face à un stress sont diminuées chez les individus âgés. De surcroît, la *réponse* immunitaire face à un antigène est affectée.

Il semble donc crucial d'étudier les effets de l'âge sur (i) la réponse à un stress (stress de manipulation), (ii) la réponse immunitaire (capacité de l'organisme à se défendre contre un antigène). Il peut sembler artificiel de regrouper ces deux phénomènes (réponse au stress et réponse immunitaire), néanmoins, cela ne l'est pas si l'on considère que tous deux sont des événements énergétiquement coûteux et transitoires dans la vie d'un organisme, susceptibles de mettre en péril la bonne réussite de la reproduction en cours (Sheldon & Verhulst 1996; Wingfield et al. 1998; Lochmiller & Deerenberg 2000). Plus généralement, **il s'agit de deux situations qui impliquent la mobilisation de mécanismes de retour à l'homéostasie** (équilibre initial du système, Wingfield 2005).

Dans la vie d'un organisme, l'épisode de reproduction représente également une période hautement coûteuse, à tel point que l'investissement des organismes dans la reproduction peut avoir des conséquences à long terme sur la physiologie et la longévité des organismes. C'est le concept de « coût de la reproduction » (*cost of reproduction*, Bell 1980; Stearns 1989; Stearns 1992; Roff 1992). **Nous allons donc comparer la réponse au stress entre des individus reproducteurs et non**

reproducteurs, afin d'évaluer l'impact de la reproduction sur l'expression des patrons de sénescence. Une prédiction que nous pouvons formuler est que certains effets de l'âge sont détectables chez des individus reproducteurs, qui font face à de fortes contraintes énergétiques durant l'incubation, mais non détectables chez les individus non reproducteurs. Ces derniers sont en effet énergétiquement moins contraints et peuvent moduler leur investissement dans telle ou telle fonction physiologique indépendamment de leur effort reproducteur.

IV.1.2. Questions posées

Q.5. Quels sont les effets de l'âge sur la réponse des individus face un stress aigu (stress de manipulation) durant la reproduction ? (ARTICLE B)

Q.5.1. Quels sont les effets de l'âge sur l'amplitude de la réponse hormonale face au stress de manipulation (taux de prolactine et de corticostérone) ?

Q.5.2. Quels sont les effets de l'âge sur l'amplitude de la réponse du système cardiaque face au stress de manipulation ?

Q.6. Les effets de l'âge sont-ils dépendants du contexte de la reproduction ?

Q.6.1. Les effets de l'âge sur la réponse au stress sont-ils différents entre individus reproducteurs et non reproducteurs ? (ARTICLE C)

Q.6.2. Les effets de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire sont-ils différents entre individus reproducteurs et non reproducteurs ? (Etude hors article IV.3.2.)

Q.7. Peut-on détecter un effet de l'âge sur la réponse à un challenge immunitaire ? (ARTICLE D)

Q.7.1. Peut-on détecter un effet de l'âge sur l'amplitude de la réponse immunitaire ?

Q.7.2. Peut-on détecter un effet de l'âge sur l'augmentation des taux d'hormone de stress (corticostérone) induite par le challenge immunitaire ?

IV.2. Age et réponse à un stress aigu

IV.2.1. Introduction

IV.2.1.1. Notion de réponse au stress chez les vertébrés

Face à la perception d'un événement 'stressant' par l'organisme, c'est-à-dire d'un événement imprévisible, tel que l'irruption d'un prédateur, la manipulation par un expérimentateur, ou une perturbation climatique soudaine, les vertébrés mettent en place un ensemble de mécanismes physiologiques et comportementaux connus sous le nom de *réponse au stress* (Romero 2004). Les mécanismes qui sous-tendent la réponse au stress se décomposent en deux grands axes, qui seront tous deux étudiés chez le Grand Albatros : (i) tout d'abord, les animaux activent le système nerveux sympathique (SNS). En quelques secondes, le cerveau active le cœur et le rythme cardiaque augmente ; de plus, la sécrétion de catécholamines (par exemple l'adrénaline) renforce la réponse cardiaque et participe à la constriction du système artériel, avec des effets immédiats sur la réactivité de l'organisme et sa *préparation* à une éventuelle réaction physique. Cette première voie d'action, presque immédiate, est un pré-requis vital pour préparer les réponses comportementales ('Se battre ou fuir', *fight-or-flight response*, Romero & Butler 2007). (ii) Dans un deuxième temps, la réponse au stress comprend l'activation du système endocrinien (axe hypothalamus-hypophyse-glandes adrénales, *hypothalamic-pituitary-adrenal axis*, ou HPA (Wingfield 2005). Sans rentrer dans le détail, cet axe est impliqué dans la sécrétion vitale de plusieurs hormones de stress, des glucocorticoïdes de la famille des hormones stéroïdes, qui sont sécrétées par les glandes corticosurrénales. Le cortisol et la corticostérone sont les hormones de stress majoritaire chez les mammifères et les oiseaux respectivement.

La sécrétion de glucocorticoïdes induite par les stimuli stressants permet un ajustement rapide de l'état physiologique de l'organisme aux perturbations (Wingfield et al. 1995; Sapolsky et al. 2000). Chez les oiseaux comme chez les mammifères et les reptiles, la fonction de cet axe est d'adapter l'état physiologique de l'organisme à des variations journalières ou saisonnières de leur environnement, mais également d'activer une réponse d'urgence lorsque des événements stressants et imprévisibles interviennent (Wingfield et al. 1998). La sécrétion de corticostérone (principal glucocorticoïde chez les oiseaux, reptiles et rongeurs) en réponse à ces perturbations intervient donc comme un médiateur de l'allostase et de la réponse au stress (e.g. Landys et al. 2006)

La recherche en écologie a souligné l'importance de la réponse au stress dans les mécanismes sous-tendant l'histoire de vie des individus, en particulier dans la gestion des

compromis d'allocation d'énergie (Wingfield et al. 1998; Wingfield & Sapolsky 2003; Romero 2004; Bokony et al. 2009). Toutefois, peu d'études sont actuellement disponibles en ce qui concerne les interactions entre la réponse au stress et l'âge des individus en conditions naturelles. L'essentiel de nos connaissances à ce sujet provient des études conduites chez les animaux de laboratoire et chez les Humains.

IV.2.1.2. Age et réponse au stress : ce que nous disent les études sur l'Homme et les modèles de laboratoire

Les deux composants principaux de la réponse au stress (l'axe SNS, activant la réponse cardiovasculaire et l'axe HPA, activant la réponse endocrinienne) ont été particulièrement étudiés chez les humains et les rongeurs de laboratoire dans le cadre de l'étude du vieillissement.

Dès le début des années 1980, les travaux pionniers de Sapolsky et al. (1983, 1985) ont permis de découvrir que les rats âgés présentaient des modifications spectaculaires dans la réponse au stress. Après le pic de sécrétion de cortisol (hormone de stress) en réponse au stress, la phase de recouvrement du niveau hormonal basal est considérablement allongée chez les vieux rats. De nombreuses études ont également mis en évidence une augmentation de l'amplitude du pic de cortisol sanguin ou salivaire. De même, chez les humains, l'amplitude de la réponse endocrinienne augmente ou diminue avec l'âge selon le contexte et la nature du stimulus stressant (voir la méta-analyse de Otte et al. 2005).

Les modifications de la réponse au stress avec l'âge sont une pierre angulaire de la gérontologie moderne (e.g. Otte et al. 2005) et de l'étude du vieillissement animal (e.g. Cano et al. 2008). On considère aujourd'hui que le stress et la qualité de la réponse au stress comptent parmi les facteurs proximaux majeurs du vieillissement.

En ce qui concerne la réponse cardiaque, des effets spectaculaires de l'âge ont également été observés. Chez les rats comme les humains, le cœur répond moins bien à une demande subite d'effort physique : le cœur atteint moins vite son taux de pulsation maximal, qui est plus bas chez les individus âgés par rapport aux adultes dans la force de l'âge (pour revue : Lakatta & Sollott 2002). Notons d'ors et déjà que ces modifications de la réponse au stress avec l'âge sont influencées par le sexe de l'individu, les femelles montrant généralement moins de signes de modification dans la réponse au stress avec l'âge (Matthews & Stoney 1988; Kudielka & Kirschbaum 2005). Nous serons donc particulièrement vigilants quant à la prise en compte du facteur sexe dans notre étude de la réponse au stress, d'autant que nos deux premières études ont démontré que les albatros mâles et femelles n'étaient pas affectés par l'âge de la même manière (Partie III).

IV.2.1.3. Age et réponse au stress en écologie

Les effets de l'âge sur la réponse au stress des humains et des animaux de laboratoire sont-ils extrapolables aux animaux vivant en conditions naturelles ? Comme souligné par Partridge & Gems (2007), les résultats obtenus en conditions contrôlées pourraient ne pas être pertinents pour les animaux vivant en liberté, qui doivent intégrer de fortes variations environnementales et qui n'ont pas de source de nourriture illimitée. En outre, la réponse au stress est un mécanisme physiologique fortement influencé par les conditions environnementales ou les traits d'histoire de vie, et présente de fortes variations saisonnières (Romero 2002, 2004; Bokony et al. 2009). Il semble donc difficile de formuler des prédictions quant à la nature des variations liées à l'âge de la réponse au stress chez notre modèle d'étude (Grand Albatros) par simple extrapolation des résultats obtenus en conditions contrôlées.

Les liens entre l'âge et la réponse au stress ont donc fait l'objet de nombreuses études de terrain à partir des années 1990, dont voici une vision synthétique. La réponse au stress du taux de corticostérone décroît généralement avec l'âge, tandis que la réponse de prolactine augmente avec l'âge, ce qui a souvent été interprété comme un mécanisme d'augmentation de l'effort parental en fin de vie où la valeur de la reproduction en cours est élevée (Chastel et al. 2005; Heidinger et al. 2006, 2008; Angelier et al. 2007a; Angelier et al. 2009b; Angelier & Chastel 2009; Bokony et al. 2009), bien que d'autres interprétations soient possibles, notamment l'hypothèse de sénescence (voir, par exemple, la discussion de Heidinger et al. 2006). **A notre connaissance, aucune étude n'a exploré les effets de l'âge sur la réponse au stress en conditions naturelles chez un animal présentant une sénescence reproductive claire, c'est-à-dire chez un animal qui montre un déclin du succès reproducteur avec l'âge.** Notre modèle d'étude, le Grand Albatros, dont le succès reproducteur décline à partir de l'âge de 30 ans, permet de constituer un excellent système dans lequel on peut explorer le(s) lien(s) entre vieillissement, réponse au stress et reproduction.

IV.2.2. Une étude chez le Grand Albatros Article B

Dans cette étude, nous allons étudier l'effet de l'âge sur les deux composantes principales de la réponse au stress (composante cardiaque et composante endocrinienne) en soumettant les individus à un stress de capture de 10 minutes.

ARTICLE B [Submitted to *Functional Ecology*]

Reduced cardiac and endocrine responses to acute stress in older male albatrosses

Vincent Julien Lecomte^{1,*}, Colette Trouvé¹, Henri Weimerskirch¹ and Olivier Chastel¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, UPR 1934, 79360 Villiers-en-Bois, France. Phone: +33 5 49 09 78 37. Fax: +33 5 49 09 65 26

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: lecomte@gmail.fr

Running Head / Short title: *age, sex and stress in albatrosses*

Key word: age, age-related patterns, ageing, senescence, sex, stress response, corticosterone, heart rate, long-lived birds, Wandering Albatross

Abbreviations: CORT, corticosterone; HR, heart rate; y.o. years old

ABSTRACT

1. Very little is known on the deterioration of physiological performances with age in wild animals. One of the hallmarks of ageing in human and laboratory animal models is the deterioration in cardiac and endocrine responses to stress with age, but these results might not be relevant to natural populations.
2. This study examines the effect of age on two major aspects of the stress response (the release of stress hormone and the increase in heart rate) in a natural population of a very long-lived seabird (>50 years), the Wandering Albatross *Diomedea exulans*, that is known to undergo reproductive senescence after the age of 30 years. This species offers the opportunity to compare the physiology of old (30-48+ y.o.) individuals with low reproductive success (<62%) with that of middle-aged (13-29 y.o.) individuals with a high reproductive success (78%), and to test the hypothesis that the age-related patterns in stress response depend on sex (as in humans and rodents).
3. We tested whether stress-induced heart rate and stress-induced corticosterone levels varied among middle-aged and old albatrosses ($n = 45$ males, $n = 41$ females) during the incubation period. There was a strong age- and sex-specific pattern in the stress response. The stress-induced heart rate and corticosterone levels were lower in old males than in middle-age males, suggesting a diminished stress response when advancing in age, but did not differ between middle-aged and old females. Stress response was not influenced by sampling date or time of day.
4. Consistent with studies in humans and rodents, this cross-sectional study suggests that (i) age affects the magnitude of cardiac and endocrine responses to acute stress in wild animals; (ii) age-related patterns in the stress response depend on sex. Although further investigations are required to separate effects of senescence from selective disappearance or change in reproductive investment with age, this study provides new perspectives on the significance of stress response as a proximal factor of ageing in wild populations, and highlights the need to control for sex and age into the increasingly popular studies of stress response in ecological settings.

INTRODUCTION

Upon perception of an acute stressor, like a capture event by an experimenter, animals coordinate the endocrine, cardiovascular and behavioural responses simultaneously. Vertebrates activate the sympathetic nervous system (SNS) and the hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis (Romero 2004). Within seconds, the release of catecholamines (e.g. adrenalin) by the SNS induces a rapid cardiovascular response (e.g. an increase in Heart Rate, HR), with immediate effects on readiness

and reactivity of the animal, as a prerequisite for the behavioural responses – ‘fight or flight’ (Romero & Butler 2007). Meanwhile, an activation of the HPA axis leads to the release of glucocorticoids from adrenal cortex within minutes, triggering multiple endocrine, metabolic and behavioural responses, which have ultimately been selected to enhance survival (Romero 2004).

There is no published data on the impact of age on both HPA-axis-mediated and SNS-mediated physiological stress responses in natural conditions, and very little is known about whether the links between age and stress depend on sex. This is surprising facing the broad literature on the HPA axis and the SNS responses to stress in rats and humans. Indeed, age-related changes of the HPA-axis-mediated and the SNS-mediated stress responses are a hallmark of physiological senescence in humans (Otte *et al.* 2005) and laboratory animal models (Cano *et al.* 2008). Senescent humans and rodents are often characterised by elevated baseline CORT levels and long duration of the stress response because of impaired negative feedback regulation (Sapolsky, Krey, & McEwen 1983; Otte *et al.* 2005). A diminished cardiovascular response to acute stress also occurs in advanced age in rats and humans (review in Lakatta & Sollott 2002).

In addition to modulation with age, the HPA-axis-mediated and the SNS-mediated cardiac responses to stress have also been reported to depend on sex in rats, humans (Matthews & Stoney 1988; Kudielka & Kirschbaum 2005; Otte *et al.* 2005; Luine *et al.* 2007), reptiles (Carsia & John-Alder 2003) and birds (Meddle *et al.* 2003). Studies investigating the interplay of age and sex the on stress response in rats and humans have yet provided great insights in ageing research although results remain contradictory (Luine *et al.* 2007; Otte *et al.* 2005; Kudielka *et al.* 2004; Keenan *et al.* 2009).

Do age-related and sex-specific patterns of stress response found in humans and laboratory animals also exist in free-living animals? As highlighted by Partridge & Gems (2007), results obtained in controlled laboratory conditions might not be relevant to wild animals, especially when examining processes affecting life-history traits that are highly influenced by environmental conditions, such as the stress response (Sapolsky, Romero, & Munck 2000; Romero 2004). Although recent syntheses and field studies have shown that senescence is a pervasive process in free-living vertebrates (Bennett & Owens 2002), critical data on age-related patterns of stress response in the wild are still scarce.

Ecological research has highlighted the importance of the stress response as a major mechanism underpinning life-history trade-offs (Bokony *et al.* 2009; Wingfield & Sapolsky 2003), but the links between age and stress have only been examined in the context of age-related reproductive effort (Heidinger, Nisbet, & Ketterson 2006; Angelier *et al.* 2007a). To our knowledge, no study has yet explored the patterns of stress response in *senescent* free-living animals, i.e. in aged individuals showing an age-related decline of their reproductive performance or survival rate.

In this study, we investigated the two main components of the stress response (i.e. the cardiac and the endocrine responses to acute stress) in the Wandering Albatross *Diomedea exulans* (Fig. 1), a wild, long-lived bird that shows a clear pattern of reproductive senescence after about the age of 30 years (Weimerskirch, Lallemand, & Martin 2005; Lecomte *et al.* 2010). To examine whether the well known age-related and sex-specific patterns of stress responses established for humans and laboratory models can also be observed in free-living animals, we compared the endocrine and cardiac responses to stress in old and middle-aged males and females, taking advantage of the extraordinary tameness of albatrosses which allows detailed physiological investigations without any detectable impact on reproductive success (Angelier *et al.* 2006; Angelier *et al.* 2007b). We measured the stress-induced corticosterone (CORT, the primary avian stress hormone) levels after 10 minutes of handling and the stress-induced heart rate after 1 minute in males and females during the incubation stage.

MATERIALS AND METHODS

Study site, birds, age classes. 86 albatrosses were studied during the austral summer 2007/2008 on Possession Island, Crozet Islands, south-western Indian Ocean (46.8°S, 51.8°E). Sex and age of albatrosses were known from an ongoing long-term mark recapture program (Weimerskirch, Brothers, & Jouventin 1997). Males ($n = 45$) were aged from 13 to 47+ years. Females ($n = 41$) were aged from 13 to 48+ years. All analyses are performed with an age effect defined by two classes (13-29 years old versus 30-48+ old). This choice to analyze age variation with a variable that brings less information compared to the continuous age variable is due to the structure of the data set: as most of the oldest birds were ringed as adults in the early part of the long-term study, their exact age was unknown and we could not use age as a quantitative variable. Only a minimal age is known for the oldest birds, which represent more than 50% of birds older than 35 years (see Table S1). We defined two age classes based on a previously described senescence pattern (Weimerskirch *et al.* 2005): reproductive senescence occurs from 30 years of age onwards. In this paper, we compared two age classes: middle-age (i.e. 13-29 years old) and old birds (i.e. 30-48+ years old) about 70%). We did not consider young breeders (aged 6-13) because they show a low, very variable reproductive success (our main goal was to compare the physiology of old breeders to that of experienced, middle-aged adults). Within age classes, we carefully designed the sampling of individuals with exact known age in order to avoid potential cohort's effects (see table S1, in supplementary information online). We also monitored the breeding cycle to assess if the previously found pattern of reproductive senescence (Weimerskirch *et al.* 2005) was observable during the field season 2008. We quantified the reproductive performance as the probability for each pair to successfully raise a chick until fledging during the 2008 breeding

season, and found that, in both sexes, the reproductive performance was lower in ‘old’ birds (age class: ≥ 30 years old) than in ‘middle-aged’ birds (age class: 13-29 years old; see results). The reproductive success of old males (55 %, $n = 38$) was significantly lower than in middle-aged males (78 %, $n = 208$, GLM, $z = -2.930$, $p = 0.003$) and the reproductive success in old females (62 %, $n = 47$) was significantly lower than in middle-aged females (78 %, $n = 173$, GLM, $z = -2.158$, $p = 0.031$). Therefore the ‘old’ birds may be considered as ‘senescent birds’, i.e. birds showing reproductive senescence, but we acknowledge that, given our design is cross-sectional, we could not separate effects of ageing from selective disappearance or change in reproductive investment with age.

Breeding stage. We studied breeding birds during the incubation period, which is a suitable stage to explore the relationships between bird physiology and reproductive performance in the framework of life-history trade-offs because (i) the rate of breeding failure is known to be higher during incubation than during fledging (Weimerskirch 1992), and (ii) albatrosses face a challenging conflict between egg care and self-maintenance during incubation (Weimerskirch 1995).

Restraint protocol, blood sampling and hormone assays. Birds were captured on the nest and restrained by hand by two experimenters (Lecomte, V.J. and Jaeger, A.) during 10 minutes. For ethical reasons, we did not measure body mass of wandering albatrosses, as it could reveal stressful for such a large bird during the critical incubation period. An initial blood sample was collected from the tarsus vein with a 1-mL heparinised syringe and a 25-gauge needle within 2 minutes of capture. A second blood sample was collected exactly 10 minutes after capture and restraint. The volume of the two blood draws never exceeded 0.05 % of a bird’s body mass. Preliminary investigations showed that there is seemingly a linear increase of CORT levels in response to handling stress between ~5 minutes (there is no significant effect of *sampling time* on hormone levels when between 30 seconds and 5 minutes) and at least 15 minutes (stress hormone levels at 15 minutes are clearly higher than at 10 minutes). For ethical reasons, we could not restrain the birds more than 10 minutes. Therefore the ‘stress-induced CORT levels’ measured in this study mirror the initial strength of stress hormone release rather than maximal stress-induced hormone levels (peak). Blood was centrifuged, and plasma was decanted and stored at -20°C until it was assayed. Plasma levels of CORT were determined by radioimmunoassay on frozen plasma following procedures described previously (Angelier *et al.* 2007a). Samples were assayed in duplicate. All of the samples were run in a single assay. The intra-assay variation was 5.1 % ($n = 5$ duplicates). CORT levels are reported as $\text{ng}\cdot\text{ml}^{-1}$. As the initial blood sample was collected within 2 minutes of capture, we are confident that the initial CORT levels mirror physiological baseline levels (Romero & Reed 2005). Mean values, standard deviation and range of baseline or stress-induced CORT levels in middle-aged group and old group are reported in table 1.

Stress-induced heart rate (HR). The stress-induced heart rate was determined by auscultation during 10 seconds, exactly 1 minute after capture. A number of methods are available to measure HR in birds: (1) by ear (auscultation), (2) by touch (palpation), (3) with a HR monitor (Nephew, Kahn, & Michael Romero 2003; Weimerskirch *et al.* 2002). The auscultation method was easy and practical to set up in such a large bird (8-12 kg). Although being obviously less accurate than the use of electronic devices, this method yields a rapid, direct measure of HR and avoids a previous capture event (no HR monitor installation), which is particularly relevant when studying the first, 'naïve' stress response of birds during a given breeding season. Moreover, it was surprisingly easy to hear and to count heart beats by dorsal auscultation in Wandering Albatross. Pulse counts were taken for 10 seconds after exactly 60 seconds of handling. The count was multiplied by six to express it as a per-minute rate (McArdle, Katch, & Katch 2000). HR values were quantified by the same experimenter. Preliminary investigations demonstrated that the measure was highly repeatable in a single bird ($n = 12$ birds, two successive HR counts at $t = 60$ s and $t = 70$ s, mean coefficient of variation = 5.2 %). Because we did not use HR monitor, basal HR was unknown. A previous study using HR monitors revealed that the basal HR of albatrosses averaged 60 ± 10 ($n = 33$) beats min^{-1} during the incubation period (Weimerskirch *et al.* 2002), i.e. it was 4 time lower than HR at $t = 1$ minute in our study (245 ± 60 beats. min^{-1}). Thus, we are confident that HR at $t = 1$ minute is a measure of highly elevated, stress-induced HR. The mean stress-induced HR (245 ± 60 beats. min^{-1}) measured in our study was consistent with the stress-induced HR measured using an electronic device in Wandering Albatross (Weimerskirch *et al.* 2002), which was larger than 240 beats. min^{-1} (maximal resolution of the instrument) just after a bird was fitted with a logger, and might reach about 250-300 beats. min^{-1} according to the curve of the HR during recovery period after handling (Weimerskirch *et al.* 2002).

Statistical analysis. We tested the influence of *age* on, (1) baseline CORT, (2) stress-induced CORT level, (3) stress-induced HR, while controlling for sampling *date* (Julian date of sampling) and *time* (time of day), as these parameters are known to influence hormone levels and HR in a wide range of species (Cano *et al.* 2008; Keenan *et al.* 2009; Weimerskirch *et al.* 2002). We used linear models with normal error distribution. The data analysis was performed in males and females separately, because (i) there are important *age x sex* interactions in reproductive, behavioural and physiological parameters in albatrosses (Lecomte *et al.* 2010), (ii) male and female data are not independent: indeed, the study group is constituted by 45 males and 41 females from 77 pairs (to improve the sample size in oldest birds, 19 pairs were studied for the two partners). We could not include reproductive experience in our statistical analysis because *age* and *experience* (number of total breeding attempts prior to study season) of albatrosses were highly correlated in males ($n = 56$, Pearson's product-moment correlation =

0.95, $d.f. = 54$, $t = 22.8$, $p < 0.001$) and females ($n = 50$, Pearson's product-moment correlation = 0.94, $d.f. = 48$, $t = 18.3$, $p < 0.001$).

Impact of the experiment. To assess the potential impact of the experiment on reproductive performance, we compared the reproductive success of pairs in the study group (pairs in which at least one of the partners was handled, $n = 77$ pairs) with the reproductive success of pairs in the control group (pairs in which no bird was handled, $n = 283$ pairs) during breeding season 2008. Specifically, we monitored the hatching success (i.e. the probability for each pair to successfully incubate the egg until hatching) as well as the overall breeding success (i.e. the probability for each pair to successfully raise a chick until fledging at the end of the breeding season 2008). The hatching success in the study group (0.83, $n = 72$ nests) did not differ from control group (0.82, $n = 266$ nests; $\chi^2 = 0.0004$, $p = 0.98$). The breeding success in the study group (0.73, $n = 77$ nests) did not differ from control group (0.72, $n = 283$ nests; $\chi^2 = 0.0024$, $p = 0.96$).

RESULTS

We studied the stress response of wild wandering albatrosses during the incubation period, and found that old males exhibited a lower stress response than middle-aged males. The stress-induced CORT levels were lower in old males compared to middle-aged males, but this pattern was not observed in females (table 2, Fig. 2c-f). This was not due to contrasted baseline levels of CORT, as they did not vary with age or sex (table 2, Fig. 2a,b). The stress-induced heart rate declined in old males compared to middle-aged males, but did not vary among females (table 2, Fig. 2g,h). There was no overall influence of *time of day* and *date* on all parameters (table 2). This male-specific effect of age on the stress response was not influenced by breeding sector (males that are isolated in the colony *vs.* males that breed in the central part of the colony, see table S2, in the Supplementary Information Online).

DISCUSSION

We found an age- and sex-specific pattern in the stress response in Wandering Albatross. Old males, but not females, exhibited reduced cardiac and CORT responses to handling stress during the incubation period. To our knowledge, this is the first study to demonstrate that both age and sex are crucial parameters driving the magnitude of the stress response in natural conditions.

The age-related deterioration of heart physiology is a key feature of current gerontology (Kostis *et al.* 1982; review in Lakatta *et al.* 2002). It is widely established that cardiac function declines with age in humans. For example, the maximal peak cardiac output in response to acute stress or effort is blunted by some 20–30% in elderly compared with young healthy subjects (Lakatta *et al.* 2002). Our data suggest some age-related change in heart physiology could also occur in wild animals. Moreover, our finding that the effects of age on heart rate depend on sex is consistent with available data on humans (Fleg *et al.* 1995; Zoeller Jr 2008). Older men, but not women, show a marked decline in the cardiac response to exercise stress (Fleg *et al.* 1995; Zoeller Jr 2008), which could be linked to a sex-specific somatic senescence rate, as men, but not women, exhibit an age-associated decline in myocardial mass (Olivetti *et al.* 1995). Sex differences in the ageing of heart have often been linked with sex-specific ageing rate and sex-specific longevity in humans (Wingard, Suarez, & Barrett-Connor 1983; Olivetti *et al.* 1995; Stewart *et al.* 2003), but further investigations at both tissue and organism levels are of course required to fully elucidate the nature the age-related decline of cardiac response in wild albatrosses.

Our finding that endocrine response to stress depend on age in males but not in females is consistent with the well-known age-related patterns found in humans and laboratory animal models (e.g. Kudielka *et al.* 2004; Otte *et al.* 2005; Cano *et al.* 2008; Keenan *et al.* 2009). A recent meta-analysis of 45 studies on humans, including a broad range of stressors, demonstrated that the effect of age on endocrine stress response is seemingly stronger in men than in women (Otte *et al.* 2005). More recently, Keenan *et al.* (2009) demonstrated that the effect of age on the HPA axis – that governs the endocrine stress response – was male-specific in humans (the HPA axis responsiveness declines in old men while remaining efficient in old women). Given that the HPA axis interacts with reproductive function, it has been suggested that the pronounced and multi-faceted sex differences in the age-related pattern of stress response in humans and laboratory model animals may mirror contrasted changes in hormone levels in males and females over the lifespan (Luine *et al.* 2007). However, more work is needed to clarify the influence of life-history and sexual hormones on the stress response in albatrosses.

Why do older males show a lower magnitude of the stress response in albatrosses? Current research in humans and rodents suggest that the age related declines in CORT and HR responsiveness in male albatrosses may be ascribed to physiological deterioration of the soma, i.e. senescence. Interestingly, Wandering Albatross shows several age-related patterns in reproductive output (Weimerskirch *et al.* 2005; Lecomte *et al.* 2010) and behavioural trends (Lecomte *et al.* 2010), which could mirror senescence effects (Lecomte *et al.* 2010). Nevertheless, there are many alternative pathways through the age-related decline in stress response could occur. First, the stress response could

be attenuated in older male albatrosses as a result of habituation of birds to handling. However, stress-induced hormone and cardiac levels do not differ between isolated males — which have never been handled before this study —, and ‘near-paths’ males — which might have been handled in previous years (table S2, supplementary information online). Moreover, it sounds unlikely that males but not females would habituate to handling. Thus, we are confident that the age-related decline is not due to habituation effects.

Secondly, as this study was cross-sectional in design, the decline we observed in old age might be attributable to the progressive selection of the ‘best’ phenotypes among individuals of different quality (positive selection for individuals with lower stress response). We acknowledge that we could not eliminate that hypothesis. Only longitudinal data would allow us to separate ageing effects *per se* from phenotypic selection.

Old males could also better resist stress as a consequence of the high value of a reproduction event in old age. Life history theory predicts that the stress response should be attenuated when the value of current reproduction is high relative to the value of future reproduction and survival (Clutton-Brock 1991; Stearns 1992; Roff 2002; Wingfield, Vleck, & Moore 1992; Wingfield, O'Reilly, & Astheimer 1995). Older adults should respond less strongly to stressors during reproduction than younger adults to ensure that reproduction is not inhibited as individuals approach the end of their life (Angelier *et al.* 2007a; Heidinger *et al.* 2006 but see McNamara *et al.* 2009). If it is true that responding more strongly to stressors enhances survival (Wingfield *et al.* 2003; Bonier *et al.* 2009), our finding that the stress response is reduced in old age adds additional support to the hypothesis that males are down-regulating the stress response possibly to increase reproductive investment, consistent with cross-sectional studies in long-lived birds (Heidinger *et al.* 2006; Angelier *et al.* 2007a) or reptiles (Jessop & Hamann 2005). However, contrary to Wandering Albatross, none of the species studied by these authors exhibited reproductive senescence in old age (i.e. an age-related decline of reproductive performance). As the Wandering Albatross is known to exhibit senescence in old age (Weimerskirch *et al.* 2005), our study could provide a more relevant empirical framework to investigate the links between age, stress, condition and physiological trade-offs. Nevertheless, we acknowledge that our cross-sectional data makes it impossible to separate effects of ageing from selective disappearance or change in reproductive investment with age.

Do old male albatrosses invest less in reproduction as they age? Consistent with models suggesting that a reproductive decline with age in animals may reflect a constraint on older organisms' ability to acquire resources, we recently found that old male albatrosses exhibit an age-related decline in foraging ability (Lecomte *et al.* 2010) – suggesting that old male albatrosses might be energetically constrained. As foraging ability determines the amount of energy that individuals have to allocate to

reproduction and somatic maintenance (Stearns 1992), we hypothesize that old individuals might sacrifice parental investment to somatic maintenance as they age. This statement is consistent with the recent theoretical view that it could be optimal for old animals to invest less in reproduction (McNamara *et al.* 2009). Using condition-based models, these authors predict that under broad conditions it will be optimal for organisms to invest less in reproduction as they age. The starting point of this new hypothesis is the observation that an animal's lifespan may not be limited by time *per se*, but rather by the body's physical deterioration with time, i.e. senescence — and its interaction with environmental conditions. It is plausible that old, constrained individuals should not compromise their own survival to enhance the success of a given breeding attempt, if they are energetically constrained — or if they face bad conditions during a single breeding season. From this perspective, recent models predict that an animal benefits from reproducing more slowly towards the end of its life, so as to defer death and gain more time for reproducing (McNamara *et al.* 2009). Further work should aim at testing the hypothesis that old male albatrosses, constrained by a low foraging ability and/or a low reactivity to stress after about the age of 30 years old, invest less in reproduction to gain more time for reproducing during their 'late life' which is potentially very long in this extremely long-lived species (>50 years).

Overall, our study provides new perspectives on, and raises new questions about, the significance of stress response as a proximal factor of ageing in wild populations, and highlights that controlling for sex and age into the experimental design could be crucial to rigorously interpret the increasingly popular studies of stress response in ecological settings.

ACKNOWLEDGEMENTS

The present research project was performed at Alfred Faure Station and was supported by the French Polar Institute (IPEV, program 109). We thank Audrey Jaeger, H el ene Maheo and Maud Berlincourt for their assistance in the field. All work was approved by the ethics committee of IPEV.

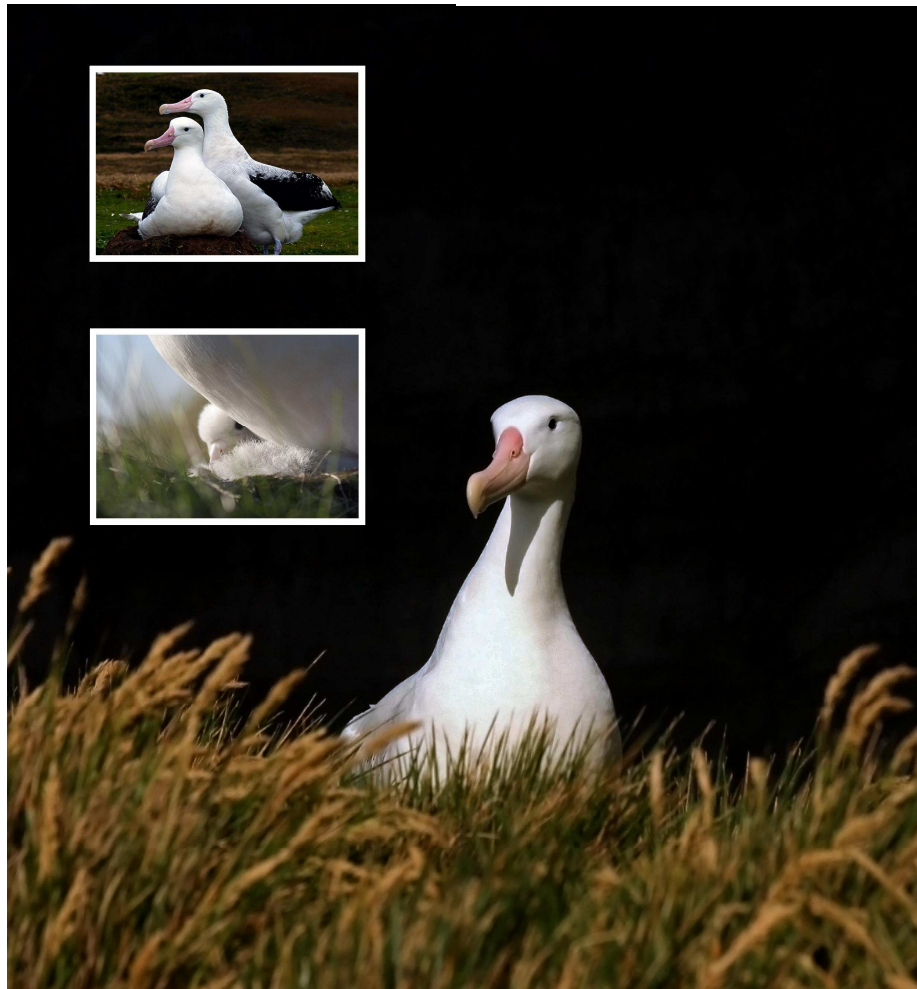


Figure 1: Wandering albatrosses *Diomedea exulans* are extremely long-lived birds (> 50 years) with poorly understood reproductive senescence. These avian 'centenarians' are emerging models for aging research in natural conditions. Photograph courtesy of Patrice Pellet (pair) and Vincent Lecomte [bird searching for a partner, pair incubating egg (small, up) and new-born chick (small, down)].

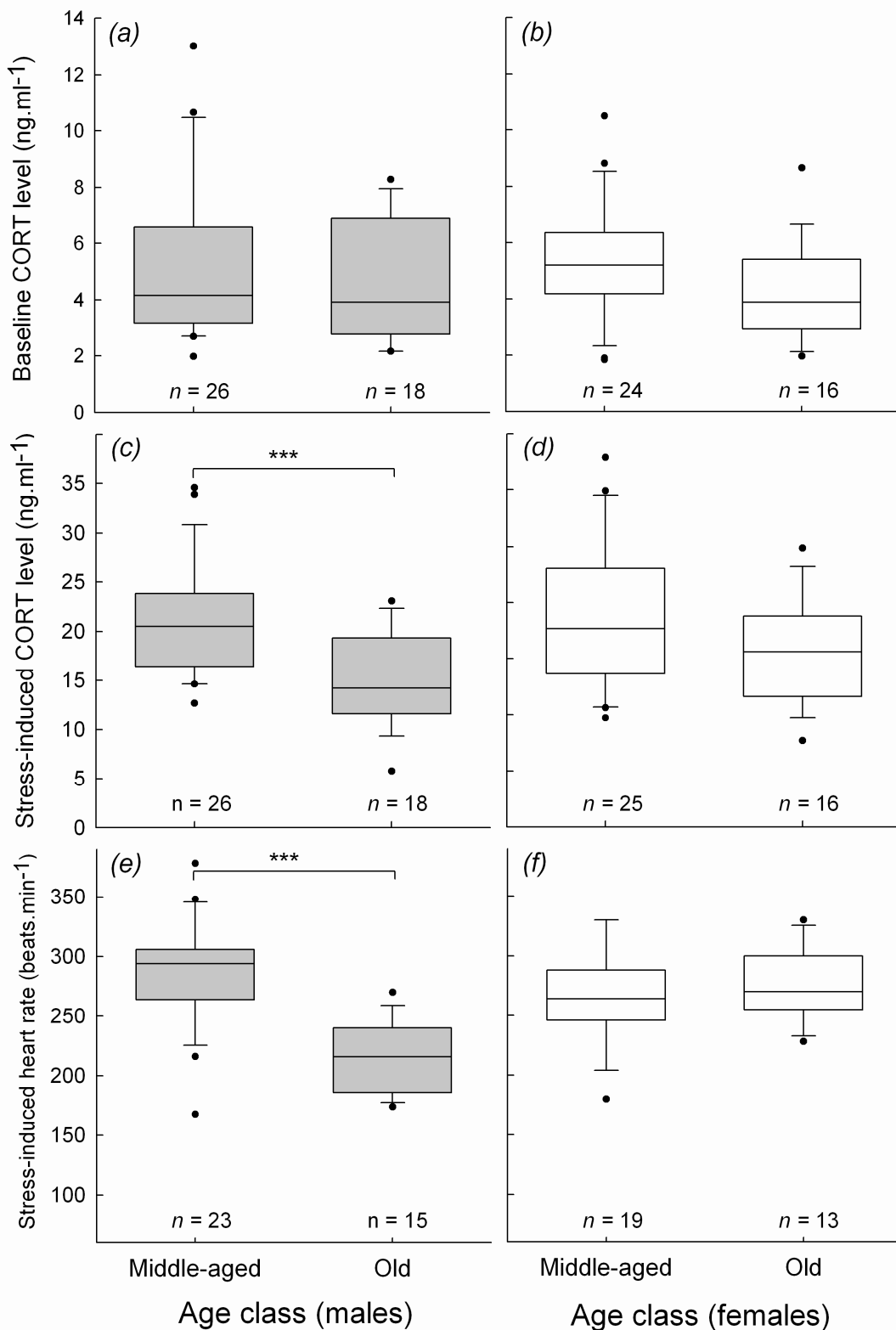


Figure 2: Effects of age on endocrine and cardiac stress responses in male (left panel) and female (right panel) albatrosses. We compared the effect of acute stress in old (senescent) birds and middle-aged (mature, non-senescent) birds. (a, b) Baseline stress hormone (corticosterone, CORT) levels ($t \leq 2$ min). (c, d) Stress-induced CORT levels ($t = 10$ min). (e, f) Stress-induced heart rate (HR, $t = 1$ min). Sample size is given above each column. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Table 1. Mean values and standard deviation of baseline stress hormone (CORT) levels, hormonal stress response (Stress-induced CORT level and rate of CORT increase), and stress-induced heart rate (HR) in males and females Wandering Albatross. See table 2 for Statistical tests and significant differences between middle-aged and old birds.

	Middle-aged (13-29 y.o.)					Old (≥ 30 y.o.)				
	n	mean	s.d.	min	max	n	mean	s.d.	min	max
Baseline CORT level (ng.mL ⁻¹)	26 males	5.2	2.8	2	13.1	18 males	4.3	1.9	2.2	8.3
Stress-induced CORT (ng.mL ⁻¹)	26 males	21.2	5.7	12.7	34.6	18 males	14.6	4.7	5.8	23.1
Stress-induced HR (beats.min ⁻¹)	23 males	290	45	170	380	15 males	218	28	170	270
Baseline CORT level (ng.mL ⁻¹)	24 females	5.4	2.1	1.8	10.5	16 females	4.2	1.7	2.0	8.6
Stress-induced CORT (ng.mL ⁻¹)	24 females	18.8	6.7	9.7	32.8	16 females	15.4	4.6	7.7	24.9
Stress-induced HR (beats.min ⁻¹)	19 females	270	40	180	330	13 females	280	30	230	330

Table 2. Effects of age on baseline CORT levels and response to acute stress in male and female Wandering albatrosses.

Source	Males				Females			
	n	d.f.	F	p	n	d.f.	F	p
Baseline CORT levels								
<i>age</i>	44	1,40	1.39	0.245	40	1,36	3.08	0.090
<i>date</i> (Julian day)	44	1,40	2.31	0.136	40	1,36	0.34	0.562
<i>time of day</i>	44	1,40	0.32	0.577	40	1,36	0.37	0.547
Stress-induced CORT								
<i>age</i>	44	1,40	15.73	<0.001***	40	1,36	2.81	0.103
<i>date</i> (Julian day)	44	1,40	0.15	0.703	40	1,36	0.05	0.826
<i>time of day</i>	44	1,40	0.03	0.852	40	1,36	0.18	0.673
Stress-induced HR								
<i>age</i>	38	1,34	33.50	<0.001***	32	1,28	0.31	0.582
<i>date</i> (Julian day)	38	1,34	0.08	0.776	32	1,28	0.10	0.756
<i>time of day</i>	38	1,34	6.97	0.012*	32	1,28	1.96	0.173

CORT: corticosterone (stress hormone). HR: heart rate. 'age' refers to age class (middle-aged birds: 13-29 y.o. birds; old birds: ≥ 30 y.o.)
d.f., degree of freedom. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (linear model with normal error distribution).

Table S2. Effects of age and nest position on the stress response in male albatrosses. This table answers to the question: are the age-related patterns found in males influenced by the position of nest in the colony?

Source	n	d.f.	F	p
Baseline CORT level				
<i>age</i>	44	1,40	1.41	0.242
<i>sector</i>	44	1,4	0.13	0.718
<i>age x sector</i>	44	1,4	3.0	0.090
Stress-induced CORT				
<i>age</i>	44	1,4	16.9	<0.001***
<i>sector</i>	44	1,4	0.70	0.407
<i>age x sector</i>	44	1,4	2.45	0.125
Rate of CORT increase				
<i>age</i>	44	1,4	19.71	<0.001***
<i>sector</i>	44	1,4	0.70	0.408
<i>age x sector</i>	44	1,4	0.89	0.351
Stress-induced HR				
<i>age</i>	38	1,34	28.43	<0.001***
<i>sector</i>	38	1,34	0.5	0.483
<i>age x sector</i>	38	1,34	0.34	0.566

'age' refers to age class (middle-aged birds: 13-29 y.o. birds; old birds: ≥ 30 y.o.). *sector* is a two-level factor (central patch or isolated patch)
d.f. degree of freedom. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Table S1. Age distribution of albatrosses in the experiment. This table indicates how male and female albatrosses are distributed within each age class. Dashed lines denote the limits between individuals of exact known age (banded as chicks) and individuals for which a minimal age was calculated (age at banding + minimal age at recruitment).

	age (y.o.)	<i>n</i> (males)	<i>n</i> (females)
Middle-aged albatrosses	13	1	1
	14	1	3
	15	2	1
	16	1	1
	17	1	1
	18	2	2
	19	1	2
	20	0	1
	21	0	1
	22	4	1
	23	4	2
	24	1	1
	25	1	1
26	1	2	
27	2	2	
28	2	3	
29	1	2	
Old albatrosses	30	0	1
	31	3	3
	32	1	0
	33	1	0
	34	1	2
	35	0	1
	36	1	0
	37	3	3
	38	2	1
	-----	-----	-----
	≥ 39	0	1
	≥ 40	1	0
	≥ 41	1	3
≥ 42	0	1	
≥ 43	1	0	
≥ 46	1	0	
≥ 47	0	2	
total	<i>n</i> = 41	<i>n</i> = 45	

REFERENCES

- Angelier, F., Moe, B.R., Weimerskirch, H., & Chastel, O. (2007a) Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* **76**, 1181-1191.
- Angelier, F., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., & Chastel, O. (2006) Effect of age, breeding experience and senescence on corticosterone and prolactin levels in a long-lived seabird: the wandering albatross. *General and comparative endocrinology* **149**, 1-9.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., & Chastel, O. (2007b) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**, 611-621.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. (2002) *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*. Oxford University Press.
- Bokony, V., Lendvai, A.Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J.C., & Chastel, O. (2009) Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? *The American Naturalist* **173**, 589-598.
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T., & Wingfield, J.C. (2009) Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology & Evolution* **24**, 634-642.
- Cano, P., Cardinali, D.P., Spinedi, E., & Esquifino, A.I. (2008) Effect of aging on 24-hour pattern of stress hormones and leptin in rats. *Life Sciences* **83**, 142-148.
- Carsia, R.V. & John-Alder, H. (2003) Seasonal alterations in adrenocortical cell function associated with stress-responsiveness and sex in the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Hormones and Behavior* **43**, 408-420.
- Clutton-Brock, T.H. (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Fleg, J.L., O'Connor, F., Gerstenblith, G., Becker, L.C., Clulow, J., Schulman, S.P., & Lakatta, E.G. (1995) Impact of age on the cardiovascular response to dynamic upright exercise in healthy men and women. *Journal of Applied Physiology* **78**, 890-900.
- Heidinger, B.J., Nisbet, I.C.T., & Ketterson, E.D. (2006) Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proceedings of the Royal Society B* **273**, 2227-2231.
- Jessop, T.S. & Hamann, M. (2005) Interplay between age class, sex and stress response in green turtles (*Chelonia mydas*). *Australian Journal of Zoology* **53**, 131-136.
- Keenan, D.M., Roelfsema, F., Carroll, B.J., Iranmanesh, A., & Veldhuis, J.D. (2009) Sex defines the age dependence of endogenous ACTH-cortisol dose responsiveness. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **297**, R515-R523.
- Kostis, J.B., Moreyra, A.E., Amendo, M.T., Di Pietro, J., Cosgrove, N., & Kuo, P.T. (1982) The effect of age on heart rate in subjects free of heart disease. Studies by ambulatory electrocardiography and maximal exercise stress test. *Circulation* **65**, 141-145.
- Kudielka, B.M., Buske-Kirschbaum, A., Hellhammer, D.H., & Kirschbaum, C. (2004) HPA axis responses to laboratory psychosocial stress in healthy elderly adults, younger adults, and children: impact of age and gender. *Psychoneuroendocrinology* **29**, 83-98.
- Kudielka, B.M. & Kirschbaum, C. (2005) Sex differences in HPA axis responses to stress: a review. *Biological Psychology* **69**, 113-132.
- Lakatta, E.G. & Sollott, S.J. (2002) Perspectives on mammalian cardiovascular aging: humans to molecules. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* **132**, 699-721.
- Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouvé, C., Besson, .D., Chastel, O., & Weimerskirch, H. (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**, 6370-6375.

- Lendvai, Á.Z., Giraudeau, M., & Chastel, O. (2007) Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the house sparrow. *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 391-397.
- Love, O.P., Breuner, C.W., Vézina, F., & Williams, T.D. (2004) Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Hormones and Behavior* **46**, 59-65.
- Luine, V.N., Beck, K.D., Bowman, R.E., Frankfurt, M., & MacLusky, N.J. (2007) Chronic Stress and Neural Function: Accounting for Sex and Age. *Journal of Neuroendocrinology* **19**, 743-751.
- Matthews, K.A. & Stoney, C.M. (1988) Influences of sex and age on cardiovascular responses during stress. *Psychosomatic Medicine* **50**, 46-56.
- McArdle, W.D., Katch, F.I., & Katch, V.L. (2000) *Essentials of exercise physiology*. Lippincott, Williams & Wilkins, London.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., Scheuerlein, A., & Fromhage, L. (2009) Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B* **276**, 4061-4066.
- Meddle, S.L., Owen-Ashley, N.T., Richardson, M.I., & Wingfield, J.C. (2003) Modulation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis of an Arctic-breeding polygynandrous songbird, the Smith's longspur, *Calcarius pictus*. *Proceedings of the Royal Society B* **270**, 1849-1856.
- Nephew, B.C., Kahn, S.A., & Michael Romero, L. (2003) Heart rate and behavior are regulated independently of corticosterone following diverse acute stressors. *General and comparative endocrinology* **133**, 173-180.
- Olivetti, G., Giordano, G., Corradi, D., Melissari, M., Lagrasta, C., Gambert, S.R., & Anversa, P. (1995) Gender differences and aging: effects on the human heart. *Journal of the American College of Cardiology* **26**, 1068-1079.
- Otte, C., Hart, S., Neylan, T.C., Marmar, C.R., Yaffe, K., & Mohr, D.C. (2005) A meta-analysis of cortisol response to challenge in human aging: importance of gender. *Psychoneuroendocrinology* **30**, 80-91.
- Partridge, L. & Gems, D. (2007) Benchmarks for ageing studies. *Nature* **450**, 165-167.
- Roff, D.A. (2002) *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Romero, L.M. (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 249-255.
- Romero, L.M. & Butler, L.K. (2007) Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology* **20**, 89-95.
- Romero, L.M. & Reed, J.M. (2005) Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* **140**, 73-79.
- Sapolsky, R.M., Krey, L.C., & McEwen, B.S. (1983) The adrenocortical stress-response in the aged male rat: impairment of recovery from stress. *Experimental Gerontology* **18**, 55-64.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., & Munck, A.U. (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* **21**, 55-89.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford.
- Stewart, S., MacIntyre, K., Capewell, S., & McMurray, J.J.V. (2003) Heart failure and the aging population: an increasing burden in the 21st century? *Heart* **89**, 49-53.
- Weimerskirch, H. (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* **64**, 464-473.
- Weimerskirch, H. (1995) Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia* **102**, 37-43.

- Weimerskirch, H., Brothers, N., & Jouventin, P. (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation* **79**, 257-270.
- Weimerskirch, H., Lallemand, J., & Martin, J. (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Ecology* **74**, 285-291.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., & Jouventin, P. (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk* **110**, 325-342.
- Weimerskirch, H., Shaffer, S.A., Mabile, G., Martin, J., Boutard, O., & Rouanet, J.L. (2002) Heart rate and energy expenditure of incubating wandering albatrosses: basal levels, natural variation, and the effects of human disturbance. *Journal of Experimental Biology* **205**, 475-483.
- Wingard, D.L., Suarez, L., & Barrett-Connor, E. (1983) The sex differential in mortality from all causes and ischemic heart disease. *American Journal of Epidemiology* **117**, 165-172.
- Wingfield, J.C., O'Reilly, K.M., & Astheimer, L.B. (1995) Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in arctic birds: a possible ecological basis. *Integrative and Comparative Biology* **35**, 285-294.
- Wingfield, J.C. & Sapolsky, R.M. (2003) Reproduction and Resistance to Stress: When and How. *Journal of Neuroendocrinology* **15**, 711-724.
- Wingfield, J.C., Vleck, C.M., & Moore, M.C. (1992) Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *Journal of Experimental Zoology* **264**, 419-428.
- Zoeller Jr, R.F. (2008) Gender differences in cardiorespiratory fitness with advancing age: is the age-associated decline in VO₂max more rapid in men and do older men and women respond differently to exercise? *American Journal of Lifestyle Medicine* **2**, 492-499.

IV.2.3. Discussion des résultats de cette étude [ARTICLE B]

IV.2.3.1. L'âge et le sexe interagissent dans la détermination de la réponse au stress des albatros

En étudiant le Grand Albatros pendant la période d'incubation de l'œuf, nous avons découvert un effet de l'âge dans les deux composantes principales de la réponse au stress – la réponse endocrine et la réponse cardiaque. Face à un stress aigu, les vieux albatros (âgés de 30 ans et plus) sécrètent moins de corticostérone 10 minutes après la capture et leur cœur bat moins vite une minute après la capture que les oiseaux dans la force de l'âge (13-30 ans, i.e. les individus de moins de trente ans ayant déjà une expérience reproductive au moment de l'expérience). Bien qu'il nous soit impossible de préciser le mécanisme de ce phénomène, nous notons que nos résultats sont compatibles avec les travaux menés chez les humains. Dans une récente méta-analyse incluant 45 études et de nombreux paramètres de stress, il apparaît que la réponse au stress diminue significativement avec l'âge chez les humains (Otte et al. 2005). Les mécanismes invoqués pourraient résider dans une moindre sensibilité du système HPA face à un stress (Keenan et al. 2009).

Ces effets de l'âge sur la réponse au stress durant la reproduction du Grand Albatros n'ont été observés que chez les mâles. Les vieilles femelles ne présentent aucune modification de la réponse au stress par rapport aux femelles de moins de 30 ans. Cette observation rejoint notre première partie, dans laquelle nous avons démontré que l'âge affectait le comportement de recherche alimentaire et la reproduction de manière différentielle entre mâles et femelles. Bien qu'il nous soit impossible de préciser le mécanisme de ce phénomène, nous notons que nos résultats sont compatibles avec les travaux menés chez les humains ou les rongeurs de laboratoire. Comme l'axe HPA interagit avec la fonction reproductive, il a été proposé que les différences mâles/femelles dans les patrons de sénescence notamment dans la réponse au stress, reflétaient les différences de niveaux hormonaux tout au long de la vie des individus selon leur sexe (Luine et al. 2007).

A notre connaissance, il s'agit de la première étude qui démontre que l'interaction du sexe et de l'âge détermine les patrons de réponse au stress chez un animal en conditions naturelles. Ces observations sont compatibles avec de nombreuses études en conditions contrôlées. Les patrons de la réponse au stress chez les animaux de laboratoire et chez l'Homme sont également déterminés par l'interaction de l'âge et du sexe : tandis que l'âge affecte de manière flagrante la réponse cardiaque des hommes à un exercice de mouvement dynamique vertical, le cœur des femmes

âgées répond bien à ce type d'exercice (Zoeller Jr 2008). On sait aujourd'hui que la physiologie et la mécanique du cœur évolue de manière très contrastée entre les hommes et les femmes. Par exemple, la masse du myocarde diminue chez les hommes avec l'âge, mais pas chez les femmes (Olivetti et al. 1995). De même, lorsqu'on demande aux hommes âgés d'effectuer un test physique d'exercice maximal, c'est-à-dire de fournir immédiatement le plus grand effort possible, on mesure que leur pulsation cardiaque maximale est 10 à 30 % moindre que celle des hommes dans la force de l'âge (Zoeller Jr 2008), alors qu'elle ne varie que faiblement chez les femmes. Toutefois, nous ne sommes pas en mesure de déterminer si les mâles d'albatros présentent de réelles altérations physiologiques de la fonction cardiaque et/ou de la fonction endocrinienne.

IV.2.3.2. *Sénescence somatique ou adaptation ?*

Il est possible que les modifications de la réponse au stress chez les vieux albatros mâles reflètent une moindre capacité des individus à répondre au stress de manipulation (hypothèse de sénescence physiologique). Toutefois, étant donné que notre étude est purement corrélative, une autre explication est possible : la diminution de la réponse au stress avec l'âge pourrait être *adaptive*. En effet, les vieux mâles pourraient mieux résister au stress compte tenu de l'importance de la reproduction dans les dernières années de la vie. La théorie des traits d'histoire de vie prédit que la réponse au stress devrait être diminuée quand la 'valeur' de la reproduction en cours est élevée (Bokony et al. 2009), ce qui est typiquement le cas en fin de vie où l'individu n'a plus beaucoup d'opportunité de se reproduire, comme cela a déjà été observé (e.g. Heidinger et al. 2006; 2008). Pour l'individu âgé, diminuer sa réponse au stress reviendrait à augmenter son investissement parental et à prendre plus de risques (en termes de mortalité) afin de maximiser les chances de réussite des derniers événements de reproduction. Certaines études ont effectivement démontré que la réponse au stress est diminuée quand la valeur de la reproduction en cours est haute par rapport à la valeur de la reproduction future (Wingfield et al. 1992; Wingfield et al. 1995). Un déclin de la sécrétion de corticostérone a par exemple été détecté chez la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* (Heidinger et al. 2006). La modification de la réponse au stress pourrait être un mécanisme pivot de maximisation des chances de succès reproducteur avec l'âge (corticostérone : Wingfield & Sapolsky 2003; Heidinger et al. 2006; prolactine : Angelier et al. 2007b; Angelier & Chastel 2009). Toutefois, la population de Sternes arctiques étudiée par ces derniers auteurs ne semble pas présenter de signe de sénescence reproductive. La population de Grand Albatros de Crozet, au contraire, présente des signes de sénescence reproductive visibles aussi bien en études pluriannuelles (Weimerskirch et al. 2005) qu'en

étude transversale (Lecomte et al. 2010), de telle sorte que cette population fournit un meilleur cadre pour étudier les liens entre stress, âge, reproduction et compromis d'allocations.

En outre, nous divergeons avec la théorie de l'investissement terminal invoquée par Heidinger et al. (2006), qui prédit que l'investissement parental augmente avec l'âge, et nous nous plaçons dans le nouveau cadre conceptuel défini par McNamara (2009), qui sera présenté et discuté en VI.3. Dans ce cadre de pensée, la stratégie optimale pour les individus est de restreindre leur effort de reproduction avec l'âge, ce qui va dans le sens de nos observations de la première partie et rend invalide la réflexion exposée ci-dessus. Nous suggérons que les vieux albatros mâles présentent des signes de sénescence physiologique, laquelle contraindrait les individus à investir moins dans la reproduction (McNamara et al. 2009), bien que notre étude purement corrélative ne permette pas de tirer de conclusion définitive sur les mécanismes sous-jacents (voir VI.5.2.).

Une autre possibilité pour expliquer la faible réponse au stress des vieux mâles est qu'ils s'habituent mieux à d'éventuelles manipulations répétées au fil des années, mais (i) il est difficile d'expliquer le fait que les femelles ne s'habituaient pas comme les mâles, (ii) aucune étude empirique n'a démontré que la réponse au stress aigu de manipulation diminuait autant avec l'habituation, (iii) de nombreux vieux individus n'avaient jamais été manipulés avant cette étude (en particulier les individus situés dans les secteurs éloignés de la colonie) et leurs niveaux de réponse au stress étaient inférieurs aux niveaux moyens des individus de la classe d'âge plus jeune.

En résumé, il y a bien un effet de l'âge sur la réponse au stress des albatros, plus faible chez les vieux mâles, qui peut être attribué à un effet de la sénescence comparable aux effets décrits chez l'Homme ou les animaux de laboratoire, mais nous ne sommes pas en mesure de conclure définitivement sur la nature du mécanisme sous-jacent (contrainte physiologique liée à la sénescence ou adaptation liée à la valeur de la reproduction en cours).

IV.3. Age et évènement de reproduction

IV.3.1. Introduction

Nous avons vu que l'âge affecte le comportement alimentaire et la réponse au stress du Grand Albatros (ARTICLES A et B) : les vieux mâles ont des aires de nourrissage différentes, sont moins actifs pendant leurs voyages en mer, semblent moins efficaces en se nourrissant, et leur réponse face à un stress de manipulation est diminuée. Dans la mesure où ces premiers résultats ont été obtenus en comparant des individus à différents âges *pendant un épisode de reproduction*, on peut se demander si les effets de l'âge sont dépendants de ce contexte de reproduction, ou s'ils sont intrinsèquement liés à l'âge des individus. **Dans cette section, nous allons nous interroger sur l'interaction entre l'âge, la réponse au stress et le statut de reproduction (individus reproducteurs vs. individus non reproducteurs).** Les effets de l'âge que nous avons détectés dans les parties précédentes (dans le comportement de recherche alimentaire et la réponse au stress) sont-ils dépendant du contexte de reproduction ? Autrement dit, les individus non reproducteurs présentent-ils les mêmes patrons que les individus reproducteurs ? Etant donné que le vieillissement influence la capacité des individus à répondre à un évènement énergétiquement coûteux, **nous pouvons prédire que les individus non reproducteurs ne présentent pas les mêmes patrons liés à l'âge que les individus reproducteurs.** Par exemple, on peut prédire que la réponse au stress ou les aires de pêche des individus non reproducteurs ne seront pas modifiées avec l'âge, car seuls les individus reproducteurs sont physiologiquement contraints par la reproduction. Nous allons étudier ces deux aspects chez le Grand Albatros. Préalablement, nous allons exposer en quoi le Grand Albatros est un modèle d'étude original et intéressant pour l'étude du comportement de 'non reproduction', par lequel certains individus en âge de se reproduire cessent transitoirement de se reproduire, comportement qui reste largement sous-estimé et peu étudié en conditions naturelles.

IV.3.1.1. Le comportement de non-reproduction : généralités

Une des particularités du cycle de vie des oiseaux est l'importance de l'abstention de reproduction à l'âge adulte. Dans de nombreuses espèces, une proportion importante des individus expérimentés ne se reproduit pas (Coulson 1984; Aebischer & Wanless 1992; Hatch et al. 1993; Chastel et al. 1995) bien que disposant de partenaires et d'espace pour se reproduire. Par exemple, chez le Pétrel bleu *Halobaena caerulea*, jusqu'à 50% des individus ne se reproduit pas certaines années

(Chastel et al. 1995). Chez le Grand Albatros, au cours de notre étude de terrain (colonie de pointe basse, 2007/2008), nous avons constaté qu'environ 10 % de la population adulte observable à terre ne se reproduisait pas. L'importance des événements de 'non reproduction' est actuellement sous-estimée dans les histoires de vie des individus (Cam et al. 1998) et a fait l'objet d'études essentiellement démographiques (revue dans Cam et al. 1998), ou bien d'études portant sur l'interaction entre les conditions environnementales et le comportement de non-reproduction (Chastel et al. 1993; Chastel et al. 1995). Il est en effet extrêmement difficile d'étudier la physiologie des individus non-reproducteurs dans la Nature : contrairement aux reproducteurs, ils ne sont pas assignés à un terrier ou à un nid ; de ce fait ils sont généralement plus difficilement observables que les individus reproducteurs. En outre, les quelques études menées sur la physiologie des individus non reproducteurs sont basées sur la comparaison de données obtenues hors de la période de reproduction avec des données obtenues pendant la période de reproduction (pour revue : Romero 2002) – avec des effets confondants liés à la migration ou aux conditions saisonnières.

De manière générale, l'évitement de la reproduction par les individus aptes à se reproduire reste incompris et mystérieux chez les vertébrés. Pourquoi un individu sexuellement apte s'abstiendrait-il de se reproduire ? Une première explication est qu'il s'agit d'un comportement *adaptatif*, à interpréter dans le cadre de la théorie des traits d'histoire de vie (Roff 1992; Roff 2002; McNamara & Houston 1996). Dans ce scénario là, les individus se comporteraient de manière prudente et éviteraient de se reproduire une année pour mieux se reproduire une autre année (Drent & Daan 1980; Coulson 1984; Aebischer & Wanless 1992). En se *restreignant*, pour attendre par exemple de meilleures conditions, les oiseaux maximiseraient la reproduction totale (en anglais, *life time reproductive success*) en augmentant la valeur reproductive résiduelle (Wooler et al. 1989; Aebischer & Wanless 1992, mais voir Cam et al. 1998).

Une autre interprétation du comportement de non reproduction serait que les oiseaux adultes qui ne se reproduisent pas sont physiologiquement *contraints* de ne pas se reproduire, c'est-à-dire que leur état physiologique (mauvaise condition, maladie) ne leur permettrait pas de s'engager dans un cycle reproducteur qui est particulièrement coûteux et périlleux en conditions naturelles (Bell 1980). Les individus non reproducteurs seraient alors des oiseaux de qualité phénotypique plus faible que les individus reproducteurs (hypothèse de qualité différentielle, (Harris & Wanless 1996; Cam et al. 1998). Il a aussi été proposé que les conditions saisonnières jouent un rôle majeur dans l'évitement de la reproduction : une corrélation frappante a été mise à jour entre les événements de type El Niño et la proportion de nids non occupés dans les colonies de Pétrel des Neiges (Chastel et al. 1993). Il est possible que les oiseaux se restreignent dans les mauvaises saisons et attendent un certain seuil de condition physique avant d'engager un événement de reproduction (Chastel et al. 1995). Un autre

facteur susceptible d'expliquer la non-reproduction est que les oiseaux qui sont contraints à ne plus se reproduire dans les colonies soient les individus les plus âgés, ou ceux ayant fourni le plus d'efforts dans la première partie de la vie.

IV.3.1.2. Le Grand Albatros, un modèle d'étude du comportement de 'non reproduction'

Le Grand Albatros de Crozet offre l'opportunité unique de comparer la physiologie des individus non reproducteurs à celle des individus reproducteurs tout en éliminant les effets confondants intersaisonnier et géographique. En effet, au cours de la saison de reproduction du Grand Albatros, un nombre surprenant d'individus reste sur les colonies sans se reproduire, parmi les oiseaux reproducteurs. Ces oiseaux paradedent avec d'autres non reproducteurs, ou restent simplement inactifs tout en occupant des nids. Ils sont facilement attrapables et nombre d'entre eux peuvent être revus plusieurs fois de suite sur les mêmes aires.

Il faut distinguer trois groupes parmi les individus non reproducteurs : (i) les individus ne s'étant jamais reproduits (les juvéniles, immatures, qui observent ou apprennent les comportements de parades) ; (ii) les individus adultes s'étant déjà reproduits lors d'une précédente saison de reproduction mais ne se reproduisant pas lors de la saison où l'étude a été conduite (qui paradedent en recherche d'un nouveau partenaire, mais pas nécessairement), (iii) les vieux individus s'étant déjà reproduits un grand nombre de fois mais ne se reproduisant plus depuis de nombreuses années pour des raisons inconnues (ces individus ne paradedent pratiquement pas). En pratique, ces trois groupes d'individus correspondent à trois classes d'âge (voir la partie Matériels et Méthodes de l'ARTICLE C).

IV.3.2. Age, comportement de recherche alimentaire et statut de reproduction : une étude chez le Grand Albatros par la méthode isotopique

IV.3.2.1. Contexte de l'étude et problématique

Au cours de la saison de reproduction 2007/2008, nous avons étudié l'écologie alimentaire d'un grand nombre d'individus non reproducteurs, parallèlement à notre étude sur les individus reproducteurs. Pour mémoire, dans la première partie empirique de cette thèse, en utilisant les balises satellitaires, nous avons démontré que seuls les vieux mâles *reproducteurs* allaient se nourrir en Antarctique, et qu'ils effectuaient en moyenne des trajets plus longs et plus au Sud que les mâles plus jeunes (ARTICLE A). Autrement dit, il y a un effet significatif de l'âge sur la latitude d'alimentation

en mer chez les mâles reproducteurs, mais pas chez les femelles reproductrices. Ce patron est-il lié à la reproduction ? Peut-on observer le même patron chez les individus non reproducteurs ? Quelles sont les différences d'effet de l'âge entre les mâles reproducteurs et non reproducteurs ?

L'objectif de cette étude est de comparer l'écologie alimentaire des albatros reproducteurs et des albatros non reproducteurs à l'aide d'un traceur isotopique, le $\delta^{13}\text{C}$, qui reflète la latitude moyenne d'alimentation des albatros dans l'Océan Austral, afin de tester si le statut reproducteur module les effets de l'âge que nous avons déjà détectés sur le comportement alimentaire. Le principe de la mesure du ratio isotopique $\delta^{13}\text{C}$ et le lien avec la latitude d'alimentation a été présenté et expliqué en section III.2.2. Nous allons donc directement présenter les résultats de cette étude et leur interprétation biologique.

IV.3.2.2. La ségrégation spatiale entre mâles et femelles est présente chez les reproducteurs et les non reproducteurs

Nous avons mesuré le $\delta^{13}\text{C}$ dans les cellules sanguines de 175 albatros (57 mâles reproducteurs, 55 femelles reproductrices, 50 mâles non reproducteurs, 13 femelles non reproductrices), selon les méthodes exposées dans le chapitre précédent (pour mémoire, la mesure du $\delta^{13}\text{C}$ dans les cellules sanguines du Grand Albatros permet d'estimer latitude où il est majoritairement allé se nourrir au cours des deux mois précédant la mesure). Quels sont les facteurs qui influencent le $\delta^{13}\text{C}$ des albatros ? Une analyse préliminaire révèle un effet significatif de l'interaction entre le facteur *sexe* et le facteur *statut reproducteur*. En effet, le modèle $\delta^{13}\text{C} \sim \text{sexe} + \text{statut} + \text{sexe} * \text{statut}$, c'est-à-dire le modèle avec interaction, a plus de poids statistique ($AICc = 391,1$, $w_i = 90\%$) que le modèle sans interaction ($\Delta AICc = 4.78$, $w_i = 8.3\%$). De surcroît, dans le modèle sélectionné ($\delta^{13}\text{C} \sim \text{sexe} + \text{statut} + \text{sexe} * \text{statut}$), l'interaction *sexe*statut* est significative ($F = 6,87$, $p = 0.00954^{**}$), ainsi que l'effet du *sexe* et du *statut*. Cette analyse nous conduit à une analyse séparée par statut reproducteur et par sexe.

La figure 12 donne les valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ chez les mâles et femelles (reproducteurs et non reproducteurs) et révèle de fortes différences entre les sexes : on observe une ségrégation alimentaire entre les mâles et femelles chez les reproducteurs (qui confirme l'étude satellitaire en partie A), ainsi qu'une ségrégation alimentaire entre les mâles et femelles chez les individus non reproducteurs, ce qui est un résultat nouveau. Cette ségrégation semble toutefois moins marquée chez les individus non reproducteurs que chez les individus reproducteurs (Figure 12). En résumé, l'analyse isotopique révèle en premier lieu que les albatros non reproducteurs mâles et femelles présentent un patron de ségrégation spatiale en mer relativement similaire à celui déjà bien connu chez les individus

reproducteurs. Cela suggère que cette ségrégation spatiale est liée à des contraintes allométriques et/ou à des facteurs de compétition intra-spécifique qui s'appliquent sur toute la durée de vie de l'espèce, plutôt qu'à une stratégie intra-couple d'optimisation du partage des ressources durant la reproduction.

Une des premières hypothèses pouvant être invoquée pour expliquer ces patrons de distribution est l'existence d'un phénomène d'exclusion compétitive entre les mâles et les femelles, quel que soit le statut reproducteur. Cette hypothèse a d'ailleurs souvent été retenue pour expliquer la ségrégation entre espèces et entre mâles et femelles de la même espèce, qui avait déjà été mise en évidence dans la littérature (Xavier & Croxall 2005; Weimerskirch et al. 1993). Nous pouvons également envisager qu'il existe une spécialisation géographique. En effet, le dimorphisme sexuel est très marqué chez le grand Albatros (les mâles ont une taille et une masse environ 20% plus importantes que celles des femelles) et les performances de vol sont positivement corrélées à la taille (Xavier & Croxall 2005). On pourrait donc supposer que les femelles, reproductrices ou non, privilégient les zones d'alimentation subtropicales dont les vents sont modérés en raison de leur mauvaise adaptation morphologique à affronter des vents plus violents comme ceux qu'on trouve au Sud. Les mâles, quant à eux, morphologiquement mieux adaptés pour exploiter les vents plus forts, préféreraient les régions subantarctique ou antarctique, et ne pourraient pas ou peu exploiter les zones situées au Nord de Crozet (où ils risqueraient de devoir trop souvent rester sur l'eau en attendant des conditions de vents propices à leurs déplacements).

Nous allons à présent tester l'influence de l'âge sur le $\delta^{13}\text{C}$, en se limitant aux mâles pour des raisons purement empiriques (étant donné qu'il y a un déficit de femelles non reproductrices âgées dans la population, nous n'avons pas pu réaliser un échantillonnage suffisant pour les femelles âgées).

IV.3.2.3. Les effets de l'âge sur la latitude d'alimentation sont-ils différents chez les reproducteurs et non reproducteurs (albatros mâles) ?

Dans la section III.2.2, nous avons vu que le $\delta^{13}\text{C}$ déclinait avec l'âge chez les mâles reproducteurs suggérant une modification des aires de pêche avec l'âge. Dans la présente étude, nous avons démontré que le $\delta^{13}\text{C}$ déclinait également avec l'âge chez les mâles non reproducteurs ($F = 16.16$, $p < 0.001^{***}$, Figure 13), indépendamment de la date de prélèvement ($F = 2.06$, $p = 0.158$), de l'expérience reproductive passée ou du statut biologique en 2007 (saison précédant la saison d'étude 2008).

En résumé, chez les mâles, la latitude moyenne d'alimentation du Grand Albatros décline avec l'âge aussi bien chez les individus reproducteurs que chez les individus non reproducteurs. Contrairement à notre prédiction, les effets de l'âge sur la latitude d'alimentation semblent donc opérer quel que soit le statut reproducteur des albatros. La comparaison des mâles reproducteurs et non reproducteurs (Figure 13), révèle en effet que l'effet de l'âge est identique [pentes des régressions non statistiquement différentes : le modèle purement additif ($\delta^{13}\text{C} \sim \text{age} + \text{statut}$, $AICc = 229.5$, $w_i = 80\%$) a un meilleur poids statistique que le modèle avec interaction ($\delta^{13}\text{C} \sim \text{age} + \text{statut} + \text{age} * \text{statut}$, $\Delta AICc = 2.2$, $w_i = 25\%$)].

A l'instar des vieux mâles reproducteurs, certains albatros mâles non reproducteurs pourraient également aller se nourrir très au Sud, à des latitudes proches de l'Antarctique. Ce résultat, issu de la méthode isotopique qui permet de déterminer indirectement la latitude moyenne de nourrissage, a été directement confirmé par la pose de 3 balises télémétriques sur des individus non reproducteurs à Crozet au cours de la saison 2010 (Henri Weimerskirch, comm. pers.)

Il existe toutefois une différence notable entre les mâles reproducteurs et les mâles non reproducteurs en termes d'aires d'alimentations : ces derniers se nourrissent en effet globalement plus au Nord que les mâles reproducteurs ($\delta^{13}\text{C} \sim \text{age} + \text{statut}$, paramètre $\text{statut} : F = 13.18$, $p < 0.001^{***}$) et cela quel que soit leur âge (pas d'interaction $\text{age} * \text{statut}$).

En conclusion, il semble que l'évènement de reproduction contraigne les mâles à aller pêcher à des latitudes d'alimentation partiellement différentes par rapport aux individus non reproducteurs, mais sans lien avec l'âge. Le gradient latitudinal observé dans la distribution en mer des albatros mâles en fonction de leur âge est indépendant de leur statut reproducteur.

Notre démonstration d'une ségrégation latitudinale partielle entre mâles reproducteurs et non reproducteurs est novatrice et intéressante, mais elle reste difficile à interpréter en raison du manque critique d'études sur les animaux non reproducteurs et sur les multiples paramètres qui peuvent influencer leur distribution. Encore une fois, plusieurs hypothèses peuvent être formulées (exclusion compétitive, influence des contraintes énergétiques liées à la reproduction, gradient d'abondance des ressources, différences physiologiques, différences moyennes de qualité phénotypique, effet de la latitude de pêche sur le statut reproducteur) sans que nous ne puissions trancher en l'état actuel de nos recherches.

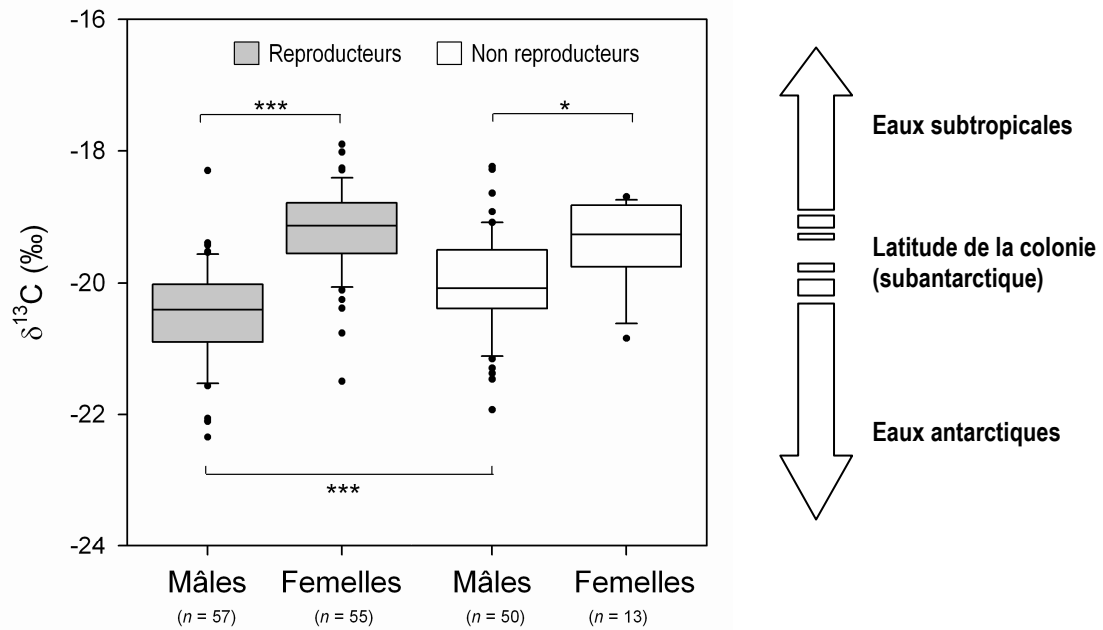


Figure 12. Influence du sexe et du statut reproducteur sur la latitude d'alimentation en mer du Grand Albatros de Crozet. Le $\delta^{13}\text{C}$ des cellules sanguines est un marqueur isotopique qui reflète la latitude d'alimentation de l'oiseau dans l'Océan Austral sur une durée d'environ deux mois. Ce graphique suggère que les mâles vont se nourrir en moyenne plus au Sud que les femelles aussi bien chez les individus reproducteurs que chez les non reproducteurs. En outre, les mâles reproducteurs vont en moyenne se reproduire plus au Sud que les mâles (modèle linéaire $\delta^{13}\text{C} \sim \text{age} + \text{statut}$, $\text{statut} : F = 13.31$, $p < 0.001^{***}$) mais il n'y a pas de différence observable entre les femelles reproductrices et non reproductrices.

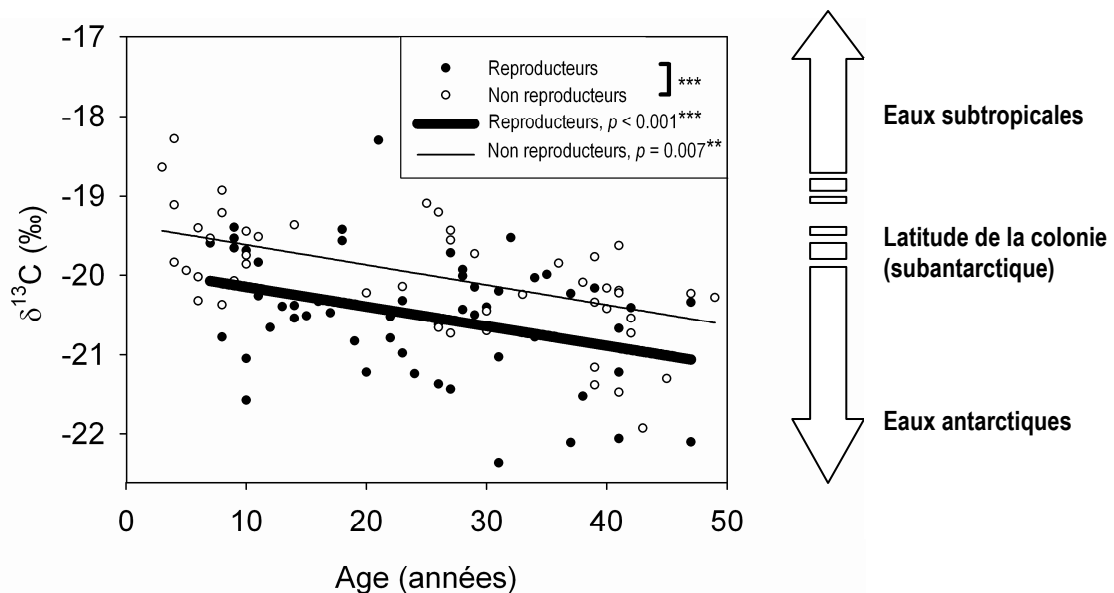


Fig. 13. La latitude d'alimentation en mer décline avec l'âge aussi bien chez les albatros mâles reproducteurs que non reproducteurs. L'effet de l'âge est identique chez les reproducteurs et non reproducteurs (pas de différence statistique entre les pentes, modèle linéaire, interaction $\text{age} * \text{statut}$, $F = 0.0011$, $p = 0.97$). En revanche, les mâles reproducteurs vont en moyenne se reproduire plus au Sud que les mâles non reproducteurs (modèle linéaire $\delta^{13}\text{C} \sim \text{age} + \text{statut}$, $\text{statut} : F = 13.31$, $p < 0.001^{***}$). Ces résultats complètent les données obtenues par l'analyse satellitaire (ARTICLE A, mâles reproducteurs uniquement), sur un plus large effectif ($n = 107$ individus contre 25) et sur un pas de temps plus long (2 mois contre 10 jours en moyenne pour l'étude télémétrique). L'effet de l'âge chez les femelles n'a pas pu être testé en raison du déficit de vieilles femelles non reproductrices dans la population.

IV.3.3. Age, stress et reproduction, une étude chez le Grand Albatros

Dans la section IV.2, nous avons démontré que les vieux mâles reproducteurs ont une réponse au stress plus faible que les mâles d'âge intermédiaire. Etant donné le rôle majeur de la réponse au stress dans les mécanismes décisionnels relatifs à la reproduction, on peut se demander si l'effet de l'âge sur la réponse au stress est dépendant du contexte de reproduction. **L'objectif de cette partie est de tester l'hypothèse selon laquelle la réponse au stress en fonction de l'âge diffère entre les individus reproducteurs et non reproducteurs, afin de contribuer à la compréhension des facteurs susceptibles de moduler l'expression des patrons de sénescence en conditions naturelles.**

Dans l'ARTICLE C, nous avons donc étudié l'effet du statut reproducteur sur la réponse au stress du Grand Albatros.

ARTICLE C

ARTICLE C [Submitted to *Hormones and Behavior*]

Age, stress and the cost of reproduction: the stress response of breeders, but not non-breeders, is affected by age in the Wandering Albatross

Vincent Julien Lecomte^{1,*}, Henri Weimerskirch¹, Olivier Chastel¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, UPR 1934, 79360 Villiers-en-Bois, France. Phone: +33 5 49 09 78 37. Fax: +33 5 49 09 65 26

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: lecomte@gmail.fr

Manuscript information:

- number of text pages (present file) : 33
- number of figures : 4
- number of tables : 4
- Supplementary Information: no.

Running Head / Short title: stress response in wild albatrosses

Keywords: ageing, senescence, breeding, non-breeding, sex, corticosterone, prolactin, stress response, long-lived, seabird

ABSTRACT

What are the links between ageing, reproduction and stress response in natural conditions? Although the ecological and evolutionary bases of senescence and stress response have received close scrutiny, few studies have simultaneously explored the links between age, sex, stress response and breeding status in wild animals. We studied the Wandering Albatross *Diomedea exulans*, a long-lived seabird with reproductive senescence, to test whether the age effects on the stress response depend on breeding status, while controlling for sex which influences age-related patterns and stress response in birds, rats and humans. We captured 68 non-breeders and 64 breeders and measured baseline levels of prolactin (parental hormone), baseline levels of corticosterone (the primary avian stress hormone), stress-induced levels of corticosterone and stress-induced heart rate in males and females. We also scored behaviour during the 10-minute restraint protocol. As reproduction is an energetically demanding context, we predicted that the effects of age would be more apparent in breeders than in non-breeders. Consistent with this prediction, we found that the endocrine and cardiac responses to handling stress were affected by age in breeders but not in non-breeders. Specifically, the magnitude of stress-induced heart rate and stress-induced corticosterone levels were 'bell-shaped' in male breeders, with young (immature) and old (mature) breeders having lower stress responses than middle-aged (mature) male breeders. Overall, our results emphasise that age-related patterns in physiology are enhanced when individuals face 'constraining' conditions or events, such as reproduction.

INTRODUCTION

One of the most unexplored issues of animal behaviour is non-breeding behaviour, i.e. the absence of breeding attempt by mature individuals during reproductive season. In birds, non-breeding of mature birds is a widespread phenomenon and is observed during most years (Aebischer and Wanless, 1992; Cam et al., 1998). For example, Chastel et al. (1995) noted that as many as 50% of mature Blue Petrel *Halobaena caerulea* did not breed under poor environmental conditions. Despite growing interest in the evolution of reproductive strategies, that shape animal biology and life-history traits (Stearns, 1992; Roff, 1992), ecological research has largely neglected the exploration of non-breeding behaviour. Although understanding the significance of non-breeding behaviour requires investigation of the relationships between breeding status, physiology and behaviour, most studies on non-breeding have focused on demography (reviewed in Cam *et al.*, 1998), environmental variations associated with non-breeding (Chastel et al., 1993), or body condition of non-breeders (Chastel et al., 1995). To our knowledge, very few studies have attempted to compare physiology and behaviour of breeders and non-breeders in a wild animal.

Why should a mature animal avoid a breeding attempt? The question of non-breeding has often been addressed within the framework of trade-offs between fitness components (Cam *et al.*, 1998). A

central assumption in life history theory is that individuals must allocate a limited amount of energy to competing life-history traits when organisms face adverse environmental conditions and energetic constraints (Stearns, 1992; Roff, 1992; McNamara and Houston, 1996), resulting in physiological trade-offs between the two main components of fitness, survival and reproduction. Life history theory predicts that individuals should adopt an optimal allocation strategy in order to maximize their fitness (McNamara and Buchanan, 2005).

Because non-breeding individuals avoid costs of reproduction, various authors have suggested that non-breeding could be seen as a component of an adaptive strategy (Coulson, 1984; Aebischer *et al.*, 1992; Chastel *et al.*, 1993). Within this scenario, non-breeders would be 'prudent parents' (Drent and Daan, 1980), refraining from breeding in order to maximize lifetime reproductive success by increasing the residual reproductive value (Wooler *et al.*, 1989; Aebischer *et al.*, 1992, but see Cam *et al.*, 1998). Thus, non-breeding is thought to be an important determinant of lifetime reproductive success in long-lived species (Scott, 1988; Mills, 1989; Wooler *et al.*, 1989). However, these views are challenged by some recent studies on the links between non-breeding behaviour and life history. For example, Cam and coworkers (1998) found no support for the idea that non-breeding would lead to increased survival in kittiwakes, providing no reason to understand non-breeding as a means of preserving residual reproductive value.

Another interpretation of non-breeding behaviour is that individuals are physiologically *constrained*. Non-breeding would be an extreme form of breeding failure, and not part of an adaptive strategy (Cam *et al.*, 1998). It has been proposed that non-breeders might be lower quality individuals ('quality hypothesis', Harris and Wanless, 1996; Cam *et al.*, 1998), but we still lack critical data on the physiology and behaviour of non-breeders in natural populations to fully elucidate the significance of non-breeding.

Seabirds have emerged as predominant models to fill the gap in the understanding of non-breeding behaviour (Cam *et al.*, 1998). First, because of their generally high longevity and delayed reproduction, the immature – and thus non-breeding – part of the population can represent up to 50% of the total population (Chastel *et al.*, 1995). Second, from the time they have started to breed, a surprisingly high frequency of non-breeding is observed in mature individuals, as found in a number of bird species (e.g. Coulson, 1984; Aebischer *et al.*, 1992; Hatch *et al.*, 1993). The frequency of non-breeding in birds depends on environmental conditions, and could be very high in some years (Chastel *et al.*, 1995). For example, striking correlations have been documented between the occurrence of El Niño Southern Oscillation (ENSO) events, the number of observable non-breeders and the proportion of nests with breeding attempts in the Snow Petrel *Pagodroma nivea* (Chastel *et al.*, 1993). It has been proposed that birds should refrain from breeding in bad seasons (e.g. Drent *et al.*, 1980), and that they need to reach an upper threshold in body condition before they can start to breed (Chastel *et al.*, 1995; Weimerskirch, 1999). Thus, interactions between quality of the individuals and environmental variations could play a key role in determining non-breeding behaviour.

One mechanism that contributes in shaping non-breeding decision in mature birds could be the stress response. Stress response mediates many interactions between environmental stressors, body condition and behaviour (Ricklefs and Wikelski, 2002; Wingfield and Sapolsky, 2003). In response to stressors, vertebrates release glucocorticoids, which enhance survival by promoting gluconeogenesis (Sapolsky et al., 2000), foraging, and escape behaviour (Wingfield, 2003). As the stress response shifts investment away from reproduction (Wingfield et al., 1995; Kitaysky et al., 2001; Wingfield, 2003) to favour survival, it could be predicted that non-breeders would exhibit a higher stress response.

Few studies have attempted to monitor the stress response in non-breeding birds, and they yielded contrasted results: although the corticosterone response to stress was generally found to be higher in non-breeders than in breeders (Wingfield et al., 1992; Bears et al., 2003), a significant number of studies reported a lower stress-response (e.g. Astheimer et al., 1995), and several studies did not detect any variation among breeders and non-breeders (Schoech et al., 1997). The lack of consistency of these results might be the consequence of contrasted experimental designs. Indeed, most studies on non-breeding conditions suffer from one or several of the following limitations: (i) study subjects are unmarked (making it impossible to investigate the potentially confounding effects of age and sex); (ii) birds are grouped into only two age classes ('non-breeders' versus 'breeders'; impossible to distinguish non-breeders with previous reproductive experience and young non-breeders with no previous recorded breeding attempt); (iii) data are collected during autumn and winter, and authors compare the physiology of birds caught during the breeding season ('breeders') to that of birds caught during the non-breeding season ('non-breeders'; reviewed in Romero, 2002) — i.e. two categories of individuals caught at different dates and in different geographical places.

Thus, in most available studies on non-breeding, it is almost impossible to explore whether differences in physiology of 'breeders' and 'non-breeders' are due to non-breeding behaviour *per se*, or to age, maturity, sampling date, season, geographical place, or physiological adjustments linked to pre- or post-migration constraints (Romero, 2002).

Although studying non-breeding individuals is challenging or almost impossible in most wild animals, long-lived seabirds breeding in colonies offer the opportunity to compare the biology of breeders and non-breeders within the same season, while avoiding interaction with geographical place or inter-seasonal variations.

The Wandering Albatross *Diomedea exulans* is a long-lived seabird which shows a high occurrence of non-breeding. Almost half of the total population is composed of immature animals (Weimerskirch et al., 2005), and within the mature part of the population, half of the population is composed of birds that do not breed for individual and unknown reasons. Every year, a substantial proportion of the population does not breed, and most of these non-breeders seemingly attend the colonies during the early part of the breeding season, where they engage court-shiping behaviours, or sit in empty nests for weeks or even months.

In this cross-sectional study, we compare the stress response of breeding and non-breeding albatrosses while controlling for age and sex which are known to drive the stress response in rats, humans and long-lived birds (Otte et al., 2005; Kudielka and Kirschbaum, 2005; Heidinger et al., 2006; Angelier et al., 2007b; Cano et al., 2008). We studied free-living albatrosses aged 3-49+ years to test whether young/middle-aged/old breeders and young/middle-aged/old non-breeders have different endocrine, cardiac and behavioural responses to handling stress. We addressed the following questions: (i) How is non-breeding behaviour distributed among albatrosses (e.g. young vs. old; males vs. females)? (ii) Do baseline hormone levels differ between breeders and non-breeders? (iii) Does breeding status affect the magnitude of the cardiac and endocrine stress response? (iv) How do age and breeding status interact in determining the stress response? (v) How do age and breeding status influence behavioural responses to acute stress in albatrosses? As reproduction is an energetically demanding context, we predicted that the effects of age on stress physiology would be more apparent in breeders than in non-breeders.

MATERIALS AND METHODS

1. Study site, birds and breeding status of albatrosses. Birds were studied during austral summer 2007/2008 on Possession Island, Crozet Islands, south-western Indian Ocean (46.8°S, 51.8°E). We used an exceptional long-term dataset (Weimerskirch et al., 1997) to identify birds aged from 3 to >49 years old during the breeding season 2008/2009. Sex and age of albatrosses were known from an ongoing long-term mark recapture program that provides information on an annual basis since 1965 (Weimerskirch *et al.*, 1997). Identifying non-breeders has often revealed difficult in the literature (Cam *et al.*, 1998), because of possible confusion with breeders that loss their egg in the early stages of the breeding season or with transient visitors from other islands whom breeding status is unknown. Contrary to most published studies on non-breeding behaviour, the peculiarities of Wandering Albatross behaviour and breeding cycle offered us the unique opportunity to clearly separate breeders from non-breeders. As a part of the long-term program, all colonies on the island were monitored throughout the breeding cycle from November 2007 to November 2008, i.e. from pair formation to chick fledging. Laying dates were monitored every 6 or 7 days from December 2007 to January 2008, and the bands of all individuals on Ile de la Possession were recorded. A substantial proportion of birds failed in the early stages of incubation, and the bands of all observable failed breeders were recorded. We further designed our cross-sectional study in one of the colonies of the island, the Pointe Basse colony. The breeding part of the population in Pointe Basse colony was monitored every 1-3 days during the incubation period (January 13 - March 10, 2008). During these checks, we controlled all bands of observable non-breeding birds. We checked that all observed non-breeders had not been observed earlier as breeders in the colony or in other colonies of the island. Thus, we are very confident that non-breeders are not failed breeders. Moreover, all the observed non-breeders in this

study have been banded as chicks in the Pointe Basse colony. Given the strong philopatry of juveniles in Wandering Albatross (>97% of birds return to their natal island, (Inchausti and Weimerskirch, 2002; Gauthier et al., 2010), it is unlikely that non-breeders would have attempted to nest on other islands, and the observed non-breeders are not transient visitors coming from others islands of the Archipelago.

2. Definition of age classes. As most of the oldest birds were ringed as adults in the early part of the long-term study, their exact age was unknown and we could not use age as a quantitative variable. We defined three age classes on the basis of an ageing pattern previously described in Wandering Albatross (Weimerskirch *et al.*, 2005; Lecomte *et al.*, 2010): the reproductive success — i.e., the probability of successfully fledging a chick — improves up to the age of 12 years, stabilizes from 12 to 25-30 years, and declines after about the age of 30 years. Hence we designated as young birds all individuals aged 12 years or less. Middle-age birds ranged from 13 to 29 years old birds. Old birds included all birds that were at least 30 years old (senescent bird, with low reproductive success). All young breeders were *birds in their first reproductive attempt* during the study season 2007/2008. All young non-breeders were *immature birds* with no recorded reproductive attempt. All *middle-aged* and *old* breeders and non-breeders were experienced birds (i.e. birds with at least one reproductive attempt).

3. Restraint protocol, blood sampling and hormonal assays. Birds were captured and restrained by hand by two experimenters during 10 minutes. An initial blood sample was collected from the tarsus vein with a 1-mL heparinized syringe and a 25-gauge needle within 2 minutes of capture to determine baseline hormone levels. A second blood sample was collected exactly 10 minutes after capture to determine acute-stress hormone levels. The volume of the two blood draws never exceeded 0.05 % of a bird's body mass. Blood was centrifuged, and plasma was decanted and stored at -20°C until it was assayed. We quantified levels of two key hormones, the stress hormone (corticosterone) and the parental hormone (prolactin). Plasma levels of prolactin and corticosterone were determined by radioimmunoassay on frozen plasma following procedures described previously (Lormée et al., 2003; Angelier et al., 2006b). All samples were run in one assay for both hormones (intra-assay variation, corticosterone: 5.1%, prolactin: 7.4%, $n = 5$ duplicates). Mean corticosterone and baseline levels of prolactin in breeding birds were consistent with previous study on the same colony (Angelier *et al.*, 2006b). As the initial blood sample was collected within 2 minutes of capture, we are confident that the initial corticosterone level mirror physiological baseline levels (Romero and Reed, 2005).

4. Stress-induced heart rate. A number of methods are available to measure heart rate in birds: (1) by ear (auscultation), (2) by touch (palpation), (3) with a heart rate monitor (Weimerskirch et al., 2002; Nephew et al., 2003). The auscultation method was easy and practical to set up in such a large bird as Wandering Albatross (8-12 kg). Although being obviously less accurate than the use of electronic devices, this method yields a rapid, direct measure of heart rate and avoids a previous capture event (no

heart rate monitor installation), which is particularly relevant when studying the first, 'naïve' stress response of birds during a given breeding season. It was very easy to hear and to count heart beats by dorsal auscultation in Wandering Albatross. Pulse counts were taken for 10 seconds after exactly 60 seconds of handling. The count was multiplied by six to express it as a per-minute rate (McArdle et al., 2000). Heart rate values were quantified by the same experimenter (V.J. Lecomte). Preliminary investigations demonstrated that the measure was highly repeatable in a single bird ($n = 12$ birds, two successive counts at $t = 60$ s and $t = 70$ s, mean coefficient of variation = 5.2 %). Because we did not use monitor, basal heart rate was unknown. Previous study using monitors revealed that the basal heart rate of albatrosses averaged 60 ± 10 ($n = 33$) beats min^{-1} during the incubation period (Weimerskirch et al., 2002), i.e. it was 4 time lower than heart rate at $t = 1$ minute in our study (245 ± 60 beats. min^{-1}). Thus, we are confident that heart rate at $t = 1$ minute is a measure of highly elevated, stress-induced heart rate. The mean stress-induced heart rate (245 ± 60 beats. min^{-1}) measured in our study was consistent with the stress-induced heart rate measured using an electronic device in Wandering Albatross (Weimerskirch et al., 2002), which was larger than 240 beats. min^{-1} (maximal resolution of the instrument) just after a bird was fitted with a logger, and might reach about 250-300 beats. min^{-1} according to the curve of the heart rate during the recovery period following the handling (Weimerskirch et al., 2002).

5. Behavioural response. Upon perception of an acute stressor, as a capture event by an experimenter, animals coordinate the endocrine, cardiovascular and behavioural responses. Within seconds, the release of catecholamines (e.g. adrenalin) by the nervous system induces a rapid cardiovascular response (e.g. an increase in heart rate), with immediate effects on readiness and reactivity of the animal, as a prerequisite for the behavioural responses – 'fight or flight' (Romero and Butler, 2007). Meanwhile, an activation of the hypothalamic-pituitary-adrenal leads to the release of glucocorticoids from adrenal cortex within minutes, triggering multiple endocrine, metabolic and behavioural responses. Hence it is crucial to measure cardiac, endocrine and behavioural response simultaneously to fully depict the stress response of an animal. Birds were restrained by hand during ten minutes by two experimenters (Lecomte, V.J. and Jaeger, A.). After capture and immobilization, birds exhibited a stereotyped behaviour: they alternated long periods of absolute immobility and short 'escape attempts' (~ 2-5 seconds of motor activity). As the bill and the legs of the birds were fully restrained, birds quickly stopped moving. We quantified the total number of escape attempts during the 10 minutes restraint protocol. The behavioural response was treated as a three-level factor: we distinguished 'very quiet' birds (no attempt to escape attempt after immobilization), 'quiet' birds (1-3 escape attempts) and 'nervous birds' (>3 escape attempts). This is a very simple method to score behaviour independently of observers' subjectivity.

6. Statistical analyses. We tested the influence of breeding status and age on, baseline levels of prolactin, baseline levels of corticosterone, stress-induced corticosterone level, stress-induced heart rate in breeding males. The data analysis was performed in males and females separately, because (i) preliminary analysis revealed significant *age x sex* interactions, consistent with previous studies showing that age differentially affects physiological mechanisms underpinning senescence in Wandering Albatross (Lecomte *et al.*, 2010), and (ii) the age distribution of non-breeders was strongly sex-biased, with a very low proportion of middle-aged and old birds among non-breeding females. In contrast, in males, we observed a substantial proportion of breeders and non-breeders among all age classes, ranging from 3 to 49+ years old in non-breeders. Thus, we were able to investigate the effects of age class in males but not in females. In females, we were thus restricted to compare young (immature) non-breeders and young breeders. We controlled the effects of *sampling date* and *time of day*, as these parameters are known to influence hormonal levels and heart rate in a wide range of species (Cano *et al.*, 2008; Keenan *et al.* 2009; Weimerskirch *et al.*, 2002). We used linear models with normal error distribution. Age and experience (number of total breeding attempts prior to study season) of albatrosses were highly correlated in breeding males ($n = 56$, Pearson's product-moment correlation = 0.95, $d.f. = 54$, $t = 22.8$, $p < 0.001$). Thus, we could not include breeding experience as a covariate in our age models.

RESULTS

Overview. We first analyzed the sex and age distribution of non-breeders in Wandering Albatross colony during breeding season 2007/2008, and found a sex- and age-biased repartition of non-breeders present at the colony (Fig. 1b), with a marked abundance of old non-breeding males in the population compared to females (Fig. 1b). We further analyzed the influence of age classes (young, middle-aged, old) and breeding status (breeders vs. non-breeders) on baseline hormonal levels (parental hormone [prolactin], stress hormone [corticosterone]) and stress response parameters (stress-induced levels of corticosterone, stress-induced heart rate). There was a strong effect of breeding status in males and females (Table 1): non-breeders exhibited lower baseline levels of prolactin (Fig. 2a) and slightly higher baseline levels of corticosterone (Fig. 2b). Endocrine and cardiac responses to stress were higher in non-breeders than in breeders in both sexes (Table 1). Importantly, there was a strong effect of *age x breeding status* interaction in males (Table 1). Thus, we conducted post-hoc analyses (e.g. old breeders vs. old non-breeders) and found a significant age-related pattern of stress response in breeders but not in non-breeders (Tables 2-4, Fig. 3). Stress elicited different effects in males, depending on breeding status and age. Table 2 synthesizes the effects of breeding status within young, middle-aged and old birds. Tables 3 and 4 synthesize the effects of age among breeders (Table 3) or non-breeders (Table 4). In addition, we analyzed the behavioural response to handling stress and found that the

proportion of ‘nervous birds’ tended to decrease with age in non-breeders, but not in breeders (Fig. 4). There was almost no effect of *date* and *time* on all studied parameters (Tables 1-2).

(i) How non-breeding behaviour is distributed among albatrosses? There were more non-breeding males than non-breeding females present at the colony during the study season (males, $n = 96$, i.e. of 34 % of total male population; females, $n = 68$, i.e. 27% of total female population; Fig. 1a). This was due to a high proportion of non-breeding males among *old* birds ($n = 28$, i.e. 54% of old males did not breed during the field season). There was very few non-breeding old females ($n = 7$, i.e. only 21% of old females did not breed during the field season). There was no detectable difference of the age distribution between males and females in breeding birds (Fig. 1a, $\chi^2 = 1.48$, d.f. = 2, $p = 0.48$). In contrast, the age distribution of non-breeding males significantly differed from that of non-breeding females (Fig. 1b, $\chi^2 = 8.0$, d.f. = 2, $p = 0.018$). The distribution of non-breeders becomes male-biased when advancing in age (Fig. 1b). It is to note that it is of course impossible to determine *exact* counts of non-breeders during a given breeding season. Indeed, contrary to breeders, non-breeders are not constrained to attend a nest – although a substantial proportion of non-breeders occupied empty nests. Moreover, we could not exclude that some non-breeders may stay at sea during the whole breeding season, and can’t be observed. As a result, it was impossible to exactly count non-breeders in our study. Contrary to counts of breeders which could be thoroughly monitored, counts of non-breeders denote minimum counts (i.e. observable non-breeders). Thus, the age pyramid of non-breeders [Results, (i)] represents a general indication of the age-structure of the non-breeding part of the population that stays in the colony during the breeding season 2007/2008 rather than an exact count of the total non-breeding population.

(ii) Do baseline hormone levels differ between breeders and non-breeders? We found a significant effect of breeding status on both prolactin and corticosterone levels in male and female albatrosses. Breeders had higher baseline levels of prolactin than non-breeders in both sexes ($n = 103$ males, $F_{1,95} = 826$; $p < 0.001$, Fig. 2b; females, $n = 30$, $F_{1,26} = 298$; $p < 0.001$; table 1, Fig. 2b), with a slight effect of sampling date in males ($F_{1,95} = 40.50$; $p = 0.047$, table 1) but not in females. Breeders had lower baseline levels of corticosterone than non-breeders in both sexes (males, $n = 100$, $F_{1,92} = 6,17$; $p = 0,015$, Fig. 2a; females, $n = 28$, $F_{1,24} = 0.71$; $p = 0.0047$; Fig. 2a), independant of sampling date and time of day (table 1). There was no correlation between baseline levels of prolactin and corticosterone among all studied group (breeding males: $n = 54$, $F_{1,52} = 0.47$; $p = 0.496$; breeding females: $n = 46$, $F_{1,44} = 1.01$; $p = 0.321$; non-breeding males: $n = 49$, $F_{1,47} = 0.34$; $p = 0.564$; non-breeding females: $n = 13$, $F_{1,11} = 1.01$; $p = 0.331$). Baseline prolactin levels were higher in breeding females than in breeding males (Fig. 2a) but did not differ between non-breeding males and females (Fig. 2a).

(iii) Does stress response differ between breeders and non-breeders? Breeding birds had lower endocrine and cardiac stress responses than non-breeding birds (table 1). The stress-induced corticosterone levels were lower in breeding birds than in non-breeding birds in both sexes (males, $n = 94$, $F_{1,86} = 16.24$; $p < 0.001$; females, $n = 29$, $F_{1,25} = 4.78$; $p = 0.038$). The stress-induced heart rate was lower in breeding birds than in non-breeding birds in both sexes (males, $n = 86$, $F_{1,78} = 35.97$; $p < 0.001$; females: $n = 25$, $F_{1,21} = 7.95$; $p = 0.010$). There was no effect of sampling *date* and *time* on these parameters (table 1). Importantly, there was a strong effect of the interaction factor *age* x *breeding status*, as detailed below.

(iv) How do age and breeding status interact in determining the stress response? We investigated the combined effects of age and breeding status in males (tables 1-4, Fig. 3). It was impossible to study the effects of age in females as almost all non-breeding females were young. In males, there was no effect of age on baseline levels of corticosterone ($n = 100$ males, $F_{1,92} = 0.59$; $p = 0.556$, table 1, Fig. 3a) or baseline levels of prolactin ($n = 103$ males, $F_{2,95} = 1.060$; $p = 0.350$, table 1), and the interaction term *age* x *breeding status* was not significant for both hormones (baseline levels). Conversely, there were *strong* *age* x *breeding status* interactions in stress-induced corticosterone levels and stress-induced heart rates (table 1). Thus, we investigated the effects of breeding status on the stress response in young, middle-aged and old males separately (table 2, Fig. 3).

Does breeding status affect the stress response within young, middle-aged or old birds? The endocrine and the cardiac stress responses (stress-induced corticosterone levels and stress-induced heart rate) were significantly lower in young breeding males compared to young non-breeding males (all tests: $p < 0.01$, table 2, Fig. 3c,b) and in old breeding males compared to old non-breeding males (all tests : $p < 0.001$, table 2, Fig. 3c,b), but no difference was found among middle-aged breeding males and middle-aged non-breeding males (table 2, Fig. 3c,b).

How does age affect the stress response? We further investigated the effects of age among breeders or non-breeders separately. We found a significant age-related pattern of stress response in breeders but not in non-breeders (tables 3-4, Fig. 3c,b). The stress-induced corticosterone levels and the stress-induced heart rate were higher in middle-aged males compared to young and old males (all test: $p < 0.001$, table 3). This ‘bell-shaped’ effect of age was not found in non-breeders. When considering non-breeding individuals only, there was no overall effect of age in the stress response (all test > 0.001 , with exception of stress-induced heart rate that was higher in young non-breeders than in old non-breeders ($n = 33$, $F_{1,31} = 9.251$, $p = 0.005$)).

(v) How do age and breeding status influence behavioural responses to acute stress in albatrosses? Behavioural trends were not distributed similarly with regard to age classes among breeders and non-breeders (Fig. 4). The proportion of ‘very quiet’ birds significantly increased with age among male non-breeders (8% in young, 43% in middle-aged, 71% in old, Fig. 4a, $n = 27$; Fisher’s

exact test for count data, $p = 0.047$). Conversely, there was no detectable age-related pattern in breeders' behavioural score ($n = 49$; Fisher's exact test for count data: $p = 0.66$, Fig. 4b), resulting in the contrasted age-related patterns in behaviour shown in Fig. 4. Age seemingly affected behavioural response in breeders but not in non-breeders. Age also affected the probability to see again a non-breeder during the study period. As we monitored the presence of non-breeders by checks in the colony every 1, 2 or 3 days (January-March, $n = 25$ checks), some non-breeders have been controlled more than 10 times and other birds only once. Some information might be inferred from the number of times a non-breeder was controlled during the study period. The probability to see again a non-breeder increased with age in males ($n = 95$, $F_{1,93} = 43.4$, $p < 0.001$) but not in females ($n = 59$, $F_{1,57} = 1.17$, $p = 0.28$). Only 46% of young males ($n = 39$) were controlled two times or more, whereas this percentage was 61% in middle-aged males ($n = 28$) and 82% in old males ($n = 28$). Most young birds were observed only once whereas old birds tended to be observed regularly. The mean number of total controls for a given bird during the study period was 2.1 ± 1.6 in young males ($n = 39$, range 1-7), 3.2 ± 2.5 in middle-aged males ($n = 28$, range 1-9) and 5.7 ± 4.0 in old males ($n = 28$, range 1-16). This could reflect behavioural differences: old non-breeders spend more time occupying a nest whereas younger non-breeders exhibit more erratic behaviour in the colony, or spent more time at sea, being thus less observable.

DISCUSSION

The objective of this cross-sectional study was to explore the effects of age and sex on the physiology of non-breeders and breeders in a very long-lived bird, the Wandering Albatross. We found that the non-breeding part of the population was strongly age- and sex-biased, with a high abundance of old males among non-breeding birds. Non-breeders exhibited lower baseline levels of prolactin and slightly higher baseline levels of corticosterone than breeders in both sexes. Endocrine and cardiac responses to stress were higher in non-breeders than in breeders in both sexes. There was a strong *age x breeding status* interaction: age affected the magnitude of stress response in male breeders but not in male non-breeders, suggesting that age-related patterns are enhanced in a reproductive context, i.e. in a constraining context.

1. Age- and sex-structure of the non-breeding part of the Wandering Albatross population.

Because a substantial proportion of non-breeding albatrosses stays in the colony throughout the early part of the breeding season, we were able to determine which age class or which sex was predominant among non-breeders during the field season 2008. We found that the non-breeding part of the population was strongly age- and sex-biased. There was a high abundance of old males (aged 30 years and over) among non-breeding birds. Contrary to males, most of middle-aged and old females bred during the study season, and only few experienced non-breeding females were observable. Two main

hypotheses, not mutually exclusive, could explain the abundance of old non-breeding males in the population: a ‘physiological hypothesis’ and a ‘demographic hypothesis’. Within a ‘physiological’ scenario, old non-breeding males would be constrained not to breed because of bad condition or bad physiological status, i.e. non-breeding would be an extreme form of breeding failure. Although correlative data does not prove causality, our finding that old non-breeding males have higher baseline stress hormone levels than old breeding males could mirror some degree of physiological constraint in non-breeding males. On the contrary, females would remain physiologically fit until old age, enabling them to engage breeding attempts in old age. Are males more affected by somatic senescence than females when advancing in age, resulting in an earlier onset of non-breeding behaviour? Although our results do not allow us to answer that question, the hypothesis that ageing effects are more strong in males is consistent with previously described male-specific ageing patterns in breeding albatrosses: old males, but not females, have a lowered foraging ability during breeding (Lecomte *et al.*, 2010) suggesting that old males, but not females, are energetically constrained; moreover the decline of reproductive success with age (namely, reproductive senescence) was found to be mainly due to males (Lecomte *et al.*, 2010). Altogether, these results suggest that age-related patterns are sex-specific in breeding and non-breeding albatrosses, but further work is needed to fully understand the origin of non-breeding in old males.

An alternative scenario is that old non-breeding males do not breed because their partner is dead, and because old males are less successful in remating than younger (‘demographic hypothesis’). In Wandering Albatross, mate fidelity is indeed high, and partners do not divorce even if they face successive failures. When a mate loses its partner, it takes him several years to re-mate (3.2 years for males and 2.3 years for females, Jouventin *et al.*, 1999). Importantly, albatrosses re-mate with partner of similar age (Jouventin *et al.*, 1999). It might be hypothesized that the population is sex-biased in old age, with a deficit of females. Old widowed males could fail in remating because of a lack of available old females, and because young or middle-aged females mostly mate with young or middle-aged males (Jouventin *et al.*, 1999). Further information is required to fully elucidate the nature of this sex-related bias in old albatrosses. It is to note that males and females have different foraging areas during reproduction, as males usually forage in southern waters, whereas females exploit northern, sub-tropical waters (Weimerskirch *et al.*, 1993). As a consequence, males and females may have different mortality rates (Weimerskirch *et al.*, 1997).

2. What factors drive baseline hormone levels in albatrosses?

2.1. Higher prolactin levels in breeders, higher prolactin levels in males. We found that baseline levels of prolactin were influenced by sex and breeding status, with no confounding effect of age, time, date, or baseline levels of corticosterone. Non-breeders had lower baseline levels of prolactin than breeders in both sexes. This is consistent with the well-known role of this hormone in the expression of

avian parental behaviour, as prolactin is involved in incubation, brooding, provisioning, nest attendance and defensive behaviour (Buntin, 1996; Angelier et al., 2006a; reviewed in Angelier and Chastel, 2009a). Laboratory studies have so far demonstrated that injection of prolactin stimulates the expression of brooding, feeding and protective behaviours in birds (Buntin et al., 1991; Wang and Buntin, 1999). Baseline prolactin levels also depended on sex in albatrosses, and were higher in female than in male breeders. In birds indeed, it is known that levels of prolactin are usually higher in females than in males, whether the male participates in incubation or not (reviewed in Vleck, 1998). Although sex-dependence in baseline levels of prolactin is common in animals, and frequently attributed to a higher investment of females in reproduction, this result becomes interesting in Wandering Albatross, a species with bi-parental care. Duties are indeed equally shared in albatrosses, males and females being thought to provide similar amounts of parental care during incubation and brooding (Weimerskirch, 1995; Shaffer et al., 2003). Consistent with our study, prolactin levels were found to be higher in females than in males of a number of wild seabirds with bi-parental care (Emperor penguin *Aptenodytes forsteri*: Lormée et al., 1999); Masked booby *Sula dactylatra*, Red-footed booby *Sula sula*, and Red-tailed tropicbird *Phaethon aethereus*: Lormée et al., 2003; Black-browed Albatross *Thalassarche melanophrys*: Angelier et al., 2007d); Snow Petrel *Pagodroma nivea*: Angelier et al., 2009c; Manx shearwater *Puffinus puffinus*: Riou et al., 2010; but see Chastel et al., 2005: no difference between males and females in Black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*). All together, these results suggest that sex differences in baseline levels of prolactin may be rooted in fundamental sex differences regarding reproductive physiology rather than in the differential investment of partners during reproduction. Interestingly, there was no detectable age-related pattern in prolactin levels, as previously found in Wandering Albatross (Angelier et al., 2006b) and Snow petrel (Angelier et al., 2007b). Although we cannot exclude that ageing may be accompanied by a decline in prolactin effects on parental care, the lack of a decline in prolactin levels among oldest birds may suggest that their low reproductive success does not result from a deterioration of egg-care.

2.2. Higher baseline levels of corticosterone in non-breeders. Baseline corticosterone levels were higher in old non-breeding albatrosses than in old breeders. What could be the significance of this correlative result? Elevated baseline levels of corticosterone are thought to be a witness of poor body condition in birds (e.g. Williams et al., 2008; Angelier et al., 2009c) and in reptiles (reviewed in Moore and Jessop, 2003). Elevated baseline levels of corticosterone also correlate with poor nutritional condition (Kitaysky et al., 1999; Love et al., 2005), low foraging success (Kitaysky et al., 1999; Woodley et al., 2003; Angelier et al., 2007c), or lower habitat quality (e.g. Wasser et al., 1997; Wikelski and Cooke, 2006; Arlettaz et al., 2007; Johnson, 2007; Jenni-Eiermann et al., 2008). Thus, our finding that old non-breeding albatrosses had higher baseline levels of corticosterone than old breeders breeding may reflect some degree of bad condition in non-breeders. Individuals with high corticosterone baseline levels, i.e. individuals that are seemingly chronically stressed, might be

constrained not to breed because of low physiological ability, resulting in a lower fitness. Indeed, in the literature, there are frequently-found negative correlations between baseline levels of corticosterone and breeding success (Angelier *et al.*, 2007d; Angelier *et al.*, 2007a), or even survival (Romero and Wikelski, 2001; Clinchy *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2005; Goutte *et al.*, 2010), suggesting a close link between basal stress and individual fitness (‘CORT-fitness hypothesis’, Bonier *et al.*, 2009). A direct reduction of breeding success of fitness caused by experimentally increased plasma level of corticosterone has been observed in birds (Silverin, 1986; Angelier *et al.*, 2009b), reptiles (Moore *et al.*, 2005) and mammals (Sapolsky, 1985; Young *et al.*, 2006). Another interpretation of high corticosterone levels in old non-breeders compared to old breeders may be that breeders reduce their corticosterone levels during the reproduction stage. However, this would be contradictory with the growing body of evidence that plasma levels of glucocorticoids typically increase in association with breeding in birds (reviewed in Romero, 2002), reptiles (reviewed in Moore *et al.*, 2003), amphibians (Zerani and Gobbetti, 1993; Moore *et al.*, 2003), and mammals (Kenagy and Place, 2000). Following (Cam *et al.*, 1998), we suggest that non-breeding behaviour in albatrosses may be interpreted as an extreme form of breeding failure (‘constraint hypothesis’), rather than an adaptive behaviour (‘restraint hypothesis’).

3. Higher stress response in non-breeders. Our finding that the endocrine stress response was higher in non-breeders than in breeders in both sexes is consistent with previous studies of the stress response among a wide range of taxa (wild birds: Bears *et al.*, 2003; wild reptiles: Jessop, 2001; Woodley and Moore, 2002; rodents: Douglas *et al.*, 2003), and emphasize the key role of reproduction in shaping the magnitude of endocrine stress response. This is also consistent with experimental studies: for example, ovariectomized lizards had a greater magnitude of adrenocortical response to capture stress than control females (Grassman and Crews, 1989). Why do breeders typically exhibit a lowered stress response compared to non-breeders? Given that short-term increase of corticosterone levels triggers multiple endocrine and behavioural responses that enhance immediate survival (Romero, 2004) by stimulating foraging behaviour (Wingfield, 2003) and gluconeogenesis (Sapolsky *et al.*, 2000), but interact with reproduction by inhibiting mating (Wingfield *et al.*, 2003) and parental care behaviour (Wingfield *et al.*, 1995; Kitaysky *et al.*, 2001; Wingfield, 2003), it could be hypothesized that breeding albatrosses reduce the magnitude of stress response to enhance breeding success, as previously suggested in a number of bird studies (Ricklefs *et al.*, 2002; Lendvai *et al.*, 2007; Angelier *et al.*, 2009a; Bokony *et al.*, 2009). However, an alternative interpretation comes from a closer examination of our data. Contrary to most available studies of the stress response, in which the age of the individuals is unknown, we were able to distinguish young, middle-aged and adult birds. Despite recognition of the fundamental importance of age in shaping the patterns of reproductive performance in wild populations (Clutton-Brock, 1988), study generally do not consider age as a crucial parameter when investigating the links between reproduction and stress response. The following section discusses our finding that the

examination of stress response leads to a different interpretation of the data when controlling for age of the individuals, and highlights that the magnitude of the stress response is driven by the interaction of age with breeding status.

4. Age differentially affects the stress response among breeders and non-breeders. We found a ‘bell shaped’ age-related pattern in breeding birds: in the face of acute stress, young and old males exhibited lowered endocrine and cardiac responses than to middle-aged males. Conversely, there was no effect of age in non-breeders. Our finding that stress response was affected by age class in breeders but not in non-breeders is consistent with the view that the effects of age in physiological traits would be sharper in a constraining context (Arking, 2006). However, the interpretation of the ‘bell-shaped’ pattern of stress response in relation to age in breeders in albatrosses is challenging. Why do old breeders respond less well than middle-aged breeders? Our finding that old males exhibited low endocrine and cardiac responses is consistent with results in humans and laboratory rodents (Fleg et al., 1995; Otte *et al.*, 2005; Zoeller Jr, 2008; Keenan et al., 2009). Males are known to exhibit a deterioration of cardiac and endocrine stress response, as a result of senescence. We suggest that the decline of the stress response in old albatrosses may mirror a lower responsiveness to stressors, and may be ascribed to physiological deterioration of the soma (i.e. senescence), rather than to an adaptive strategy, but further work is required to fully elucidate the nature of this age-related decline. Why do young breeders respond less well than middle-aged breeders? Our finding that young, poorly experienced breeders are less responsive to a stressor than the middle-aged birds is quite surprising. All young breeders studied were first time breeders, i.e. birds with no previously recorded breeding attempt. Although further work is needed to clarify this reduction of stress response in non-experienced breeders, it could be hypothesized that such a reduction is adaptive given the potential damaging effects of glucocorticoids on growth or maturation (Kudielka et al., 2004; Wada et al., 2007).

CONCLUSIONS. In summary, our study highlights that age, sex and breeding status interact in shaping age-related patterns in natural conditions. The main findings of this study of non-breeding in Wandering Albatross were that (1) non-breeding behaviour is associated with elevated baseline of stress hormone, (2) stress response of breeders is lower than in non-breeders, dependent on age and sex (3) the expression of age-related patterns in the physiology of stress is enhanced when birds engage a breeding event. Although, our correlative results of course do not allow us to conclude whether relationships between hormones levels and breeding status prove causality, we suggest that non-breeding behaviour results from physiological constraints (‘constraint hypothesis’), rather than from an adaptive strategy (‘restraint hypothesis’).

ACKNOWLEDGEMENTS

The present research project was performed at Alfred Faure Station and was supported by the French Polar Institute (IPEV, program 109). We are grateful to André Lacroix for prolactin radioimmunoassay and to Colette Trouvé for corticosterone radioimmunoassay. We thank Hélène Maheo and Maud Berlincourt for their assistance in the field. The field study was approved by the ethics committee of IPEV.

REFERENCES

- Aebischer, N.J., Wanless, S., 1992. Relationships between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for shag *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study* 39, 43-52.
- Angelier, F., Barbraud, C., Lormée, H., Prud'homme, F., Chastel, O., 2006a. Kidnapping of chicks in emperor penguins: a hormonal by-product? *J Exp Biol* 209, 1413-1420.
- Angelier, F., Chastel, O., 2009a. Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *Gen Comp Endocrinol* 163, 142-148.
- Angelier, F., Clément-Chastel, C., Welcker, J., Gabrielsen, G.W., Chastel, O., 2009b. How does corticosterone affect parental behaviour and reproductive success? A study of prolactin in black-legged kittiwakes. *Funct Ecol* 23, 784-793.
- Angelier, F., Moe, B., Blanc, S., Chastel, O., 2009c. What Factors Drive Prolactin and Corticosterone Responses to Stress in a Long-Lived Bird Species (Snow Petrel *Pagodroma nivea*)? *Physiol Biochem Zool* 82, 590-602.
- Angelier, F., Moe, B., CLEMENT-CHASTEL, C., Bech, C., Chastel, O., 2007a. Corticosterone levels in relation to change of mate in black-legged kittiwakes. *The Condor* 109, 668-674.
- Angelier, F., Moe, B.R., Weimerskirch, H., Chastel, O., 2007b. Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *J Anim Ecol* 76, 1181-1191.
- Angelier, F., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., Chastel, O., 2006b. Effect of age, breeding experience and senescence on corticosterone and prolactin levels in a long-lived seabird: the wandering albatross. *Gen Comp Endocrinol* 149, 1-9.
- Angelier, F., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., Trouvé, C., Chastel, O., 2007c. Corticosterone and foraging behaviour in a pelagic seabird. *Physiol Biochem Zool* 80, 283-292.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., Chastel, O., 2007d. Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61, 611-621.
- Arking, R., 2006. *The Biology of ageing: observations and principles*. Oxford University Press, Oxford.
- Arlettaz, R., Patthey, P., Baltic, M., Leu, T., Schaub, M., Palme, R., Jenni-Eiermann, S., 2007. Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proc Roy Soc B* 274, 1219-1224.

- Astheimer, L.B., Buttemer, W.A., Wingfield, J.C., 1995. Seasonal and acute changes in adrenocortical responsiveness in an arctic-breeding bird. *Horm Behav* 29, 442-457.
- Bears, H., Smith, J.N.M., Wingfield, J.C., 2003. Adrenocortical sensitivity to stress in Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis oregonus*) breeding in low and high elevation habitat. *Ecoscience* 10, 127-233.
- Bokony, V., Lendvai, A.Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J.C., Chastel, O., 2009. Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? *Am Nat* 173, 589-598.
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T., Wingfield, J.C., 2009. Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends Ecol Evol* 24, 634-642.
- Brown, C.R., Brown, M.B., Raouf, S.A., Smith, L.C., Wingfield, J.C., 2005. Effects of endogenous steroid hormone levels on annual survival in cliff swallows. *Ecology* 86, 1034-1046.
- Buntin, J.D., 1996. Neural and hormonal control of parental behaviour in birds. In: Rosenblatt, J.S., Snowdon, C.T. (Eds.), Academic Press, New York, pp. 161-213.
- Buntin, J.D., Becker, G.M., Ruzycski, E., 1991. Facilitation of parental behaviour in ring doves by systemic or intracranial injections of prolactin. *Horm Behav* 25, 424-444.
- Cam, E., Hines, J.E., Monnat, J.Y., Nichols, J.D., Danchin, E., 1998. Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology* 79, 2917-2930.
- Cano, P., Cardinali, D.P., Spinedi, E., Esquifino, A.I., 2008. Effect of ageing on 24-hour pattern of stress hormones and leptin in rats. *Life Sciences* 83, 142-148.
- Chastel, O., Lacroix, A., Weimerskirch, H., Gabrielsen, G.W., 2005. Modulation of prolactin but not corticosterone responses to stress in relation to parental effort in a long-lived bird. *Horm Behav* 47, 459-466.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., Jouventin, P., 1993. High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94, 278-285.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., Jouventin, P., 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk* 112, 964-972.
- Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R., Wingfield, J.C., SMITH, J.N.M., 2004. Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proc Roy Soc B* 271, 2473-2479.
- Clutton-Brock, T.H., 1988. Reproductive success. University of Chicago Press Chicago.
- Coulson, J.C., 1984. The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126, 525-543.
- Douglas, A.J., Brunton, P.J., Bosch, O.J., Russell, J.A., Neumann, I.D., 2003. Neuroendocrine responses to stress in mice: hyporesponsiveness in pregnancy and parturition. *Endocrinol* 144, 5268-5276.
- Drent, R.H., Daan, S., 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225-252.
- Fleg, J.L., O'Connor, F., Gerstenblith, G., Becker, L.C., Clulow, J., Schulman, S.P., Lakatta, E.G., 1995. Impact of age on the cardiovascular response to dynamic upright exercise in healthy men and women. *J Appl Physiol* 78, 890-900.

- Gauthier, G., Milot, E., Weimerskirch, H., 2010. Small-scale dispersal and survival in a long-lived seabird, the wandering albatross. *J Anim Ecol*, Published Online 22 March 2010.
- Goutte, A., Angelier, F., Welcker, J., Moe, B., Clément-Chastel, C., Gabrielsen, G.W., Bech, C., Chastel, O., 2010. Long-term survival effect of corticosterone manipulation in Black-legged kittiwakes. *Gen Comp Endocrinol*, Published Online 23 March 2010.
- Grassman, M., Crews, D., 1989. Ovarian and adrenal function in the parthenogenetic whiptail lizard *Cnemidophorus uniparens* in the field and laboratory. *Gen Comp Endocrinol* 76, 444-450.
- Harris, M.P., Wanless, S., 1996. Differential responses of Guillemot *Uria aalge* and Shag *Phalacrocorax aristotelis* to a late winter wreck. *Bird Study* 43, 220-230.
- Hatch, S.A., Roberts, B.D., Fadely, B.S., 1993. Adult survival of black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony. *Ibis* 135, 247-254.
- Heidinger, B.J., Nisbet, I.C.T., Ketterson, E.D., 2006. Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proc Roy Soc B* 273, 2227-2231.
- Inchausti, P., Weimerskirch, H., 2002. Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *J Anim Ecol* 71, 765-770.
- Jenni-Eiermann, S., Glaus, E., Grüebler, M., Schwabl, H., Jenni, L., 2008. Glucocorticoid response to food availability in breeding barn swallows (*Hirundo rustica*). *Gen Comp Endocrinol* 155, 558-565.
- Jessop, T.S., 2001. Modulation of the adrenocortical stress response in marine turtles (Cheloniidae): evidence for a hormonal tactic maximizing maternal reproductive investment. *J Zool* 254, 57-65.
- Johnson, M.D., 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor* 109, 489-504.
- Jouventin, P., Lequette, B., DOBSON, F.S., 1999. Age-related mate choice in the wandering albatross. *Anim Behav* 57, 1099-1106.
- Keenan, D.M., Roelfsema, F., Carroll, B.J., Iranmanesh, A., Veldhuis, J.D., 2009. Sex defines the age dependence of endogenous ACTH-cortisol dose responsiveness. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 297, R515-R523.
- Kenagy, G.J., Place, N.J., 2000. Seasonal changes in plasma glucocorticosteroids of free-living female yellow-pine chipmunks: effects of reproduction and capture and handling. *Gen Comp Endocrinol* 117, 189-199.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Piatt, J.F., 1999. Dynamics of food availability, body condition and Physiol stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Funct Ecol* 13, 577-584.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Piatt, J.F., 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behav Ecology* 12, 619-625.
- Kudielka, B.M., Buske-Kirschbaum, A., Hellhammer, D.H., Kirschbaum, C., 2004. HPA axis responses to laboratory psychosocial stress in healthy elderly adults, younger adults, and children: impact of age and gender. *Psychoneuroendocrinol* 29, 83-98.
- Kudielka, B.M., Kirschbaum, C., 2005. Sex differences in HPA axis responses to stress: a review. *Biol Psychology* 69, 113-132.

- Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouvé, C., Besson, D., Chastel, O., Weimerskirch, H., 2010. Patterns of ageing in the long-lived wandering albatross. *Proc Nat Acad Sci* 107, 6370-6375.
- Lendvai, Á.Z., Giraudeau, M., Chastel, O., 2007. Reproduction and modulation of the stress response: an Exp test in the house sparrow. *Proc Roy Soc B* 274, 391-397.
- Lormée, H., Jouventin, P., Chastel, O., Mauget, R., 1999. Endocrine Correlates of Parental Care in an Antarctic Winter Breeding Seabird, the Emperor Penguin, *Aptenodytes forsteri*. *Horm Behav* 35, 9-17.
- Lormée, H., Jouventin, P., Trouve, C., Chastel, O., 2003. Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* 145, 212-219.
- Love, O.P., Chin, E.H., Wynne-Edwards, K.E., Williams, T.D., 2005. Stress hormones: a link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. *Am Nat* 166, 751-766.
- McArdle, W.D., Katch, F.I., Katch, V.L., 2000. *Essentials of exercise physiology*. Lippincott, Williams & Wilkins, London.
- McNamara, J.M., Buchanan, K.L., 2005. Stress, resource allocation, and mortality. *Behav Ecol* 16, 1008-1017.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., 1996. State-dependent life histories. *Nature* 380, 215-221.
- Mills, J.A., 1989. Red billed gull. In: Newton, I. (Ed.), *Lifetime reproduction in birds* Academic Press, London, UK, pp. 387-404.
- Moore, I.T., Greene, M.J., Lerner, D.T., Asher, C.E., Krohmer, R.W., Hess, D.L., Whittier, J., Mason, R.T., 2005. Physiol evidence for reproductive suppression in the introduced population of brown tree snakes (*Boiga irregularis*) on Guam. *Biol Conserv* 121, 91-98.
- Moore, I.T., Jessop, T.S., 2003. Stress, reproduction, and adrenocortical modulation in amphibians and reptiles. *Horm Behav* 43, 39-47.
- Nephew, B.C., Kahn, S.A., Michael Romero, L., 2003. Heart rate and behaviour are regulated independently of corticosterone following diverse acute stressors. *Gen Comp Endocrinol* 133, 173-180.
- Otte, C., Hart, S., Neylan, T.C., Marmar, C.R., Yaffe, K., Mohr, D.C., 2005. A meta-analysis of cortisol response to challenge in human ageing: importance of gender. *Psychoneuroendocrinol* 30, 80-91.
- Ricklefs, R.E., Wikelski, M., 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol Evol* 17, 462-468.
- Riou, S., Chastel, O., Lacroix, A., Hamer, K.C., 2010. Stress and parental care: Prolactin responses to acute stress throughout the breeding cycle in a long-lived bird. *Gen Comp Endocrinol*, Published Online 21 March 2010.
- Roff, D.A., 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman and Hall, New-York, USA.
- Romero, L.M., 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *Gen Comp Endocrinol* 128, 1-24.
- Romero, L.M., 2004. Physiol stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol* 19, 249-255.

- Romero, L.M., Butler, L.K., 2007. Endocrinology of stress. *Int J Comp Psychol* 20, 89-95.
- Romero, L.M., Reed, J.M., 2005. Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comp Biochem Physiol A*, 140, 73-79.
- Romero, L.M., Wikelski, M., 2001. Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Nino events. *Proc Nat Acad Sci* 98, 7366-7370.
- Sapolsky, R.M., 1985. Stress-induced suppression of testicular function in the wild baboon: role of glucocorticoids. *Endocrinol* 116, 2273-2278.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U., 2000. How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions 1. *Endocrine Rev* 21, 55-89.
- Schoech, S.J., Mumme, R.L., Wingfield, J.C., 1997. Corticosterone, reproductive status, and body mass in a cooperative breeder, the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Physiol Zool* 70, 68-73.
- Scott, D.K., 1988. Breeding success in Bewick's swans. In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), *Reproductive success* The University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 220-236.
- Shaffer, S.A., Costa, D.P., Weimerskirch, H., 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Funct Ecol* 17, 66-74.
- Silverin, B., 1986. Corticosterone-binding proteins and Behav effects of high plasma levels of corticosterone during the breeding period in the pied flycatcher. *Gen Comp Endocrinol* 64, 67-74.
- Stearns, S.C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford.
- Vleck, C.M., 1998. Hormonal control of incubation/brooding behaviour: lessons from Wild birds. *Proc WSPA 10th Europ Poultry Conf*, Israel, 163-169.
- Wada, H., Hahn, T.P., Breuner, C.W., 2007. Development of stress reactivity in white-crowned sparrow nestlings: total corticosterone response increases with age, while free corticosterone response remains low. *Gen Comp Endocrinol* 150, 405-413.
- Wang, Q., Buntin, J.D., 1999. The role of stimuli from young, previous breeding experience, and prolactin in regulating parental behaviour in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Horm Behav* 35, 241-253.
- Wasser, S.K., Bevis, K., King, G., Hanson, E., 1997. Noninvasive Physiol measures of disturbance in the northern spotted owl. *Conserv Biol* 11, 1019-1022.
- Weimerskirch, H., 1995. Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia* 102, 37-43.
- Weimerskirch, H., 1999. The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels. *Proc Intern Ornithological Congress* 22, 1178-1189.
- Weimerskirch, H., Brothers, N., Jouventin, P., 1997. Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biol Conserv* 79, 257-270.
- Weimerskirch, H., Lallemand, J., Martin, J., 2005. Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Ecology* 74, 285-291.

- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., Jouventin, P., 1993. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk* 110, 325-342.
- Weimerskirch, H., Shaffer, S.A., Mabile, G., Martin, J., Boutard, O., Rouanet, J.L., 2002. Heart rate and energy expenditure of incubating wandering albatrosses: basal levels, natural variation, and the effects of human disturbance. *J Exp Biol* 205, 475-483.
- Wikelski, M., Cooke, S.J., 2006. Conservation physiology. *Trends Ecol Evol* 21, 38-46.
- Williams, C.T., Kitaysky, A.S., Kettle, A.B., Buck, C.L., 2008. Corticosterone levels of tufted puffins vary with breeding stage, body condition index, and reproductive performance. *Gen Comp Endocrinol* 158, 29-35.
- Wingfield, J.C., 2003. Control of behavioural strategies for capricious environments. *Anim Behav* 66, 807-816.
- Wingfield, J.C., O'REILLY, K.M., Astheimer, L.B., 1995. Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in arctic birds: a possible ecological basis. *Integrative and Comp Biol* 35, 285-294.
- Wingfield, J.C., Sapolsky, R.M., 2003. Reproduction and Resistance to Stress: When and How. *J Neuroendocrinol* 15, 711-724.
- Wingfield, J.C., Vleck, C.M., Moore, M.C., 1992. Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *J Exp Zool* 264, 419-428.
- Woodley, S.K., Moore, M.C., 2002. Plasma corticosterone response to an acute stressor varies according to reproductive condition in female tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Gen Comp Endocrinol* 128, 143-148.
- Woodley, S.K., Painter, D.L., Moore, M.C., Wikelski, M., Michael Romero, L., 2003. Effect of tidal cycle and food intake on the baseline plasma corticosterone rhythm in intertidally foraging marine iguanas. *Gen Comp Endocrinol* 132, 216-222.
- Wooler, R.D., Bradley, J.S., Skira, I.J., Serventy, D.L., 1989. Short-tailed shearwater. In: Newton, I. (Ed.), *Lifetime reproduction in birds* Academic Press, London, UK, pp. 405-417.
- Young, A.J., Carlson, A.A., Monfort, S.L., Russell, A.F., Bennett, N.C., Clutton-Brock, T., 2006. Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. *Proc Nat Acad Sci* 103, 12005-12010.
- Zerani, M., Gobbetti, A., 1993. Corticosterone during the annual reproductive cycle and in sexual behaviour in the crested newt, *Triturus carnifex*. *Horm Behav* 27, 29-37.
- Zoeller Jr, R.F., 2008. . Gender differences in cardiorespiratory fitness with advancing age: is the age-associated decline in VO₂max more rapid in men and do older men and women respond differently to exercise? *Am J Lifestyle Med* 2, 492-499.

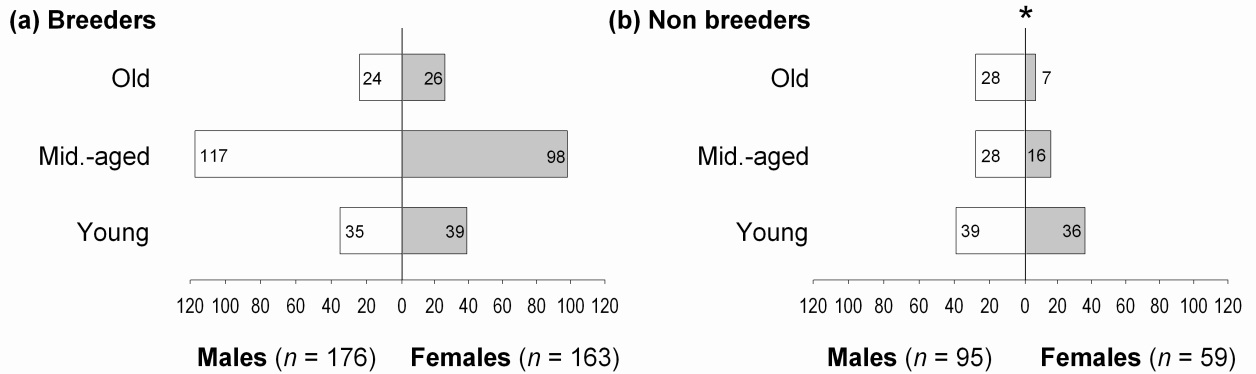


Figure 1. How is non-breeding behaviour distributed in the Wandering Albatross population? Age pyramid in (a) breeding and (b) non-breeding birds. Numerical values are numbers of observed birds during breeding season 2008 in Pointe Basse colony at Crozet Islands. The star (*) denotes that the age distribution of non-breeders significantly differs between males and females ($p < 0.05$). Most of old non-breeders were males. Age classes: young, 8-12 years old; middle-aged birds: 13-29 y.o.; old: ≥ 30 y.o.



Figure 2. Effect of breeding status on baseline hormone levels in albatrosses. (a) Baseline level of PROL (prolactin, the parental hormone). (b) Baseline level of CORT (corticosterone, the avian stress hormone). * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (linear models).

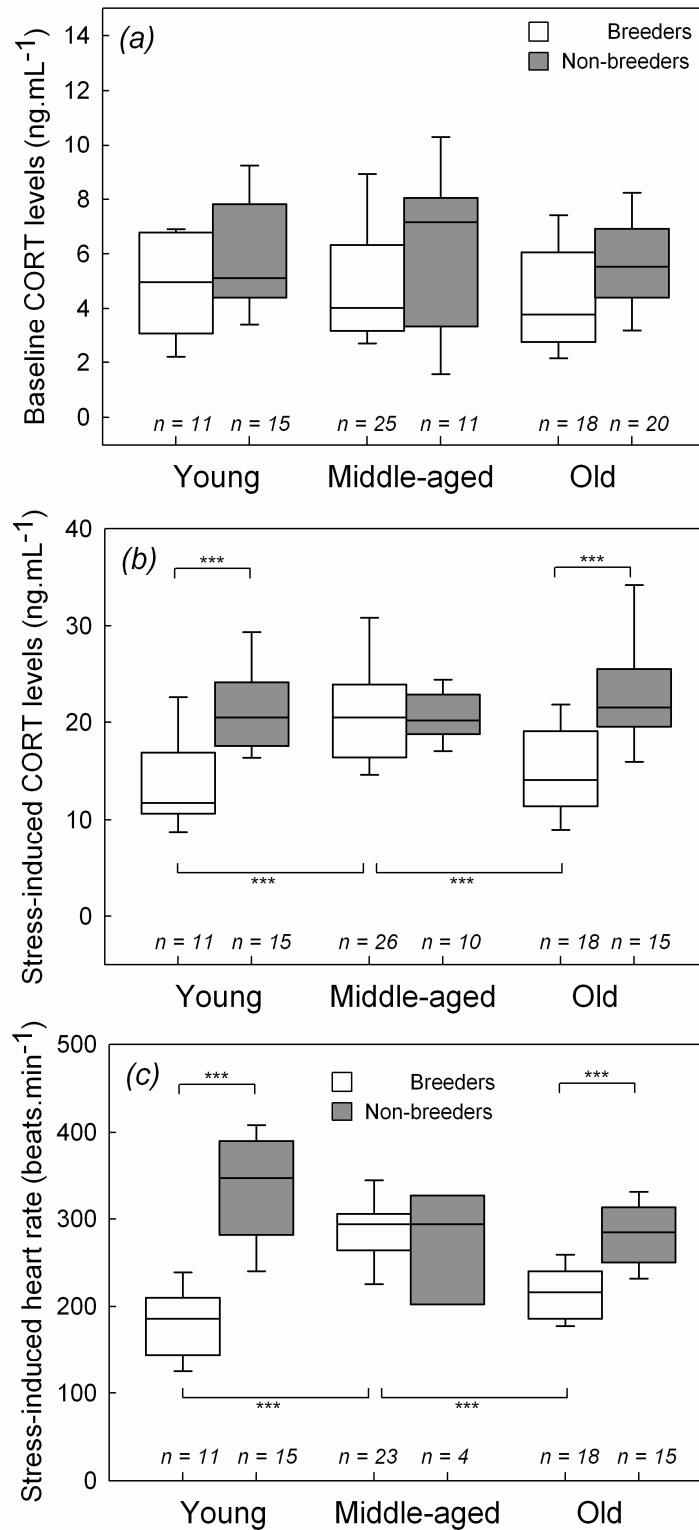


Figure 3. The interplay between age and breeding status drives the response to acute stress in male albatrosses. (a) Baseline levels of CORT (corticosterone, the avian stress hormone). (b) Stress-induced CORT level. (c) Stress-induced heart rate. Age classes: young, 8-12 years old; middle-aged birds: 13-29 y.o.; old: ≥ 30 y.o. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (linear models).

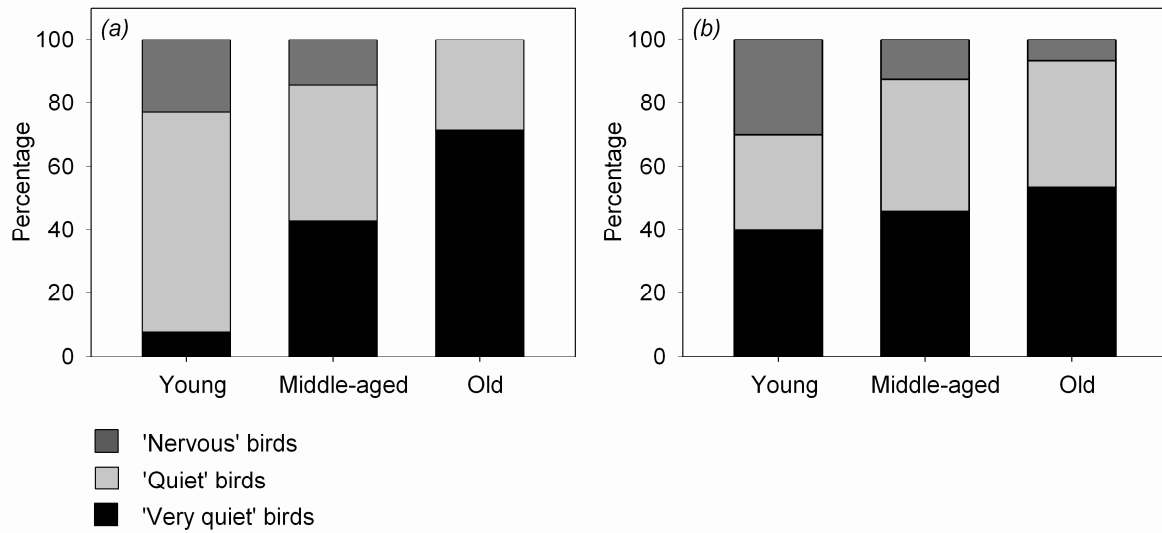


Figure 4. Behavioural response to acute stress in breeding and non-breeding male albatrosses. Left panel: non-breeders ($n = 27$; significant effect of age-class; Fisher's exact test, $p = 0.047$) Right panel: breeders ($n = 49$; no effect of age class; Fisher's exact test for count data: $p = 0.66$).

Table 1. Effects of *breeding status* (breeders vs. non-breeders), *age* and interaction factor *age x breeding status* on baseline hormones levels and stress response in Wandering albatrosses.

Source	MALES			FEMALES		
	d.f.	F	p	d.f.	F	p
Baseline CORT levels (100 males, 28 females)						
breeding status	1,92	6,17	0,015*	1,24	9,71	0,0047**
date (Julian day)	1,92	2,16	0,145	1,24	0,03	0,868
time of day	1,92	0,03	0,867	1,24	0,21	0,657
age	2,92	0,59	0,556	-	-	-
breeding status x age	2,92	0,05	0,956	-	-	-
Baseline PROL levels (103 males, 30 females)						
breeding status	1,95	826,44	<0,001***	1,26	297,78	<0,001***
date (Julian day)	1,95	40,50	0,047*	1,26	1,19	0,285
time of day	1,95	0,41	0,536	1,26	1,18	0,288
Age	2,95	1,06	0,350	-	-	-
breeding status x age	2,95	0,33	0,722	-	-	-
Stress-induced CORT levels (94 males, 29 females)						
breeding status	1,86	16,24	<0,001***	1,25	4,78	0,038*
date (Julian day)	1,86	1,59	0,211	1,25	0,37	0,547
time of day	1,86	0,58	0,450	1,25	1,23	0,278
Age	2,86	6,63	0,002**	-	-	-
breeding status x age	2,86	6,35	0,003**	-	-	-
Stress-induced HR (86 males, 25 females)						
breeding status	1,78	35,97	<0,001***	1,21	7,95	0,010*
date (Julian day)	1,78	0,08	0,778	1,21	0,01	0,921
time of day	1,78	3,37	0,074	1,21	2,92	0,102
age	2,78	15,98	<0,001***	-	-	-
breeding status x age	2,78	15,19	<0,001***	-	-	-

'age' refers to age class (young birds: 8-12 years old; middle-aged birds: 13-29 y.o. birds; old birds: ≥ 30 y.o.). We could not test the effects of age class in females because all the non-breeding females were young females (3-12 years old) in the study population. *df*, degree of freedom. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (GLM, normal error distribution, identity link function).

Table 2. Effect of breeding status on baseline hormones levels and stress response in Wandering albatrosses

Variable	Young non-breeders (NB) vs. young breeders (B)			Middle-aged non-breeders (NB) vs. breeders (B)			Old non-breeders (NB) vs. old breeders (B)								
	effect	n	d.f.	F	p	effect	n	d.f.	F	p	effect	n	d.f.	F	p
Baseline PROL levels	NB < B	28	126	355.61	<0.001***	NB < B	37	135	469.55	<0.001***	NB < B	38	136	295.65	<0.001***
Baseline CORT levels	no	26	124	1.06	0.313	no	36	134	1.81	0.187	no	38	136	4.42	0.043
Stress-induced CORT	NB > B	25	123	16.28	0.001**	no	36	134	0.08	0.782	NB > B	33	133	21.57	<0.001***
Stress-induced HR	NB > B	26	124	54.68	<0.001***	no	27	125	0.34	0.567	NB > B	33	133	27.26	<0.001***

Young: 8-12 y.o.; middle-aged: 13-29 y.o.; old: ≥ 30 y.o.; NB, non breeders; B, breeders; n, sample size; d.f. degree of freedom; F: Fisher's statistic (GLM); p: p*value; **p<0.01; ***p<0.001.

Table 3. Effect of age on baseline hormones levels and stress response in breeding Wandering albatrosses

Variable	Young (Y) vs. middle-aged (M) breeders			Young (Y) vs. old (O) breeders			Middle-aged (M) vs. old (O) breeders								
	effect	n	d.f.	F	p	effect	n	d.f.	F	p	effect	n	d.f.	F	p
Baseline PROL levels	no	38	136	0.01717	0.8965	no	29	127	0.242	0.6267	no	45	143	0.2031	0.6545
Baseline CORT levels	no	37	135	0.4026	0.8421	no	29	127	0.3353	0.3421	no	44	142	1.374	0.2477
Stress-induced CORT	Y < M	37	135	13.57	<0.001***	no	29	127	0.1137	0.7386	M > O	44	142	16.444	<0.001***
Stress-induced HR	Y < M	34	132	46.84	<0.001***	Y > O	26	124	8.079	0.009**	M > O	38	136	29.38	<0.001***

Y, Young: 8-12 y.o.; M, middle-aged: 13-29 y.o.; O, old: ≥ 30 y.o.; n, sample size; d.f. degree of freedom; F: Fisher's statistic (GLM); p: p*value; **p<0.01; ***p<0.001.

Table 4. Effect of age on baseline hormones levels and stress response in non-breeding Wandering albatrosses.

Variable	Young (Y) vs. middle-aged (M) non-breeders			Young (Y) vs. old (O) non-breeders			Middle-aged (M) vs. old (O) non-breeders								
	effect	n	d.f.	F	p	effect	n	d.f.	F	p	effect	n	d.f.	F	p
Baseline PROL levels	no	27	125	2.927	0.0951	Y > O	37	135	6.234	0.01739*	no	30	128	0.1573	0.6946
Baseline CORT levels	no	26	124	0.8353	0.775	No	35	133	0.1105	0.7417	no	31	129	0.3459	0.561
Stress-induced CORT	no	24	122	0.2	0.6591	No	29	127	0.4023	0.7242	no	25	123	1.437	0.2429
Stress-induced HR	no	19	117	2.827	0.1110	Y > O	33	131	9.251	0.004758**	no	22	120	0.05824	0.8118

Y, Young: 8-12 y.o.; M, middle-aged: 13-29 y.o.; O, old: ≥ 30 y.o.; n, sample size; d.f. degree of freedom; F: Fisher's statistic (GLM); p: p*value; *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001.

IV.3.4. Discussion des résultats de cette étude [ARTICLE C]

IV.3.4.1. Des taux basaux d'hormone de stress plus élevés chez les vieux mâles non-reproducteurs que chez les vieux mâles reproducteurs.

Dans cet article, nous avons mis en évidence que les taux basaux de corticostérone sont plus élevés chez les albatros non reproducteurs que chez les albatros reproducteurs, et cela de manière plus accentuée chez les vieux mâles non-reproducteurs. Comment interpréter ce résultat ? Chez les vertébrés, les taux basaux élevés de corticostérone sont un signe de mauvaise condition corporelle et/ou nutritionnelle (Moore & Jessop 2003; Williams et al. 2008), de mauvaise performance de recherche alimentaire (Kitaysky et al. 1999; Woodley et al. 2003; Angelier et al. 2007c) ou de population en mauvaise situation (Arlettaz et al. 2007; Wasser et al. 1997; Wikelski & Cooke 2006). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que les taux élevés de corticostérone des individus non reproducteurs témoignent d'un mauvais état physiologique, qui les contraindrait à ne pas se reproduire, bien que notre étude corrélative ne nous permette pas d'éliminer formellement des hypothèses adaptatives, ou l'hypothèse selon laquelle c'est le statut reproducteur qui détermine les niveaux basaux de corticostérone (et non pas l'inverse).

De nombreuses études établissent un lien entre la valeur sélective et le taux basal de corticostérone ['CORT-fitness hypothesis', Bonier et al. 2009 : des taux élevés sont souvent corrélés avec une faible survie (Romero & Wikelski 2001; Clinchy et al. 2004; Angelier et al. 2010) ou un faible succès reproducteur (Angelier et al. 2007a; Angelier et al. 2007d)]. Expérimentalement, l'injection de corticostérone induit une baisse directe du succès reproducteur chez certains oiseaux (Silverin 1986), reptiles (Moore et al. 2005) ou mammifères (Sapolsky 1985; Young et al. 2006). Il est donc plausible que le niveau basal de corticostérone soit un pivot important dans la décision de non-reproduction chez les individus, contraints de ne pas se reproduire par une mauvaise condition corporelle.

IV.3.4.2. Réponse au stress plus élevée chez les vieux mâles non-reproducteurs que chez les vieux mâles reproducteurs.

Nous avons découvert que les vieux albatros mâles qui ne se reproduisent pas ont une réponse au stress de manipulation bien plus élevée que les vieux mâles qui se reproduisent, tant au niveau hormonal (taux de corticostérone 10 minutes après la capture) qu'au niveau cardiaque (pouls

une minute après la capture). Ce résultat est cohérent avec de nombreuses études qui démontrent que les individus non reproducteurs ont une réponse au stress typiquement plus élevée que les reproducteurs (oiseaux : Bears et al. 2003; Chastel et al. 2005 (prolactine); lézards : Woodley & Moore 2002; tortues : Jessop 2001; souris : Douglas et al. 2003). Il est souvent admis, bien que non vérifié expérimentalement, que les individus baissent leur niveau de stress au moment de la reproduction afin de favoriser l'allocation de l'énergie vers la reproduction (Ricklefs & Wikelski 2002; Bokony et al. 2009; Angelier & Chastel 2009). En effet, une forte réponse au stress inhibe l'accouplement (Wingfield & Sapolsky 2003) et les soins parentaux (Wingfield et al. 1995; Kitaysky et al. 2001; Wingfield 2003), via une baisse des taux de prolactine (Angelier et al. 2009b). La nouveauté de notre étude sur la réponse au stress des individus non reproducteurs par rapport aux individus reproducteurs est qu'elle la première à prendre en considération le paramètre âge. En effet, lorsqu'on examine les données classe d'âge par classe d'âge, on s'aperçoit que la forte réponse au stress des non reproducteurs est essentiellement liée aux vieux individus (tandis que les adultes reproducteurs et non reproducteurs ont des taux globalement similaires). **Il est donc possible que l'âge intervienne comme un facteur modulateur de la baisse adaptative de la réponse au stress des individus lors de l'entrée dans un évènement reproducteur.** Toutefois, en raison de leur nature corrélative, il est toutefois difficile d'interpréter nos résultats en termes d'adaptation ou de sénescence physiologique.

IV.3.4.3. Les effets de l'âge sur la réponse hormonale et cardiaque face au stress aigu ne s'expriment que chez les mâles reproducteurs

Un des résultats principaux de cette thèse est que les patrons de variations de la réponse au stress avec l'âge s'expriment chez les mâles *reproducteurs* mais pas chez les mâles *non reproducteurs* (ARTICLE C, Fig. 3). Autrement dit, l'effet de l'âge sur cet aspect de la physiologie ne s'exprime que lors de cet évènement énergétiquement contraignant qu'est la reproduction. Parallèlement, et conformément à nos prédictions initiales issues des observations chez les humains et les animaux de laboratoire, l'effet de l'âge n'est pas forcément visible à l'état 'basal' (par exemple, nous n'observons pas de déclin du taux de corticostérone), mais il s'exprime lorsque l'individu doit *répondre* à certaines contraintes énergétiques, comme dans la réponse au stress (déclin du taux de corticostérone 10 minutes après la capture). Nous allons à présent examiner les relations entre l'âge des individus et un autre contexte énergétiquement coûteux pour l'individu, celui de la réponse immunitaire.

IV.4. Age et réponse immunitaire

IV.4.1. Contexte et problématique

Parmi les grandes hypothèses sur les facteurs proximaux de la sénescence humaine et animale figure celle de l'immunosénescence (voir section I.4.1.), qui stipule que la détérioration fonctionnelle des individus avec l'âge est en premier lieu le reflet du dérèglement du système immunitaire. Ce phénomène a été observé chez les humains (Malaguarnera et al. 2001b; Gomez et al. 2005; Larbi et al. 2008; Bauer 2008), les mammifères captifs (Blasco 2002; Jayashankar et al. 2003) et certains oiseaux captifs (Lozano & Lank 2003; Parmentier et al. 2004; Haussmann et al. 2005b). Depuis les travaux de Sheldon & Verhulst (1996), l'immunité est devenue l'un des champs disciplinaires majeurs en écologie (pour revue : Sadd & Schmid-Hempel 2009), malgré la place centrale de l'immunité à l'interface de l'individu et de l'environnement, et le paradigme de l'immunosénescence, extrêmement peu d'études ont tenté d'étudier les relations entre l'âge et la *réponse* immunitaire en conditions naturelles (Cichon et al. 2003; Haussmann et al. 2005b), sans doute en raison de la nécessité de re-capturer dans la nature les individus exactement 24 heures ou x jours après l'exposition à un antigène (le principe du challenge immunitaire est en effet de mesurer la réponse physiologique ou comportementale à un antigène).

L'objectif de cette section est d'étudier la réponse immunitaire chez le Pétrel des Neiges, en fonction de l'âge et du sexe des individus, afin de participer à la mise en évidence des indices potentiels d'immunosénescence chez les oiseaux marins longévifs. Durant la période d'incubation de l'œuf, le Pétrel des Neiges reste plusieurs jours sur l'œuf avant d'aller se nourrir en mer. Il est donc possible de le capturer à 24 heures d'intervalle. Nous avons mis à profit cette particularité, ainsi que la grande facilité de manipulation de cet oiseau de petite taille par rapport au Grand Albatros et du fait que la manipulation n'induit pas de comportement de fuite ou d'abandon (Angelier et al. 2007b), pour effectuer un *challenge* immunitaire chez des individus âgés de 7 à 48 ans (exposition à un antigène). Nous souhaitons tester l'hypothèse selon laquelle la réponse immunitaire en réponse à l'injection d'un antigène est différente chez les individus âgés. Nous avons utilisé la phytohémagglutinine (PHA), un antigène extrêmement classique en immunité connu pour ses propriétés pro-inflammatoires. On trouvera un historique détaillé de l'utilisation de la PHA et de son interprétation dans un contexte en écologie dans l'introduction de l'ARTICLE D.

Un second objectif de cette partie est d'étudier les liens qui unissent la réponse immunitaire et la réponse hormonale étudiée dans la partie précédente. Les études chez l'Homme

ont en effet démontré que les systèmes endocrinien et immunitaire sont fortement interdépendants durant la mise en place de la réaction inflammatoire (McEwen et al. 1997; Apanius 1998). En général, la réponse immunitaire se manifeste typiquement par une hausse du taux de corticostérone dans le plasma suite à l'exposition à l'antigène (humains : Besedovsky et al. 1975; oiseaux : Trout et al. 1988), mais les effets de l'âge sur cette interaction demeurent non explorés chez les animaux. **Nous souhaitons tester l'hypothèse selon laquelle l'âge affecte la réponse hormonale (corticostérone) à un challenge immunitaire chez un oiseau marin longévif, le Pétrel des Neiges.**

IV.4.2. Une étude chez le Pétrel des Neiges

ARTICLE D

ARTICLE D [To be submitted]

**Ageing in the wild: no effect of age on PHA-induced
immune response in the very long-lived Snow Petrel
*Pagodroma nivea***

Vincent Julien Lecomte^{1*}, Gabriele Sorci², Bruno faivre², Henri Weimerskirch¹ and Olivier Chastel¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, UPR 1934, 79360 Villiers-en-Bois, France.

Phone: +33 5 49 09 78 37. Fax: +33 5 49 09 65 26

[‡] Université de Bourgogne, UMR CNRS 5561 Biogéosciences, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: lecomte@gmail.fr

Manuscript information:

- number of text pages (present file): 17
- number of figures: 3
- number of tables: 1
- Supplementary Information: no

Running Head / Short title: *age and immune response in a long-lived bird*

Abbreviations: PHA: phytohemagglutinin; CORT, corticosterone; PROL, prolactine. y.o.: years old;

Key word: immune challenge, immune response, corticosterone, long-lived birds, ageing, PHA.

ABSTRACT

Although a major effect of ageing in humans and laboratory animal models is the modification of the immune response in old age, little is known about the effects of age on the immune function in natural conditions. One widely used immune challenge in studies of immunocompetence is the phytohemagglutinin (PHA)-induced skin swelling test. A subcutaneous injection of PHA induces an immune response that involves both innate and cellular immunity. An index of the individual's immune reaction is given by the resulting skin swelling at the site of injection, which is generally measured after 24 h. We studied the PHA-induced immune response in the very long-lived Snow Petrel *Pagodroma nivea* ($n = 75$, 7-46 years old), during the incubation period. We measured the skin swelling and the variation in baseline stress hormone (corticosterone) levels 24 h after the exposure to the antigen (PHA). All birds responded to the PHA immune challenge by showing a strong increase in wing web thickness, as well as a significant increase in baseline stress hormone levels. Consistent with the view that long-lived birds should maintain a high degree of physical fitness until old age, and contrary to recent findings on immune response in short-lived birds, we could not detect any effect of age on immune and corticosterone responses. There was no relation between skin swelling, corticosterone baseline levels, corticosterone increase, time of day, sampling date, hatching date, probability of failure, age, sex, body mass, body size, body condition, or prolactin levels. This suggests that the immune response is very variable in Snow Petrel, independent of their sex, body mass or body condition. Together with results from other studies showing that immune response decreases with age in short-lived birds, these results provide support for the disposable soma theory: species with different lifespans are expected to differ in their optimal investment into somatic maintenance.

INTRODUCTION

Senescence, which reflects the age-specific decrease in survival and fecundity at old age (reviewed in Partridge 2001; Bronikowski & Promislow 2005), has been widely discussed by theoreticians and evolutionary biologists (Williams 1957; Kirkwood & Holliday 1979; Kirkwood & Austad 2000; Forslund & Pärt 1995; McNamara et al. 2009). Despite continued interest in the ultimate factors shaping the evolution of ageing, little is known about the proximal mechanisms underpinning senescence in wild animals.

The study of immunocompetence, i.e. the ability of an individual to prevent, control and clear infections and associated trade-offs has become, in recent years, a predominant field in ecology and gerontology. Decreasing immune function with age, which has been referred to as immunosenescence,

has been detected in humans (Larbi et al. 2008), laboratory animal models (Blasco 2002; Jayashankar et al. 2003) and captive birds (Lozano & Lank 2003; Parmentier et al. 2004; Haussmann et al. 2005). Although immunosenescence is thought to be a major proximal factor of senescence, the relevance of the results in controlled conditions for natural populations remains unclear.

PHA-induced immune response is a widely used immune challenge, yet more details on the underlying physiological mechanisms and potential costs are needed (Biard et al. 2009; Vinkler et al. 2010). A subcutaneous injection of PHA causes T cells to proliferate, which induces erythema, induration, cellular infiltration of heterophil, basophil, eosinophil, macrophage and thrombocyte in the dermis, and perivascular infiltration of T-lymphocytes at the site of injection (Parmentier et al. 1998; Martin et al. 2006). Wing web swelling after PHA injection has indeed been found to reflect the local inflammatory response (Martin et al. 2006; Tella et al. 2008), as well as the activation of the T-cell-mediated immune system (Tella et al. 2008). The PHA-induced immune challenge therefore reflects the combined responses of both innate and adaptive components of the immune system (Martin et al. 2006; Tella et al. 2008), and mirrors the individual general proinflammatory potential (Vinkler et al. 2010).

Although there is a recent debate the use of the PHA test and its interpretation in terms of immunocompetence (Kennedy & Nager 2006; Owen & Clayton 2007; Biard et al. 2009), the PHA skin test has been widely used to assess correlation between immunity and body condition (Alonso-Alvarez & Tella 2001), brood size (Sorci et al. 1997), feeding rate (Moreno et al. 1999), energy expenditure (Martin et al. 2003), sexual ornaments (Velando et al. 2001), and even survival (Ardia et al. 2003). However, very little is known about the age-related patterns in the PHA response.

Although immune function usually declines with age in humans and captive animals, only a few studies have documented immunosenescence in wild animals. In collared flycatchers (*Ficedula albicollis*), immune response to exogenous red blood cells decreases over three age classes (Cichon et al. 2003). More recently, the phytohemagglutinin (PHA)-induced immune response was also found to decline linearly with age in the free-living tree swallow *Tachycineta bicolor* and in the free-living Leach's storm-petrel *Oceanodroma leucorhoa* (Haussmann et al. 2005).

The aim of this study is to test whether the PHA-induced immune response declines in with age in a very long-lived bird, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. Therefore we captured 75 birds aged from 7 to 46 years old during the incubation stage, and measured the variation in wing web skin thickness 24 h after the exposure to PHA.

We also measured the effect of PHA-induced immune challenge on the baseline levels of corticosterone (CORT, the primary avian stress hormone) and prolactin (PROL, the parental hormone). The endocrine and immune systems interact to maintain physiological homeostasis during

inflammation (McEwen et al. 1997). Thus, it is relevant to explore the relationships between immune response and hormone levels. We measured two hormones involved in the trade-offs between survival and reproduction (Bokony et al. 2009; Angelier & Chastel 2009), which have been used successfully in Snow Petrel in order to explore either age-related patterns in physiology or life history trade-offs (reproduction vs. survival, Angelier et al. 2007b; Angelier et al. 2009). Given that glucocorticoids such as corticosterone are an essential component of the endogenous immunoregulatory network, and establish a close endocrine link between immunocompetence and stress (McEwen et al. 1997; Apanius 1998), we predicted that levels of these hormones may increase in response to an immune challenge.

MATERIALS AND METHODS

Study site and birds. The study was carried out on Ile des Pétrels, Pointe Géologie Archipelago, Terre Adélie, Antarctica (66°40'S, 140°01'E). Snow Petrel (250–550g) is a very long-lived bird with low annual fecundity, high survival probability (93.4%) and high adult life expectancy (Chastel et al. 1993; Jenouvrier et al. 2005). Average adult life expectancy is about 30 years, and the maximum age recorded in the study site is 48 years old (Chastel, comm.pers.) Snow Petrel breeds in colonies on ice-free areas along the Antarctic coast, on nearby islands and up to 400km inland. Breeding pairs lay only one egg per season, with no replacement clutch in case of failure (Chastel et al. 1993; Barbraud & Weimerskirch 2001). Because the summer is short at the latitudes where they nest (Warham 1990), the breeding period is extremely compressed compared to other Procellariiformes (~92 days from egg laying until fledging). Sexual maturity is acquired at 10 years of age, on average, and birds breed annually, although a significant proportion of birds skip the breeding season (Chastel et al. 1993). They are highly faithful to their breeding place and to their mates (89.8% and 88.3% respectively, Bried et al. 2003). Birds arrive on the breeding ground in early November. The courtship and mating period typically lasts about 3 weeks. In this species, males and females provide similar amounts of parental care (Warham 1990). During the incubation period, both parents alternate incubating the single egg, and forage at sea to accumulate resources.

Blood sampling and immune challenge. Snow Petrel can be handled easily with a minimum of disturbance. They nest in accessible areas, making them an interesting model for long-term monitoring or physiological studies. We studied breeding birds ($n = 75$) during the incubation period (austral summer 2008/2009). Sex and age of birds were known from an ongoing long-term mark recapture that started in 1963 (see Chastel et al. 1993; Barbraud & Weimerskirch 2001 for detailed methodology).

Birds were captured on the nest and restrained by hand by two experimenters during 10 minutes. An initial blood sample was collected from the tarsus vein with a 1-mL heparinised syringe and a 25-gauge needle within 2 minutes of capture. Blood was centrifuged, and plasma was decanted and stored at -20°C until it was assayed. We tested the PHA-induced immune response of birds using the simplified protocol of Smits et al. (1999). One person held the bird with its left wing extended and another person swabbed the mid-patagium (wing-web) with alcohol, and used a waterproof marker to mark the measurement and injection site. Immune-challenged petrels were injected with $150\ \mu\text{L}$ of $10\ \text{mg}\cdot\text{ml}^{-1}$ sterile PHA (PHA-P, Sigma-Aldrich, Lyon, France) dissolved in PBS in the centre of right wing web (patagium) (Smits et al. 1999). Petrels of the control group ($n = 10$) were injected with $150\ \mu\text{L}$ of PBS. All individuals were injected in the morning between 09:00 a.m. and 12:00 a.m. We measured the thickness of the patagium at the injection site just before injection (thereafter $t = 0$) and 1 day \pm 35 minutes after injection (thereafter $t = 24\text{h}$), using a pressure-sensitive specimeter with an accuracy of 0.01 mm (Teclock SM-112, Milano, Italy). Each wing was measured in duplicate. The repeatability of measurements was high and significant (intra-class correlation coefficient $r = 0.98$, $p < 0.0001$), and we subsequently used mean swelling in the analysis. PHA response was determined by subtracting the preinjection measurement from the 24-hour measurement. All measurements were done by the same experimenter (V.J. Lecomte). 24 h \pm 30 minutes after the exposure to PHA, we collected a second blood sample within 2 minutes of capture, in order to compute the immune-induced CORT baseline levels.

Hormones assays. Plasma levels of CORT and PROL were determined by radioimmunoassay on frozen plasma following procedures previously described in Snow Petrel (Angelier et al. 2007). All samples were run in duplicate in one assay for both hormones. The intra-assay variations were 4.8 % (CORT $n = 4$ duplicates) and 8.1% (PROL, $n = 3$ duplicates). CORT and PROL levels are reported as $\text{ng}\cdot\text{ml}^{-1}$. As the blood samples were collected within 2 min of capture, we are confident that the initial CORT levels mirror physiological baseline levels (Chastel et al. 2005; Romero & Reed 2005). CORT response to PHA injection was determined by subtracting the preinjection measurement from the 24-hour measurement. To disentangle the effect of PHA immune challenge *per se* and the effect of handling stress, we measured the 24-hour variation in CORT levels in a control group ($n = 10$, injection of PBS).

Statistical analysis. We used least-squares regression to examine the effects of age on PHA response. We tested the influence of age on (1) initial wing web thickness, (2) PHA response (wing web thickness 24 h after exposure to the antigen), (3) baseline CORT levels, (4) PHA-induced CORT level, (5) CORT response to PHA. We controlled the effects of *date* (Julian date of sampling), *time* (time of

day), *body mass* and *sex*, as these parameters are known to influence hormone levels and immune response in a wide range of species. We included all variables in a multiple regression model. We used linear models with normal error distribution. In addition, we used a second-order Akaike's Information Criterion (AIC_c) to select the most parsimonious model (Burnham & Anderson 2002). We computed Akaike weights (w_i), which provide a measure of the relative likelihood of a given model to be the best model among all fitted models. This approach has been widely used in recent ecological studies (e.g. Berman et al. 2009). Statistical analysis were performed with R 2.8.1.

RESULTS

Contrary to birds injected with PBS (control group), birds exposed to PHA responded to the immune challenge by a significant increase in wing web thickness 24 h after injection (Paired Student's t-test, males, $n = 20$, $t = -5.10$, $p < 0.0001$; females, $n = 34$, $t = -7.71$, $p < 0.0001$; Fig.1). Moreover, birds responded to the challenge by a significant increase in baseline CORT levels (Paired Student's t-test, males, $n = 21$, $t = -4.25$, $p = 0.0004$; females, $n = 33$, $t = -4.08$, $p = 0.0003$; Fig.1 & 2). There was no increase in baseline CORT levels 24 h after the exposure to PHA in control group (injection of PBS; Fig. 1 & 2). There was no variation in the baseline PROL levels after the immune challenge in all groups (Paired Student's t-test, $p > 0.5$). As shown in Fig. 2 (intra-individual), the increase in wing web and CORT responses were high and very variables in males and females. In the following, we investigated sources of variation in immune response.

We tested the effects of time of day, Julian day, sex, body mass and age on the wing web initial thickness, variation in wing web thickness 24 h after the PHA injection, baseline CORT levels, PHA-induced CORT levels and CORT increase in response to PHA. There was no effect of time of day, body mass or age on these parameters (Table 1). We observed an effect of sex on wing web initial thickness, which was slightly higher in males than in females (due to sexual dimorphism), and a slight effect of sampling date on variation in wing web thickness (Table 1): the PHA response slightly decreased with sampling date, but this effect disappeared when considering hatching date rather than sampling date. When analyzing data using a second-order Akaike's Information Criterion (AIC_c) to select the most parsimonious model among all possible models (Burnham & Anderson 2002), the reduced model, which contained only the intercept term, was preferred over any more complex model to describe the PHA response and the CORT response, indicating that the PHA response was not linked to time of day, Julian day, sex, body mass or age of the individuals. We further investigated the effect of body size, body condition, baseline PROL levels, hatching date, nest quality (open vs. covered), and

hatching success, but found no effect of these parameters on all these parameters (all tests, $p > 0.5$). As a consequence we could not explain the high inter-individual variation of immune challenge response.

DISCUSSION

We studied the PHA-induced immune and corticosterone responses in the very long-lived Snow Petrel (7-46 years). Birds responded to the PHA immune challenge by showing a strong increase in wing web thickness 24 h after injection, as well as a significant increase in baseline stress hormone levels. As there was no detectable increase of CORT levels in control group (PBS, Fig. 1), the variation in CORT levels in the PHA group reflected the effect of immune challenge *per se* and not the confounding effect of handling stress. It was not possible to detect any effect of age on the PHA-induced immune and corticosterone responses in the long-lived Snow Petrel. The most significant result of this study is a marked increase of baseline CORT levels in response to the PHA immune challenge.

CORT response to immune challenge. Recent studies on the immune system indicate that stress hormones, immunity, and inflammation are deeply interconnected (review in McEwen et al. 1997; Padgett & Glaser 2003), and that this interaction could play a key role in human ageing (Franceschi et al. 2000b). However, little is known about the interaction of stress hormone and immune response in the wild. In this study, we show that an immune challenge induces an increase in baseline CORT levels in a wild long-lived bird, consistent with studies in humans or captive birds showing that CORT levels increase during the immune response (Besedovsky et al. 1975; Trout et al. 1988).

What could be the significance and function of an increase in CORT during the immune response? Given that mounting an immune response is energetically costly (Råberg et al. 1998; Lochmiller & Deerenberg 2000; Martin et al. 2003; Bonneaud et al. 2003), and that CORT mediates energy mobilization (Sapolsky et al. 2000), CORT could act as a mediator of energy mobilization during immune response. However, a broad literature suggests that CORT has a direct regulatory role in immune response. Glucocorticoids have generally been regarded as immunosuppressive (Cupps & Fauci 1982; McEwen et al. 1997; Apanius 1998; Sapolsky et al. 2000; Romero & Butler 2007), by inhibiting the synthesis, release, and efficacy of cytokines (immune system proteins), inhibiting antigen presentation, reducing the activation and proliferation of T cells, B cells, and macrophages, and lowering the circulating levels of lymphocytes, leading to immunosuppression (Sapolsky et al. 2000). Experimental evidence of immunosuppression by glucocorticoids has been detected in alligators *Alligator mississippiensis* (Morici et al. 1997), mallards *Anas platyrhynchos* (Fowles et al. 1993), Common eiders *Somateria mollissima* (Bourgeon & Raclot 2006), house sparrows *Passer domesticus*

(Saino et al. 2003; Martin et al. 2005; Loiseau et al. 2008) or lizards (French et al. 2007). Immunosuppression is thought to be useful for managing the energetic and nutritional costs of immune activity (Martin et al. 2003) or limiting autoimmune damage (Råberg et al. 1998; Sapolsky et al. 2000), given the negative consequences of an enhanced inflammatory response (Sternberg et al. 1989).

Although further investigations are of course required to fully elucidate the nature of CORT increase during the immune response in Snow Petrel, we may hypothesize that CORT may down-regulate inflammatory response (Sapolsky et al. 2000). Immunosuppression is thought to be useful for managing the energetic and nutritional costs of immune activity (Martin et al. 2003) or limiting autoimmune damage (Råberg et al. 1998; Sapolsky et al. 2000).

However, contrary to the long-stand idea that stress suppresses immunity, enhancement of immune functions by glucocorticoids has also been reported (Dhabhar & McEwen 1999; Dhabhar 2002). The effects of CORT on immune function may depend on the type of immune activity measured, time exposure and dose of CORT. (Dhabhar & McEwen 1997; Dhabhar & McEwen 1999; Sapolsky et al. 2000). Specifically, over the short term, cutaneous immune function (e.g. skin swelling) tends to be stimulated by small increase of CORT. Hormones released during an acute stress response may help prepare the immune system for potential challenges (e.g. wounding or infection) for which stress perception by the brain may serve as an early warning signal (Dhabhar & McEwen 1997; Dhabhar & McEwen 1999). This short-term enhancement is believed to help mobilize immune cells, to increase leukocyte trafficking and cytokine gene expression at the site of antigen entry (Dhabhar 2002). Hence the small increase in CORT levels observed in our study might reflect an immuno-stimulating role of CORT at the beginning of inflammatory response. Studying the effect of CORT experimental injection before exposure to PHA could provide further insights into the functional links between endocrine and immune systems in long-lived birds.

No impact of immune challenge on PROL levels. The PHA immune challenge had no impact on PROL levels 24 h after exposure to the antigen. This hormone is involved in the expression of avian parental behaviour, i.e. in incubation, brooding, provisioning, nest attendance and defensive behaviour (Buntin 1996; Angelier et al. 2006a, reviewed in Angelier & Chastel 2009). PROL mediate the life-history trade-off between reproduction and survival in free-living birds (Chastel et al. 2005; Angelier & Chastel 2009). In Snow Petrels, PROL levels rapidly decrease in response to handling stress, and the magnitude of this PROL decrease is negatively correlated with advancing age (Angelier et al. 2007). Furthermore, lower stress-induced prolactin levels are correlated with a higher probability of neglecting the egg (Angelier et al. 2007). Hence in the face of stress, parental investment is reduced in order to ensure immediate survival (Angelier & Chastel 2009). Hence, the absence of an attenuation of

the PROL levels during immune challenge could help the birds to maintain parental behaviour despite potentially stressful conditions induced by the antigen, therefore maximizing the current reproductive investment. Alternatively, the immune challenge may have been too weak to induce a detectable short-term effect on parental investment. Additionally, the fact that CORT and PROL responses to PHA immune challenge were not interconnected in our study is consistent with the finding that CORT and PROL levels in response to handling stress are not correlated in Snow Petrels (Angelier et al. 2009).

High variation in CORT response to immune challenge. Although intra-individual changes of CORT levels over time showed high variation between individuals, there was no correlation with time of day, sampling date, hatching date, probability of failure age, sex, body mass, body size, body condition or PROL levels. This suggests that (i) the immune response is strong and pervasive in Snow Petrel, independently of sex or age, (ii) birds maintain a high level of immune fitness in old age, contrary to recent findings in short-lived birds (Cichon et al. 2003; Lozano & Lank 2003).

Contrasted age-related patterns of immune in long-lived birds and short-lived birds: support for the Disposable Soma Theory?. Although few studies explored the immune response in long-lived birds, the available data suggest that they maintain a good immune function until old age. Serum immunoglobulin G levels did not show any age-related variation in the very long-lived Common tern *Sterna hirundo* (Apanius 1998). Consistent with these results, we failed in detecting any age-related trend in the PHA-induced immune response in the very long-lived Snow Petrel. Interestingly, this species is also known to maintain a high basal metabolic rate in old age (Moe et al. 2007), contrary to short-lived species (Moe et al. 2009). Moreover, only slight effects of reproductive senescence are detectable in Snow Petrel (Berman et al. 2009). In the long-lived Wandering Albatross, the baseline levels of some immunity markers did not decline with age in males and females (Lecomte et al. 2010). In the long-lived Leach's storm-petrel, the PHA-induced immune response linearly declined with age, but at much lower rate than in short-lived species: an inverse relationship was found between the rate of decline in PHA response and the annual survival rate (Hausmann et al. 2005), suggesting a strong relationship between life history and immune response.

In short-lived birds, contrary to long-lived birds, the immune function has been shown to strongly decline with age: in captive ruffs (*Philomachus pugnax*), the PHA-induced immune response was lower in old males than in adult males (Lozano & Lank 2003). Levels of natural antibodies were found to be higher in old than in young chicken (Parmentier et al. 2004); age-related decline in the immune response were also found in collared flycatchers (Cichon et al. 2003), zebra finch (Hausmann et al. 2005), and tree swallow (Hausmann et al. 2005), suggesting that immunosenescence is pervasive among short-lived birds. Together with results on long-lived birds, these results provide support for the

disposable soma theory: species with different lifespans are expected to differ in their optimal investment into reproduction and somatic maintenance (Kirkwood & Austad 2000).

ACKNOWLEDGEMENTS The present research project was performed at Dumont D'Urville Station (Terre Adélie, Antarctica) and was supported by the French Polar Institute (IPEV, program 109). We thank Marion Kriloff, Elodie Antoine and Bruno Jourdain for their assistance in the field. We are grateful to Colette Trouvé and André Lacroix for CORT and prolactin radioimmunoassay.

REFERENCES

- Alonso-Alvarez, C. and Tella, J. L. 2001 Effects of experimental food restriction and body-mass changes on the avian T-cell-mediated immune response. *Canadian Journal of Zoology* 79, 101-105.
- Angelier, F., Barbraud, C., Lormée, H., Prud'homme, F., and Chastel, O. 2006 Kidnapping of chicks in emperor penguins: a hormonal by-product? *Journal of Experimental Biology* 209, 1413-1420.
- Angelier, F. and Chastel, O. 2009 Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *General and comparative endocrinology* 163, 142-148.
- Angelier, F., Moe, B., Blanc, S., and Chastel, O. 2009 What Factors Drive Prolactin and Corticosterone Responses to Stress in a Long-Lived Bird Species (Snow Petrel *Pagodroma nivea*)? *Physiological and Biochemical Zoology* 82, 590-602.
- Angelier, F., Moe, B. R., Weimerskirch, H., and Chastel, O. 2007 Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* 76, 1181-1191.
- Apanius, V. 1998 Stress and immune defense. *Advances in the Study of Behavior* 27, 133-153.
- Ardia, D. R., Schat, K. A., and Winkler, D. W. 2003 Reproductive effort reduces long-term immune function in breeding tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270, 1679-1684.
- Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2001 Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 32, 297-302.
- Berman, M., Gaillard, J. M., and Weimerskirch, H. 2009 Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 375.
- Besedovsky, H., Sorkin, E., Keller, M., and Muller, J. 1975 Changes in blood hormone levels during the immune response. *Experimental Biology and Medicine* 150, 466-470.
- Biard, C., Hardy, C., Motreuil, S., and Moreau, J. 2009 Dynamics of PHA-induced immune response and plasma carotenoids in birds: should we have a closer look? *Journal of Experimental Biology* 212, 1336-1343.
- Blasco, M. A. 2002 Immunosenescence phenotypes in the telomerase knockout mouse. In , pp. 75-85: Springer.
- Bokony, V., Lendvai, A. Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J. C., and Chastel, O. 2009 Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? *The American Naturalist* 173, 589-598.
- Bonneaud, C., Mazuc, J., Gonzalez, G., Haussy, C., Chastel, O., Faivre, B., and Sorci, G. 2003 Assessing the cost of mounting an immune response. *The American Naturalist* 161, 367-379.
- Bourgeon, S. and Raclot, T. 2006 Corticosterone selectively decreases humoral immunity in female eiders during incubation. *Journal of Experimental Biology* 209, 4957-4965.

- Bried, J., Pontier, D., and Jouventin, P. 2003 Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour* 65, 235-246.
- Bronikowski, A. M. and Promislow, D. E. L. 2005 Testing evolutionary theories of aging in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 271-273.
- Buntin, J. D. 1996 Neural and hormonal control of parental behavior in birds. In *Advances in the Study of Behavior* (eds. J. S. Rosenblatt and C. T. Snowdon), pp. 161-213. New York: Academic Press.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002 *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* : Springer Verlag.
- Chastel, O., Lacroix, A., Weimerskirch, H., and Gabrielsen, G. W. 2005 Modulation of prolactin but not corticosterone responses to stress in relation to parental effort in a long-lived bird. *Hormones and Behavior* 47, 459-466.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., and Jouventin, P. 1993 High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94, 278-285.
- Cichon, M., Sendecka, J., and Gustafsson, L. 2003 Age-related decline in humoral immune function in Collared Flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology* 16, 1205-1210.
- Cupps, T. R. and Fauci, A. S. 1982 Corticosteroid-mediated immunoregulation in man. *Immunological reviews* 65, 133-155.
- Dhabhar, F. S. 2002 Stress-induced augmentation of immune function--the role of stress hormones, leukocyte trafficking, and cytokines. *Brain, behavior, and immunity* 16, 785-798.
- Dhabhar, F. S. and McEwen, B. S. 1997 Acute Stress Enhances while Chronic Stress Suppresses Cell-Mediated Immunity in Vivo: A Potential Role for Leukocyte Trafficking. *Brain, behavior, and immunity* 11, 286-306.
- Dhabhar, F. S. and McEwen, B. S. 1999 Enhancing versus suppressive effects of stress hormones on skin immune function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96, 1059-1064.
- Forslund, P. and Pärt, T. 1995 Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 374-378.
- Fowles, J. R., Fairbrother, A., Fix, M., Schiller, S., and Kerkvliet, N. I. 1993 Glucocorticoid effects on natural and humoral immunity in mallards. *Developmental & Comparative Immunology* 17, 165-177.
- Franceschi, C., Valensin, S., Bonaf, M., Paolisso, G., Yashin, A. I., Monti, D., and De Benedictis, G. 2000 The network and the remodeling theories of aging: historical background and new perspectives. *Experimental Gerontology* 35, 879-896.
- French, S. S., McLemore, R., Vernon, B., Johnston, G. I. H., and Moore, M. C. 2007 Corticosterone modulation of reproductive and immune systems trade-offs in female tree lizards: long-term corticosterone manipulations via injectable gelling material. *Journal of Experimental Biology* 210, 2859-2865.
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., Huntington, C. E., Vleck, D., Sanneman, C. E., Hanley, D., and Vleck, C. M. 2005 Cell-mediated immunosenescence in birds. *Oecologia* 145, 269-274.
- Jayashankar, L., Brasky, K. M., Ward, J. A., and Attanasio, R. 2003 Lymphocyte modulation in a baboon model of immunosenescence. *Clinical and Vaccine Immunology* 10, 870-875.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2005 Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology* 86, 2903.
- Kennedy, M. W. and Nager, R. G. 2006 The perils and prospects of using phytohaemagglutinin in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 653-655.
- Kirkwood, T. B. L. and Austad, S. N. 2000 Why do we age? *Nature* 408, 233-238.

- Kirkwood, T. B. L. and Holliday, R. 1979 The evolution of ageing and longevity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 205, 531-546.
- Larbi, A., Franceschi, C., Mazzatti, D., Solana, R., Wikby, A., and Pawelec, G. 2008 Aging of the immune system as a prognostic factor for human longevity. *Physiology* 23, 64-74.
- Lecomte, V. J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouvé, C., Besson, D., Chastel, O., and Weimerskirch, H. 2010 Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 6370-6375.
- Lochmiller, R. L. and Deerenberg, C. 2000 Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88, 87-98.
- Loiseau, C., Sorci, G., Dano, S., and Chastel, O. 2008 Effects of experimental increase of corticosterone levels on begging behavior, immunity and parental provisioning rate in house sparrows. *General and comparative endocrinology* 155, 101-108.
- Lormée, H., Jouventin, P., Trouve, C., and Chastel, O. 2003 Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* 145, 212-219.
- Lozano, G. A. and Lank, D. B. 2003 Seasonal trade-offs in cell-mediated immunosenescence in ruffs (*Philomachus pugnax*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270, 1203-1208.
- Martin, L. B., Han, P., Lewittes, J., Kuhlman, J. R., Klasing, K. C., and Wikelski, M. 2006 Phytohemagglutinin-induced skin swelling in birds: histological support for a classic immunoeological. *Ecology* 20, 290-299.
- Martin, L. B., Lynn, B., Gilliam, J., Han, P., Lee, K., and Wikelski, M. 2005 Corticosterone suppresses cutaneous immune function in temperate but not tropical House Sparrows, *Passer domesticus*. *General and comparative endocrinology* 140, 126-135.
- Martin, L. B., Scheuerlein, A., and Wikelski, M. 2003 Immune activity elevates energy expenditure of house sparrows: a link between direct and indirect costs? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270, 153-158.
- McEwen, B. S., Biron, C. A., Brunson, K. W., Bulloch, K., Chambers, W. H., Dhabhar, F. S., Goldfarb, R. H., Kitson, R. P., Miller, A. H., and Spencer, R. L. 1997 The role of adrenocorticoids as modulators of immune function in health and disease: neural, endocrine and immune interactions. *Brain Research Reviews* 23, 79-133.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A., and Fromhage, L. 2009 Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B* 276:4061-4066.
- Moe, B., Angelier, F., Bech, C., and Chastel, O. 2007 Is basal metabolic rate influenced by age in a long-lived seabird, the snow petrel? *Journal of Experimental Biology* 210, 3407-3414.
- Moe, B., Rønning, B., Verhulst, S., and Bech, C. 2009 Metabolic ageing in individual zebra finches. *Biology Letters* 5, 86-89.
- Moreno, J., Sanz, J. J., and Arriero, E. 1999 Reproductive effort and T-lymphocyte cell-mediated immunocompetence in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266, 1105-1110.
- Morici, L. A., Elsey, R. M., and Lance, V. A. 1998 Effects of long-term corticosterone implants on growth and immune function in juvenile alligators, *Alligator mississippiensis*. *The Journal of experimental zoology* 279, 156-162.
- Owen, J. P. and Clayton, D. H. 2007 Where are the parasites in the PHA response? *Trends in Ecology & Evolution* 22, 228-229.
- Padgett, D. A. and Glaser, R. 2003 How stress influences the immune response. *Trends in immunology* 24, 444-448.
- Parmentier, H. K., Lammers, A., Hoekman, J. J., Reilingh, G. D. V., Zaanen, I. T. A., and Savelkoul, H. F. J. 2004 Different levels of natural antibodies in chickens divergently selected for specific antibody responses. *Developmental & Comparative Immunology* 28, 39-49.

- Parmentier, H. K., Vries Reilingh, G., and Nieuwland, M. G. B. 1998 Kinetic and immunohistochemical characteristics of mitogen-induced cutaneous hypersensitivity in chickens selected for antibody responsiveness. *Veterinary immunology and immunopathology* 66, 367-376.
- Partridge, L. 2001 Evolutionary theories of ageing applied to long-lived organisms. *Experimental Gerontology* 36, 641-650.
- Partridge, L. and Gems, D. 2007 Benchmarks for ageing studies. *Nature* 450, 165-167.
- Råberg, L., Grahn, M., Hasselquist, D., and Svensson, E. 1998 On the adaptive significance of stress-induced immunosuppression. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265, 1637-1641.
- Romero, L. M. and Butler, L. K. 2007 Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology* 20, 89-95.
- Romero, L. M. and Reed, J. M. 2005 Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 140, 73-79.
- Saino, N., Suffritti, C., Martinelli, R., Rubolini, D., and Møller, A. P. 2003 Immune response covaries with corticosterone plasma levels under experimentally stressful conditions in nestling barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology* 14, 318-325.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M., and Munck, A. U. 2000 How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* 21, 55-89.
- Smits, J. E., Bortolotti, G. R., and Tella, J. L. 1999 Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology* 13, 567-572.
- Sorci, G., Soler, J. J., and Møller, A. P. 1997 Reduced immunocompetence of nestlings in replacement clutches of the European magpie (*Pica pica*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264, 1593-1599.
- Sternberg, E. M., Young, W. S., Bernardini, R., Calogero, A. E., Chrousos, G. P., Gold, P. W., and Wilder, R. L. 1989 A central nervous system defect in biosynthesis of corticotropin-releasing hormone is associated with susceptibility to streptococcal cell wall-induced arthritis in Lewis rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86, 4771-4775.
- Tella, J. L., Lemus, J. A., Carrete, M., and Blanco, G. 2008 The PHA test reflects acquired T-cell mediated immunocompetence in birds. *PLoS one* 3, e3295-e3300.
- Trout, J. M., Mashaly, M. M., and Siegel, H. S. 1988 Changes in the profiles of circulating white blood cells, corticosterone, T3 and T4 during the initiation of humoral immunity in immature male chickens. *Developmental & Comparative Immunology* 12, 331-346.
- Velando, A., Lessells, C. M., and Marquez, J. C. 2001 The function of female and male ornaments in the Inca Tern: evidence for links between ornament expression and both adult condition and reproductive performance. *Journal of Avian Biology* 32, 311-318.
- Vinkler, M., Bainová, H., and Albrecht, T. 2010 Functional analysis of the skin-swelling response to phytohaemagglutinin. *Functional Ecology* Electronically published online.
- Warham, J. 1990 *The petrels: their ecology and breeding systems*. London: Academic Pr.
- Williams, G. C. 1957 Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution* 11, 398-411.

Table 1. What factors drive the humoral immune response in Snow Petrel?

There was no detectable effect of time of day, Julian day, sex, body mass or age on wing web initial thickness ($t = 0$), PHA-induced wing web thickness ($t = 24$ h), initial baseline CORT levels ($t = 0$), PHA-induced CORT levels ($t = 24$ h), and CORT increase in response to PHA.

Source	<i>d.f.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Wing web initial thickness (34 males, 42 females)			
time of day	1,67	0.409	0.525
date (Julian day)	1,67	0.009	0.924
sex	1,67	8.833	0.004**
body mass	1,67	0.378	0.541
age	1,67	1.181	0.281
Wing web response to PHA (20 males, 34 females)			
time of day	1,45	1.501	0.227
date (Julian day)	1,45	9.584	0.003**
sex	1,45	0.909	0.345
body mass	1,45	1.119	0.296
age	1,45	0.449	0.506
Baseline CORT levels (35 males, 40 females)			
time of day	1,66	0.813	0.371
date (Julian day)	1,66	0.116	0.735
sex	1,66	0.584	0.447
body mass	1,66	1.117	0.295
age	1,66	0.980	0.326
PHA-induced CORT levels (22 males, 35 females)			
time of day	1,48	1.708	0.198
date (Julian day)	1,48	0.191	0.664
sex	1,48	0.115	0.736
body mass	1,48	0.032	0.858
age	1,48	0.133	0.717
CORT increase in response to PHA (21 males, 33 females)			
time of day	1,46	1.436	0.237
date (Julian day)	1,46	0.101	0.752
sex	1,46	0.173	0.680
body mass	1,46	0.065	0.800
age	1,46	0.000	0.989

d.f., degree of freedom. ** $p < 0.01$ (LM, normal error distribution, identity link function).

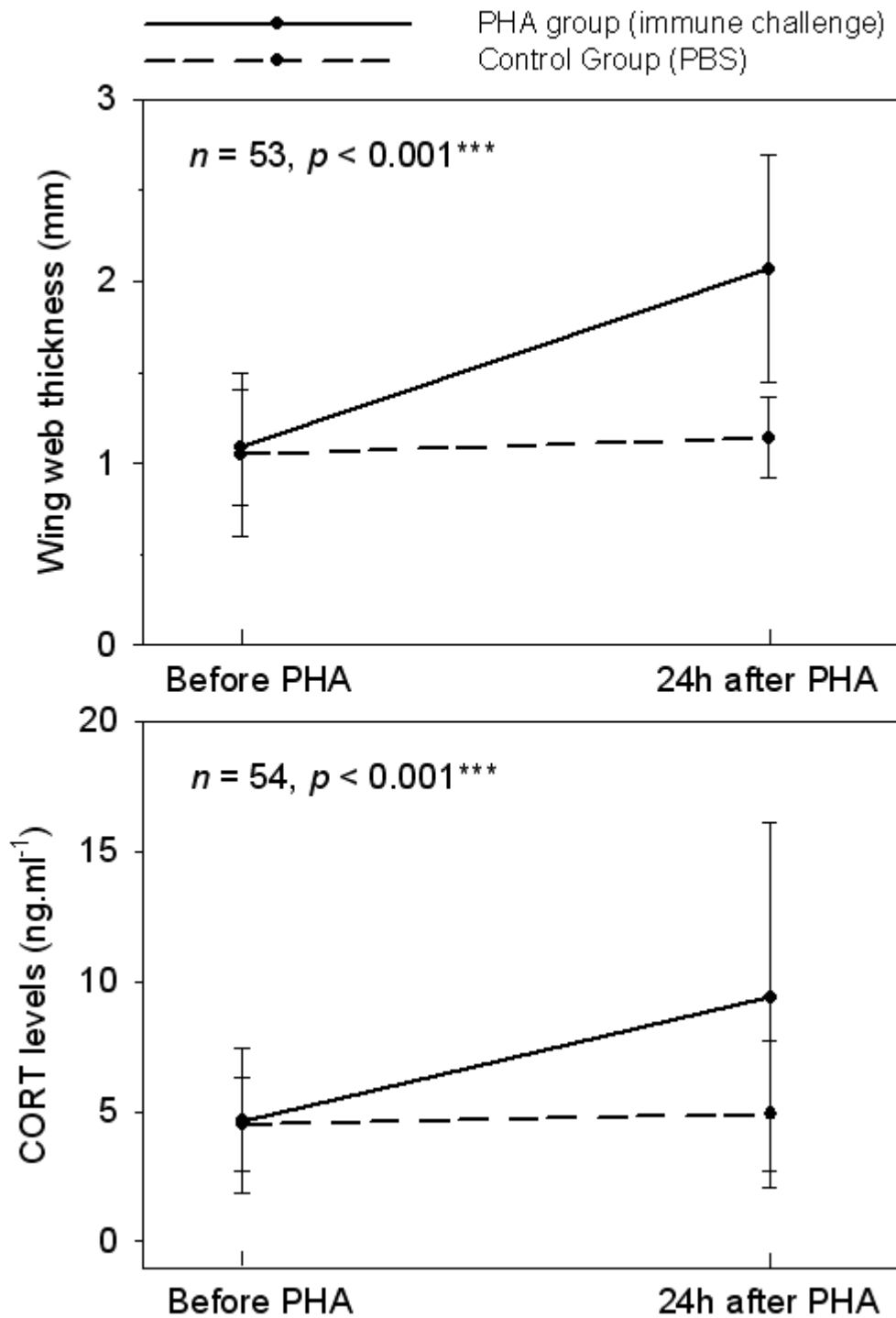


Figure 1. Immune response in long-lived Snow Petrels (8-46 years old; males and females pooled). (a) Changes in wing web thickness at the point of injection (a measure of local inflammation). (b) Changes in baseline corticosterone levels (mirroring energy mobilization during inflammation and/or regulation of inflammation by the endocrine system). Birds in control group were exposed to PBS. $^{***}p < 0.001$ (Paired Student's t-test).

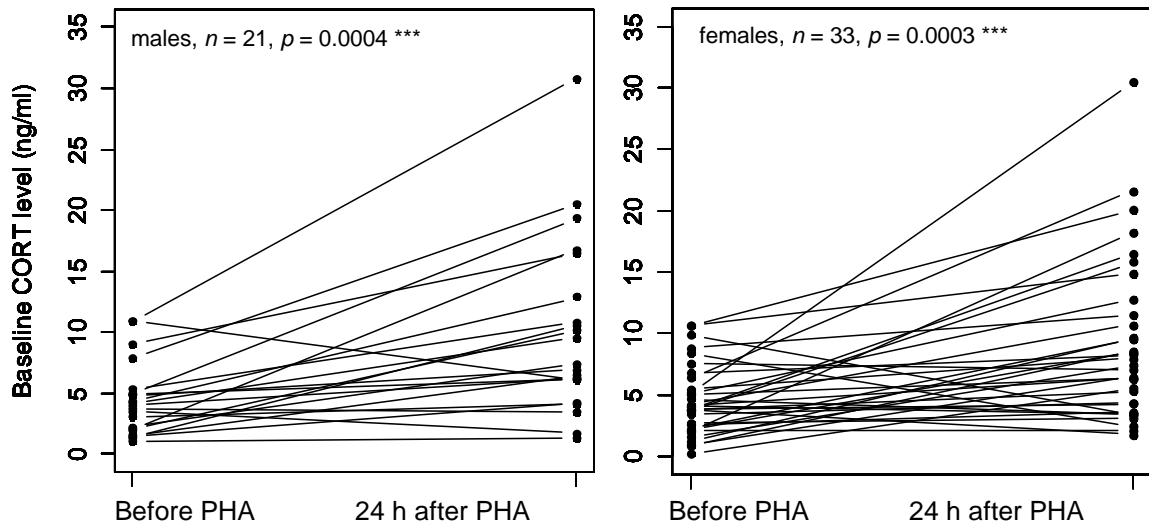


Figure 2. Individual patterns of CORT increase during the PHA-induced immune response in Snow Petrel (8-46 years old; left: males; right: females). The great variance of PHA-induced CORT increase was not related to age (figure 3), sex, date, time, or body mass (table 1). *** $p < 0.001$ (Paired Student's t-test).

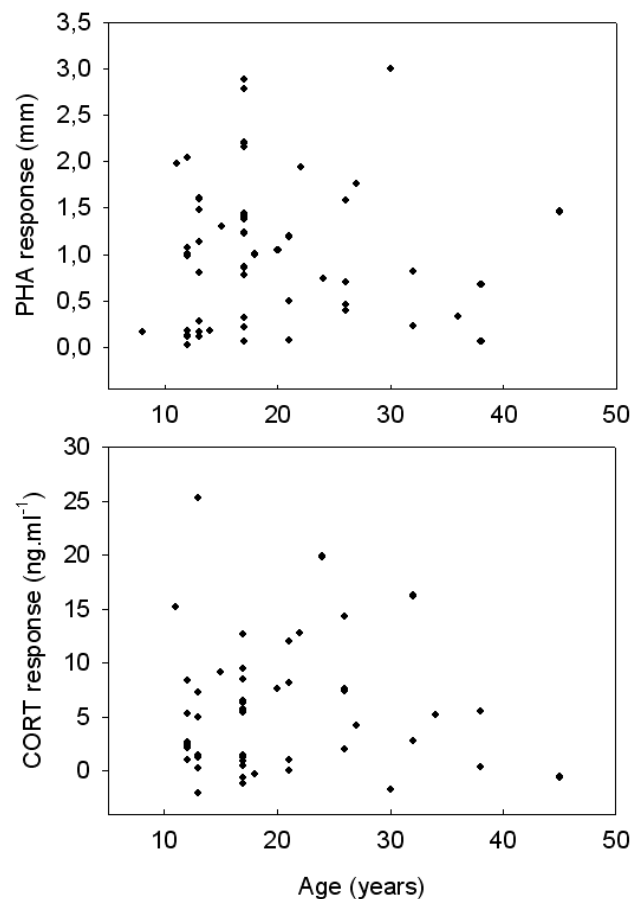


Figure 3. No detectable effect of age on the PHA-induced immune response in Snow Petrel (8-46 years old; males and females pooled). (a) Increase in wing web swelling as a function of age ($n = 54$); (b) PHA-induced CORT levels as a function of age ($n = 54$).

IV.4.3. Discussion des résultats de cette étude [ARTICLE D]

Dans cette étude, nous avons étudié la réponse immunitaire par exposition sous-cutanée à un antigène proinflammatoire (PHA) chez le Pétrel des Neiges (7 - 48 ans) durant la période d'incubation de l'œuf. 24 heures après l'exposition à l'antigène, les individus ont presque tous réagi par une inflammation locale visible à l'œil nu et mesurable à l'aide d'un spéculomètre (gonflement sous-cutané) et par une hausse du taux basal d'hormone de stress (corticostérone), ce qui nous conforte dans la bonne réalisation du test expérimental. Toutefois, les différentes réponses mesurées se sont avérées indépendantes de l'âge des individus. **Nous n'avons pas pu démontrer un quelconque effet de l'âge sur la réponse immunitaire du Pétrel des Neiges ou sur sa réponse hormonale face à l'exposition à un antigène.** Ce résultat « négatif » est à mettre en regard avec notre étude sur le Grand Albatros (partie III) au cours de laquelle, malgré l'emploi de plusieurs marqueurs d'immunité humorale, aucune relation n'avait été trouvée entre l'âge et l'immunité humorale basale.

Le résultat le plus intéressant, et novateur, de cette étude sur le Pétrel des Neiges, est la forte réponse endocrinienne des oiseaux au challenge immunitaire : nous avons en effet mis en évidence une augmentation spectaculaire du taux d'hormone de stress 24 heures après l'exposition à l'antigène. Ce phénomène classique chez les humains ou les oiseaux captifs (Besedovsky et al. 1975; Trout et al. 1988) n'avait jamais été démontré chez un oiseau en conditions naturelles. Quelle peut être la signification d'une augmentation de la corticostérone basale en réponse à un challenge immunitaire ? Il peut s'agir d'une réponse adaptative, les corticostéroïdes ayant des rôles immuno-modulateurs importants (Råberg et al. 1998; Lochmiller & Deerenberg 2000a; Martin et al. 2003; Bonneaud et al. 2003), ou d'une réponse indirecte : la corticostérone étant une hormone majeure de la mobilisation énergétique, elle pourrait être mobilisée afin de subvenir aux besoins énergétiques induits par la réponse immunitaire, ou dans le cadre d'une mobilisation anticipée des ressources par l'organisme en cas de maladie. Ces hypothèses, qui sortent du cadre de nos considérations sur la sénescence, sont discutées en détail dans l'article D.

En résumé, au cours de cette étude, aucun effet de l'âge n'a été mis en évidence sur la réponse immunitaire du Pétrel des Neiges. Il est donc difficile de conclure quant à l'importance de l'immunosénescence comme mécanisme proximal chez les oiseaux marins longévifs.

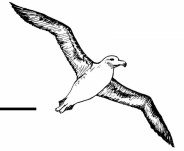
IV.5. Synthèse, limites, perspectives de la quatrième partie

Dans cette partie visant à explorer les effets de l'âge sur certaines variables physiologiques dans un contexte de stress ou de mobilisation énergétique, nous avons notamment montré que (i) les vieux individus mâles de Grand Albatros répondaient moins bien à un stress aigu que les mâles moins âgés ; (ii) que l'effet de l'âge sur la réponse au stress et les aires de pêche du Grand Albatros était apparent chez les mâles reproducteurs, mais pas chez individus non-reproducteurs ; (iii) que l'âge affectait la latitude moyenne d'alimentation en mer des albatros mâles quel que soit le statut reproducteur ; (iv) que la réponse immunitaire du Pétrel des Neiges durant la reproduction ne semblait pas affectée par l'âge.

Il est difficile d'établir une synthèse de ces quatre résultats obtenus chez deux modèles d'étude différents. Nous avons regroupé ces analyses car elles procèdent toutes de la volonté d'explorer les liens entre l'âge et *différents événements 'stressants' ou énergétiquement 'coûteux'*, c'est-à-dire qui font appel au concept d'allostase, à savoir la réponse au stress de manipulation, de la reproduction ou de l'exposition à un antigène (réponse immunitaire). Nos résultats constituent un ensemble de données tout à fait préliminaires sur le thème des liens unissant les mécanismes proximaux de la sénescence et le stress, qui sont extrêmement peu connus en conditions naturelles.

Au cours de ces travaux, nous avons relevé plusieurs indices qui suggèrent que l'expression des patrons liés à l'âge est exacerbée dans un contexte de mobilisation accrue d'énergie, à savoir pendant la reproduction : nous avons en effet montré que (i) l'intensité de la réponse au stress des albatros mâles diminuait chez les vieux mâles reproducteurs, mais pas chez les non reproducteurs (ARTICLE C) ; (ii) la ségrégation spatiale des albatros mâles et femelles, qui est d'autant plus grande avec l'âge des individus, se met en place à partir de la première reproduction, tandis que les immatures mâles et femelles partagent les mêmes territoires de pêche (III.2.2) ; (iii) les albatros mâles *non reproducteurs*, qui sont d'autant plus nombreux dans le grand âge, vont pêcher en moyenne plus au Nord que les mâles reproducteurs (IV.3.2).

Toutefois, nous n'avons pas de données nous permettant de décrire les *mécanismes* proximaux sous-jacents à ces patrons. Il serait opportun de déterminer si la réponse au stress chez les vieux mâles reproducteurs diminue préalablement à la période de reproduction, ou après la ponte de l'œuf. En outre, concernant nos résultats sur l'immunité, il faut souligner que nous n'avons étudié que la variation d'un seul paramètre face à un seul antigène, ce qui ne saurait livrer un tableau complet de la fonction immunitaire !



Age des parents, phénotype du poussin

"It is becoming increasingly clear that
Environmental circumstances and events during
growth and development (...) can have long-term consequences for
the pattern of degeneration later in life"
Metcalf & Monaghan (2001)

V. Age des parents, phénotype du poussin

V.1. Problématique, objectifs, modèle et questions posées

V.1.1. Problématique et objectifs

Dans les parties précédentes, nous avons examiné les relations entre l'âge des individus, leur physiologie basale, leur comportement, leur réponse au stress et l'évènement de reproduction – tout cela au sein d'une génération donnée. Dans cette partie, nous allons examiner un tout autre aspect du vieillissement, à savoir l'impact potentiel de l'âge des parents sur la croissance et sur la physiologie du stress de leur progéniture. **Peut-on détecter une influence de l'âge des parents sur la croissance et la réponse au stress chez les poussins du Pétrel des Neiges ?**

Plusieurs études ont mis évidence des composantes transgénérationnelles dans le déterminisme de la sénescence. Dès 1985, des liens entre la longévité des parents et celle des descendants ont été mis en évidence chez la levure de bière *Saccharomyces cerevisiae* (Müller 1985). Se reproduire au-delà d'un certain âge est une source potentielle de séquelles physiologiques pour ses descendants, comme cela a été intensément étudié chez l'Homme (Mancini & Blieszner 1989; Seltzer & Krauss 2002). **Si on considère aujourd'hui que les effets transgénérationnels jouent un rôle important dans les variations interindividuelles des patrons de sénescence, au même titre que la fertilité des parents ou les composantes génétiques** (Lee 2003; Lahdenperae et al. 2007; Monaghan et al. 2008), **cela a été très peu étudié en milieu naturel.**

Les études menées chez des animaux sauvages ont toutefois démontré l'existence d'une influence de l'âge des parents dans l'expression de certains traits phénotypiques des descendants. Par exemple, le poids des jeunes à la naissance diminue avec l'âge des parents chez de nombreux mammifères (Weladji et al. 2002; Bowen et al. 2006). Chez l'Hirondelle rustique *Hirundo rustica*, la taille corporelle et le développement du plumage des jeunes déclinent avec l'âge des parents. L'âge des parents a également un impact sur les capacités de dispersion des jeunes (Ronce et al. 1998), le sex-ratio des poussins (voir, par exemple, Weimerskirch et al. 2005) et leur immunité (Saino et al. 2002).

Dans cette partie, nous allons nous pencher sur l'un des aspects fondamentaux des effets transgénérationnels, à savoir l'influence de l'âge des parents sur la croissance des jeunes (Monaghan et al. 2008). Bien que de nombreuses études visant à rechercher les causes de la sénescence aient pris en compte les effets de l'*environnement* rencontré dans la première partie de la vie, peu

d'études ont souligné le fait que, chez les oiseaux marins, une composante essentielle de l'environnement précoce est la qualité des soins parentaux, notamment le taux de nourrissage. Au début de la croissance, les jeunes individus sont fortement dépendants de l'apport des ressources énergétiques par leurs parents. Or, chez les oiseaux comme chez les mammifères en conditions naturelles, **le déroulement de croissance est crucial, et les conditions rencontrées pendant la croissance peuvent avoir des conséquences à long terme sur le phénotype adulte ou les trajectoires d'histoire de vie** (Gustafsson & Pärt 1990; Stevens et al. 2000; Metcalfe & Monaghan 2001; Metcalfe & Monaghan 2003; Reid et al. 2003; Carranza et al. 2004; Pettay et al. 2005; Nussey et al. 2006; Criscuolo et al. 2008; Reed et al. 2008).

Plusieurs études ont détecté des effets directs de l'âge des parents sur le taux de nourrissage des jeunes (Fulmar antarctique *Fulmarus glacialis*, Weimerskirch 1990; Grand Labbe *Catharacta skua*, Ratcliffe & Furness 1999). Chez le Grand Albatros, par exemple, l'expérience parentale (intimement liée à l'âge), le taux de nourrissage du poussin est plus fort chez les couples expérimentés que chez les jeunes couples (Lequette & Weimerskirch 1990). Il est donc possible que l'âge des parents influence directement la croissance des poussins, avec des conséquences sur les histoires de vie individuelles. Cela a été montré chez certains animaux de laboratoire, le taux de nourrissage par les parents ayant un effet direct sur la longévité des descendants chez le Rat (Jennings et al. 1999) ou la Drosophile (Reynolds et al. 2007), mais la portée de ces résultats pour l'étude des animaux en conditions naturelles demeure inconnue.

L'objectif de cette partie est de contribuer à l'étude des effets transgénérationnels en étudiant les effets de l'âge des parents sur la croissance et la physiologie des poussins de Pétrels des Neiges. En outre, étant donnés les liens théoriques et empiriques qui unissent la croissance et la physiologie de la corticostérone, nous allons tester l'hypothèse selon laquelle la corticostéronémie des poussins dépend de l'âge des parents, ce qui n'a jamais été étudié en conditions naturelles.

V.1.2. Modèle d'étude

Nous étudierons l'influence de l'âge des parents sur la croissance et la physiologie de la corticostérone des poussins chez le Pétrel des Neiges. Nous n'avons pas pu étudier cet aspect sur le Grand Albatros, car l'élevage du poussin se déroule entre février et novembre, en plein cœur de l'hiver austral, pendant une durée incompatible avec les contraintes logistiques de ce doctorat.

Le Pétrel des Neiges présente la particularité d'avoir un cycle de reproduction extrêmement « condensé », du fait des contraintes imposées par le milieu polaire. Il s'écoule à peine 30 à 50 jours

entre l'éclosion de l'œuf et l'envol du poussin, ce qui représente une croissance très rapide pour un oiseau de la taille du pétrel des Neiges. La période de croissance est donc fortement contrainte dans la vie du Pétrel des Neiges et le moindre ralentissement ou retard dans la croissance est susceptible d'influencer les chances de survie du jeune à l'approche de l'hiver austral.

Au cours de cette étude, nous soulignerons le rôle de la phénologie de la reproduction : un retard dans l'éclosion de l'œuf est en effet susceptible d'induire un retard dans le bon déroulement de la croissance. La date d'éclosion étant une covariable importante susceptible d'influencer le succès reproducteur et la physiologie des Pétrils des Neiges, en lien avec l'âge ou l'expérience des parents (Amélineau et al. 2009; Goutte et al. 2010), il nous donc a paru important de contrôler les paramètres de croissance par la date d'éclosion de l'œuf.

V.1.3. Questions posées

Q.8. L'âge des parents a-t-il une influence sur la biométrie et la courbe de croissance des poussins du Pétrel des Neiges ?

Q.9. L'âge des parents a-t-il une influence sur la physiologie de la corticostérone des poussins du Pétrel des Neiges ?

Q.9.1. L'âge des parents a-t-il une influence sur le taux basal d'hormone de stress des poussins ?

Q.9.2. L'âge des parents a-t-il une influence sur la réponse hormonale des poussins face au stress de manipulation ?

Q.10. La date de ponte a-t-elle une influence sur la croissance des poussins ? Peut-on mettre en évidence le phénomène de *catch-up growth* (croissance accélérée suite à un retard de croissance ou de phénologie, susceptible d'influencer à long terme le phénotype individuel et la sénescence) chez le Pétrel des Neiges ?

V.2. Age des parents, croissance et corticostérone du poussin

V.2.1. Pas d'impact de l'âge des parents sur la croissance des poussins

En analysant les courbes de croissance des poussins du Pétrel des Neiges ($n = 50$) en fonction de l'âge des parents (6-48 ans), nous n'avons pu détecter aucun effet de l'âge des parents sur la taille initiale ni sur les différents paramètres de croissance des poussins. De même, nous n'avons pas détecté d'impact de l'âge des parents sur la biométrie du poussin 21 jours après l'éclosion de l'œuf ou l'âge d'apparition des plumes de vol (rémiges). Nous répondons donc par la négative à la question Q8 énoncée ci-dessus. Il faut toutefois souligner que l'absence de corrélations significatives peut résulter d'un effectif trop restreint dans les tranches d'âges élevées ou d'une limitation empirique liée au fait que, dans la plupart des nids, un seul parent de Pétrel des Neiges est bagué (tantôt le mâle ou la femelle), ce qui limite nos interprétations en termes d'âge (même si la majorité des Pétrels des Neiges sont appariés par classes d'âge).

V.2.2. Pas d'impact de l'âge des parents sur la physiologie hormonale des poussins

Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la physiologie hormonale des poussins du Pétrel des Neiges est dépendante de l'âge de leurs parents (6-48 ans). Nous n'avons pas détecté d'influence de l'âge des parents sur le taux basal d'hormone de stress des poussins 21 jours après l'éclosion, ni sur la condition corporelle (qui tient compte du rapport masse/taille). Nous répondons donc par la négative à la question Q9.

Qu'en est-il de la réponse au stress des poussins ? Nous avons mis en évidence le fait que les poussins de Pétrels des Neiges présentent dès l'âge de 21 jours une très forte réponse au stress, marquée par une élévation parfois spectaculaire du taux de corticostérone entre $t = 0$ et $t = 10$ minutes (figure 14, page suivante). Ce résultat est intéressant car il indique que le système de réponse au stress (axe hypothalamo-hypophysaire-adrénelien) est parfaitement fonctionnel dès l'âge de 21 jours chez les poussins, alors que dans nombre d'autres espèces, la réponse au stress ne se met en place que beaucoup plus tardivement. Chez les rats, les truites et plusieurs espèces d'oiseaux, la réponse au stress est en effet supprimée juste après la naissance ou l'éclosion et augmente peu à peu au cours du développement (pour revue, voir la discussion de Heidinger et al. (2008). Par exemple, chez le Manchot de Magellan *Spheniscus magellanicus*, la réponse au stress des poussins est inexistante juste après l'éclosion, intermédiaire avec celle des adultes à 45 jours et maximale juste avant l'envol

(Walker et al. 2005). Cette atténuation de la réponse au stress au cours de la maturation pourrait être adaptatif en raison de l'impact potentiellement négatif de la corticostérone sur la croissance ou l'immunité (Morici et al. 1997; McEwen 2007). Il est donc intéressant de constater que la réponse au stress des poussins de Pétrels des Neiges à l'âge de 21 jours (10 à 20 jours avant l'envol) est déjà aussi forte que celle des adultes. Cela est tout à fait cohérent avec la phénologie du Pétrel des Neiges, dont la période de croissance est extrêmement rapide pour un oiseau marin, compte tenu du caractère polaire de l'espèce et de la brièveté de l'été austral (développement « condensé »).

Quels facteurs influencent la réponse au stress des poussins ? Nous avons démontré que **l'intensité de la réponse endocrinienne au stress des poussins du Pétrel des Neiges est principalement liée à sa biométrie, et non pas à l'âge des parents : plus la masse du poussin est grande, plus sa réponse au stress est faible** (figure 15), indépendamment de la date de manipulation, de la date d'éclosion, du sexe du poussin ou de l'âge des parents. Ce résultat suggère (i) soit que les poussins bien nourris sont tout simplement moins susceptibles de répondre à un stress (hypothèse énergétique) ; (ii) soit qu'il y a des différences de vitesse dans la mise en place de la réponse au stress en fonction de la vitesse du développement du poussin (hypothèse développementale). Ils ne seront pas discutés plus en détails en raison de l'absence de relation significative avec l'âge et de lien direct avec la sénescence.

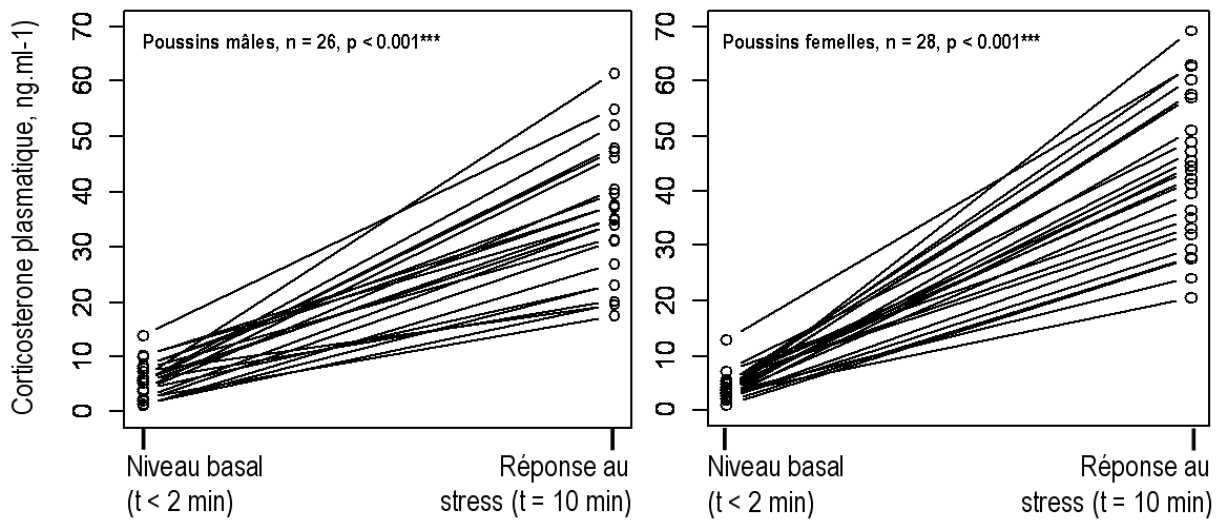


Fig. 14. Réponse hormonale au stress de manipulation chez les poussins de Pétrel des Neiges *Pagodroma nivea* à l'âge de 21 jours. Profils intra-individuels. Chaque ligne représente l'évolution du taux de corticostérone entre le début de la capture et 10 minutes de capture. Il n'y a pas de relation entre l'intensité de la réponse et l'âge des parents (voir tests statistiques dans le texte). Il n'y a pas de différence entre les poussins mâles et femelles. La mesure a été effectuée exactement 21 jours après éclosion (ce qui correspond le plus souvent au plateau asymptotique dans la courbe de croissance). La réponse au stress est essentiellement déterminée par la masse corporelle des poussins au moment du test (figure 15).

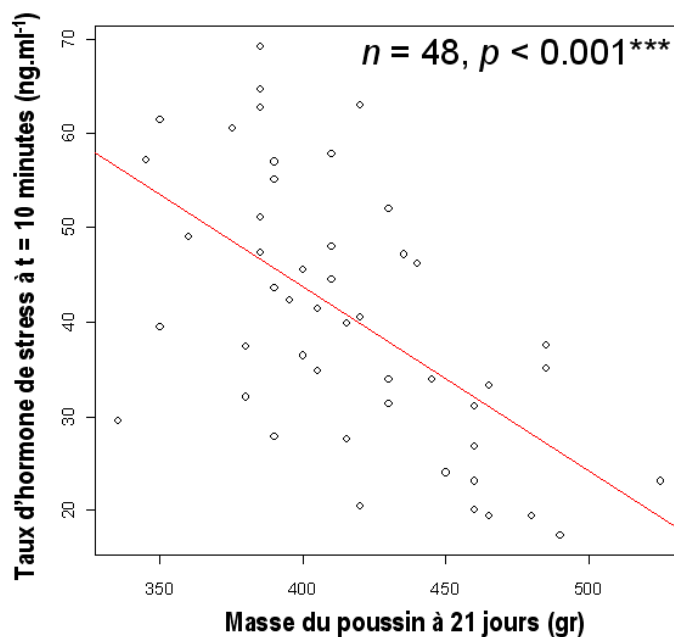


Fig. 15. Relation entre la masse corporelle et l'amplitude de la réponse au stress chez les poussins de Pétrel des Neiges à l'âge de 21 jours.

V.3. Mise en évidence du phénomène de croissance accélérée (*catch-up growth*) chez le Pétrel des Neiges et implications pour la sénescence

V.3.1. Un retard à l'éclosion induit une croissance accélérée

Bien que n'ayant pas détecté de corrélations directes entre l'âge des parents et tous les paramètres mesurés chez les poussins (taux de croissance maximal, âge à la croissance maximale, taux d'hormone de stress, réponse au stress, condition corporelle), nous avons relevé une grande variance dans ces paramètres. Dans cette section, nous allons démontrer en quoi la phénologie (et plus précisément, la date d'éclosion), explique la majeure partie de cette variance. Nous avons suivi la croissance des poussins en relevant la longueur du tarse tous les 3 jours, afin d'établir des courbes de croissance et de déterminer les paramètres de croissance (voir Méthodes, partie II). Des exemples de courbes de croissance du Pétrel des Neiges sont présentés en figure 16. Nous avons déterminé différents paramètres : la taille du tarse à l'éclosion, le taux de croissance maximal μ (au point d'inflexion de la courbe), le nombre de jours nécessaires pour atteindre la croissance maximale (âge du poussin au point d'inflexion, α) la taille maximale atteinte par les poussins (taille asymptotique).

Les paramètres de la courbe de croissance des poussins ne sont pas directement corrélés à l'âge des parents dans notre étude, mais ils sont fortement influencés par la phénologie de la reproduction, c'est-à-dire par la date d'éclosion de l'œuf (figures 16-18, pages suivantes).

Chez le Pétrel des Neiges, jusqu'à dix sept jours séparent l'éclosion des premiers œufs de celle des derniers, ce qui est considérable compte tenu de la brièveté du cycle reproducteur (25 à 40 jours d'élevage du jeune). **Nous avons découvert de fortes différences interindividuelles dans les courbes de croissance entre les poussins précoces (« croissance lente ») et les poussins tardifs, lesquels rattrapent leur retard de croissance** (figures 16 et 18). Plus l'œuf éclot tardivement, plus son taux de croissance maximal est élevé (figure 18, haut) et plus le poussin atteint rapidement l'âge de croissance maximale (figure 18, milieu). Il s'agit bien d'un effet direct de la date de ponte sur la cinétique de croissance et non sur la biométrie du poussin, car il n'y a aucun effet de la date de ponte sur la taille initiale du poussin ou sur la taille maximale atteinte au plateau.

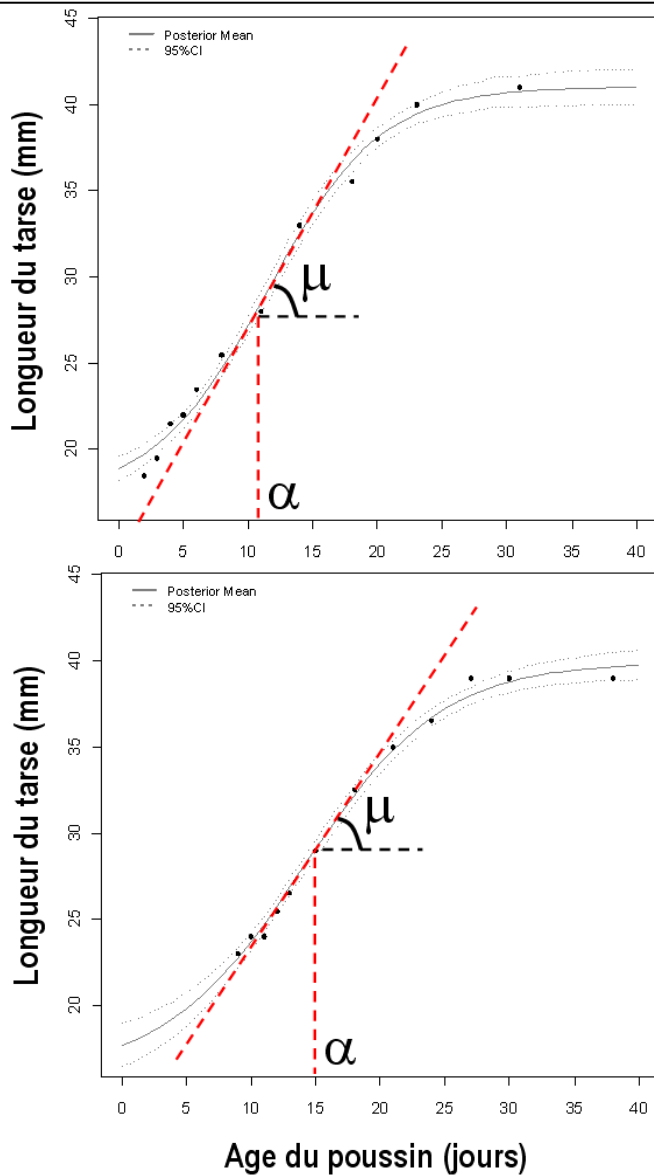


Fig. 16. Influence de la date d'éclosion sur les courbes de croissance du Pétrel des Neiges. Deux exemples de courbes de croissance. Haut : exemple de poussin « tardif » (éclosion de l'œuf le 27 janvier 2009; croissance rapide : la croissance maximale μ est atteinte dès l'âge $\alpha = 11$ jours, le plateau est atteint vers l'âge de 25 jours) ; bas : exemple de poussin « précoce » (éclosion de l'œuf le 20 janvier 2009; croissance lente : la croissance maximale μ est atteinte à l'âge de $\alpha = 15$ jours ; le plateau est atteint vers l'âge de 30 jours). Cette figure illustre le fait que la date d'éclosion a un impact sur les paramètres de la croissance des poussins chez le Pétrel es neiges. Plus l'œuf éclot tardivement, plus le poussin est contraint de croître rapidement avant l'arrivée de l'hiver austral, ce qui peut théoriquement se répercuter sur la physiologie, l'histoire de vie et la longévité (voir discussion).

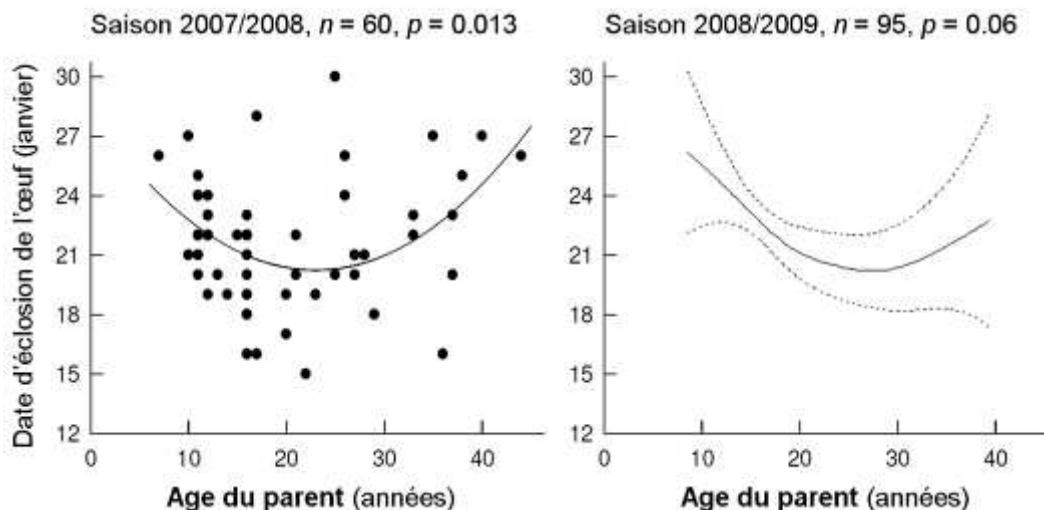


Fig. 17. Influence de l'âge des parents sur la date d'éclosion de l'œuf du Pétrel des neiges. Les jeunes adultes ou les vieux adultes pondent plus tardivement que les adultes d'âge intermédiaire. Compte tenu des liens entre la date d'éclosion et la vitesse de croissance (voir fig. 16 et 18), cela pourrait impliquer que les poussins issus de vieux parents manifestent plus fréquemment une croissance accélérée. Gauche : saison 2007/2008, reproduit d'après Goutte et al. 2010. Droite : saison 2007/2008 (V. Lecomte, E. Antoine, M. Kriloff et O. Chastel).

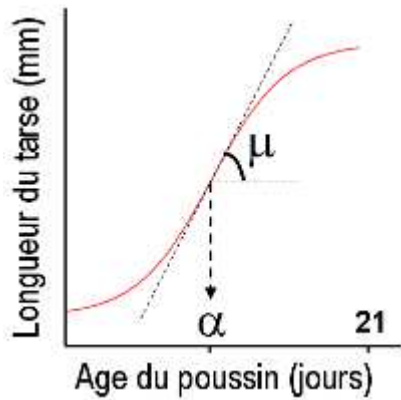
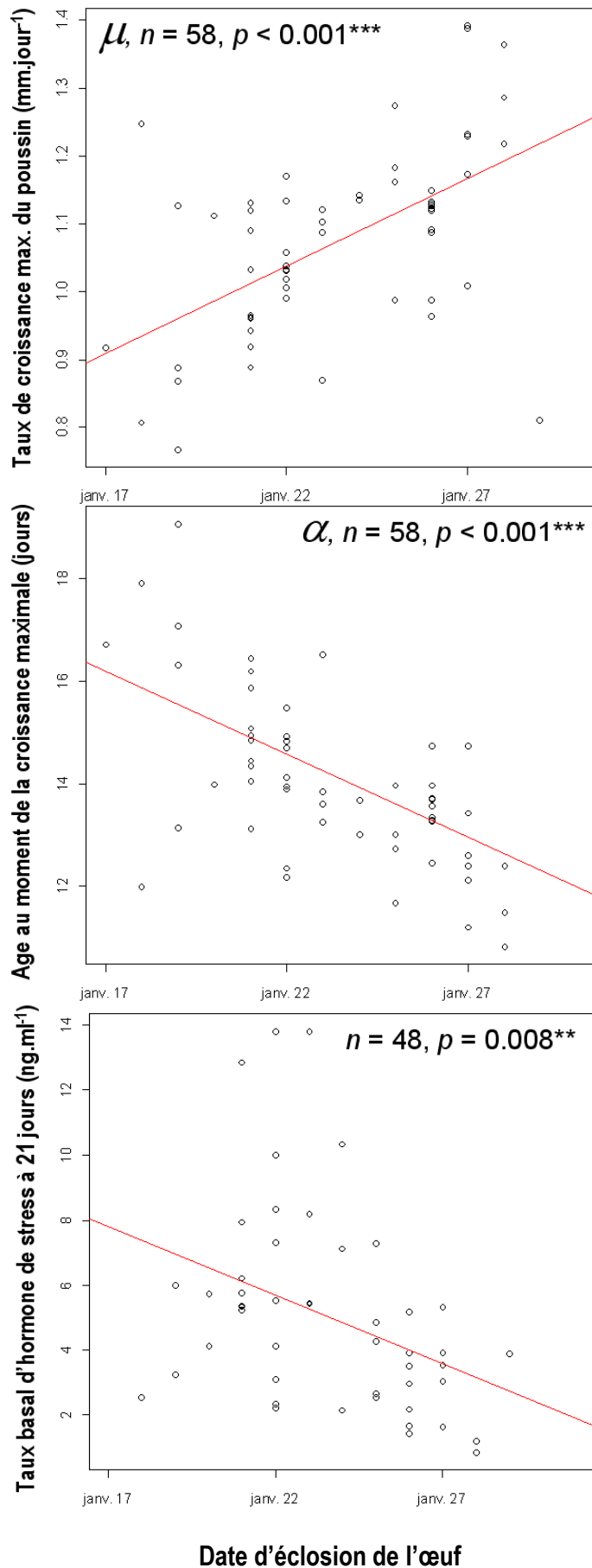


Fig. 18. Influence de la date d'éclosion sur la croissance et le taux d'hormone de stress des poussins chez Pétrel des Neiges.

Cette figure illustre le fait que les paramètres de croissance du poussin, qui ne sont pas directement influencés par l'âge des parents dans notre étude, dépendent de la phénologie de la reproduction. Plus l'œuf éclot tardivement, plus la croissance du poussin est accélérée (phénomène de rattrapage de retard à la croissance, *catch-up growth*), et plus son taux basal d'hormone de stress (mesuré à 21 jours, au moment du plateau) est élevé. Or, certaines années, la phénologie de la reproduction est influencée par l'âge des parents (les vieux pondent plus tard, voir texte et figure 17), ce qui suggère un lien entre âge, phénologie et croissance.



V.3.2. Quels sont les liens entre le 'catch-up growth' et la sénescence ?

Dans cette étude, nous avons mis en évidence un phénomène de rattrapage d'un retard de croissance chez le Pétrel des Neiges en conditions naturelles, connu sous le nom de *catch-up growth*. Le phénomène de *catch-up growth* a été particulièrement étudié chez l'Homme et chez les animaux de laboratoire (Prader 1978; pour revue, Boersma & Wit 1997). **Bien qu'ayant des bénéfices à court terme pour l'individu, la croissance accélérée en réponse à un retard de croissance ou à un épisode de sous-nutrition, a des coûts à long terme sur de nombreux aspects phénotypiques, comme le niveau de défenses anti-oxydantes (Blount et al. 2003), la dynamique des télomères (Hall et al. 2004; Monaghan & Haussmann 2006), la réponse au stress (McEwen 2007), le taux basal métabolique (Criscuolo et al. 2008), ce qui est susceptible d'influencer le rythme de sénescence et la longévité (Metcalf & Monaghan 2003) et, à plus long terme, l'évolution des traits d'histoire de vie (Mangel & Munch 2005).** Un nombre considérable d'études ont démontré l'influence des conditions éprouvées par les individus durant la croissance sur leur vie future, ou plus généralement l'importance des compromis développementaux dans le déterminisme des trajectoires de vie (Mangel & Munch 2005; Nussey et al. 2007; Keller et al. 2008; Metcalf & Monaghan 2001; Metcalf & Monaghan 2003). Chez les souris, la croissance accélérée diminue fortement la longévité des individus et augmente l'incidence de certaines pathologies (Ozanne & Hales 2004).

Compte tenu des nombreux effets délétères de la croissance accélérée sur la physiologie adulte et la longévité, qui ont été décrit chez l'Homme et nombre d'animaux de laboratoire, mais aussi chez certains oiseaux sauvages, **il est tout à fait plausible que la croissance accélérée des poussins du Pétrel des Neiges qui sont nés tardivement dans la saison se répercute sur la fin de leur vie. Bien sûr, nous ne sommes pas en mesure de démontrer de tels effets avec notre étude limitée dans le temps.**

Un autre lien entre l'existence d'une croissance accélérée chez le Pétrel des Neiges que nous avons mis en évidence et la sénescence provient de l'examen de la phénologie de la reproduction. En effet, chez le Pétrel des Neiges, les œufs des individus âgés éclosent plus tardivement que ceux des individus d'âge intermédiaire (figure 17, gauche; Goutte et al. 2010). Autrement dit, il est plausible que les vieux individus aient une plus grande probabilité de produire des poussins « tardifs » que les adultes d'âge intermédiaire, même si nous n'avons pu le démontrer formellement en raison de l'effectif limité de notre suivi de croissance. Cela ouvre de nombreuses perspectives d'étude en ce qui concerne l'influence transgénérationnelle de l'âge des parents sur la sénescence de leur progéniture.

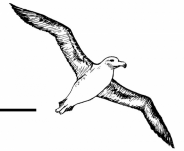
V.4. Synthèse, limites, perspectives de la cinquième partie

Dans cette partie n'avons pas pu détecter d'effets directs de l'âge des parents sur la croissance des poussins, ni sur leur physiologie de la corticostérone, mais **nous avons mis en évidence l'existence du phénomène de croissance accélérée suite à un retard de croissance (*catch-up growth*) chez le Pétrel des Neiges**. En effet, nous avons détecté un effet de la date d'éclosion de l'œuf sur la croissance des poussins du Pétrel des Neiges : les poussins « tardifs » atteignent plus rapidement leur vitesse maximale de croissance, laquelle est plus forte que les poussins « précoces ». La croissance accélérée pourrait se répercuter par des effets néfastes aussi bien à court terme (érosion télomérique accélérée, ...) qu'à long terme (taux de sénescence plus rapide...) comme cela a été décrit chez de nombreuses espèces animales et chez l'Homme, mais cela reste à vérifier pour le Pétrel des Neiges.

Compte tenu des données actuelles sur les liens entre la croissance et la dynamique d'érosion des télomères chez les oiseaux marins, il serait intéressant de mettre en relation la croissance accélérée des poussins tardifs et l'érosion des télomères chez le Pétrel des Neiges, à partir des culots sanguins qui ont été collectés durant notre saison d'étude.

A long terme – c'est-à-dire dans cinquante ans – il sera intéressant de comparer la longévité (et le taux éventuel de sénescence) de la soixantaine de poussins dont nous avons finement étudié la croissance durant la saison 2008/2009, afin de voir si on peut décrire des compromis chez les poussins « tardifs », qui ont eu une croissance accélérée (longévité plus courte ? Taux de sénescence plus fort ?).

Cette cinquième partie souffrait de nombreuses limites. L'effectif relativement limité du nombre de poussins dont la croissance a été examinée ($n = 48$) ne nous a pas permis d'étudier en profondeur les effets de l'âge des parents sur le phénotype des poussins, qui pourraient être modulés par la date de ponte. En outre, l'âge des deux partenaires est rarement connu, ce qui nous a contraints à ne considérer que l'âge du partenaire connu, qui n'est pas nécessairement dans la même classe d'âge que son partenaire.



Synthèse générale, discussion et perspectives

« Nos catégories, l'usage qui en est fait, voire le choix même des procédures expérimentales, nous conduisent à des conceptions en *conformité* avec ce que nous connaissons du vivant mais incompatibles ou étrangères à sa nature réelle, à son essence. L'accès à la 'logique du vivant' se trouve ainsi comme fermé par nos investigations mêmes, par notre propre langage. Il est indispensable d'en prendre *a minima* conscience. »

Patrick Pluton, *in* Quelle logique pour le vivant ? (1997)

VI. Synthèse générale, discussion et perspectives

VI.1. Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse

Tableau 8. Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse.

<p>Age et comportement de recherche alimentaire. [Partie III, ARTICLE A et études isotopiques III.2.2. et IV.3.3.]</p>	<p>Le comportement de recherche alimentaire du Grand Albatros mâle est modifié avec l'âge : augmentation des distances parcourues en mer, baisse de l'activité à la surface de l'eau, augmentation du taux d'hormone de stress au retour de mer (suggérant une baisse du succès de pêche avec l'âge) ; modification des aires de pêche (ségrégation partielle latitudinale selon les classes d'âge). Ces effets sont observés uniquement chez les mâles, aussi bien chez les reproducteurs que chez les non-reproducteurs. Toutefois, les mâles non reproducteurs vont en moyenne se nourrir plus au Nord que les mâles reproducteurs, ce qui suggère que la reproduction contraint les individus à aller pêcher plus au Sud.</p>
<p>Sénescence reproductive [Partie III, ARTICLE A]</p>	<p>La sénescence reproductive affecte le Grand Albatros sans interaction avec la date de ponte, mais avec un effet du sexe important : la contribution des mâles au déclin du succès reproducteur des couples avec l'âge est plus forte que celle des femelles (sous l'hypothèse que les patrons observés lors de notre étude transversale reflètent les patrons de vieillissement intra-individuels).</p>
<p>Age, immunité, stress oxydant, niveaux hormonaux. [Partie III, ARTICLE A]</p>	<p>Aucune altération de l'immunité humorale basale, du niveau de stress oxydant, du niveau des défenses antioxydantes ou des taux hormonaux (hormone de stress, hormone parentale) n'a été détectée chez le Grand Albatros. Cela suggère (i) qu'il n'y a pas de signe précoce d'endocrinosénescence, d'immunosénescence ou de sénescence liée au stress oxydant, ou du moins que le déclin des systèmes endocrinien et immunitaire ou des défenses antioxydantes n'apparaît pas avant le déclin de la performance de recherche alimentaire, ou encore que ces déclins ont lieu à des niveaux non détectables par nos méthodes d'étude; (ii) que c'est potentiellement la modification des comportements de recherche alimentaires qui provoque en premier lieu la sénescence reproductive.</p>
<p>Age et réponse au stress [Partie IV, ARTICLE B]</p>	<p>Les vieux mâles reproducteurs (≥ 30 ans) de Grand Albatros présentent une réponse au stress plus faible que les mâles d'âge intermédiaire (13-29 ans) : plus faible taux de corticostérone induit par le stress 10 minutes après la capture, plus faible pouls cardiaque 1 minute après la capture. Cet effet n'apparaît pas chez les individus non reproducteurs.</p>
<p>Effets de l'âge en fonction du statut de reproduction [Parties III et IV, études isotopiques III.2.2. et IV.3.3 ; ARTICLE C]</p>	<ul style="list-style-type: none"> - La ségrégation spatiale des mâles et des femelles n'existe pas chez les albatros immatures (i.e. ne s'étant jamais reproduits) et semble opérer qu'à partir de la première tentative de reproduction. - Il n'y a pas d'effet de l'âge sur la réponse au stress chez les individus non reproducteurs du Grand Albatros, contrairement aux individus reproducteurs. Cela suggère que le patron de variations avec l'âge dans la réponse au stress s'exprime uniquement lors de la reproduction, épisode énergétiquement coûteux dans la vie d'un oiseau.
<p>Age et réponse immunitaire. [Partie IV, ARTICLE D]</p>	<p>Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de l'âge sur la réponse immunitaire du Pétrel des Neiges, ni sur la réponse hormonale à un challenge immunitaire (pas de lien détecté entre l'âge, la réaction sous-cutanée à un antigène pro-inflammatoire, la PHA (<i>skin test</i>) et l'augmentation du taux basal de corticostérone 24 heures après l'exposition à l'antigène).</p>
<p>Age des parents, date d'éclosion des poussins, croissance des poussins. [Partie V]</p>	<p>Mise en évidence du phénomène de <i>catch-up growth</i> chez le Pétrel des Neiges : les poussins nés tardivement dans la saison présentent une croissance spectaculairement accélérée par rapport aux poussins précoces. Cela pourrait engendrer des effets à long terme sur la variation interindividuelle des patrons de sénescence. Pas d'effet détecté de l'âge des parents sur la courbe de croissance des poussins du Pétrel des Neiges, ni sur leur statut physiologique (condition corporelle ; taille ; masse ; niveau basal de corticostérone, réponse endocrine au stress de manipulation). L'âge des parents module la date d'éclosion.</p>
<p>Age, sexe et sénescence.</p>	<p>De nombreuses différences entre mâles et femelles ont été observées chez le Grand Albatros (résumées dans le tableau 9, plus loin dans cette discussion, en VI.4.1.). Cela pourrait indiquer que la sénescence affecte les mâles et les femelles de manière différente, comme chez les humains ou animaux de laboratoire (sous l'hypothèse que les patrons observés lors de notre étude transversale reflètent les patrons de vieillissement intra-individuels).</p>

VI.2. Concordance des résultats avec l'une des théories du vieillissement, la théorie du soma jetable ?

VI.2.1. La théorie du soma jetable, les stratégies spécifiques et le « taux de vie »

L'une des forces de la théorie du soma jetable (en anglais, *disposable soma theory*, Kirkwood & Holliday 1979; Kirkwood & Austad 2000; Kirkwood 2002), que nous avons présentée en introduction de cette thèse est de proposer un mécanisme centré sur les compromis entre l'investissement dans la maintenance somatique et l'investissement dans la reproduction pour expliquer la grande diversité des histoires de vie. **Les organismes font des compromis entre la reproduction et la longévité (ou la vitesse de sénescence) au cours de leur vie et ne peuvent investir de manière optimale à la fois dans la reproduction et dans la maintenance somatique** (immunité, défenses antioxydantes, ...), ce qui pourrait expliquer une part importante de la diversité des patrons de sénescence observée au sein du règne animal. Pour simplifier, face aux sources de mortalité 'intrinsèques' et 'extrinsèques', les organismes ont acquis au fil de l'évolution des stratégies différentes en fonction de leur milieu de vie : chez les espèces vivant en milieu fortement compétitif (fort taux de prédation,...), c'est-à-dire avec de forts taux de mortalité 'extrinsèque', les individus auront de faibles chances d'atteindre un grand âge, et la sélection naturelle va favoriser les variants s'investissant plus dans la reproduction (stratégie *r*), quitte à investir moins dans la maintenance somatique (au prix d'une accumulation plus rapide de dégâts métaboliques, source potentielle d'un taux de sénescence élevé) . A l'inverse, chez les espèces vivant en milieu faiblement compétitif (faible taux de prédation,...), c'est-à-dire avec de faibles taux de mortalité 'extrinsèque', la sélection naturelle va favoriser les variants qui « privilégient » la maintenance somatique et la longévité, au prix d'une vie reproductive ralentie du fait des compromis d'allocation d'énergie (stratégie *K*). Même s'il s'agit en réalité d'un continuum, on oppose classiquement les espèces « à courte durée de vie » ou à « fort taux de vie » (stratégie *r*), montrant le plus souvent des signes rapides de déclin avec l'âge, et les espèces « longévives » ou « à faible taux de vie » (stratégie *K*), montrant des signes tardifs de déclin physiologique avec l'âge, voire ne montrant pas de signe détectable de sénescence.¹

¹ Concernant la formulation de ces concepts, et l'opposition entre les deux « stratégies », il faut souligner que la séparation entre les sources de mortalité 'extrinsèques' et 'intrinsèques' a été récemment mis en cause (Williams & Day 2003; Williams et al. 2006). De plus, il faut distinguer de manière plus fine l'étude de la *longévité* de l'étude du 'taux de vie' ou du 'taux de sénescence' (Monaghan et al. 2008). Toutefois, il est encore très pratique d'opposer classiquement les « espèces à longue durée de vie » (long-lived species) et à « courte durée de vie » (« short-lived » species)

VI.2.2. Concordance de nos résultats avec la théorie du soma jetable ?

Au cours de cette thèse, nous avons étudié deux espèces d'oiseaux marins longévifs, c'est-à-dire deux espèces « à grande durée de vie » (*long-lived species*), à croissance ralentie, à taux de reproduction annuel faible (stratégie *K*). Comme nous venons de l'exposer, **une prédiction majeure de la théorie du soma jetable est que les espèces à stratégie *K* disposent de mécanismes d'investissement dans la maintenance somatique beaucoup plus performants que les espèces à stratégie *r*, qui privilégient la reproduction au sacrifice du *soma***. Il est donc judicieux de comparer nos résultats concernant la maintenance somatique avec les nombreuses études de la sénescence disponibles pour des espèces d'oiseaux à stratégie *r*, tels les passereaux, afin de vérifier si cette prédiction de la théorie du soma jetable est validée. Nous avons en effet étudié un grand nombre de traits physiologiques (immunité basale, niveaux de stress oxydant, niveaux de défenses antioxydantes, taux hormonaux...), susceptibles de refléter le degré de maintenance somatique, et qui ont fait l'objet d'études chez différentes espèces d'oiseaux à stratégie *r*.

Très peu d'études étaient disponibles en ce qui concerne les relations entre l'âge et la physiologie chez les espèces à longue durée de vie au moment où nous avons commencé nos travaux. Dans les sections qui suivent, **nous allons dresser une synthèse bibliographique et dégager, notamment grâce à nos résultats, une opposition au niveau des paramètres phénotypiques liés à l'immunité et au stress oxydant entre les espèces longévives et les espèces à courte durée de vie chez les oiseaux**, qui soutient la théorie du soma jetable : les espèces à courte durée de vie semblent présenter des signes rapides de déclin physiologique avec l'âge, tandis que les espèces à longue durée de vie semblent investir à un plus haut niveau dans ces traits physiologiques.

VI.2.2.1. Immunité, oiseaux et taux de vie : une synthèse en faveur de la théorie du soma jetable ?

Bien que peu d'études aient examiné la réponse immunitaire des oiseaux longévifs en fonction de leur âge, **les données actuellement disponibles suggèrent que les oiseaux longévifs maintiennent de bonnes performances immunitaires jusque dans le grand âge**. Les niveaux plasmatiques d'immunoglobine G ne montrent aucune variation chez la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* (Apanius 1998). Chez le Grand Albatros (6-49 ans), les niveaux basaux de plusieurs marqueurs immunitaires (haptoglobine, score d'hémolyse, score d'hémagglutination) ne varient pas avec l'âge (ARTICLE A). Chez le Pétrel des Neiges (7-48 ans), les réponses cutanée et hormonale à un challenge immunitaire à

la PHA sont indépendantes de l'âge (ARTICLE D). A notre connaissance, une seule étude montre un déclin de l'immunité avec l'âge chez un oiseau longévif (Hausmann et al. 2005b) : chez l'Océanite cul-blanc *Oceanodroma leucorhoa*, la réponse cutanée à l'injection de PHA diminue avec l'âge, mais, de manière intéressante, le taux de déclin avec l'âge est beaucoup plus faible que chez deux espèces à courte longévité comparées dans l'étude avec la même méthode. A l'inverse, de nombreuses autres études menées chez les oiseaux à courte durée de vie ont détecté des déclins rapides de l'immunité avec l'âge (réponse à la PHA : Lozano & Lank 2003; Cichon et al. 2003; Hausmann et al. 2005b; niveaux d'anticorps naturels : Parmentier et al. 2004). **L'ensemble de ces résultats suggère un lien corrélatif entre la prévalence ou la détectabilité du phénomène d'immunosénescence et le « taux de vie », ce qui est en faveur de la Théorie du Soma Jetable.**

VI.2.2.2. Stress oxydant, oiseaux, longévité : une synthèse en faveur de la théorie du soma jetable ?

Dans notre étude sur le Grand Albatros (ARTICLE A), nous n'avons pas pu détecter de déclin lié à l'âge dans les fonctions régulant le stress oxydant, malgré la mesure de trois marqueurs classiques du stress oxydant (la capacité du plasma à répondre à un stress oxydant, les niveaux plasmatiques et enzymatiques de défenses antioxydantes). Ces résultats « négatifs » peuvent bien sûr refléter le fait que les marqueurs utilisés sont inappropriés pour la détection de la sénescence. Toutefois, ils vont dans le même sens que deux études préalables qui ont échoué à mettre en évidence un déclin du métabolisme de l'oxygène (BMR, Basal Metabolic Rate) chez deux oiseaux marins longévifs en conditions naturelles (Blackmer et al. 2005; Moe et al. 2007). En revanche, une étude menée chez un oiseau à courte durée de vie, le Diamant mandarin (Moe et al. 2009), a démontré un déclin du taux métabolique (BMR) au cours de la vie des individus. Chez ce même oiseau, l'activité antioxydante du plasma (TAC, total antioxidant activity) décline chez les vieux individus en réponse à un stress immunitaire (Cote et al. 2010). A nouveau, **nous voyons se dessiner une opposition claire entre le déclin du métabolisme de l'oxygène sur la base de la longévité des individus au sein des espèces comparées, ce qui rejoint l'une des prédictions majeures de la théorie des traits d'histoire de vie.**

VI.2.3. Conclusions et limites

En conclusion, nos résultats suggèrent que le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges maintiennent dans le grand âge de hauts niveaux d'investissement dans la maintenance somatique (immunité, défenses antioxydantes), par opposition aux oiseaux à courte durée de vie qui montrent des signes rapide de déclin (Lozano & Lank 2003; Cichon et al. 2003; Parmentier et al. 2004; Haussmann et al. 2005b; Moe et al. 2009; Cote et al. 2010).

Ces résultats soutiennent la théorie du soma jetable, qui prédit que des espèces de longévité différente ont adopté au cours de l'évolution différentes stratégies d'allocation de l'énergie entre la reproduction et l'investissement somatique (Kirkwood & Austad 2000). Il faut toutefois souligner que nos travaux (et les études citées ci-dessus) ne mesurent pas exactement l'investissement *différentiel* dans la maintenance somatique et dans la reproduction, ce qui constituerait une démonstration plus convaincante du rôle des compromis d'allocation dans l'évolution des traits d'histoire de vie.

En outre, d'autres interprétations sont possibles en ce qui concerne l'absence de déclin avec l'âge des paramètres physiologiques mesurés dans nos travaux. Tout d'abord, nous pourrions manquer de recul dans le temps et n'avoir accès qu'à un nombre trop restreint de vieux individus pour étudier certains aspects de la sénescence physiologique chez nos modèles d'étude. Il faut toutefois noter que nos jeux de données comprennent un grand nombre d'individus de plus de 30 ans et que des patrons de variations avec l'âge ont par ailleurs été détectés en ce qui concerne la réponse au stress (Grand Albatros : ARTICLES A à C ; Pétrel des Neiges : Angelier 2007). Mais rien ne permet d'exclure formellement l'hypothèse selon laquelle nos différents indices pourraient être inadaptés pour la mesure de l'immunité ou du stress oxydant chez les espèces étudiées. Toutefois, chez le Grand Albatros, nous avons détecté des effets intéressants de la *date* sur certains des marqueurs utilisés (voir ARTICLE A, tableau 1, colonne *date*). En particulier, la capacité du plasma à répondre à un stress oxydant diminue avec l'approche de l'éclosion de l'œuf chez les femelles. Parallèlement, le niveau de prolactine (hormone parentale) augmente et la durée des voyages en mer diminue. Ces résultats, qui suggèrent une adaptation de la physiologie des individus en fonction de l'approche de l'éclosion de l'œuf (déjà connue chez le Grand Albatros sur le plan hormonal ou comportemental) suggèrent que certains de nos tests sont adéquats pour détecter des variations physiologiques intéressantes chez le Grand Albatros. Mais nous ne saurions tirer de conclusion définitive sur les effets de l'âge, car il est tout à fait possible que d'autres marqueurs immunitaires ou oxydatifs, non mesurés au cours de cette thèse pour des raisons financières, logistiques et éthiques, montrent des variations avec l'âge.

VI.3. Discordance des résultats avec l'une des prédictions de Williams (1966) et la théorie de l'investissement terminal ?

VI.3.1. Le Grand Albatros mâle semble *réduire* son investissement dans la reproduction en vieillissant

En étudiant les patrons de variations avec l'âge chez le Grand Albatros, nous avons mis en évidence (i) un déclin du succès reproducteur et un déclin de la performance de recherche alimentaire durant l'incubation de l'œuf chez les vieux albatros mâles en fonction de l'âge (ARTICLE A) ; (ii) un déclin du taux d'hormone parentale (prolactine) chez les mâles au-delà d'un certain nombre de changements de partenaires (voir figure 19, section VI.4.1.2.). Parallèlement, nous n'avons pas pu détecter de déclin dans divers paramètres physiologiques associés à la maintenance somatique. Voici une interprétation unitaire possible de ces trois résultats.

Il est possible que le Grand Albatros, en vieillissant, sacrifie une partie de son énergie disponible pour la reproduction afin de maintenir sa condition corporelle et sa survie. Autrement dit, **il est possible que le Grand Albatros investisse moins d'énergie dans la reproduction au fur et à mesure qu'il vieillit, pour investir d'autant plus d'énergie dans les fonctions de maintenance somatique** (immunité basale, défenses antioxydantes).

Cette interprétation de nos résultats (moindre investissement dans la reproduction en fonction de l'âge) semble en contradiction avec l'une des prédictions majeures de la théorie de la sénescence, selon laquelle il est plus optimal pour un organisme d'investir plus dans sa reproduction alors qu'il avance en âge (Williams 1966). Dans cette section, nous allons détailler cette prédiction, qui a tout récemment reçu de nombreuses critiques *en ce qui concerne son application pour décrire la dernière partie de la vie*, et présenter un nouveau cadre conceptuel pour interpréter les relations entre l'âge, la sénescence somatique et l'investissement dans la reproduction (McNamara et al. 2009), en tenant compte de la dimension *contraignante* de la sénescence somatique.

VI.3.2. Une question majeure dans la théorie de la sénescence : comment les organismes modulent-ils leur investissement dans la reproduction avec l'âge ?

La théorie des traits d'histoire de vie se focalise sur la manière dont les organismes « planifient » leurs événements de reproduction au cours de leur vie (Stearns 1992; Roff 1992; Roff 2002). Une question fondamentale en écologie est celle des relations entre l'âge, l'investissement

parental et la sénescence physiologique : comment les organismes modulent leur investissement dans la reproduction avec l'âge ? **Une prédiction théorique très influente est que l'effort reproducteur des individus devrait augmenter avec l'âge au fur et à mesure que la valeur reproductive résiduelle de l'individu décline (Williams 1966).**

Cette prédiction élégante a le mérite de proposer une explication simple aux patrons d'augmentation du succès reproducteur avec l'âge observé chez de nombreuses espèces dans la première partie de leur vie (mais l'intrication avec l'effet de l'expérience et de la sélection phénotypique est complexe). Un corolaire immédiat de cette théorie est que, étant donné qu'une augmentation de la reproduction est associée avec un plus grand risque de mortalité, la mortalité elle-même devrait augmenter au cours de la vie. Cela fournit également une élégante explication de la sénescence actuarielle (« les individus meurent de plus en plus facilement lorsqu'ils avancent en âge à cause du coût de leur plus grand investissement dans la reproduction »), ce qui explique, en partie, le succès de cette théorie.

Mais peut-on utiliser si simplement cette prédiction pour décrire les patrons de variations avec l'âge du succès reproducteur dans la dernière partie de la vie ? Pour certains auteurs, s'appuyant par ailleurs sur les notions de compromis d'allocation de l'énergie, les animaux très vieux devraient *augmenter* l'effort de reproduction au cours de leur(s) dernière(s) tentative(s) de reproduction (« ma survie est condamnée à court terme, j'augmente radicalement mon investissement dans la ou les dernières reproductions »). Cela constitue une extension de la prédiction de Williams, connue sous le nom d'hypothèse de l'investissement terminal (*terminal investment hypothesis* ; Ricklefs 2000; Coulson & Fairweather 2001; Ricklefs 2008). Pour ces auteurs, les individus devraient augmenter leur investissement dans la reproduction en vieillissant, car ils approchent la fin de leur vie et il ne leur reste plus beaucoup d'opportunités de se reproduire. Autrement dit, pour un vieil individu, qui n'a plus que quelques d'opportunités de se reproduire avant sa mort prochaine, il est plus optimal d'investir plus dans la reproduction, quitte à prendre plus de risques pour la survie ; à l'inverse, pour un individu d'âge intermédiaire, il est plus optimal d'abandonner un événement de reproduction en cas de risque pour sa survie, car il lui reste toute une vie reproductive devant lui¹.

¹ Ces formulations sont des simplifications intuitives de modèles théoriques basés sur l'optimisation du succès reproducteur total (*life-time reproductive success*). Reformulée dans ce cadre là, la *théorie de l'investissement terminal* prédit que la sélection naturelle, pour un trait donné, favorise la propagation dans les populations des variants qui engendrent à un niveau individuel la mise en place de stratégies d'allocations de l'énergie dans lesquelles les individus sénescents investissent plus dans la reproduction que les individus non sénescents, parce que cela maximise le succès reproducteur total sur une vie donnée.

Cependant, la théorie de l'investissement terminal s'est récemment confrontée à deux problèmes : le premier est une grande difficulté à établir des confirmations empiriques de cette théorie ; le second est d'ordre conceptuel. Nous allons exposer ces limites dans la section suivante.

VI.3.3. Les problèmes actuels relatifs à l'hypothèse de l'augmentation d'investissement dans la reproduction avec l'âge

VI.3.3.1. Difficultés de confirmation empirique

Le fondement de la prédiction de Williams (augmentation de l'investissement parental avec l'âge car la valeur reproductive résiduelle diminue) reste très difficile à vérifier car la simple mesure de la dépense énergétique au cours d'un événement de reproduction ne reflète peut-être pas l'investissement dans la reproduction au dépend de la survie. Prenons un exemple concret. En mesurant sept indices d'investissement parental couvrant un large spectre de paramètres liés à la reproduction (depuis l'accouplement jusqu'au sevrage des jeunes), Descamps et al. (2007) ont montré que l'investissement *énergétique* dans la reproduction augmentait progressivement avec l'âge chez les femelles d'Écureuil roux *Sciurus vulgaris*, et les auteurs ont suggéré que l'augmentation de l'effort de reproduction était une adaptation à l'augmentation de la valeur de la reproduction en cours avec l'âge (Williams, 1966) — mais, dans cette étude, aucune mesure du coût de cet investissement dans la reproduction sur la survie n'a été discutée.

En outre, de nombreuses études montrent une relation inverse à la prédiction de Williams. Par exemple, chez le Siphonostome *Syngnathus typhle* (une anguille), les vieux mâles investissent *moins* dans la reproduction que les jeunes mâles (Billing et al. 2007) ! De même, les vieilles femelles du Caribou *Rangifer tarandus* démontrent un moindre investissement parental (le poids des jeunes à la naissance est plus faible) et un moindre succès reproducteur (Weladji et al. 2002; 2009). Ou encore, chez les Chevaux *Equus caballus*, les vieilles juments protègent moins leurs petits et mettent bas moins souvent que les femelles plus jeunes, ce qui amène là aussi les auteurs à conclure que l'investissement parental *diminue avec l'âge* (Cameron et al. 2000).

De plus, en ce qui concerne la théorie de l'investissement terminal, seules trois études ont mis en évidence un investissement terminal (Velando et al. 2006; Hanssen 2006; Cote et al. 2010) et, *a contrario*, de nombreuses études ont échoué à confirmer cette hypothèse par l'observation (e.g. Weladji et al. 2009).

Un ensemble d'études menées chez différents clades de vertébrés suggère donc que l'investissement dans la reproduction pourrait *diminuer progressivement avec l'âge* (une fois passée la phase d'augmentation linéaire dans la toute première partie de la vie), plutôt que d'augmenter à l'approche de la mort, comme le prévoit certaines conceptions *adaptatives* (Williams 1966; Ricklefs 2000; Coulson & Fairweather 2001; Ricklefs 2008).

VI.3.3.2. Difficultés conceptuelles

La variation du succès reproducteur avec l'âge est-elle le fruit d'une stratégie d'*adaptation*, ou le produit de *contraintes physiologiques*, Clutton-Brock 1984; Baudisch 2008; Monaghan et al. 2008), ou encore d'une combinaison d'adaptations et de contraintes physiologiques (McNamara et al. 2009) ?

La théorie de l'investissement terminal, qui vise à expliquer la variation du succès reproducteur avec l'âge, suppose que les individus âgés doivent s'investir d'autant plus dans la reproduction que leur mort est prochaine. Cela sous-entend que la longévité des organismes est en quelque sorte fixée (Gadgil & Bossert 1970) et que l'avancement de l'âge agit linéairement sur les organismes, comme si une horloge interne définissait l'approche de la fin de vie. Or, il n'y a aucune raison de penser qu'il existe des mécanismes par lesquels un organisme « se sait » condamné à plus ou moins longue échéance.

Or, **de nombreuses études montrent que les histoires de vie des organismes ne sont pas totalement liées à l'âge *en soi*, mais qu'il faut prendre en compte l'expérience individuelle, et notamment l'effort de reproduction susceptible d'induire une accumulation de dommages métabolique à un rythme variable selon les individus.** L'investissement dans la reproduction à un âge donné pourrait être d'abord contraint par la condition physique de l'individu, liée à son histoire passé, plutôt que par son âge absolu (McNamara & Houston 1996; Mangel & Bonsall 2004; Munch & Mangel 2006; Baudisch 2008), notamment à cause de l'accumulation de dommages qui dépend du « taux de vie » (Kirkwood & Austad 2000). Cette remarque est le point de départ de McNamara et al. (2009) qui ont récemment présenté un nouveau cadre conceptuel dans lequel repenser les trajectoires de vie et les relations entre l'âge, la sénescence et la reproduction.

La théorie de l'investissement terminal s'applique aisément à un organisme à courte durée de vie, qui n'a que quelques opportunités de se reproduire. Cependant, est-il vraiment optimal pour un organisme à longue durée de vie, dont les performances commencent à décliner assez précocément (dès 20 ans pour certains traits chez les humains !), de prendre des risques accrus (en terme de survie) pour s'investir plus fortement dans la reproduction en vieillissant, alors que ses limites physiologiques

augmentent sous l'effet de la sénescence ? Autrement dit, pour un organisme à longue durée de vie qui commence relativement tôt à ressentir les effets progressifs de la sénescence somatique, n'est il pas plus stratégique de s'économiser dans la reproduction afin de bénéficier de la longue période de vie reproductive qui reste à vivre ? Ces idées, ici formulées de manière intuitive et informelle, ont récemment trouvé des supports empiriques et théoriques (McNamara et al. 2009).

VI.3.4. Interprétation de nos résultats au regard d'un nouveau cadre conceptuel

VI.3.4.1. Age et investissement dans la reproduction : contraintes ou adaptations ?

Au lieu de considérer un simple compromis entre la *survie* et la *reproduction*, comme le fait classiquement la théorie des traits d'histoire de vie, n'est il pas plus judicieux de considérer simultanément la *survie*, la *reproduction* et le *changement de condition physique au fil du temps* (sénescence somatique), c'est-à-dire les trois grands mécanismes qui gouvernent les compromis d'allocation d'énergie dans la vie de l'individu ?

A l'aide de simples modèles de trajectoires de vie, qui prennent en compte le compromis adaptatif survie/reproduction, mais aussi la possibilité de *contraintes* physiologiques croissantes avec l'âge, McNamara et al. (2009) en déduisent que, passée la première partie de la vie, il est plus optimal pour un organisme longévif de s'investir de moins en moins dans la reproduction alors qu'il avance en âge. Cette prédiction est tout simplement à l'opposé de la prédiction classique de l'investissement terminal (« il est plus optimal d'investir de plus en plus dans la reproduction en vieillissant »).

Pour résumer, **alors que la théorie de l'investissement terminal raisonne purement en termes de stratégies adaptatives et d'optimisation de la valeur sélective (et du succès reproducteur total dans la vie de l'organisme), le nouveau cadre conceptuel de McNamara et al. (2009) prend en compte la dimension contraignante de la détérioration somatique de l'organisme au fil du temps.**

Pourquoi en effet un vieil individu, bien qu'il ne lui reste que peu de temps à vivre, se sacrifierait-il ou prendrait-il des risques inconsidérés en investissant dans sa reproduction, alors que, si sa condition est trop contrainte, ce sacrifice peut être voué à l'échec ? Ne serait-il pas plus optimal pour le vieil individu de se restreindre, c'est-à-dire de réfréner son investissement dans la reproduction compte tenu de sa moins bonne forme physique, et de gagner du temps sur la mort prochaine, en saisissant plus tard une meilleure opportunité de se reproduire avec succès ?

Ce nouveau cadre conceptuel permet d'obtenir des « courbes en cloche » de l'évolution du succès reproducteur avec l'âge, dans lesquelles le succès reproducteur diminue lentement dès la

fin de la phase d'apprentissage, courbes qui sont pleinement compatibles avec les patrons transversaux ou longitudinaux observés *in natura* chez de nombreux taxons (Cameron et al. 2000; Weladji et al. 2002; Billing et al. 2007; Lecomte et al. 2010).

VI.3.4.2. Conclusion

En conclusion, nous suggérons que, du fait de la sénescence somatique (détectée notamment dans la recherche alimentaire ou la réponse au stress chez le Grand Albatros), qui limite ses performances générales, le Grand Albatros de Crozet ne peut investir dans sa reproduction en vieillissant autant qu'il le fait à un âge intermédiaire, ce qui se traduit par un déclin du succès reproducteur dès l'âge de 25 ou 30 ans. Cela n'a pas été démontré formellement par nos travaux, car nous n'avons pas mesuré l'investissement reproducteur. Cela est donc une piste de réflexion pour de futurs travaux. Toutefois, un indice qui nous indique que les vieux mâles *investissent moins dans la reproduction* dans le vieil âge est que, au-delà d'un grand nombre de changements de partenaires, le taux basal de l'hormone de l'investissement parental diminue (voir figure 19, section VI.4.1.2.).

Dans de futurs travaux, il nous reste à démontrer cette hypothèse selon laquelle la sénescence reproductrice du Grand Albatros trouverait sa causalité dans (i) une contrainte physiologique croissante avec l'âge ou l'expérience, éventuellement reflétée par la baisse de performance de recherche alimentaire avec l'âge ; (ii) une stratégie d'économie visant à limiter son investissement parental afin de prolonger sa durée de vie reproductrice (McNamara et al. 2009).

En outre, ces réflexions ne sont valables que pour les mâles, car nous n'avons détecté aucune sénescence physiologique ou comportementale chez les femelles. Cet aspect de la sénescence, à savoir les différences de patrons de variations avec l'âge entre les sexes au sein d'une espèce donnée, est un sujet d'intérêt croissant à l'heure actuelle, ce que nous allons à présent discuter.

VI.4. Sexe et sénescence : l'apport de nos résultats à la description et à la compréhension des différences sexuelles dans le vieillissement

VI.4.1. Synthèse des différences observées entre mâles et femelles

VI.4.1.1. Effets différentiels de l'âge

Bien que les différences entre hommes et femmes face au vieillissement soient connues depuis l'antiquité, la recherche en évolution et en écologie n'a que tout récemment souligné l'importance de prendre en compte le sexe dans les études sur la sénescence animale (Bonduriansky et al. 2008; Nussey et al. 2009b). **Malgré l'importance cruciale de l'existence de deux sexes dans les mécanismes de sélection naturelle et dans l'évolution des traits d'histoire de vie, très peu de données sont aujourd'hui disponibles sur les variations intra- et intersexuelles dans le phénomène de vieillissement** (Nussey et al. 2009b).

Pourtant, l'existence de différences sexuelles dans les taux de sénescence sont relativement bien établies chez les animaux de laboratoire (Smith 1959; Carey et al. 1995). En conditions naturelles, le meilleur groupe d'études en faveur de l'hypothèse d'un vieillissement différentiel entre mâles et femelles provient des études *comparatives* menées chez les oiseaux et les mammifères, qui ont montré que la différence entre les mâles et les femelles en termes de sénescence actuarielle augmentait avec le dimorphisme sexuel et le degré de polygynie chez les mammifères (Promislow 1992; Promislow et al. 1992; Clutton-Brock & Isvaran 2007). Toutefois, la prise en compte du facteur sexe reste relativement rare dans les études menées chez les animaux sauvages (Owen-Smith 1993; Loison et al. 1999; Gaillard et al. 2004).

Au cours de cette thèse, nous avons mis en évidence de nombreuses différences en termes d'effets de l'âge entre les mâles et les femelles chez le Grand Albatros, que nous avons résumées dans le tableau 9. En particulier, nous avons détecté des effets de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire et la réponse au stress chez les mâles, mais pas chez les femelles (tableau 9). En outre, chez cette espèce, le déclin du succès reproducteur avec l'âge (sénescence reproductive) semble davantage lié à la présence d'un vieux mâle dans le couple qu'à la présence d'une vieille femelle (ARTICLE A). Ce résultat, quoique surprenant et *a priori* difficile à expliquer, est tout à fait cohérent avec quelques observations effectuées chez d'autres oiseaux marins. Par exemple, chez le Puffin à bec grêle *Puffinus tenuirostris*, la probabilité de reproduction et le succès reproducteur décline avec l'âge

chez les mâles mais pas chez les femelles (Wooller et al. 1990). De même, chez l'Albatros à tête grise, le succès de pêche en mer décline chez les vieux mâles mais pas chez les femelles (Catry, 2006).

Tableau 9. Synthèse des différences des effets de l'âge (et de l'expérience) entre mâles et femelles observées au cours de cette thèse. Ce tableau montre que les effets de la sénescence ont été observés essentiellement chez les mâles, tant au niveau physiologique que reproductif, ce qui est cohérent avec les études chez l'Homme, les mammifères sauvages et les animaux de laboratoire.

Paramètre phénotypique	Différences observées entre les mâles et les femelles	Référence
Succès reproducteur	La contribution des mâles au déclin du succès reproducteur des couples avec l'âge est plus forte que celle des femelles (sous l'hypothèse que les patrons observés lors de notre étude transversale reflètent les patrons de vieillissement intra-individuels).	ARTICLE A
Comportement de recherche alimentaire	L'âge a un effet sur le comportement de recherche alimentaire <i>uniquement chez les mâles</i> : déclin de l'activité à la surface de la mer, augmentation des distances parcourues, modification des aires de pêche, modification des niveaux d'hormone de stress au retour de mer.	ARTICLE A
Taux de corticostérone induit par le stress (pendant la reproduction)	Diminution chez les vieux mâles par rapport aux mâles de la tranche d'âge moyenne. Pas d'effet chez les femelles.	ARTICLE B
Taux basal de prolactine	Un compatible avec la sénescence est détecté chez les mâles uniquement : effet 'quadratique' de l'expérience d'appariement chez le Grand Albatros (figure 19, section VI.4.1.2.); augmentation linéaire en fonction de l'expérience chez les mâles uniquement chez le Grand Albatros (Angelier et al. 2006) et chez le Pétrel des Neiges (Angelier et al. 2007b).	Etude complémentaire, VI.4.1.2.
Pouls cardiaque lié au stress (pendant la reproduction)	Diminution chez les vieux mâles par rapport aux mâles de la tranche d'âge moyenne. Pas d'effet chez les femelles.	ARTICLE B
Pyramide des âges des individus non reproducteurs	Plus de 90% des vieux individus non reproducteurs (> 30 ans) sont des mâles. Plus de 99% des femelles de plus de 30 ans sont reproductrices (mais cela pourrait refléter des influences d'origine anthropique sur la démographie).	ARTICLE C

Chez le Pétrel des Neiges, nous n'avons pas mis en évidence d'effet de l'âge sur les différents paramètres étudiés. Toutefois, des études menées avant les travaux de cette thèse chez le Pétrel des Neiges ont détecté un déclin de la réponse au stress chez les mâles en fonction mais pas chez les femelles (prolactine, Angelier et al. 2007b), ce qui plaide en faveur d'un vieillissement plus précoce ou plus apparent chez les mâles.

VI.4.1.2. Effets différentiels de l'expérience individuelle

Chez le Grand Albatros, en examinant les taux hormonaux, nous n'avons pas détecté d'effet de l'âge sur le taux basaux de prolactine (ARTICLE A, partie III). Toutefois, une exploration des taux basaux en prolactine en fonction des histoires de vie des individus révèle que un patron compatible avec un phénomène de sénescence *en prenant en compte l'expérience d'appariement plutôt que l'âge* (définie comme le nombre de partenaires différents qu'un individu a connu au cours de sa vie), c'est-à-dire en fonction du nombre de *changements de partenaires*, qui sont des événements extrêmement coûteux dans le cycle de vie d'un oiseau longévif à forte fidélité (le changement de partenaire peut prendre plusieurs années et a un coût sur le succès reproducteur total, Jouventin et al. 1999).

La figure 19 (ci-dessous) montre que le taux basal de prolactine est faible pour les oiseaux n'ayant connu qu'un seul partenaire, élevé pour les oiseaux ayant connu 2 à 4 partenaires, mais décline pour les oiseaux ayant une grande expérience d'appariement (5 ou 6 partenaires). Cette étude constitue un exemple typique de cas où des paramètres liés à l'histoire individuelle sont de meilleurs descripteurs que l'âge pour décrire des corrélats de la sénescence (voir aussi Angelier et al. 2006b; Angelier et al. 2007d), ce qui va pleinement dans le sens de la théorie du soma jetable. On peut penser qu'un mâle qui aurait perdu plus de trois fois son partenaire au cours de sa vie aura dépensé une énergie considérable dans la recherche de partenaires successifs, subissant ainsi un surcroît de dégâts métaboliques liés à cet investissement accru.

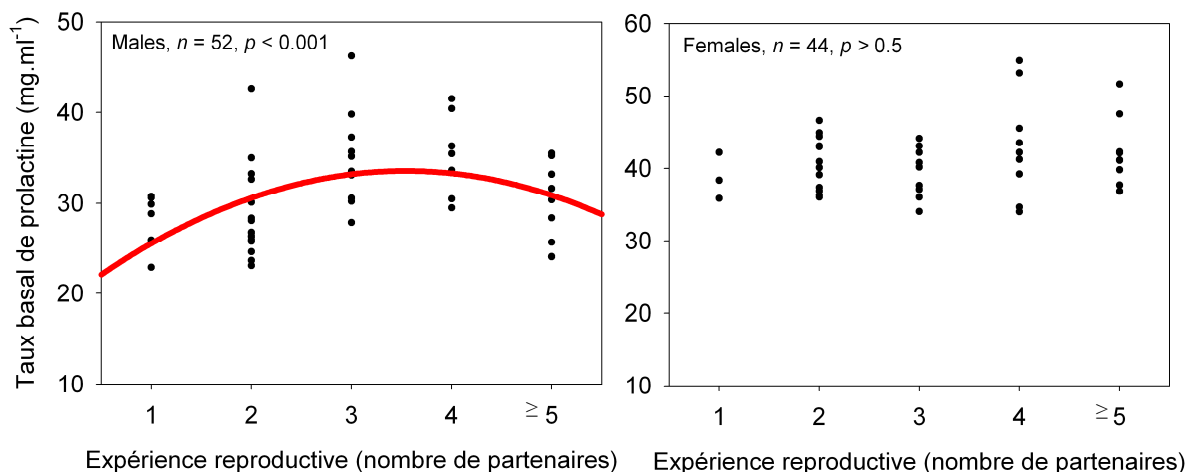


Fig. 19. Relations entre le taux basal d'hormone parentale (prolactine) et l'expérience d'appariement (nombre de partenaires différents qu'a connu un individu au cours de sa vie reproductive) chez le Grand Albatros de Crozet (individus reproducteurs, période d'incubation, été austral 2007/2008). Ce graphique suggère que les mâles sénescents s'investissent moins dans la reproduction, et montre que certains corrélats transversaux de la sénescence peuvent être obtenus en prenant en compte d'autres paramètres que l'âge.

Le résultat de cette analyse portant sur les relations entre le taux basal d'hormone parentale (prolactine) et l'expérience d'appariement (figure 19) est tout à fait cohérent avec une étude précédente menée chez l'Albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophris*. Chez cette espèce, le taux de prolactine n'est pas corrélé avec l'âge des individus mais présente une réponse 'quadratique' avec l'expérience reproductive des individus : taux faible chez les oiseaux ayant une seule expérience reproductive, maximal pour les oiseaux ayant connus 2 à 12 tentatives de reproduction, en déclin pour les oiseaux ayant connus de nombreuses expériences de reproduction (Angelier et al. 2007d).

VI.4.1.3. Synthèse : des patrons de variation avec l'âge plus facilement détectables chez les mâles

Chez le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges, un faisceau d'indices suggèrent que les patrons de variation avec l'âge sont plus facilement détectables chez les mâles que chez les femelles, tant au niveau de la reproduction, de la physiologie et du comportement – bien qu'il soit possible que la sénescence affecte d'autres traits chez les femelles que nous n'avons pas étudiés, comme la taille et la morphologie des œufs (Weimerkirch 1992). A ce stade de l'étude, il nous est impossible de dire si le taux de sénescence est réellement plus fort chez les mâles, ou s'il est simplement plus facilement détectable chez les mâles dans les traits que nous avons étudiés. Il faudrait mener une étude longitudinale prenant en compte les effets potentiels de la sélection phénotypique pour avoir une estimation précise des taux de sénescence au sein de chaque sexe (Rebke et al. 2010). Toutefois, nos approches comportementales et physiologiques nous ont permis de réunir un faisceau d'observations transversales qui, si elles ne constituent pas des preuves irréfutables de l'existence d'un taux de sénescence plus élevé chez les mâles, sont du moins compatibles avec l'idée que mâles et femelles ne sont pas égaux face aux effets apparents de l'âge sur le phénotype en conditions naturelles : les mâles « vieillissent-ils plus vite » que les femelles ? Nous allons maintenant tenter d'interpréter ces différences dans un cadre écologique et évolutif.

VI.4.2. Importance des différences sexuelles dans le vieillissement au sein du règne animal

Il existe de grandes différences de mortalité entre les sexes dans de nombreux taxons, le plus souvent en défaveur des mâles (McElligott et al. 2002; Toïgo & Gaillard 2003; Bonduriansky et al. 2008; Møller et al. 2009, mais voir Sagar et al. 2000 pour un contre exemple chez les oiseaux marins, ou Grange et al. 2009 pour les mammifères). La longévité des hommes est en moyenne de cinq années inférieure à celle des femmes et, du point de vue des causes ultimes, cela pourrait être lié à des stratégies d'allocation de l'énergie au cours de la vie reproductive différentes entre les hommes et les femmes. Chez les ongulés, la survie adulte est plus élevée chez les femelles que chez les mâles (Gaillard et al. 1993, 2000a, 2004; Toïgo & Gaillard 2003), l'espérance de vie des mâles est plus courte que celle des femelles (e.g. Mysterud et al. 2005, cerf élaphe) et la sénescence semble s'exprimer plus vite chez les mâles que chez les femelles, comme en témoigne le déclin plus rapide de la survie annuelle des mâles de chevreuil à partir de 8 ans, d'Isard pyrénéen et de Mouflon canadien, avec une différence mâles/femelles qui augmente avec l'âge (étude longitudinale par Capture Marquage Recapture, Loison et al. 1999). De surcroît, les effets de l'âge sur des traits autres que la longévité ou la survie apparaissent plus tôt dans la vie des mâles (déclin de masse corporelle des ongulés, Mysterud et al. 2001; Mysterud et al. 2005; voir aussi les revues concernant la sénescence chez les ongulés dans Gaillard et al. 2000a, 2003).

Outre la sénescence actuarielle (déclin de la survie), la sénescence reproductive est également plus rapide chez les mâles que chez les femelles dans plusieurs taxons, comme l'ont montré Nussey et al. (2009b) chez le Cerf élaphe, et comme nos données le suggèrent chez le Grand Albatros (ARTICLE A). L'hypothèse selon laquelle le vieillissement affecte plus rapidement les mâles dans différentes composantes de la valeur sélective semble donc plausible (Nussey et al 2009b). Toutefois, certaines études d'animaux sauvages ont démontré une sénescence actuarielle plus rapide chez les femelles que chez les mâles (Mésange Boréale *Parus montanus* Orell & Belda 2002). Ces études sont relativement minoritaires dans le champ disciplinaire des effets différentiels de l'âge entre mâles et femelles.

VI.4.3. Quelles sont les causes ultimes de la sénescence généralement plus 'rapide' des mâles chez les vertébrés ?

Pourquoi la sénescence des animaux, notamment chez le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges, est-elle susceptible de s'exprimer plus rapidement chez les mâles que chez les femelles ?

VI.4.3.1. Mâles et femelles, deux stratégies d'investissement dans la reproduction

Toutes ces observations empiriques sont compatibles avec les modèles théoriques qui s'intéressent aux différences mâles/femelles dans la sélection des stratégies reproductives (Bonduriansky et al. 2008). En effet, la théorie prédit que les mâles possèdent des taux de sénescence plus rapides, notamment parce qu'ils 'sacrifient' leur longévité afin d'augmenter leur investissement dans la reproduction.

L'étude des compromis d'allocation d'énergie entre la reproduction, la croissance et la maintenance somatique prédit que les mâles devraient suivre une stratégie différente des femelles afin d'optimiser leur succès reproducteur, en raison du plus grand investissement des mâles dans la reproduction dans la première partie de la vie par rapport aux femelles (Bonduriansky et al. 2008; Nussey et al. 2009b). Cette stratégie optimale peut se résumer en l'adage « vivons vite, mourons jeune ! » (mâles), tandis que les femelles, physiologiquement contraintes par la synthèse de l'œuf ou la production du nouveau né, optent plutôt pour une stratégie d'économie (« économisons-nous, vivons vieilles ! »).

Chez les vertébrés, en effet, l'investissement parental cumulé dans la première partie de la vie est en général plus important chez les mâles que chez les femelles. Chez de nombreux taxons, les jeunes mâles investissent plus d'énergie dans la reproduction, en montrant par exemple une plus grande implication dans la recherche du partenaire, dans les comportements de parade ou dans les combats entre mâles. De plus, les mâles présentent en général des caractères sexuels secondaires plus importants, dont l'expression phénotypique est parfois particulièrement coûteuse, comme les bois chez les cervidés (Nussey et al. 2009b).

En outre, le dimorphisme sexuel est généralement marqué par une plus grande taille du mâle par rapport à la femelle, ce qui implique une croissance plus importante et plus coûteuse sur le point de vue énergétique, donc une plus grande accumulation de dégâts métaboliques qui peuvent se répercuter sur le taux de sénescence (Promislow 1992; Promislow et al. 1992; Clutton-Brock & Isvaran 2007).

Nous pouvons supposer que, à l'instar de nombreux mammifères, le fait que les signes de sénescence du Grand Albatros soient détectables uniquement chez les albatros mâles illustre une différence de stratégie d'investissement dans la reproduction selon le sexe : le mâle, de grande taille par rapport à la femelle, pourrait investir plus d'énergie dans la reproduction (au sens large) que la femelle dans la première partie de sa vie (croissance, parades, territorialité), quitte à subir plus rapidement les effets du vieillissement en fin de vie que la femelle qui s'économise dans la première partie de la vie.

Il a parfois été souligné que l'idée d'un investissement différentiel mâles/femelles était paradoxal dans le cadre des espèces oiseaux marins dites *biparentales*, c'est à dire les espèces où les mâles participent tout autant à un événement de reproduction que les femelles : ils se partagent équitablement les tâches d'incubation de l'œuf et participent tous deux à l'élevage du poussin et à la protection du nid contre les prédateurs (Weimerskirch 1995; Shaffer et al. 2001). On pourrait donc penser que les prédictions exposées ci-dessus, qui reposent sur un investissement différentiel du mâle et de la femelle dans la reproduction, sont invalides dans le cas des espèces à soins biparentaux (partage *a priori* équitable des tâches parentales entre mâles et femelles). Toutefois, pendant la longue période d'élevage du poussin, les mâles s'investissent beaucoup plus dans l'apport de nourriture que les femelles et terminent la reproduction plus tardivement (Weimerskirch et al. 2000). De plus, ces prédictions sont basées sur un raisonnement qui intègre toute l'histoire de vie des individus et non pas un seul événement de reproduction. Il faut souligner que, sur une vie donnée, les albatros mâles sont susceptibles d'investir plus d'énergie dans la reproduction que les femelles pour trois raisons : (i) les albatros mâles montrent une grande implication dans les comportements de parades et la territorialité ; les mâles arrivent quelques semaines avant les femelles et les attendent chez le Grand Albatros ; (ii) les mâles sont de plus grande taille que les femelles; le Grand Albatros est en effet l'un des rares oiseaux marins à présenter un dimorphisme sexuel spectaculaire, avec des mâles en moyenne 20% plus grands que les femelles (Weimerskirch 1992; Shaffer et al. 2001) ; le mâle du Pétrel des Neiges est également 10 à 20% plus grand que la femelle et participe davantage à l'incubation de l'œuf car la femelle déserte plus souvent le nid (Barbraud and Jouventin 1998; Barbraud and Chastel 1999) ; (iii) chez le Grand Albatros, les mâles s'investissent davantage dans le nourrissage du petit si jamais le poussin est de grande taille et exprime des besoins accrus (Weimerskirch et al. 2000).

VI.4.3.2. *Interprétations alternatives*

Du point de vue des causes ultimes, la différence entre les mâles et les femelles peut résulter d'une accumulation de dégâts liés aux coûts de la reproduction plus rapide chez les mâles que chez les femelles du fait d'une stratégie d'investissement différente (cf. paragraphe précédent), mais aussi être le résultat d'une force de sélection naturelle qui décroîtrait plus vite avec l'âge chez les mâles (ceux-ci ayant des durées de vie plus courtes).

De plus, les forces de sélection régissant les patrons de sénescence au sein de chaque sexe pourraient être découplées en raison de divergences dans la nature des traits déterminant le succès reproducteur ou la survie. Les traits phénotypiques qui favorisent le succès reproducteur sont en effet potentiellement différents d'un sexe à l'autre. Chez les femelles, le succès reproducteur est majoritairement liée à l'homéostasie hormonale et l'investissement des ressources dans le développement ainsi qu'à l'intensité des soins maternels apportés aux jeunes, alors que chez les mâles, le succès reproducteur est principalement lié à l'investissement dans les parades et la compétition ou dans l'expression de signaux sexuels coûteux (e.g. Clutton-Brock 1988).

Les contraintes physiologiques sont très différentes d'un sexe à l'autre et sont susceptibles d'induire de fortes différences dans les processus de sélection naturelle sur les traits déterminant le succès reproducteur (Herndon et al. 2002; Grotewiel et al. 2005). Le rôle des *interactions* entre les sexes dans l'évolution des patrons de sénescence chez les vertébrés sont encore une *terra incognita*, alors que des cas extraordinairement complexes et fascinants sont connus chez les « invertébrés » : chez certains insectes à grande longévité, la sénescence reproductive des femelles est directement influencée *par le mâle* au travers du taux d'accouplement et des composants du sperme du mâle (Reinhardt et al. 2009).

VI.4.4. Différences mâles/femelles et sénescence : un lien proximal avec les stratégies d'acquisition des ressources (*foraging*) et/ou le dimorphisme sexuel ?

Nous avons suggéré que les différences observées entre mâles et femelles dans le vieillissement pourraient s'expliquer, du point de vue des causes ultimes, par des différences de stratégie d'investissement dans la reproduction. Toutefois, les causes proximales de cette sénescence accrue des mâles restent méconnues. Par quel(s) mécanisme(s) morphologiques et/ou physiologiques les mâles se trouvent-ils plus rapidement confrontés à des limitations dans leur investissement reproducteur que les femelles ?

Dans cette section, basée sur une exploration bibliographique chez les mammifères et les oiseaux, **nous allons souligner la possibilité d'un mécanisme causal de la sénescence différentielle entre les mâles et les femelles, en établissant des liens entre la sénescence en milieu naturel et les stratégies d'acquisition des ressources (*foraging*).**

Comme nous l'avons vu, chez les vertébrés, dont le Grand Albatros, la sénescence pourrait s'exprimer plus rapidement chez les mâles que les femelles, tant au niveau de la reproduction que de la performance de recherche alimentaire ou que des taux hormonaux. Cela pourrait-il être lié à un déclin plus rapide chez les mâles de la capacité à acquérir des ressources, qui détermine de manière cruciale la quantité d'énergie à allouer aux différentes tâches (survie, reproduction, maintenance) ?

Parce qu'ils s'investissent plus que les femelles dans la reproduction dans la première partie de la vie et/ou parce qu'ils sont souvent plus grands que les femelles, les mâles doivent acquérir au cours de leur vie plus de ressources. Par exemple, nombre d'ongulés mâles doivent régulièrement acquérir rapidement une ressource importante afin de renouveler leurs bois. Or, les mécanismes d'acquisition de la ressource sont susceptibles de se dégrader à un rythme dépendant de la quantité de ressources extraites du milieu, notamment par l'usure des dents chez les mammifères ou l'usure des ailes chez les insectes.

Etant donné que les mâles doivent acquérir plus de ressources que les femelles au cours de la première partie de leur vie, il est logique que leurs systèmes d'acquisition d'énergie se détériorent plus vite et que cela se répercute par un effet différentiel de l'âge sur la longévité. Un lien causal semble donc unir plausible entre les différences inter-sexuelles d'investissement dans la reproduction, l'acquisition des ressources du milieu et les différences inter-sexuelles dans l'expression des patrons de sénescence.

Bien que nous ne soyons pas en mesure de le démontrer formellement chez nos modèles d'étude, plusieurs études menées chez les mammifères appuient cette hypothèse (mais voir Toïgo & Gaillard 2003). Par exemple, chez le Cerf élaphe, la masse corporelle, qui traduit directement la capacité de l'individu à se maintenir en bonne condition par l'acquisition des ressources, décline beaucoup plus tôt dans la vie chez les mâles (à partir de 10 ans) que chez les femelles (à partir de 20 ans). Cela pourrait s'expliquer par des différences dans la taille de la dentition à la naissance des mâles et des femelles, les mâles ayant à la naissance des dents bien plus petites que ce que le dimorphisme sexuel aurait pu laisser présager, impliquant un déclin fonctionnel plus rapide chez les mâles susceptible d'expliquer leur sénescence plus rapide (Carranza et al. 2004).

De plus, le dimorphisme sexuel pourrait induire un coût indirect en termes de survie, lors de *conditions difficiles en termes de disponibilité des ressources*. En effet, Toïgo & Gaillard (2003) ont démontré que la survie des mâles relativement à la survie des femelles était plus faible dans des

conditions de nourriture limitée. Cela suggère qu'il existe un coût de la grande taille des mâles (dimorphisme sexuel) pour affronter des conditions de nourriture limitée. Il faut bien comprendre qu'il n'y a pas de lien *direct* du dimorphisme sexuel sur la différence de survie entre mâles et femelles, mais un lien indirect où la disponibilité des ressources intervient comme un mécanisme modulateur (Toïgo & Gaillard 2003). Autrement dit, les conditions environnementales, plus que la simple différence de taille entre les sexes, pourrait moduler les différences de survie intersexuelles. La grande taille des mâles par rapport aux femelles semble avantageuse lors de saisons favorables, mais désavantageuse en conditions défavorables (Toïgo & Gaillard 2003).

D'autres différences entre mâles et femelles dans le déclin de l'activité de recherche alimentaire ont été mises en évidence chez les drosophiles (Fernandez et al. 1999) et les hommes (Sallis 2000). Chez les humains, une étude de la différence de longévité entre hommes et femmes a démontré que cette différence s'estompait lorsque les ressources sont abondantes (études comparant les populations de différents états américains sur la base d'indices économiques d'accès aux ressources, Møller et al. 2009). **Il semble donc que la littérature actuelle, conjointement à notre étude, suggère un ensemble de liens proximaux entre le vieillissement différentiel des mâles et des femelles et les systèmes d'acquisition des ressources, modulé par la disponibilité des ressources.** Si un grand nombre d'études semble avoir échoué à démontrer des différences entre les mâles et les femelles en terme de vieillissement, cela peut être dû au fait que ces études ont été conduites en conditions de nourriture illimitée (Toïgo & Gaillard 2003), ce qui souligne une fois de plus l'importance des études *in natura*.

VI.5. Limites des approches employées dans cette thèse

VI.5.1. Les limites d'une approche transversale

VI.5.1.1. Le vieillissement est un processus fondamentalement intra-individuel

L'ensemble des travaux effectués dans le cadre de cette thèse sur le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges sont des études dites 'transversales' (ou 'cross-sectionnelles'), c'est-à-dire que nos plans expérimentaux consistent en l'examen de différents individus (différentes tranches d'âges) *simultanément* (nous nous sommes rendus à un instant t dans une population et nous avons comparé les vieux individus aux plus jeunes). L'information analysée est alors une moyenne obtenue chez un ensemble d'individus d'âge donné, sans se soucier de savoir si les différents individus survivent à l'âge suivant.

Depuis près de deux siècles, la médecine humaine a mis en œuvre ce type d'étude pour étudier les effets de l'âge à l'échelle de la population et détecter des paramètres susceptibles de varier chez les personnes âgées. En écologie, la majorité des études sont encore transversales et ont permis de mettre à jour de nombreux paramètres susceptibles d'être des facteurs proximaux du vieillissement (voir, par exemple, en ce qui concerne les oiseaux (Cichon et al. 2003; Angelier et al. 2007b; Bize et al. 2008; Catry et al. 2006; Broggi et al. 2007). Un des avantages indéniables de ces études, outre leur meilleure faisabilité par rapport aux études longitudinales, est que l'on s'affranchit simplement des variations environnementales inter-annuelles. Ces dernières peuvent être particulièrement fortes dans le secteur d'étude de cette thèse conduite dans l'Océan Austral.

Toutefois, dans le contexte de la sénescence, des critiques ont été émises en ce qui concerne les études transversales (e.g. Nussey et al. 2008). Ces auteurs ont souligné l'importance cruciale des études longitudinales dans l'étude des phénomènes de vieillissement. **Le vieillissement est en effet un processus fondamentalement *intra-individuel*. Seules les études longitudinales permettent de suivre une même série d'individus tout au long de leur vie et de discriminer les variations intra-individuelles des variations inter-individuelles en tenant compte de l'hétérogénéité inter-individuelle et des effets confondants de la sélection phénotypique (Nussey et al. 2008).**

VI.5.1.2. Le problème de l'hétérogénéité individuelle dans l'analyse des patrons transversaux des variations avec l'âge

L'hétérogénéité interindividuelle est un problème majeur pour l'étude des traits d'histoires de vie, susceptible d'influencer la valeur sélective à long terme (Hamel et al. 2009) et de générer des patrons sur la dynamique globale de la population très différents des patrons à un niveau intra-individuel (Vaupel et al. 1979; Vaupel & Yashin 1985; Cam & Monnat 2000; Cam et al. 2002; Nussey et al. 2008; McCleery et al. 2008). Il a par ailleurs été démontré que la qualité individuelle interagissait avec l'âge dans la détermination des patrons de sénescence (McCleery et al. 2008).

De nombreuses études ont décrit l'existence de différences de 'qualité phénotypique' entre les individus, susceptibles de modifier considérablement les patrons liés à l'âge au niveau populationnel (pour les oiseaux, voir par exemple les études chez le Cygne tuberculé *Cygnus olor*, Charmantier et al. 2006, McCleery et al. 2008, chez la Mouette tridactyle *Rissa tridactyla*, Cam et al. 2002, ou encore chez le Pétrel des Neiges, Angelier et al. 2010). Si des individus qui ont en moyenne un bon succès reproducteur ont aussi une durée de vie élevée (co-variation positive entre le succès reproducteur et la longévité), alors ces individus de 'bonne qualité phénotypique' deviennent prédominants sur les individus de 'basse' ou 'moyenne qualité phénotypique' dans les classes d'âge élevées, ce qui peut alors masquer le déclin intra-individuel des performances reproductives avec l'âge à un niveau populationnel (Vaupel et al. 1979; Van de Pol & Verhulst 2006; Nussey et al. 2008). De nombreuses mesures de 'performance' phénotypique co-varient avec l'âge dans les populations sauvages (Berube et al. 1999; Reid et al. 2003; Weladji et al. 2006).

Chez la Mouette tridactyle, par exemple, l'existence d'une forte hétérogénéité interindividuelle dans la survie et la reproduction, avec une co-variation positive entre la probabilité de survie et le succès de reproduction (i.e. les mouettes qui se reproduisent bien ont également de bons taux de survie), provoque une divergence spectaculaire entre les patrons liés à l'âge à un niveau intra-individuel ou 'populationnel' (Cam et al. 2002).

Autrement dit, l'interprétation de l'information obtenue à l'échelle de la population, sans tenir compte des probabilités de survie des individus d'un âge à l'autre, peut être problématique à cause de la 'sélection intra-cohorte' ou 'intra-générationnelle'. Celle-ci désigne, par exemple, la disparition avec l'âge des individus les plus 'faibles' i.e. qui ont une faible valeur sélective pour un trait donné (disparition sélective), ou l'introduction par immigration d'individus ayant une performance différente de la moyenne de la population résidente (apparition sélective).

Les patrons transversaux de variations avec l'âge dans la performance de reproduction à l'échelle de la population peuvent être liés à un changement intra-individuel au cours du temps au sein des individus (c'est la composante qui nous intéresse) mais aussi à la disparition sélective ou l'apparition sélective de certains phénotypes au fil des années.

Ces deux dernières composantes sont susceptibles de masquer les effets de sénescence, ou, au contraire, de produire des patrons de pseudo-sénescence à l'échelle populationnelle (Blarer et al. 1995; Gaillard et al. 2000b; Cam et al. 2002; Van de Pol & Verhulst 2006). L'analyse transversale des variations avec l'âge de certains traits phénotypiques est donc susceptible de produire des patrons fondamentalement, voir opposés, aux patrons révélés par l'analyse longitudinale (Voir aussi l'exemple spectaculaire de Nussey et al. (2008), Fig. 1, concernant l'évolution de la masse chez les chevreuils en fonction de l'âge).

Il est donc crucial de conduire des études longitudinales du vieillissement, c'est-à-dire d'utiliser des mesures répétées chez un même individu à différents âges et si possible tout au long de leur vie et d'analyser les jeux de données en contrôlant les effets confondants de l'hétérogénéité interindividuelle (Forslund & Pärt 1995; Van de Pol & Verhulst 2006; Nussey et al. 2008). Un grand nombre de méthodes ont été développées pour discriminer l'évolution intra-individuelle (e.g. le vieillissement sensu stricto) des patrons de changements moyens à l'échelle populationnelle (Van de Pol & Verhulst 2006; Weladji et al. 2006; Balbontin et al. 2007; Brown & Roth 2009; McCleery et al. 2008; Bouwhuis et al. 2009; Moyes et al. 2009; Nussey et al. 2009; Weladji et al. 2009; Rebke et al. 2010), mais aucune de ces méthodes ne peut s'appliquer à nos jeux de données purement transversaux.

Récemment, Rebke et al. (2010) ont proposé un moyen de décomposer la contribution de ces trois phénomènes (changement intra-individuel au cours du temps, apparition et disparition sélective de certains phénotypes au fil des années) à la performance reproductive de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo*. Ils ont démontré que, dans leur population d'étude, le changement intra-individuel au cours du temps était responsable de plus de 80% de la variation de performance reproductive à l'échelle de la population, autrement dit que le patron transversal reflétait bien l'effet de la sénescence reproductive. Il serait très intéressant de conduire cette analyse pour le Grand Albatros.

VI.5.1.3. Les effets de cohortes

Chez les vertébrés, les conditions environnementales dans la toute première partie de la vie (fin du développement embryonnaire, naissance, croissance, maturation sexuelle) sont susceptibles de provoquer des effets de cohortes, c'est-à-dire des différences phénotypiques persistantes entre des groupes d'individus nés à différentes périodes (Albon et al. 1987; Reid et al. 2003b; Gaillard et al. 2003b; Bonenfant et al. 2009). Par exemple, chez le Crave à bec rouge *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, la qualité de l'habitat à la naissance induit des différences d'une cohorte à l'autre en termes de survie juvénile et de probabilité de recrutement. Ou encore, chez certains ongulés, la densité populationnelle à la naissance influence notamment l'âge de première reproduction (Reid et al. 2003b) et la masse corporelle adulte (Pettorelli et al. 2002; Bonenfant et al. 2002).

Les conditions environnementales précoces, telles que la qualité de l'habitat, la disponibilité des ressources et la densité populationnelle, sont donc susceptibles d'influencer la dynamique de la population à court terme (variations interannuelles dans le recrutement par modification de la mortalité juvénile) mais aussi d'avoir des conséquences à long terme sur les paramètres démographiques et phénotypiques entre les cohortes, en affectant notamment la taille corporelle, la vitesse de croissance, l'âge de première reproduction, la fertilité, la survie et le succès reproducteur (Lindström 1999; Metcalfe & Monaghan 2001; Bonenfant et al. 2002; Beckerman et al. 2003; Reid et al. 2003b; Bonenfant et al. 2009). **Les effets de cohortes peuvent influencer en profondeur la dynamique de la population (Gaillard et al. 2003b) et biaiser l'analyse transversale des patrons de variations avec l'âge.** Si on conduit une analyse transversale d'un trait phénotypique en moyennant l'information par tranches d'âge, les effets de cohortes peuvent provoquer des variations apparentes de ce paramètre avec l'âge qui ne sont pas liées à la sénescence, mais à des différences phénotypiques moyennes entre des groupes de cohortes. Par exemple, un « déclin avec l'âge » de tel ou tel paramètre phénotypique à partir de 30 ans pourrait être lié au fait que les cohortes nées il y a plus de 30 ans sont apparues dans des conditions environnementales différentes des autres cohortes, ayant induit une valeur moyenne de ce paramètre anormalement basse et persistante. Il est donc judicieux d'en tenir compte dans les analyses, mais le nombre relativement limité d'individus dans nos jeux de données ne nous a pas permis de contrôler de tels effets.

VI.5.2. Les limites d'une approche corrélative

Au cours de cette thèse, nous avons étudié le Grand Albatros (approche corrélative) et le Pétrel des Neiges (approche expérimentale, challenge immunitaire). Chez la première espèce, notre approche corrélative a consisté en la simple mesure de différents paramètres physiologiques et comportementaux en fonction de l'âge chez le Grand Albatros (immunité basale, stress oxydant, taux hormonaux), sans intervenir directement sur ces paramètres (approche expérimentale). Les paramètres mesurés sont susceptibles de varier avec l'âge, mais aussi avec les conditions environnementales au moment de la mesure, la durée du jeûne d'un oiseau sur son nid, l'état physiologique de l'individu (niveaux de réserves énergétiques, ...). L'approche purement corrélative ne permet pas de discriminer les différentes sources de variations. Il faut néanmoins souligner que, dans leur grande majorité, les études actuellement disponibles sur la sénescence en milieu naturel sont le fruit d'approches corrélatives (par exemple, (Weimerskirch 1992; Nisbet et al. 1999; Berube et al. 1999; Mysterud et al. 2001; Angelier et al. 2006b; Angelier et al. 2007d; Bize et al. 2008) et que toutes les études du vieillissement humain ont commencé par l'exploration corrélative des patrons de variations avec l'âge. En outre, il est impossible de mettre en œuvre des protocoles expérimentaux pour manipuler la physiologie du Grand Albatros pour des raisons éthiques.

VI.5.3. Les limites d'une approche purement basée sur le paramètre *âge*

Nous avons basé toutes nos études en examinant la variation de différents paramètres en fonction de l'âge des individus. Récemment, McNamara et al. (2009) ont souligné que l'âge en soi n'était pas le principal paramètre déterminant les patrons de vieillissement, mais qu'il fallait prendre en compte l'accumulation de détériorations somatiques liées *dont l'intensité dépend de l'expérience de reproduction des individus* (Kirkwood & Austad 2000; McNamara et al. 2009) : plus un organisme s'investit intensément dans la reproduction, plus le taux de dégâts métaboliques liés au surcroît d'activité métabolique inhérent à tout événement de reproduction augmente.

Plusieurs études ont par exemple échoué à détecter directement des effets de l'âge sur certains traits phénotypiques, mais ont découvert des effets de l'expérience de reproduction, c'est-à-dire du nombre de tentatives de reproduction qu'un individu a expérimenté au cours de sa vie (Angelier et al. 2006b; Angelier et al. 2007d). Par exemple, Angelier et al. (2006) ont détecté un effet de l'expérience reproductive (nombre de tentatives de reproduction enregistrées pour un individu au cours de sa vie) sur les taux hormonaux, là où des effets de l'âge ne sont pas statistiquement

significatifs. Cela peut s'expliquer par le fait que, au sein d'une tranche d'âge donnée, il peut avoir une forte variance de l'expérience de reproduction, car, chez le Grand Albatros par exemple, les oiseaux peuvent sauter des événements de reproduction au cours de leur vie (Jenouvrier et al. 2003) et l'âge de première reproduction varie (Angelier et al. 2007d).

Toutefois, dans toutes les analyses préliminaires effectuées au cours de cette thèse, nous n'avons pas mis en évidence de biais lié à l'expérience de reproduction ou à l'âge de première reproduction des individus (voir par exemple ARTICLE A, Supplementary Information Online). Tous les effets de l'âge détectés au cours de ces travaux de thèse restent significatifs en prenant en compte l'expérience de reproduction plutôt que l'âge et la variable *expérience* n'améliore pas les corrélations observées. Cela est lié au fait que, chez le Grand Albatros notamment, l'âge et l'expérience de reproduction sont fortement corrélés. En outre, dans notre étude, l'âge est sans doute un paramètre plus fiable que l'expérience de reproduction en raison de la possibilité de ne pas avoir observé certains événements reproducteurs au cours du suivi démographique, en particulier pour les individus isolés.

VI.6. Conclusions générales de la thèse, questions en suspend, perspectives

VI.6.1. Conclusions générales

A l'issue de cette thèse visant à détecter les effets de l'âge sur la physiologie, la reproduction et le comportement des individus en conditions naturelles par l'étude de deux oiseaux marins longévifs, nous avons mis en évidence que le déclin de la performance de reproduction des mâles de Grand Albatros pouvait-être lié à (i) une modification des comportements de recherche alimentaire (Partie III, ARTICLE A) et/ou (ii) une modification de la réponse au stress avec l'âge (Partie IV, ARTICLE B), ce qui est plutôt surprenant compte tenu des résultats empiriques obtenus chez l'Homme ou les animaux de laboratoire qui mettent en avant le rôle de l'immunité ou du stress oxydant comme facteur proximal de sénescence.

Dans la première partie de cette thèse, en effet, à l'issue d'une analyse de la bibliographie obtenue chez l'Homme et les animaux de laboratoire, nous avons identifié trois grandes groupes de causes proximales de la sénescence (tableau 4, I.4): l'immunosénescence (déclin de l'immunité avec l'âge), l'endocrinosénescence (déclin des mécanismes hormonaux) et la théorie du vieillissement radicalaire (effets du stress oxydant). Or, **malgré l'utilisation d'un grand nombre de marqueurs physiologiques et biochimiques, nous n'avons pas pu détecter d'effets de l'âge sur de nombreux paramètres physiologiques, ce qui est particulièrement intéressant à la lumière de la théorie du**

soma jetable : contrairement aux espèces à courte durée de vie, les espèces longévives pourraient maintenir de hauts niveaux de maintenance somatique (quitte à sacrifier l'investissement dans la reproduction en fin de vie).

L'une des idées principales qui ressort de nos travaux est la suivante : **en conditions naturelles, c'est-à-dire dans un milieu où les ressources alimentaires ne sont pas illimitées, ni soumises aux fluctuations environnementales, la sénescence pourrait d'abord opérer là où on ne l'attend pas forcément, en particulier au niveau des traits liés au comportement de recherche alimentaire.** Etant donné l'importance de la performance de recherche alimentaire dans la détermination du niveau d'énergie disponible pour les individus, c'est-à-dire dans la réalisation de toutes les grandes fonctions physiologiques, nous proposons, en conjonction avec quelques études récentes, que la performance de recherche alimentaire soit envisagée comme un trait phénotypique crucial dans la détermination et l'évolution des patrons de sénescence en milieu naturel (voir tableau 9).

Nous avons identifié plusieurs paramètres qui interagissent dans l'expression des patrons de variations avec l'âge : (i) **le facteur sexe** (les effets de l'âge n'ont été observés que chez les mâles, ce qui est parfaitement cohérent avec les données disponibles chez les mammifères et les modèles de laboratoire ; voir Tableau 9; ARTICLES A, B, C) ; (ii) **le statut reproducteur**, lequel est susceptible de moduler l'expression de la sénescence (aucun effet de l'âge dans la réponse au stress n'a été découvert chez les individus non reproducteurs, ARTICLE B) ; (iii) **l'expérience individuelle**, qui peut mettre en évidence des patrons de variations compatibles avec la sénescence mais n'apparaissant pas lorsqu'on examine la variation avec l'âge (Section VI.5.3).

VI.6.2. Questions en suspens

A l'issue de nos travaux, de nombreuses questions restent en suspens. Pourquoi les vieux mâles d'albatros vont-ils pêcher dans des zones partiellement différentes des mâles plus jeunes ? Leur succès de pêche, c'est-à-dire leur gain de masse en mer, est-il directement altéré par l'âge ou la modification des taux d'hormones de stress au retour de mer est-elle liée à d'autres facteurs de stress ? Et, plus important, quelles sont les conséquences éventuelles de ces modifications liées à l'âge sur les différentes composantes de la valeur sélective des individus, notamment sur la survie annuelle des individus ?

Une autre question en suspens est celle de l'origine des différences entre les mâles et les femelles. En effet, nous avons mis en évidence de nombreuses différences entre mâles et femelles dans

l'expression des patrons liés à l'âge, au niveau de la physiologie, du comportement alimentaire et du succès reproducteur (ARTICLES A, B, C, différences synthétisées dans le tableau 9), mais les causes proximales et ultimes de cette différence restent inconnues à ce stade de l'étude. S'agit-il réellement d'une stratégie d'investissement différentiel dans la reproduction en fin de vie, ou d'une conséquence à long terme de la croissance plus rapide des mâles par rapport aux femelles en raison du dimorphisme sexuel ?

Etant bien conscients des limites de notre approche transversale, une importante question en suspens est de savoir à quel point les patrons de variations avec l'âge mis en évidence au cours de notre étude sont le reflet de patrons intra-individuels, c'est-à-dire le reflet du phénomène de vieillissement *sensu stricto*.

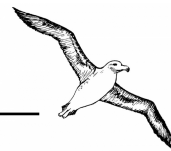
VI.6.3. Perspectives

Afin de mieux comprendre les modifications des comportements alimentaires avec l'âge chez les oiseaux marins, **il serait intéressant de prolonger notre étude télémétrique par l'étude à fine échelle de la localisation des captures de proie au cours des voyages alimentaires (mesure de l'efficacité du voyage alimentaire, analyse fine des comportements en mer et des interactions jeunes/vieux à l'aide de caméras posées sur les Albatros) et par le suivi intra-individuel de l'évolution des comportements (pose répétée de loggers et de balises sur les mêmes individus)**. En outre, il serait opportun de mettre en place une approche comparative des comportements alimentaires chez différentes espèces, en mettant à profit le nombre de plus en plus important d'études sur le comportement alimentaire chez les oiseaux marins, grâce au développement considérable de la télémétrie et la géolocalisation et à la miniaturisation de ces appareils. L'approche comparative à grande échelle est en effet exigée pour mettre en évidence les causalités ultimes de l'évolution des patrons de sénescence (Jones et al. 2008; Berman et al. 2009; Péron et al. 2010).

En ce qui concerne les différences entre les mâles et les femelles, une perspective intéressante serait d'étudier en profondeur les différences sexuelles dans les patrons de sénescence reproductrice chez le Grand Albatros, en mettant à profit la base de données démographique (1957-2010). Il serait intéressant, par exemple, d'estimer la contribution relative des mâles et des femelles au déclin du succès reproducteur dans les couples avec l'âge, ainsi que les différences dans les patrons de survie entre les sexes, par des méthodes d'analyses appropriées qui tiendraient compte de l'hétérogénéité individuelle (génétique quantitative, ...).

Par ailleurs, nous nous sommes cantonnés à l'étude d'une période critique du cycle reproducteur, à savoir la période d'incubation de l'œuf. Récemment, l'attention a été attirée sur le fait que la dynamique des populations d'oiseaux pourrait aussi dépendre de ce qui se passe hors de la reproduction. De nombreuses perspectives s'offrent à nous en ce qui concerne **l'étude des effets de l'âge sur les comportements en dehors de la période de reproduction**, pendant les années sabbatiques. Des travaux sont actuellement menés en ce sens au CEBC. En outre, un domaine quasi vierge en ornithologie de terrain reste l'étude de la *vie post reproductive*, si elle existe. Le Grand Albatros pourrait se prêter à cette étude car de nombreux vieux mâles non reproducteurs ne se sont pas reproduits depuis de longues années, bien qu'ils continuent à visiter les colonies durant le début de la période de reproduction.

A plus long terme, il serait intéressant de mettre en place une étude longitudinale des paramètres physiologiques, notamment des taux hormonaux, par la mesure répétée des hormones tout au long de la vie des individus. Il est pour l'heure impossible d'étudier des variations intra-individuelles comportementales et physiologiques chez des individus dont la longévité est supérieure à 50 ans dans le cadre d'une thèse de 3 ans. La physiologie *de base* des animaux longévifs est encore une *terra incognita* en conditions naturelles, notamment en ce qui concerne l'immunité, le stress oxydant, les mécanismes neuro-endocriniens, et que les colonies d'oiseaux marins étudiées par le CEBC depuis plus de 50 ans fournissent aujourd'hui un terrain d'étude exceptionnel pour la mise en place d'expériences sur la physiologie du vieillissement. A ce jour, aucune étude véritablement longitudinale des effets de l'âge sur la physiologie ou le comportement n'a encore été menée en conditions naturelles et, comme le montrent les très rares études longitudinales de la physiologie sur les animaux en captivité (Moe et al. 2009), ces approches sont extrêmement prometteuses pour faire le lien entre les facteurs ultimes et proximaux de la sénescence.



Bibliographie

« Read, read, read ! »

Michael Romero

« Les bibliothèques sont un refuge contre le vieillissement. »
Jean Grenier, *La Vie quotidienne* (1968)

Bibliographie

- Adams, C. E. 1985** Reproductive senescence. In *Reproduction in Mammals* (eds. C. R. Austin and R. V. Short), pp. 210-233: Cambridge Univ Press.
- Aebischer, N. J. and Wanless, S. 1992** Relationships between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for shag *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study* 39, 43-52.
- Albon, S. D., Clutton-Brock, T. H., and Guinness, F. E. 1987** Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *The Journal of Animal Ecology* 56, 69-81.
- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B., Chastel, O., Sorci, G., and Promislow, D. 2006** An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution* 60, 1913-1924.
- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B., and Sorci, G. 2004** Increased susceptibility to oxidative stress as a proximate cost of reproduction. *Ecology Letters* 7, 363-368.
- Alonso-Alvarez, C. and Tella, J. L. 2001** Effects of experimental food restriction and body-mass changes on the avian T-cell-mediated immune response. *Canadian Journal of Zoology* 79, 101-105.
- Alonso-Álvarez, C., Pérez-Rodríguez, L., García, J. T., Viñuela, J., and Mateo, R. 2010** Age and Breeding Effort as Sources of Individual Variability in Oxidative Stress Markers in a Bird Species. *Physiological and Biochemical Zoology* 83, 110-118.
- Ameisen, J. C. 1999** La sculpture du vivant. *Stock, Paris*.
- Amélineau, F., Goutte, A., and Chastel, O. 2009** Effect of age and reproductive experience on the timing of breeding in a long-lived bird: the snow petrel (*Pagodroma nivea*) in Adélie Land, mémoire de master BioSciences, 1ère année de master, Université de Lyon.
- Anderson, D. J. and Apanius, V. 2003** Actuarial and reproductive senescence in a long-lived seabird: preliminary evidence. *Experimental Gerontology* 38, 757-760.
- Angelier, F., Barbraud, C., Lormée, H., Prud'homme, F., and Chastel, O. 2006a** Kidnapping of chicks in emperor penguins: a hormonal by-product? *Journal of Experimental Biology* 209, 1413-1420.
- Angelier, F., Bost, C. A., Giraudeau, M., Bouteloup, G., Dano, S., and Chastel, O. 2008** Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*. *General and comparative endocrinology* 156, 134-144.
- Angelier, F. and Chastel, O. 2009** Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *General and comparative endocrinology* 163, 142-148.
- Angelier, F., Moe, B., Blanc, S., and Chastel, O. 2009** What Factors Drive Prolactin and Corticosterone Responses to Stress in a Long-Lived Bird Species (Snow Petrel *Pagodroma nivea*)? *Physiological and Biochemical Zoology* 82, 590-602.
- Angelier, F., Clément-Chastel, C., Welcker, J., Gabrielsen, G. W., and Chastel, O. 2009b** How does corticosterone affect parental behaviour and reproductive success? A study of prolactin in black-legged kittiwakes. *Functional Ecology* 23, 784-793.
- Angelier, F., Moe, B., Clément-Chastel, C., Bech, C., and Chastel, O. 2007a** Corticosterone levels in relation to change of mate in black-legged kittiwakes. *The Condor* 109, 668-674.
- Angelier, F., Moe, B. R., Weimerskirch, H., and Chastel, O. 2007b** Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* 76, 1181-1191.
- Angelier, F., Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., and Chastel, O. 2006b** Effect of age, breeding experience and senescence on corticosterone and prolactin levels in a long-lived seabird: the wandering albatross. *General and comparative endocrinology* 149, 1-9.
- Angelier, F., Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., Trouvé, C., and Chastel, O. 2007c** Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiological and Biochemical Zoology* 80, 283-292.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., and Chastel, O. 2007d** Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 611-621.
- Angelier, F., Wingfield, J. C., Weimerskirch, H., and Chastel, O. 2010** Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the 'corticosterone–fitness hypothesis'. *Biology Letters* published online June 23, 2010.
- Annett, C. A. and Pierotti, R. 1999** Long-term reproductive output in western gulls: consequences of alternate tactics in diet choice. *Ecology* 80, 288-297.
- Apanius, V. 1998** Stress and immune defense. *Advances in the Study of Behavior* 27, 133-153.
- Araneo, B. A., Woods, M. L., and Daynes, R. A. 1993** Reversal of the immunosenescent phenotype by dehydroepiandrosterone: hormone treatment provides an adjuvant effect on the immunization of aged mice with recombinant hepatitis B surface antigen. *The Journal of infectious diseases* 167, 830-840.
- Ardia, D. R., Schat, K. A., and Winkler, D. W. 2003** Reproductive effort reduces long-term immune function in breeding tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1679-1684.
- Arking, R. 2006** *The biology of aging: observations and principles*. Oxford: Oxford University Press.

- Arlettaz, R., Patthey, P., Baltic, M., Leu, T., Schaub, M., Palme, R., and Jenni-Eiermann, S. 2007** Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 1219-1224.
- Astheimer, L. B., Buttemer, W. A., and Wingfield, J. C. 1995** Seasonal and acute changes in adrenocortical responsiveness in an arctic-breeding bird. *Hormones and Behavior* 29, 442-457.
- Bachman, R. A. 1984** Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 113, 1-32.
- Balbontin, J., Hermosell, I. G., Marzal, A., Reviriego, M., De Lope, F., and Møller, A. P. 2007** Age-related change in breeding performance in early life is associated with an increase in competence in the migratory barn swallow *Hirundo rustica*. *Journal of Animal Ecology* 76, 915-925.
- Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2001** Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 32, 297-302.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Robertson, G. G., and Jouventin, P. 1999** Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *Journal of Animal Ecology* 68, 1179-1192.
- Barja, G. 2004** Aging in vertebrates, and the effect of caloric restriction: a mitochondrial free radical production-DNA damage mechanism? *Biological Reviews* 79, 235-251.
- Baudisch, A. 2008** *Inevitable aging? Contributions to evolutionary-demographic theory*. Berlin: Springer Verlag.
- Bauer, M. E. 2008** Chronic Stress and Immunosenescence: A Review. *Neuroimmunomodulation* 15, 241-250.
- Beamonte Barrientos, R., Velando, A., Drummond, H., and Torres, R. 2010** Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived Bird. *Am Nat* 175, 469-480.
- Bears, H., Smith, J. N. M., and Wingfield, J. C. 2003** Adrenocortical sensitivity to stress in Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis oregonus*) breeding in low and high elevation habitat1. *Ecoscience* 10, 127-233.
- Beckerman, A. P., Benton, T. G., Lapsley, C. T., and Koesters, N. 2003** Talkin"bout My Generation: Environmental Variability and Cohort Effects. *The American Naturalist* 162, 754-767.
- Beckman, K. B. and Ames, B. N. 1998** The free radical theory of aging matures. *Physiological Reviews* 78, 547-581.
- Bell, G. 1980** The costs of reproduction and their consequences. *The American Naturalist* 116, 45-77.
- Bennett, P. M. and Owens, I. P. F. 2002** *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*: Oxford University Press, USA.
- Bennetts, R. E. and McClelland, B. R. 1997** Influence of age and prey availability on Bald Eagle foraging behavior at Glacier National Park, Montana. *The Wilson Bulletin* 109, 393-409.
- Berman, M., Gaillard, J. M., and Weimerskirch, H. 2009** Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 375-382.
- Berube, C. H., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J. T. 1999** Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80, 2555-2565.
- Besedovsky, H., Sorkin, E., Keller, M., and Muller, J. 1975** Changes in blood hormone levels during the immune response. *Experimental Biology and Medicine* 150, 466-470.
- Bessa, J. M., Oliveira, M., Cerqueira, J. J., Almeida, O. F. X., and Sousa, N. 2005** Age-related qualitative shift in emotional behaviour: paradoxical findings after re-exposure of rats in the elevated-plus maze. *Behavioural brain research* 162, 135-142.
- Biard, C., Hardy, C., Motreuil, S., and Moreau, J. 2009** Dynamics of PHA-induced immune response and plasma carotenoids in birds: should we have a closer look? *Journal of Experimental Biology* 212, 1336-1343.
- Biesmeijer, J. C. and Toth, E. 1998** Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux* 45, 427-443.
- Bildstein, K. L. 1983** Age-related differences in the flocking and foraging behavior of White Ibises in a South Carolina salt marsh. *Colonial Waterbirds* 6, 45-53.
- Billing, A. M., Rosenqvist, G., and Berglund, A. 2007** No terminal investment in pipefish males: only young males exhibit risk-prone courtship behavior. *Behavioral Ecology* 18, 535-540.
- BirdLife International. 2004** *Threatened birds of the world 2004*. Cambridge.
- BirdLife International. 2006** Analysis of albatross and petrel distribution within the CCAMLR convention area: results from the global Procellariiform tracking database. *CCAMLR Science*, 143-174.
- Bize, P., Criscuolo, F., Metcalfe, N. B., Nasir, L., and Monaghan, P. 2009** Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 1679-1683.
- Bize, P., Devevey, G., Monaghan, P., Doligez, B., and Christe, P. 2008** Fecundity and survival in relation to resistance to oxidative stress in a free-living bird. *Ecology* 89, 2584-2593.
- Blackburn, E. H. 1991** Structure and function of telomeres. *Nature* 350, 569-573.
- Blackmer, A. L., Mauck, R. A., Ackerman, J. T., Huntington, C. E., Nevitt, G. A., and Williams, J. B. 2005** Exploring individual quality: basal metabolic rate and reproductive performance in storm-petrels. *Behavioral Ecology* 16, 906-913.
- Blanco, M. A. and Sherman, P. W. 2005** Maximum longevity of chemically protected and non-protected fishes, reptiles, and amphibians support evolutionary hypotheses of aging. *Mechanisms of Ageing and Development* 126, 794-803.
- Blarer, A., Doebeli, M., and Stearns, S. C. 1995** Diagnosing senescence: inferring evolutionary causes from phenotypic patterns can be misleading. *Proceedings of the Royal Society B* 262, 305-312.

- Blasco, M. A. 2002** Immunosenescence phenotypes in the telomerase knockout mouse. *Springer Seminars in Immunopathology* 24(1), 75-85.
- Blount, J. D., Metcalfe, N. B., Arnold, K. E., Surai, P. F., Devevey, G. L., and Monaghan, P. 2003** Neonatal nutrition, adult antioxidant defences and sexual attractiveness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1691-1696.
- Boersma, B. and Wit, J. M. 1997** Catch-up growth. *Endocrine Reviews* 18, 646-661.
- Bokony, V., Lendvai, A. Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J. C., and Chastel, O. 2009** Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? *The American Naturalist* 173, 589-598.
- Bonduriansky, R. and Brassil, C. E. 2002** Rapid and costly ageing in wild male flies. *Nature* 420, 377-377.
- Bonduriansky, R., Maklakov, A., Zajitschek, F., and Brooks, R. 2008** Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology* 22, 443-453.
- Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L. E., Blanchard, P., Pettorelli, N., and Owen-Smith, N. 2009** Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41, 313-357.
- Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Klein, F., and Loison, A. 2002** Sex-and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography* 25, 446-458.
- Bonier, F., Martin, P. R., Moore, I. T., and Wingfield, J. C. 2009** Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology & Evolution* 24, 634-642.
- Bonneaud, C., Mazuc, J., Gonzalez, G., Haussy, C., Chastel, O., Faivre, B., and Sorci, G. 2003** Assessing the cost of mounting an immune response. *The American Naturalist* 161, 367-379.
- Botkin, D. B. and Miller, R. S. 1974** Mortality rates and survival of birds. *The American Naturalist* 108, 181-192.
- Bourgeon, S. and Raclot, T. 2006** Corticosterone selectively decreases humoral immunity in female eiders during incubation. *Journal of Experimental Biology* 209, 4957-4965.
- Bouwhuis, S., Sheldon, B. C., Verhulst, S., and Charmantier, A. 2009** Great tits growing old: selective disappearance and the partitioning of senescence to stages within the breeding cycle. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 2769-2773.
- Bowen, W. D., Iverson, S. J., McMillan, J. I., and Boness, D. J. 2006** Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology* 75, 1340-1351.
- Boyce, M. S. and Perrins, C. M. 1988** Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68, 142-153.
- Bradley, J. S., Wooller, R. D., Skira, I. J., and Serventy, D. L. 1989** Age-dependent survival of breeding short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *The Journal of Animal Ecology* 58, 175-188.
- Brandewiede, J., Schachner, M., and Morellini, F. 2005** Ethological analysis of the senescence-accelerated P/8 mouse. *Behavioural brain research* 158, 109-121.
- Bried, J., Pontier, D., and Jouventin, P. 2003** Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour* 65, 235-246.
- Broggi, J., Hohtola, E., Koivula, K., Orell, M., Thomson, R. L., and Nilsson, J. Å. 2007** Sources of variation in winter basal metabolic rate in the great tit. *Ecology* 21, 528-533.
- Bronikowski, A. M. and Promislow, D. E. L. 2005** Testing evolutionary theories of aging in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 271-273.
- Brown, W. P. and Roth, R. R. 2009** Age-specific reproduction and survival of individually marked Wood Thrushes, *Hylocichla mustelina*. *Ecology* 90, 218-229.
- Bryant, M. J. and Reznick, D. 2004** Comparative studies of senescence in natural populations of guppies. *The American Naturalist* 163, 55-68.
- Buntin, J. D. 1996** Neural and hormonal control of parental behavior in birds. In *Advances in the study of behavior* (eds. J. S. Rosenblatt and C. T. Snowdon), pp. 161-213. New York: Academic Press.
- Buntin, J. D., Becker, G. M., and Ruzycski, E. 1991** Facilitation of parental behavior in ring doves by systemic or intracranial injections of prolactin. *Hormones and Behavior* 25, 424-444.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002** *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, Springer Verlag.
- Butchart, S. H. M., Stattersfield, A. J., Bennun, L. A., Shutes, S. M., Akçakaya, H. R., Baillie, J. E. M., Stuart, S. N., Hilton-Taylor, C., and Mace, G. M. 2004** Measuring global trends in the status of biodiversity: Red List Indices for birds. *PLoS Biology*, e383.
- Cailliet, G. M., Andrews, A. H., Burton, E. J., Watters, D. L., Kline, D. E., and Ferry-Graham, L. A. 2001** Age determination and validation studies of marine fishes: Do deep-dwellers live longer? *Experimental Gerontology* 36, 739-764.
- Cam, E., Hines, J. E., Monnat, J. Y., Nichols, J. D., and Danchin, E. 1998** Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology* 79, 2917-2930.
- Cam, E., Link, W. A., Cooch, E. G., Monnat, J. Y., and Danchin, E. 2002** Individual covariation in life history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist* 159, 96-105.
- Cam, E. and Monnat, J. Y. 2000** Stratification based on reproductive state reveals contrasting patterns of age-related variation in demographic parameters in the kittiwake. *Oikos* 90, 560-574.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., and Minot, E. O. 2000** Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 243-249.

- Cano, P., Cardinali, D. P., Spinedi, E., and Esquifino, A. I. 2008** Effect of aging on 24-hour pattern of stress hormones and leptin in rats. *Life Sciences* 83, 142-148.
- Carey, J. R., Liedo, P., Orozco, D., Tatar, M., and Vaupel, J. W. 1995** A male-female longevity paradox in medfly cohorts. *Journal of Animal Ecology* 64, 107-116.
- Carey, H. V. 1985** The use of foraging areas by yellow-bellied marmots. *Oikos* 44, 273-279.
- Caro, T. M., Sellen, D. W., Parish, A., Frank, R., Brown, D. M., Voland, E., and Mulder, M. B. 1995** Termination of reproduction in nonhuman and human female primates. *International Journal of Primatology* 16, 205-220.
- Carranza, J., Alarcos, S., Sánchez-Prieto, C. B., Valencia, J., and Mateos, C. 2004** Disposable-soma senescence mediated by sexual selection in an ungulate. *Nature* 432, 215-218.
- Cartar, R. V. 1992** Morphological senescence and longevity: an experiment relating wing wear and life span in foraging wild bumble bees. *Journal of Animal Ecology* 61, 225-231.
- Carter, C. S., Sonntag, W. E., Onder, G., and Pahor, M. 2002** Physical performance and longevity in aged rats. *Journals of Gerontology Series A: Biological and Medical Sciences* 57, 193-197.
- Catchpole, E. A., Morgan, B. J. T., Coulson, T. N., Freeman, S. N., and Albon, S. D. 2000** Factors influencing Soay sheep survival. *Applied Statistics* 49, 453-472.
- Catry, P., Phillips, R. A., Phalan, B., and Croxall, J. P. 2006** Senescence effects in an extremely long-lived bird: the grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma*. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 1625-1630.
- Charlesworth, B. and Hughes, K. A. 1996** Age-specific inbreeding depression and components of genetic variance in relation to the evolution of senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93, 6140-6145.
- Charmantier, A., Perrins, C., McCleery, R. H., and Sheldon, B. C. 2006** Quantitative genetics of age at reproduction in wild swans: support for antagonistic pleiotropy models of senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 6587-6592.
- Chastel, O., Lacroix, A., Weimerskirch, H., and Gabrielsen, G. W. 2005** Modulation of prolactin but not corticosterone responses to stress in relation to parental effort in a long-lived bird. *Hormones and Behavior* 47, 459-466.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., and Jouventin, P. 1993** High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94, 278-285.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., and Jouventin, P. 1995** Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk* 112, 964-972.
- Chen, D., Pan, K. Z., Palter, J. E., and Kapahi, P. 2007** Longevity determined by developmental arrest genes in *Caenorhabditis elegans*. *Aging cell* 6, 525-530.
- Cherel, Y., Mauguet, R., Lacroix, A., and Gilles, J. 1994** Seasonal and fasting-related changes in circulatory gonadal steroids and prolactin in king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 67, 1154-1173.
- Cherel, Y. and Hobson, K. A. 2007** Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 329, 281-287.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., and Weimerskirch, H. 2000** Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122, 155-162.
- Cherel, Y., Robin, J. P., Walch, O., Karmann, H., Netchitailo, P., and Le Maho, Y. 1988** Fasting in king penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *American Journal of Physiology- Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 254, 170-177.
- Chung, H. Y., Cesari, M., Anton, S., Marzetti, E., Giovannini, S., Seo, A. Y., Carter, C., Yu, B. P., and Leeuwenburgh, C. 2009** Molecular inflammation: Underpinnings of aging and age-related diseases. *Ageing Research Reviews* 8, 18-30.
- Cichon, M., Sendecka, J., and Gustafsson, L. 2003** Age-related decline in humoral immune function in Collared Flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology* 16, 1205-1210.
- Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R., Wingfield, J. C., and Smith, J. N. M. 2004** Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society B* 271, 2473-2479.
- Clutton-Brock, T. H. 1984** Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist* 123, 212-229.
- Clutton-Brock, T. H. 1988** Reproductive success. In *Reproductive Success - Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems* (ed. T. H. Clutton-Brock), pp. 472-485: University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock, T. H. 1991** *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H., Iason, G. R., Albon, S. D., and Guinness, F. E. 1982** Effects of lactation on feeding behaviour and habitat use in wild red deer hinds. *Journal of Zoology* 198, 227-236.
- Clutton-Brock, T. H. and Isvaran, K. 2007** Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 3097-3104.
- Cohen, A. A. 2004** Female post-reproductive lifespan: a general mammalian trait. *Biological Reviews* 79, 733-750.
- Cohen, A. A., McGraw, K. J., Wiersma, P., Williams, J. B., Robinson, W. D., Robinson, T. R., Brawn, J. D., and Ricklefs, R. E. 2008** Interspecific associations between circulating antioxidant levels and life-history variation in birds. *The American Naturalist* 172, 178-193.
- Comfort, A. 1979** *The biology of senescence*. Churchill Livingstone, London.
- Corsolini, S., Nigro, M., Olmastroni, S., Focardi, S., and Regoli, F. 2001** Susceptibility to oxidative stress in Adélie and Emperor penguin. *Polar Biology* 24, 365-368.
- Costantini, D. 2008** Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies. *Ecology Letters* 11, 1238-1251.

- Costantini, D. and Dell'Omo, G. 2006** Effects of T-cell-mediated immune response on avian oxidative stress. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 145, 137-142.
- Costantini, D. and Møller, A. P. 2009** Does immune response cause oxidative stress in birds? A meta-analysis. *Comparative biochemistry and physiology Part A*, 153, 339-344.
- Cote, J., Arnoux, E., Sorci, G., Gaillard, M., and Faivre, B. 2010** Age-dependent allocation of carotenoids to coloration versus antioxidant defences. *Journal of Experimental Biology* 213, 271-277.
- Coulson, J. C. 1984** The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126, 525-543.
- Coulson, J. C. and Fairweather, J. A. 2001** Reduced reproductive performance prior to death in the Black-legged Kittiwake: senescence or terminal illness? *Journal of Avian Biology*, 146-152.
- Criscuolo, F., Monaghan, P., Nasir, L., and Metcalfe, N. B. 2008** Early nutrition and phenotypic development: 'catch-up' growth leads to elevated metabolic rate in adulthood. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 1565-1570.
- Cupps, T. R. and Fauci, A. S. 1982** Corticosteroid-mediated immunoregulation in man. *Immunological reviews* 65, 133-155.
- Dann, P. and Cullen, M. J. 1990** Survival, patterns of reproduction, and lifetime reproductive output in Little Blue Penguins (*Eudyptula minor*) on Phillip Island, Victoria, Australia. *Penguin biology*, 63-84.
- De Martinis, M., Franceschi, C., Monti, D., and Ginaldi, L. 2006** Inflammation markers predicting frailty and mortality in the elderly. *Experimental and molecular pathology* 80, 219-227.
- Desrochers, A. 1992** Age and foraging success in European blackbirds: variation between and within individuals. *Animal Behaviour* 43, 885-894.
- Deevey Jr, E. S. 1947** Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology* 22, 283-314.
- Dhabhar, F. S. 2002** Stress-induced augmentation of immune function--the role of stress hormones, leukocyte trafficking, and cytokines. *Brain, behavior, and immunity* 16, 785-798.
- Dhabhar, F. S. and McEwen, B. S. 1997** Acute Stress Enhances while Chronic Stress Suppresses Cell-Mediated Immunity in Vivo: A Potential Role for Leukocyte Trafficking. *Brain, behavior, and immunity* 11, 286-306.
- Dhabhar, F. S. and McEwen, B. S. 1999** Enhancing versus suppressive effects of stress hormones on skin immune function. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 1059-1064.
- Douglas, A. J., Brunton, P. J., Bosch, O. J., Russell, J. A., and Neumann, I. D. 2003** Neuroendocrine responses to stress in mice: hyporesponsiveness in pregnancy and parturition. *Endocrinology* 144, 5268-5276.
- Drent, R. H. and Daan, S. 1980** The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225-252.
- Ducros, V., Ferry, M., Faure, P., Belin, N., Renversez, J. C., Ruffieux, D., and Favier, A. 2000** Distribution of selenium in plasma of French women: relation to age and selenium status. *Clinical Chemistry* 46, 731-733.
- Emborg, M. E., Ma, S. Y., Mufson, E. J., Levey, A. I., Taylor, M. D., Brown, W. D., Holden, J. E., and Kordower, J. H. 1998** Age-related declines in nigral neuronal function correlate with motor impairments in rhesus monkeys. *The Journal of Comparative Neurology* 401, 253-265.
- Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J. P., and Broberg, M. 2001** Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* 82, 1613-1620.
- Ersler, W. B., Sun, W. H., Binkley, N., Gravenstein, S., Volk, M. J., Kamoske, G., Klopp, R. G., Roecker, E. B., Daynes, R. A., and Weindruch, R. 1993** Interleukin-6 and aging: blood levels and mononuclear cell production increase with advancing age and in vitro production is modifiable by dietary restriction. *Lymphokine and cytokine research* 12, 225-230.
- Fabrizio, P., Pozza, F., Pletcher, S. D., Gendron, C. M., and Longo, V. D. 2001** Regulation of longevity and stress resistance by Sch9 in yeast. *Science* 292, 288-290.
- Fernandez, J. R., Grant, M. D., Tulli, N. M., Karkowski, L. M., and McClearn, G. E. 1999a** Differences in locomotor activity across the lifespan of *Drosophila melanogaster*. *Experimental Gerontology* 34, 621-631.
- Finch, C. E. 1998** Variations in senescence and longevity include the possibility of negligible senescence. *The Journals of Gerontology Series A and Medical Sciences* 53, 235-239.
- Finch, C. E. and Austad, S. N. 2001** History and prospects: symposium on organisms with slow aging. *Experimental Gerontology* 36, 593-597.
- Finch, C. E., Pike, M. C., and Witten, M. 1990** Slow increases of the Gompertz mortality rate during aging in certain animals approximate that of humans. *Science* 249, 902-905.
- Finkel, T. and Holbrook, N. J. 2000** Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* 408, 239-247.
- Fisher, R. 1930** *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fleg, J. L., O'Connor, F., Gerstenblith, G., Becker, L. C., Clulow, J., Schulman, S. P., and Lakatta, E. G. 1995** Impact of age on the cardiovascular response to dynamic upright exercise in healthy men and women. *Journal of Applied Physiology* 78, 890-900.
- Forslund, P. and Pärt, T. 1995** Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 374-378.
- Fowles, J. R., Fairbrother, A., Fix, M., Schiller, S., and Kerkvliet, N. I. 1993** Glucocorticoid effects on natural and humoral immunity in mallards. *Developmental & Comparative Immunology* 17, 165-177.
- Fox, G. A., Kendall, B. E., Fitzpatrick, J. W., and Woolfenden, G. E. 2006** Consequences of heterogeneity in survival probability in a population of Florida scrub-jays. *Ecology* 75, 921-927.
- Franceschi, C. 2007** Inflammaging as a major characteristic of old people: can it be prevented or cured? *Nutrition Reviews* 65, 173-176.

- Franceschi, C., Bonafe, M., Valensin, S., Olivieri, F., De Luca, M., Ottaviani, E., and De Benedictis, G. 2000a Inflammaging. An evolutionary perspective on immunosenescence. *Annals of the New York Academy of Sciences* 908, 244-254.
- Franceschi, C., Monti, D., Sansoni, P., and Cossarizza, A. 1995 The immunology of exceptional individuals: The lesson of centenarians. *Immunology today* 16, 12-16.
- Franceschi, C., Valensin, S., Bonaf, M., Paolisso, G., Yashin, A. I., Monti, D., and De Benedictis, G. 2000b The network and the remodeling theories of aging: historical background and new perspectives. *Experimental Gerontology* 35, 879-896.
- Francois, R., Altabet, M. A., Goericke, R., McCorkle, D. C., Brunet, C., and Poisson, A. 1993 Changes in the ¹³C of Surface Water Particulate Organic Matter Across the Subtropical Convergence in the SW Indian Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 627-644.
- French, S. S., McLemore, R., Vernon, B., Johnston, G. I. H., and Moore, M. C. 2007 Corticosterone modulation of reproductive and immune systems trade-offs in female tree lizards: long-term corticosterone manipulations via injectable gelling material. *Journal of Experimental Biology* 210, 2859-2865.
- Fridolfsson, A. K. and Ellegren, H. 1999 A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* 30, 116-121.
- Gadgil, M. and Bossert, W. H. 1970 Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104, 1-24.
- Gaillard, J., Viallefont, A., Loison, A., and Festa-Bianchet, M. 2004 Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27, 47-58.
- Gaillard, J. M. and Bonenfant, C. 2008 Vertebrate Ageing: An Evolutionary Process with a Genetic Basis. *Current Biology* 18, R130-R131.
- Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., and Jorgenson, J. 2000a Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 471-477.
- Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., and Toigo, C. 2000b Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367-393.
- Gaillard, J. M., Loison, A., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., and Solberg, E. 2003a Ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals. *Population and Development Review* 29, 39-56.
- Gaillard, J. M., Loison, A., Toigo, C., Delorme, D., Laere, G., and Crête, M. 2003b Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* 10, 312-320.
- Galbraith, H., Hatch, J. J., Nisbet, I. C. T., and Kunz, T. H. 1999 Age-related changes in efficiency among breeding common terns *Sterna hirundo*: measurement of energy expenditure using doubly-labelled water. *Journal of Avian Biology* 30, 85-96.
- Grange, S., Duncan, P., and Gaillard, J. M. 2009 Poor horse traders: large mammals trade survival for reproduction during the process of feralization. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 1911.
- Gerschman, R., Gilbert, D., Nye, S. W., Dwyer, P., Fenn, W. O., 1954 Oxygen poisoning and X-irradiation: a mechanism in common. *Science* 119, 623-626.
- Grotewiel, M. S., Martin, I., Bhandari, P., and Cook-Wiens, E. 2005 Functional senescence in *Drosophila melanogaster*. *Ageing Research Reviews* 4, 372-397.
- Gomez, C. R., Boehmer, E. D., and Kovacs, E. J. 2005 The aging innate immune system. *Current opinion in immunology* 17, 457-462.
- Goodman, D. 1974 Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *The American Naturalist* 108, 247-268.
- Goutte, A., Antoine, A., Weimerskirch, H., and Chastel, O. 2010 Age and the timing of breeding in a long-lived bird: a role for stress hormones. *Functional Ecology* Publié en ligne en avril 2010.
- Grandchamp, N. and Schenk, F. 2006 Adaptive changes in a radial maze task: Efficient selection of baited arms with reduced foraging in senescent hooded rats. *Behavioural brain research* 168, 161-166.
- Grant, B. R. and Grant, P. R. 1996 High survival of Darwin's finch hybrids: effects of beak morphology and diets. *Ecology* 77, 500-509.
- Grassman, M. and Crews, D. 1989 Ovarian and adrenal function in the parthenogenetic whiptail lizard *Cnemidophorus uniparens* in the field and laboratory. *General and comparative endocrinology* 76, 444-450.
- Guarente, L. and Kenyon, C. 2000 Genetic pathways that regulate ageing in model organisms. *Nature* 408, 255-262.
- Gustafsson, L. and Pärt, T. 1990 Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs, *Nature* 347, 279-281.
- Haldane, J. B. S. 1941 *New paths in genetics*. Allen & Unwin, London.
- Hall, M. E., Nasir, L., Daunt, F., Gault, E. A., Croxall, J. P., Wanless, S., and Monaghan, P. 2004 Telomere loss in relation to age and early environment in long-lived birds. *Proceedings of the Royal Society B* 271, 1571-1576.
- Halliwell, B. and Gutteridge, J. M. C. 2007 *Free radicals in biology and medicine*: Oxford University Press.
- Hamel, S., Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G., Loison, A., Bonenfant, C., and Descamps, S. 2010 Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecology Letters* 13, 915-935.
- Harman, D. 1956 Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry. *Journal of Gerontology* 11, 298-300.
- Hamilton, W. D. 1966 The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12, 12-45.
- Hanssen, S. A. 2006 Costs of an immune challenge and terminal investment in a long-lived bird. *Ecology* 87, 2440-2446.

- Haraldstad, Ø. and Jonsson, B. 1983 Age and sex segregation in habitat utilization by brown trout in a Norwegian lake. *Transactions of the American Fisheries Society* 112, 27-37.
- Harman, D. 1956 Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry. *Journal of gerontology* 11, 298-300.
- Harris, M. P., Buckland, S. T., Russell, S. M., and Wanless, S. 1994 Year-and age-related variation in the survival of adult European shags over a 24-year period. *Condor* 96, 600-605.
- Harris, M. P. and Wanless, S. 1996 Differential responses of Guillemot *Uria aalge* and Shag *Phalacrocorax aristotelis* to a late winter wreck. *Bird Study* 43, 220-230.
- Hatch, S. A., Roberts, B. D., and Fadely, B. S. 1993 Adult survival of black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony. *Ibis* 135, 247-254.
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., O'Reilly, K. M., Huntington, C. E., Nisbet, I. C. T., and Vleck, C. M. 2003 Telomeres shorten more slowly in long-lived birds and mammals than in short-lived ones. *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1387-1392.
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., and Vleck, C. M. 2005 Longer telomeres associated with higher survival in birds. *Biology Letters* 1, 212-213.
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., Huntington, C. E., Nisbet, I. C. T., and Vleck, C. M. 2007 Telomerase activity is maintained throughout the lifespan of long-lived birds. *Experimental Gerontology* 42, 610-618.
- Hausmann, M. F., Winkler, D. W., Huntington, C. E., Vleck, D., Sanneman, C. E., Hanley, D., and Vleck, C. M. 2005b Cell-mediated immunosenescence in birds. *Oecologia* 145, 269-274.
- Hayflick, L. 1965 The limited *in vitro* lifetime of human diploid cell strains. *Experimental Cell Research* 37, 614-636.
- Hayflick, L. 2000 The future of ageing. *Nature* 408, 267-269.
- Heidinger, B. J., Nisbet, I. C. T., and Ketterson, E. D. 2006 Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proceedings of the Royal Society B* 273, 2227-2231.
- Heidinger, B. J., Nisbet, I. C. T., and Ketterson, E. D. 2008 Changes in adrenal capacity contribute to a decline in the stress response with age in a long-lived seabird. *General and comparative endocrinology* 156, 564-568.
- Herndon, L. A., Schmeissner, P. J., Dudaronek, J. M., Brown, P. A., Listner, K. M., Sakano, Y., Paupard, M. C., Hall, D. H., and Driscoll, M. 2002 Stochastic and genetic factors influence tissue-specific decline in ageing *C. elegans*. *Nature* 419, 808-814.
- Higginson, A. D. and Barnard, C. J. 2004 Accumulating wing damage affects foraging decisions in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Ecological Entomology* 29, 52-59.
- Hobson, K. A. 1999 Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120, 314-326.
- Holliday, N. P. and Read, J. F. 1998 Surface oceanic fronts between Africa and Antarctica. *Deep-Sea Research Part I* 45, 217-238.
- Holmes, D. J. and Austad, S. N. 1995 The evolution of avian senescence patterns: implications for understanding primary aging processes. *Integrative and Comparative Biology* 35, 307-317.
- Holmes, D. J., Flückiger, R., and Austad, S. N. 2001 Comparative biology of aging in birds: an update. *Experimental Gerontology* 36, 869-883.
- Houston, A., Schmid-Hempel, P., and Kacelnik, A. 1988 Foraging strategy, worker mortality, and the growth of the colony in social insects. *The American Naturalist* 131, 107-114.
- Hulbert, A. J. 2005 On the importance of fatty acid composition of membranes for aging. *Journal of Theoretical Biology* 234, 277-288.
- Hulbert, A. J., Pamplona, R., Buffenstein, R., and Buttemer, W. A. 2007 Life and death: metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiological Reviews* 87, 1175-1213.
- Hunt Jr, G. L., Mehlum, F., Russell, R. W., Irons, D., Decker, M. B., and Becker, P. H. 1999 Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 22: 2040-2056.
- Inchausti, P. and Weimerskirch, H. 2002 Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* 71, 765-770.
- Ingram, D. K. 2000 Age-related decline in physical activity: generalization to nonhumans. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 32, 1623-1629.
- Jayashankar, L., Brasky, K. M., Ward, J. A., and Attanasio, R. 2003 Lymphocyte modulation in a baboon model of immunosenescence. *Clinical and Vaccine Immunology* 10, 870-875.
- Jazwinski, S. M. 2006 Aging and senescence of the budding yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular microbiology* 4, 337-343.
- Jenni-Eiermann, S., Glaus, E., Gruebler, M., Schwabl, H., and Jenni, L. 2008 Glucocorticoid response to food availability in breeding barn swallows (*Hirundo rustica*). *General and comparative endocrinology* 155, 558-565.
- Jennings, B. J., Ozanne, S. E., Dorling, M. W., and Hales, C. N. 1999 Early growth determines longevity in male rats and may be related to telomere shortening in the kidney. *FEBS letters* 448, 4-8.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2003 Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72, 576-587.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. 2005 Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology* 86, 2889-2903.
- Jessop, T. S. 2001 Modulation of the adrenocortical stress response in marine turtles (*Cheloniidae*): evidence for a hormonal tactic maximizing maternal reproductive investment. *Journal of Zoology* 254, 57-65.

- Jessop, T. S. and Hamann, M. 2005** Interplay between age class, sex and stress response in green turtles (*Chelonia mydas*). *Australian Journal of Zoology* 53, 131-136.
- Johnson, M.D. 2007** Measuring habitat quality: a review. *The Condor* 109, 489-504.
- Johnson, F. B. and Sinclair, D. A. 1999** Molecular Biology of Aging Review. *Cell* 96, 291-302.
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., Bize, P., Brommer, J., Charmantier, A., and Charpentier, M. 2008** Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters* 11, 664-673.
- Jouventin, P., Lequette, B., and Dobson, F. S. 1999** Age-related mate choice in the wandering albatross. *Animal Behaviour* 57, 1099-1106.
- Jouventin, P. and Weimerskirch, H. 1990** Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343, 746-748.
- Junqueira, V. B. C., Barros, S. B. M., Chan, S. S., Rodrigues, L., Giavarotti, L., Abud, R. L., and Deucher, G. P. 2004** Aging and oxidative stress. *Molecular Aspects of Medicine* 25, 5-16.
- Kapahi, P., Boulton, M. E., and Kirkwood, T. B. L. 1999** Positive correlation between mammalian life span and cellular resistance to stress. *Free Radical Biology and Medicine* 26, 495-500.
- Keenan, D. M., Roelfsema, F., Carroll, B. J., Iranmanesh, A., and Veldhuis, J. D. 2009** Sex defines the age dependence of endogenous ACTH-cortisol dose responsiveness. *American Journal of Physiology- Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 297, R515-R523.
- Keller, L. and Genoud, M. 1997** Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature* 389, 958-960.
- Keller, L. F., Reid, J. M., and Arcese, P. 2008** Testing evolutionary models of senescence in a natural population: age and inbreeding effects on fitness components in song sparrows. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 597-604.
- Kelly, J. F. 2000** Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1-27.
- Kenagy, G. J. and Place, N. J. 2000** Seasonal changes in plasma glucocorticosteroids of free-living female yellow-pine chipmunks: effects of reproduction and capture and handling. *General and comparative endocrinology* 117, 189-199.
- Kennedy, M. W. and Nager, R. G. 2006** The perils and prospects of using phytohaemagglutinin in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 653-655.
- Kenyon, C., Chang, J., Gensch, E., Rudner, A., and Tabtiang, R. A. C. 1993** A *C. Elegans* mutant that lives twice as long as wild type. *Nature* 366, 461-464.
- Kenward, R. E. 2001** *A manual for wildlife radio tagging*: Academic Press, London.
- Kim, S. Y., Torres, R., Rodriguez, C., and Drummond, H. 2007** Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* 76, 471-479.
- King, S. J., Arrigo-Nelson, S. J., Pochron, S. T., Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Wright, P. C., and Jernvall, J. 2005** Dental senescence in a long-lived primate links infant survival to rainfall. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 16579-16583.
- Kingsolver, J. G., Hoekstra, H. E., Hoekstra, J. M., Berrigan, D., Vignieri, S. N., Hill, C. E., Hoang, A., Gibert, P., and Beerli, P. 2001** The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* 157, 245-261.
- Kirkwood, T. B. L. 2002** Evolution of ageing. *Mechanisms of Ageing and Development* 123, 737-745.
- Kirkwood, T. B. L. 2005** Understanding the odd science of aging. *Cell* 120, 437-447.
- Kirkwood, T. B. L. and Austad, S. N. 2000** Why do we age? *Nature* 408, 233-238.
- Kirkwood, T. B. L. and Holliday, R. 1979** The evolution of ageing and longevity. *Proceedings of the Royal Society B* 205, 531-546.
- Kitaysky, A. S., Piatt, J. F., and Wingfield, J. C. 2007** Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 352, 245-258.
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C., and Piatt, J. F. 1999** Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Functional Ecology* 13, 577-584.
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C., and Piatt, J. F. 2001** Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* 12, 619-625.
- Kotrschal, A., Ilmonen, P., and Penn, D. J. 2007** Stress impacts telomere dynamics. *Biology Letters* 3, 128-130.
- Kramer, D. L. 2001** Foraging behavior. In *Evolutionary Ecology, concept and case studies* (eds. C. W. Fox, D. A. Roff, and D. J. Fairbairn), pp. 232-246: Oxford University Press.
- Kudielka, B. M., Buske-Kirschbaum, A., Hellhammer, D. H., and Kirschbaum, C. 2004** HPA axis responses to laboratory psychosocial stress in healthy elderly adults, younger adults, and children: impact of age and gender. *Psychoneuroendocrinology* 29, 83-98.
- Kudielka, B. M. and Kirschbaum, C. 2005** Sex differences in HPA axis responses to stress: a review. *Biological Psychology* 69, 113-132.
- Kujoth, G. C., Bradshaw, P. C., Haroon, S., and Prolla, T. A. 2007** The role of mitochondrial DNA mutations in mammalian aging. *PLoS Genet* 3, 161-173.
- Laaksonen, T., Korpimäki, E., and Hakkarainen, H. 2002** Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *Journal of Animal Ecology* 71, 23-31.
- Lahdenperae, M., Russell, A. F., and Lummaa, V. 2007** Selection for long lifespan in men: benefits of grandfathering? *Proceedings of the Royal Society B* 274, 2437-2444.
- Lakatta, E. G. and Sollott, S. J. 2002** Perspectives on mammalian cardiovascular aging: humans to molecules. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 132, 699-721.

- Landys, M. M., Ramenofsky, M., and Wingfield, J. C. 2006** Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and comparative endocrinology* 148, 132-149.
- Larbi, A., Franceschi, C., Mazzatti, D., Solana, R., Wikby, A., and Pawelec, G. 2008** Aging of the immune system as a prognostic factor for human longevity. *Physiology* 23, 64-74.
- Lass, A., Sohal, B. H., Weindruch, R., Forster, M. J., and Sohal, R. S. 1998** Caloric restriction prevents age-associated accrual of oxidative damage to mouse skeletal muscle mitochondria. *Free Radical Biology and Medicine* 25, 1089-1097.
- Lecomte, V. J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouvé, C., Besson, D., Chastel, O., and Weimerskirch, H. 2010** Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 6370-6375.
- Lee, R. D. 2003** Rethinking the evolutionary theory of aging: Transfers, not births, shape senescence in social species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 9637-9642.
- Lendvai, Á. Z., Giraudeau, M., and Chastel, O. 2007** Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the house sparrow. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 391-397.
- Lequette, B. and Weimerskirch, H. 1990** Influence of parental experience on the growth of Wandering Albatross chicks. *Condor* 92, 726-731.
- Lindström, J. 1999** Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 343-348.
- Liu, J. and Mori, A. 1999** Stress, aging, and brain oxidative damage. *Neurochemical research* 24, 1479-1497.
- Lochmiller, R. L. and Deerenberg, C. 2000** Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88, 87-98.
- Loiseau, C., Sorci, G., Dano, S., and Chastel, O. 2008** Effects of experimental increase of corticosterone levels on begging behavior, immunity and parental provisioning rate in house sparrows. *General and comparative endocrinology* 155, 101-108.
- Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., Jorgenson, J. T., and Jullien, J. M. 1999** Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80, 2539-2554.
- Love, O. P., Breuner, C. W., Vézina, F., and Williams, T. D. 2004** Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Hormones and Behavior* 46, 59-65.
- Love, O. P., Chin, E. H., Wynne-Edwards, K. E., and Williams, T. D. 2005** Stress hormones: a link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. *The American Naturalist* 166, 751-766.
- Lozano, G. A. and Lank, D. B. 2003** Seasonal trade-offs in cell-mediated immunosenescence in ruffs (*Philomachus pugnax*). *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1203-1208.
- Luine, V. N., Beck, K. D., Bowman, R. E., Frankfurt, M., and MacLusky, N. J. 2007** Chronic Stress and Neural Function: Accounting for Sex and Age. *Journal of Neuroendocrinology* 19, 743-751.
- Lynn, S. E., Breuner, C. W., and Wingfield, J. C. 2003** Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Hormones and Behavior* 43, 150-157.
- MacNulty, D. R., Smith, D. W., Vucetich, J. A., Mech, L. D., Stahler, D. R., and Packer, C. 2009** Predatory senescence in ageing wolves. *Ecology Letters* 12, 1347-1356.
- Malaguarnera, L., Ferlito, L., Di Mauro, S., Imbesi, R. M., Scalia, G., and Malaguarnera, M. 2001a** Immunosenescence and cancer: a review. *Archives of Gerontology and Geriatrics* 32, 77-93.
- Malaguarnera, L., Ferlito, L., Imbesi, R. M., Gulizia, G. S., Di Mauro, S., Maugeri, D., Malaguarnera, M., and Messina, A. 2001b** Immunosenescence: a review. *Archives of Gerontology and Geriatrics* 32, 1-14.
- Mancini, J. A. and Blieszner, R. 1989** Aging parents and adult children: Research themes in intergenerational relations. *Journal of Marriage and the Family* 51, 275-290.
- Mangel, M. M. and Bonsall, M. B. 2004** The shape of things to come: using models with physiological structure to predict mortality trajectories. *Theoretical population biology* 65, 353-359.
- Mangel, M. and Munch, S. B. 2005** A life history perspective on short and long term consequences of compensatory growth. *The American Naturalist* 166, E155-E176.
- Marchetti, K. and Price, T. 2008** Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biological Reviews* 64, 51-70.
- Martin, L. B., Han, P., Lewittes, J., Kuhlman, J. R., Klasing, K. C., and Wikelski, M. 2006** Phytohemagglutinin-induced skin swelling in birds: histological support for a classic immunoeological. *Ecology* 20, 290-299.
- Martin, L. B., Lynn, B., Gilliam, J., Han, P., Lee, K., and Wikelski, M. 2005** Corticosterone suppresses cutaneous immune function in temperate but not tropical House Sparrows, *Passer domesticus*. *General and comparative endocrinology* 140, 126-135.
- Martin, K. 1995** Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Integrative and Comparative Biology* 35, 340-348.
- Martin, L. B., Scheuerlein, A., and Wikelski, M. 2003** Immune activity elevates energy expenditure of house sparrows: a link between direct and indirect costs? *Proceedings of the Royal Society B* 270, 153-158.
- Matson, K. D. 2006** Are there differences in immune function between continental and insular birds? *Proceedings of the Royal Society B* 273, 2267-2274.
- Matson, K. D., Cohen, A. A., Klasing, K. C., Ricklefs, R. E., and Scheuerlein, A. 2006a** No simple answers for ecological immunology: relationships among immune indices at the individual level break down at the species level in waterfowl. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 815.

- Matson, K. D., Ricklefs, R. E., and Klasing, K. C. 2005** A hemolysis–hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds. *Developmental and comparative immunology* 29, 275-286.
- Matson, K. D., Tieleman, B. I., and Klasing, K. C. 2006b** Capture stress and the bactericidal competence of blood and plasma in five species of tropical birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 79, 556-564.
- Matthews, K. A. and Stoney, C. M. 1988** Influences of sex and age on cardiovascular responses during stress. *Psychosomatic Medicine* 50, 46-56.
- Mauck, R. A., Huntington, C. E., and Grubb Jr, T. C. 2004** Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58, 880-885.
- McArdle, W. D., Katch, F. I., and Katch, V. L. 2000** *Essentials of exercise physiology*. London: Lippincott, Williams & Wilkins.
- McCleery, R. H., Perrins, C. M., Sheldon, B. C., and Charmantier, A. 2008** Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 963-970.
- McElligott, A. G., Altwegg, R., and Hayden, T. J. 2002** Age-specific survival and reproductive probabilities: evidence for senescence in male fallow deer (*Dama dama*). *Proceedings of the Royal Society B* 269, 1129-1137.
- McEwen, B. S. 2007** Physiology and neurobiology of stress and adaptation: central role of the brain. *Physiological Reviews* 87, 873-904.
- McEwen, B. S., Biron, C. A., Brunson, K. W., Bulloch, K., Chambers, W. H., Dhabhar, F. S., Goldfarb, R. H., Kitson, R. P., Miller, A. H., and Spencer, R. L. 1997b** The role of adrenocorticoids as modulators of immune function in health and disease: neural, endocrine and immune interactions. *Brain Research Reviews* 23, 79-133.
- McNamara, J. M. and Buchanan, K. L. 2005** Stress, resource allocation, and mortality. *Behavioral Ecology* 16, 1008-1017.
- McNamara, J. M. and Houston, A. I. 1996** State-dependent life histories. *Nature* 380, 215-221.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A., and Fromhage, L. 2009** Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B* 276:4061-4066.
- Medawar, P. B. 1946** Old age and natural death. *Modern Quarterly* 1, 17-43.
- Medawar, P. B. 1952** *An unsolved problem of biology*. Lewis, London.
- Meddle, S. L., Owen-Ashley, N. T., Richardson, M. I., & Wingfield, J. C. 2003** Modulation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis of an Arctic-breeding polygynandrous songbird, the Smith's longspur, *Calcarius pictus*. *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1849-1856.
- Metcalfe, N. B. and Monaghan, P. 2001** Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution* 16, 254-260.
- Metcalfe, N. B. and Monaghan, P. 2003** Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology* 38, 935-940.
- Miller, J. K. 2001** Escaping senescence: demographic data from the three-toed box turtle (*Terrapene carolina triunguis*). *Experimental Gerontology* 36, 829-832.
- Mills, J. A. 1989** Red billed gull. In *Lifetime reproduction in birds* (ed. I. Newton), pp. 387-404. Academic Press, London.
- Moe, B., Angelier, F., Bech, C., and Chastel, O. 2007** Is basal metabolic rate influenced by age in a long-lived seabird, the snow petrel? *Journal of Experimental Biology* 210, 3407-3414.
- Moe, B., Rønning, B., Verhulst, S., and Bech, C. 2009** Metabolic ageing in individual zebra finches. *Biology Letters* 5, 86-89.
- Møller, A. P. 2007** Senescence in relation to latitude and migration in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 750-757.
- Møller, A. P. and De Lope, F. 1999** Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *Journal of Animal Ecology*, 163-171.
- Møller, A. P., De Lope, F., and Saino, N. 2006** Reproduction and migration in relation to senescence in the barn swallow *Hirundo rustica*: a study of avian 'centenarians'. *Age* 27, 307-318.
- Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D. H., and Ricklefs, R. E. 2008** The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* 22, 371-378.
- Monaghan, P. and Haussmann, M. F. 2006** Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends in Ecology & Evolution* 21, 47-53.
- Monaghan, P., Metcalfe, N. B., and Torres, R. 2009** Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology Letters* 12, 75-92.
- Moore, I. T., Greene, M. J., Lerner, D. T., Asher, C. E., Krohmer, R. W., Hess, D. L., Whittier, J., and Mason, R. T. 2005** Physiological evidence for reproductive suppression in the introduced population of brown tree snakes (*Boiga irregularis*) on Guam. *Biological Conservation* 121, 91-98.
- Moore, I. T. and Jessop, T. S. 2003** Stress, reproduction, and adrenocortical modulation in amphibians and reptiles. *Hormones and Behavior* 43, 39-47.
- Morbey, Y. E., Brassil, C. E., and Hendry, A. P. 2005** Rapid senescence in Pacific salmon. *The American Naturalist* 166, 556-568.
- Moreno, J., Sanz, J. J., and Arriero, E. 1999** Reproductive effort and T-lymphocyte cell-mediated immunocompetence in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Proceedings of the Royal Society B* 266, 1105-1110.
- Morici, L. A., Elsey, R. M., and Lance, V. A. 1998** Effects of long-term corticosterone implants on growth and immune

- function in juvenile alligators, *Alligator mississippiensis*. *The Journal of experimental zoology* 279, 156-162.
- Moskovitz, J., Yim, M. B., and Chock, P. B. 2002** Free radicals and disease. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 397, 354-359.
- Moya-Laraño, J. 2002** Senescence and food limitation in a slowly ageing spider. *Functional Ecology* 16, 734-741.
- Moyes, K., Coulson, T., Morgan, B. J. T., Donald, A., Morris, S. J., and Clutton-Brock, T. H. 2006** Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos* 115, 241-252.
- Moyes, K., Morgan, B. J. T., Morris, A., Morris, S. J., Clutton-Brock, T., and Coulson, T. 2009** Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology* 78, 406-413.
- Møller, A. P., Fincher, C. L., and Thornhill, R. 2009** Why men have shorter lives than women: Effects of resource availability, infectious disease, and senescence. *American journal of human biology: the official journal of the Human Biology Council*.
- Münch, S. B. and Mangel, M. 2006** Evaluation of mortality trajectories in evolutionary biodemography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 16604-16607.
- Münch, D., Amdam, G. V., and Wolschin, F. 2008** Ageing in a eusocial insect: molecular and physiological characteristics of life span plasticity in the honey bee. *Functional Ecology* 22, 407-421.
- Murasko, D. M., Nelson, B. J., Silver, R., Matour, D., and Kaye, D. 1986** Immunologic response in an elderly population with a mean age of 85. *The American journal of medicine* 81, 612-618.
- Müller, I. 1985** Parental age and the life-span of zygotes of *Saccharomyces cerevisiae*. *Antonie Van Leeuwenhoek* 51, 1-10.
- Mysterud, A., Solberg, E. J., and Yoccoz, N. G. 2005** Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. *Journal of Animal Ecology* 74, 742-754.
- Mysterud, A., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C., and Langvatn, R. 2001** Effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer: evidence of density-dependent senescence. *Proceedings of the Royal Society B* 268, 911-919.
- Nel, D. C., Taylor, F., Ryan, P. G., and Cooper, J. 2003** Population dynamics of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Marion Island: longline fishing and environmental influences. *African Journal of Marine Science* 25, 503-517.
- Nelson, J. B. 1988** Age and breeding in seabirds. *Proceedings of the XIXth Ornithological Congress* (Ed. by H. Ouellet), pp. 1081-1097.
- Nemoto, S. and Finkel, T. 2004** Ageing and the mystery at Arles. *Nature* 429, 149-152.
- Nephew, B. C., Kahn, S. A., and Michael Romero, L. 2003** Heart rate and behavior are regulated independently of corticosterone following diverse acute stressors. *General and comparative endocrinology* 133, 173-180.
- Neukirch, A. 1982** Dependence of the life span of the honeybee (*Apis mellifica*) upon flight performance and energy consumption. *Journal of Comparative Physiology B* 146, 35-40.
- Nevitt, G. A., Losekoot, M., and Weimerskirch, H. 2008** Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 4576-4581.
- Newton, I. 1989** *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press, London.
- Newton, I. and Rothery, P. 1997** Senescence and reproductive value in sparrowhawks. *Ecology* 78, 1000-1008.
- Némoz-Bertholet, F. and Aujard, F. 2003** Physical activity and balance performance as a function of age in a prosimian primate (*Microcebus murinus*). *Experimental Gerontology* 38, 407-414.
- Nisbet, I. C. T. 2001** Detecting and measuring senescence in wild birds: experience with long-lived seabirds. *Experimental Gerontology* 36, 833-843.
- Nisbet, I. C. T., Apanius, V., and Friar, M. S. 2002** Breeding Performance of Very Old Common Terns. *Journal of Field Ornithology* 73, 117-124.
- Nisbet, I. C. T., Finch, C. E., Thompson, N., Russek-Cohen, E., Proudman, J. A., and Ottinger, M. A. 1999** Endocrine Patterns during Aging in the Common Tern (*Sterna hirundo*). *General and comparative endocrinology* 114, 279-286.
- Nussey, D. H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., and Gaillard, J. M. 2008** Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology* 22, 393-406.
- Nussey, D. H., Kruuk, L. E., Donald, A., Fowlie, M., and Clutton-Brock, T. H. 2006** The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters* 9, 1342-1350.
- Nussey, D. H., Kruuk, L. E. B., Morris, A., and Clutton-Brock, T. H. 2007** Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology* 17, R1000-R1001.
- Nussey, D. H., Kruuk, L. E. B., Morris, A., Clements, M. N., Pemberton, J. M., and Clutton-Brock, T. H. 2009b** Inter- and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *The American Naturalist* 174, 342-357.
- Nussey, D. H., Pemberton, J. M., Pilkington, J. G., and Blount, J. D. 2009** Life history correlates of oxidative damage in a free-living mammal population. *Functional Ecology* 23, 809-817.
- Ogburn, C. E., Carlberg, K., Ottinger, M. A., Holmes, D. J., Martin, G. M., and Austad, S. N. 2001** Exceptional cellular resistance to oxidative damage in long-lived birds requires active gene expression. *The Journals of Gerontology Series A and Medical Sciences* 56, B468-B474.
- Olivetti, G., Giordano, G., Corradi, D., Melissari, M., Lagrasta, C., Gambert, S. R., and Anversa, P. 1995** Gender differences and aging: effects on the human heart. *Journal of the American College of Cardiology* 26, 1068-1079.

- Orell, M. and Belda, E. J. 2002 Delayed cost of reproduction and senescence in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Animal Ecology* 71, 55-64.
- Otte, C., Hart, S., Neylan, T. C., Marmar, C. R., Yaffe, K., and Mohr, D. C. 2005 A meta-analysis of cortisol response to challenge in human aging: importance of gender. *Psychoneuroendocrinology* 30, 80-91.
- Owen, J. P. and Clayton, D. H. 2007 Where are the parasites in the PHA response? *Trends in Ecology & Evolution* 22, 228-229.
- Owen-Smith, N. 1993 Comparative mortality rates of male and female kudus: the costs of sexual size dimorphism. *Journal of Animal Ecology* 62, 428-440.
- Ozanne, S. E. and Hales, C. N. 2004 Lifespan: catch-up growth and obesity in male mice. *Nature* 427, 411-412.
- Padgett, D. A. and Glaser, R. 2003 How stress influences the immune response. *Trends in immunology* 24, 444-448.
- Paganelli, R., Quinti, I., Fagiolo, U., Cossarizza, A., Ortolani, C., Guerra, E., Sansoni, P., Pucillo, L. P., Scala, E., and Cozzi, E. 1992 Changes in circulating B cells and immunoglobulin classes and subclasses in a healthy aged population. *Clinical and Experimental Immunology* 90, 351-354.
- Parkes, T. L., Elia, A. J., Dickinson, D., Hilliker, A. J., Phillips, J. P., and Boulianne, G. L. 1998 Extension of *Drosophila* lifespan by overexpression of human SOD1 in motoneurons. *Nature genetics* 19, 171-174.
- Parmentier, H. K., Lammers, A., Hoekman, J. J., Reilingh, G. D. V., Zaanen, I. T. A., and Savelkoul, H. F. J. 2004 Different levels of natural antibodies in chickens divergently selected for specific antibody responses. *Developmental and Comparative Immunology* 28, 39-49.
- Parmentier, H. K., Vries Reilingh, G., and Nieuwland, M. G. B. 1998 Kinetic and immunohistochemical characteristics of mitogen-induced cutaneous hypersensitivity in chickens selected for antibody responsiveness. *Veterinary immunology and immunopathology* 66, 367-376.
- Partridge, L. 2001 Evolutionary theories of ageing applied to long-lived organisms. *Experimental Gerontology* 36, 641-650.
- Partridge, L. and Barton, N. H. 1993 Optimally, mutation and the evolution of ageing. *Nature* 362, 305-311.
- Partridge, L. and Gems, D. 2006 Beyond the evolutionary theory of ageing, from functional genomics to evo-gero. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 334-340.
- Partridge, L. and Gems, D. 2007 Benchmarks for ageing studies. *Nature* 450, 165-167.
- Partridge, L. and Mangel, M. 1999 Messages from mortality: the evolution of death rates in the old. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 438-442.
- Perez-Campo, R., Lopez-Torres, M., Cadenas, S., Rojas, C., and Barja, G. 1998 The rate of free radical production as a determinant of the rate of aging: evidence from the comparative approach. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 168, 149-158.
- Pettay, J. E., Kruuk, L. E. B., Jokela, J., and Lummaa, V. 2005 Heritability and genetic constraints of life-history trait evolution in preindustrial humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 2838-2834.
- Pettorelli, N., Gaillard, J. M., Van Laere, G., Duncan, P., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D., and Maillard, D. 2002 Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society B* 269, 747-753.
- Péron, G., Gimenez, O., Charmantier, A., Gaillard, J. M., and Crochet, P. A. 2010 Age at the onset of senescence in birds and mammals is predicted by early-life performance. *Proceedings of the Royal Society B* Published online 28 April 2010.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V., and Briggs, D. R. 2004 Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 266, 265-272.
- Phillips, R. A., Xavier, J. C., and Croxall, J. P. 2003 Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk* 120, 1082-1090.
- Pianka, E. R. 2000 *Evolutionary Ecology*. Addison Wesley Longman, San Fransisco.
- Pierotti, R. and Annett, C. A. 1990 Diet and reproductive output in seabirds. *BioScience* 40, 568-574.
- Pierotti, R. and Annett, C. A. 1991 Diet choice in the herring gull: constraints imposed by reproductive and ecological factors. *Ecology* 72, 319-328.
- Pistorius, P. A. and Bester, M. N. 2002 A longitudinal study of senescence in a pinniped. *Canadian Journal of Zoology* 80, 395-401.
- Pluton P. (Lecomte, P.), 1997 Quelle logique pour le vivant ?, Thèse de Doctorat Vétérinaire, Maisons-Alfort.
- Poubelle, P., Chaintreuil, J., Bensadoun, J., Blotman, F., Simon, L., and Crastes, P. A. 1982 Plasma lipoperoxides and aging. Critical assessment of the thiobarbituric acid method for the measurement of lipoperoxides and malondialdehyde. *Biomedicine and pharmacotherapy* 36, 164-174.
- Prader, A. 1978 Catch-up growth. *Postgraduate medical journal* 54, 133-140.
- Promislow, D. E. L. 1991 Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. *Evolution* 45, 1869-1887.
- Promislow, D. E. L. 1992 Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 247, 203-210.
- Promislow, D. E. L., Montgomerie, R., and Martin, T. E. 1992 Mortality costs of sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society B* 250, 143-150.
- Pugsek, B. H., Nations, C., Diem, K. L., and Pradel, R. 1995 Mark-resighting analysis of a California gull population. *Journal of Applied Statistics* 22, 625-640.
- Ratcliffe, N. and Furness, R. W. 1999 The effect of parental age and experimentally manipulated brood size on the foraging effort and breeding performance of great skuas (*Catharacta skua*). *Journal of Zoology* 249, 195-201.

- Rattiste, K. 2004** Reproductive success in presenescent common gulls (*Larus canus*): the importance of the last year of life. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, 2059-2064.
- Råberg, L., Grahn, M., Hasselquist, D., and Svensson, E. 1998** On the adaptive significance of stress-induced immunosuppression. *Proceedings of the Royal Society B* 265, 1637-1641.
- Rebke, M., Coulson, T., Becker, P. H., and Vaupel, J. W. 2010** Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 7841-7846.
- Reed, T. E., Kruuk, L. E. B., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E. J. A., and Harris, M. P. 2008** Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist* 171, 89-101.
- Reid, J. M., Bignal, E. M., Bignal, S., McCracken, D. I., and Monaghan, P. 2003** Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrhacorax pyrrhacorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*, 72, 765-776.
- Reid, J. M., Bignal, E. M., Bignal, S., McCracken, D. I., and Monaghan, P. 2003b** Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrhacorax pyrrhacorax*. *Journal of Animal Ecology* 72, 36-46.
- Reid, W. V. 1988** Age-specific patterns of reproduction in the glaucous-winged gull: increased effort with age. *Ecology* 69, 1454-1465.
- Reimers, E., Holmengen, N., and Myserud, A. 2005** Life-history variation of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in the highly productive North Ottadalen region, Norway. *Journal of Zoology* 265, 53-62.
- Reinhardt, K., Naylor, R. A., and Siva-Jothy, M. T. 2009** Ejaculate components delay reproductive senescence while elevating female reproductive rate in an insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 21743-21747.
- Reynolds, R. M., Temiyasathit, S., Reedy, M. M., Ruedi, E. A., Drnevich, J. M., Leips, J., and Hughes, K. A. 2007** Age specificity of inbreeding load in *Drosophila melanogaster* and implications for the evolution of late-life mortality plateaus. *Genetics* 177, 587-595.
- Reznick, D. 1985** Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44, 257-267.
- Reznick, D., Ghalambor, C., and Nunney, L. 2002** The evolution of senescence in fish. *Mechanisms of Ageing and Development* 123, 773-789.
- Ricklefs, R. E. 1998** Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. *The American Naturalist* 152, 24-44.
- Ricklefs, R. E. 2000** Intrinsic aging-related mortality in birds. *Journal of Avian Biology* 31, 103-111.
- Ricklefs, R. E. 2008** The evolution of senescence from a comparative perspective. *Functional Ecology* 22, 379-392.
- Ricklefs, R. E. and Cadena, C. D. 2008** Heritability of longevity in captive populations of non-domesticated mammals and birds. *The Journals of Gerontology Series A and Medical Sciences* 63, 435-446.
- Ricklefs, R. E. and Wikelski, M. 2002** The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 462-468.
- Ricklefs, R. E., Scheuerlein, A., and Cohen, A. 2003** Age-related patterns of fertility in captive populations of birds and mammals. *Experimental Gerontology* 38, 741-745.
- Rodd, F. H., Plowright, R. C., and Owen, R. E. 1980** Mortality rates of adult bumble bee workers (*Hymenoptera: Apidae*). *Canadian Journal of Zoology* 58, 1718-1721.
- Roff, D.A. (Ed.), 1992.** The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. Chapman and Hall, New-York.
- Roff, D. A. 2002** *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Rohleder, N., Kudielka, B. M., Hellhammer, D. H., Wolf, J. M., and Kirschbaum, C. 2002** Age and sex steroid-related changes in glucocorticoid sensitivity of pro-inflammatory cytokine production after psychosocial stress. *Journal of Neuroimmunology* 126, 69-77.
- Romero, L. M. 2002** Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and comparative endocrinology* 128, 1-24.
- Romero, L. M. 2004** Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 249-255.
- Romero, L. M. and Butler, L. K. 2007** Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology* 20, 89-95.
- Romero, L. M. and Reed, J. M. 2005** Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology A* 140, 73-79.
- Romero, L. M. and Wikelski, M. 2001** Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Nino events. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 7366-7370.
- Ronce, O., Clobert, J., and Massot, M. 1998** Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95, 600-605.
- Rose, M. R. 1984** Laboratory evolution of postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38, 1004-1010.
- Rose, M. R. 1991** *Evolutionary biology of aging*. Oxford University Press.
- Rubenstein, D. R. and Hobson, K. A. 2004** From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 256-263.
- Rutz, C., Whittingham, M. J., and Newton, I. 2006** Age-dependent diet choice in an avian top predator. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 579.
- Sacher, G. A. 1978** Longevity and aging in vertebrate evolution. *BioScience* 28, 497-501.

- Sadd, B. M. and Schmid-Hempel, P. 2009** Principles of ecological immunology. *Evolutionary Applications* 2, 113-121.
- Sagar, P. M., Molloy, J., Weimerskirch, H., and Warham, J. 2000** Temporal and age-related changes in survival rates of Southern Buller's Albatrosses (*Thalassarche bulleri bulleri*) at the Snares, New Zealand, 1948 to 1997. *The Auk* 117, 699-708.
- Saino, N., Ambrosini, R., and Martinelli, R. 2002** Mate fidelity, senescence in breeding performance and reproductive trade-offs in the barn swallow. *Journal of Animal Ecology* 71, 309-319.
- Saino, N., Suffritti, C., Martinelli, R., Rubolini, D., and Møller, A. P. 2003** Immune response covaries with corticosterone plasma levels under experimentally stressful conditions in nestling barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology* 14, 318-325.
- Sallis, J. F. 2000** Age-related decline in physical activity: a synthesis of human and animal studies. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 32, 1598-1600.
- Sapolsky, R. M. 1985** Stress-induced suppression of testicular function in the wild baboon: role of glucocorticoids. *Endocrinology* 116, 2273-2278.
- Sapolsky, R. M., Krey, L. C., and McEwen, B. S. 1983** The adrenocortical stress-response in the aged male rat: impairment of recovery from stress. *Experimental Gerontology* 18, 55-64.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M., and Munck, A. U. 2000** How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* 21, 55-89.
- Schmid-Hempel, P., Kacelnik, A., and Houston, A. I. 1985** Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17, 61-66.
- Schmid-Hempel, P. and Wolf, T. 1988** Foraging effort and life span of workers in a social insect. *The Journal of Animal Ecology* 57, 509-521.
- Schmuck, A., Rousset, A. M., Arnaud, J., Ducros, V., Favier, A., and Franco, A. 1996** Analyzed dietary intakes, plasma concentrations of zinc, copper, and selenium, and related antioxidant enzyme activities in hospitalized elderly women. *Journal of the American College of Nutrition* 15, 462-468.
- Scott, D. K. 1988** Breeding success in Bewick's swans. In *Reproductive success* (ed. T. H. Clutton-Brock), pp. 220-236. The University of Chicago Press.
- Seltzer, M. M. and Krauss, M. W. 2002** Aging parents with adult mentally retarded children: Family risk factors and sources of support. *The best of AAMR: families and mental retardation*, pp. 203-211.
- Sergio, F., Blas, J., and Hiraldo, F. 2008** Predictors of floater status in a long-lived bird: a cross-sectional and longitudinal test of hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 78, 109-118.
- Sgro, C. M. and Partridge, L. 1999** A delayed wave of death from reproduction in *Drosophila*. *Science* 286, 2521-2524.
- Shaffer, S. A., Costa, D. P., and Weimerskirch, H. 2001** Behavioural factors affecting foraging effort of breeding wandering albatrosses. *Journal of Animal Ecology* 70, 864-874.
- Shaffer, S. A., Costa, D. P., and Weimerskirch, H. 2003** Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology* 17, 66-74.
- Sheldon, B. C. and Verhulst, S. 1996** Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 317-321.
- Sies, H. 1997** Oxidative stress: oxidants and antioxidants. *Experimental Physiology* 82, 291-295.
- Silverin, B. 1982** Endocrine correlates of brood size in adult pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *General and comparative endocrinology* 47, 18-23.
- Silverin, B. 1986** Corticosterone-binding proteins and behavioral effects of high plasma levels of corticosterone during the breeding period in the pied flycatcher. *General and comparative endocrinology* 64, 67-74.
- Siwak, C. T., Murphey, H. L., Muggenburg, B. A., and Milgram, N. W. 2002** Age-dependent decline in locomotor activity in dogs is environment specific. *Physiology & behavior* 75, 65-70.
- Slade, N. A. 1995** Failure to detect senescence in persistence of some grassland rodents. *Ecology* 76, 863-870.
- Smith, J. M. 1959** Sex-limited inheritance of longevity in *Drosophila subobscura*. *Journal of genetics* 56, 227-235.
- Smits, J. E., Bortolotti, G. R., and Tella, J. L. 1999** Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology* 13, 567-572.
- Sorci, G., Soler, J. J., and Møller, A. P. 1997** Reduced immunocompetence of nestlings in replacement clutches of the European magpie (*Pica pica*). *Proceedings of the Royal Society B* 264, 1593-1599.
- Sozou, P. D. and Seymour, R. M. 2004** To age or not to age. *Proceedings of the Royal Society B* 271, 457-463.
- Stearns, S. C. 1989** Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3, 259-268.
- Stearns, S. C. 1992** *The evolution of life histories*: Oxford University Press.
- Stephens, D. W., Brown, J. S., and Ydenberg, R. C. 2007** *Foraging: behavior and ecology*. University of Chicago Press.
- Sternberg, E. M., Young, W. S., Bernardini, R., Calogero, A. E., Chrousos, G. P., Gold, P. W., and Wilder, R. L. 1989** A central nervous system defect in biosynthesis of corticotropin-releasing hormone is associated with susceptibility to streptococcal cell wall-induced arthritis in Lewis rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86, 4771-4775.
- Stevens, D. J., Hansell, M. H., and Monaghan, P. 2000** Developmental trade-offs and life histories: strategic allocation of resources in caddis flies. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 1511-1515.

- Stewart, S., MacIntyre, K., Capewell, S., & McMurray, J. J. V. 2003** Heart failure and the aging population: an increasing burden in the 21st century? *Heart* 89, 49-53.
- Straub, R. H., Miller, L. E., Schölmerich, J., and Zietz, B. 2000** Cytokines and hormones as possible links between endocrinosenescence and immunosenescence. *Journal of Neuroimmunology* 109, 10-15.
- Strehler, B. L. 1962** *Time, cells, and aging*. New York: Academic Press.
- Sun, J. and Tower, J. 1999** FLP recombinase-mediated induction of Cu/Zn-superoxide dismutase transgene expression can extend the life span of adult *Drosophila melanogaster* flies. *Molecular and cellular biology* 19, 216-228.
- Surai, P. F. 2002** *Natural antioxidants in avian nutrition and reproduction*. Nottingham University Press.
- Sydean, W. J. and Emslie, S. D. 1992** Effects of parental age on hatching asynchrony, egg size and third-chick disadvantage in Western Gulls. *The Auk* 109, 242-248.
- Tella, J. L., Lemus, J. A., Carrete, M., and Blanco, G. 2008** The PHA test reflects acquired T-cell mediated immunocompetence in birds. *PLoS one* 3, e3295-e3300.
- Thomas, C. S. and Coulson, J. C. 1988** Reproductive success of kittiwake gulls, *Rissa tridactyla*. In *Reproductive Success* (ed. Clutton-Brock, T.), pp. 268-278, University of Chicago Press.
- Thorup, K., Alerstam, T., Hake, M., and Kjellén, N. 2003** Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proceedings of the Royal Society B* 270, S8-S11.
- Tofilski, A. 2000** Senescence and learning in honeybee (*Apis mellifera*) workers. *Acta Neurobiologiae Experimentalis* 60, 35-40.
- Trout, J. M., Mashaly, M. M., and Siegel, H. S. 1988** Changes in the profiles of circulating white blood cells, corticosterone, T3 and T4 during the initiation of humoral immunity in immature male chickens. *Developmental & Comparative Immunology* 12, 331-346.
- Trull, T. W. and Armand, L. 2001** Insights into Southern Ocean carbon export from the delta¹³C of particles and dissolved inorganic carbon during the SOIREE iron release experiment. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 48, 2655-2680.
- Tuck, G. N., Polacheck, T., Croxall, J. P., and Weimerskirch, H. 2001** Modelling the impact of fishery by-catches on albatross populations. *Journal of Applied Ecology* 38, 1182-1196.
- Ujvari, B. and Madsen, T. 2006** Age, parasites, and condition affect humoral immune response in tropical pythons. *Behavioral Ecology* 17, 20-24.
- Vadas, R. L., Burrows, M. T., and Hughes, R. N. 1994** Foraging strategies of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.): interacting effects of age, diet and chemical cues to the threat of predation. *Oecologia* 100, 439-450.
- Van de Pol, M. and Verhulst, S. 2006** Age dependent traits: a new statistical model to separate within and between individual effects. *The American Naturalist* 167, 766-773.
- Vaupel, J. W., Baudisch, A., Dolling, M., Roach, D. A., and Gampe, J. 2004** The case for negative senescence. *Theoretical population biology* 65, 339-351.
- Vaupel, J. W., Manton, K. G., and Stallard, E. 1979** The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16, 439-454.
- Vaupel, J. W. and Yashin, A. I. 1985** Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *American statistician* 39, 176-185.
- Veiberg, V., Mysterud, A., Gaillard, J. M., Delorme, D., Laere, G. V., and Klein, F. 2007** Bigger teeth for longer life? Longevity and molar height in two roe deer populations. *Biology Letters* 3, 268-270.
- Velando, A., Drummond, H., and Torres, R. 2006** Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 1443-1448.
- Velando, A., Drummond, H., and Torres, R. 2009** Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biology Letters* 20, 117-123.
- Velando, A., Lessells, C. M., and Marquez, J. C. 2001** The function of female and male ornaments in the Inca Tern: evidence for links between ornament expression and both adult condition and reproductive performance. *Journal of Avian Biology* 32, 311-318.
- Vinkler, M., Bainová, H., and Albrecht, T. 2010** Functional analysis of the skin-swelling response to phytohaemagglutinin. *Functional Ecology* Electronically published online.
- Vleck, C. M. 1998** Hormonal control of incubation/brooding behavior: lessons from Wild birds. *Proceedings of the WSPA 10th European Poultry Conference*, Israel, 163-169.
- Von Schantz, T., Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D., and Wittzell, H. 1999** Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society B* 266, 1-12.
- Von Zglinicki, T. 2003** Replicative senescence and the art of counting. *Experimental Gerontology* 38, 1259-1264.
- Wada, H., Hahn, T. P., and Breuner, C. W. 2007** Development of stress reactivity in white-crowned sparrow nestlings: total corticosterone response increases with age, while free corticosterone response remains low. *General and comparative endocrinology* 150, 405-413.
- Walker, B. G., Wingfield, J. C., and Boersma, P. D. 2005** Age and food deprivation affects expression of the glucocorticosteroid stress response in Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) chicks. *Physiological and Biochemical Zoology* 78, 78-89.
- Wang, Q. and Buntin, J. D. 1999** The role of stimuli from young, previous breeding experience, and prolactin in regulating parental behavior in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Hormones and Behavior* 35, 241-253.
- Warham, J. 1990** *The petrels: their ecology and breeding systems*. Academic Press, London.

- Wasser, S. K., Bevis, K., King, G., and Hanson, E. 1997** Noninvasive physiological measures of disturbance in the northern spotted owl. *Conservation Biology* 11, 1019-1022.
- Weimerskirch, H. 1990** The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic fulmar, *Fulmarus glacialis*. *Journal of Animal Ecology* 59, 867-875.
- Weimerskirch, H. 1992** Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* 64, 464-473.
- Weimerskirch, H. 1995** Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia* 102, 37-43.
- Weimerskirch, H. 1999** The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 22, 1178-1189.
- Weimerskirch, H. and Wilson, R. P. 1992** When do wandering albatrosses *Diomedea exulans* forage? *Marine Ecology Progress Series* 86, 297-300.
- Weimerskirch, H., Barbraud, C., and Lys, P. 2000** Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology* 81, 309-318.
- Weimerskirch, H., Bartle, J. A., Jouventin, P., and Stahl, J. C. 1988** Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. *Condor* 90, 214-219.
- Weimerskirch, H., Bonadonna, F., Bailleul, F., Mabile, G., Dell'Omo, G., and Lipp, H. P. 2002a** GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295, 1259-1259.
- Weimerskirch, H., Brothers, N., and Jouventin, P. 1997** Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation* 79, 257-270.
- Weimerskirch, H., Capdeville, D., and Duhamel, G. 2000a** Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology* 23, 236-249.
- Weimerskirch, H., Gault, A., and Cherel, Y. 2005b** Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology* 86, 2611-2622.
- Weimerskirch, H., Guionnet, T., Martin, J., Shaffer, S. A., and Costa, D. P. 2000b** Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 1455-1469.
- Weimerskirch, H. and Jouventin, P. 1998** Changes in population sizes and demographic parameters of six albatross species breeding on the French sub-Antarctic islands, in *Albatross biology and conservation* (eds. Robertson, G. and Gales, R.), Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons, pp 84-91.
- Weimerskirch, H., Jouventin, P., and Stahl, J. C. 1986** Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis* 128, 195-213.
- Weimerskirch, H., Lallemand, J., and Martin, J. 2005** Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Ecology* 74, 285-291.
- Weimerskirch, H., Lequette, B., and Jouventin, P. 1989** Development and maturation of plumage in the wandering albatross *Diomedea exulans*. *Journal of Zoology* 219, 411-421.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., and Jouventin, P. 1992** Satellite telemetry of foraging movements in the wandering albatross. *Wildlife Telemetry Remote Monitoring and Tracking of Animals*, 185-198.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., and Jouventin, P. 1993** Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk* 110, 325-342.
- Weimerskirch, H., Shaffer, S. A., Mabile, G., Martin, J., Boutard, O., and Rouanet, J. L. 2002b** Heart rate and energy expenditure of incubating wandering albatrosses: basal levels, natural variation, and the effects of human disturbance. *Journal of Experimental Biology* 205, 475-483.
- Weladji, R. B., Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G., Holand, Ø., Mysterud, A., Loison, A., Nieminen, M., and Stenseth, N. C. 2006** Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 1239-1243.
- Weladji, R. B., Holand, Ø., Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Nieminen, M., and Stenseth, N. C. 2009** Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence? *Oecologia* 162, 261-271.
- Weladji, R. B., Mysterud, A., Holand, Ø., and Lenvik, D. 2002** Age-related reproductive effort in reindeer (*Rangifer tarandus*): evidence of senescence. *Oecologia* 131, 79-82.
- Wells-Knecht, M. C., Lyons, T. J., McCance, D. R., Thorpe, S. R., and Baynes, J. W. 1997** Age-dependent increase in ortho-tyrosine and methionine sulfoxide in human skin collagen is not accelerated in diabetes. Evidence against a generalized increase in oxidative stress in diabetes. *Journal of Clinical Investigation* 100, 839-846.
- Westendorp, R. G. J. and Kirkwood, T. B. L. 1998** Human longevity at the cost of reproductive success. *Nature* 396, 743-746.
- Wikelski, M. and Cooke, S. J. 2006** Conservation physiology. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 38-46.
- Williams, C. T., Kitaysky, A. S., Kettle, A. B., and Buck, C. L. 2008** Corticosterone levels of tufted puffins vary with breeding stage, body condition index, and reproductive performance. *General and comparative endocrinology* 158, 29-35.
- Williams, G. C. 1957** Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution* 11, 398-411.
- Williams, G. C. 1966** Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100, 687-687.
- Williams, G. C. and West, D. A. 1992** *Natural selection: domains, levels, and challenges*. Oxford University Press.

- Wilson, A. J., Nussey, D. H., Pemberton, J. M., Pilkington, J. G., Morris, A., Pelletier, F., Clutton-Brock, T. H., and Kruuk, L. E. B. 2008** Evidence for a genetic basis of aging in two wild vertebrate populations. *Current Biology* 17, 2136-2142.
- Wingard, D. L., Suarez, L., & Barrett-Connor, E. 1983** The sex differential in mortality from all causes and ischemic heart disease. *American Journal of Epidemiology* 117, 165-172.
- Wingfield, J. C. 2003** Control of behavioural strategies for capricious environments. *Animal Behaviour* 66, 807-816.
- Wingfield, J. C. 2005** The concept of allostasis: coping with a capricious environment. *Journal of Mammalogy* 86, 248-254.
- Wingfield, J. C., Maney, D. L., Breuner, C. W., Jacobs, J. D., Lynn, S., Ramenofsky, M., and Richardson, R. D. 1998** Ecological Bases of Hormone - Behavior Interactions: The 'Emergency Life History Stage'. *Integrative and Comparative Biology* 38, 191-206.
- Wingfield, J. C., O'Reilly, K. M., and Astheimer, L. B. 1995** Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in arctic birds: a possible ecological basis. *Integrative and Comparative Biology* 35, 285-294.
- Wingfield, J. C. and Sapolsky, R. M. 2003** Reproduction and Resistance to Stress: When and How. *Journal of Neuroendocrinology* 15, 711-724.
- Wingfield, J. C., Vleck, C. M., and Moore, M. C. 1992** Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *Journal of Experimental Zoology* 264, 419-428.
- Wood, C. J. 2008** The flight of albatrosses (a computer simulation). *Ibis* 115, 244-256.
- Woodley, S. K. and Moore, M. C. 2002** Plasma corticosterone response to an acute stressor varies according to reproductive condition in female tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *General and comparative endocrinology* 128, 143-148.
- Woodley, S. K., Painter, D. L., Moore, M. C., Wikelski, M., and Michael Romero, L. 2003** Effect of tidal cycle and food intake on the baseline plasma corticosterone rhythm in intertidally foraging marine iguanas. *General and comparative endocrinology* 132, 216-222.
- Wooler, R. D., Bradley, J. S., Skira, I. J., and Serventy, D. L. 1989** Short-tailed shearwater. In *Lifetime reproduction in birds* (ed. I. Newton), pp. 405-417. London: Academic Press.
- Wooler, R. D., Bradley, J. S., Skira, I. J., and Serventy, D. L. 1990** Reproductive success of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. *Journal of Animal Ecology* 59, 161-170.
- Wunderle, J. M. 1991** Age-specific foraging proficiency in birds. *Current ornithology* 8, 273-324.
- Xavier, J. C. and Croxall, J. P. 2005** Sexual differences in foraging behaviour and diets: a case study of Wandering Albatrosses. In: *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes* (eds. K. Ruckstuhl and P. Neuhaus), pp. 74-91: Cambridge University Press.
- Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Langvatn, R., and Stenseth, N. C. 2002** Age- and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proceedings of the Royal Society B* 269, 1523-1528.
- Young, A. J., Carlson, A. A., Monfort, S. L., Russell, A. F., Bennett, N. C., and Clutton-Brock, T. 2006** Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 12005-12010.
- Zerani, M. and Gobbetti, A. 1993** Corticosterone during the annual reproductive cycle and in sexual behavior in the crested newt, *Triturus carnifex*. *Hormones and Behavior* 27, 29-37.
- Zoeller Jr, R. F. 2008** Gender differences in cardiorespiratory fitness with advancing age: is the age-associated decline in VO₂max more rapid in men and do older men and women respond differently to exercise? *American Journal of Lifestyle Medicine* 2, 492-499.

La sénescence en milieu naturel : une étude pluridisciplinaire chez deux oiseaux marins longévifs, le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges

Résumé. Peu de données sont actuellement disponibles sur les effets de l'âge sur les performances physiologiques et comportementales des animaux sauvages. Compte tenu de sa nature multifactorielle, il est délicat d'explorer les corrélats physiologiques et comportementaux de la sénescence en conditions naturelles sans mener une approche multidisciplinaire. Le but de cette thèse est de mettre en œuvre une telle approche pour analyser simultanément les effets de l'âge sur la physiologie, les comportements de recherche alimentaire et le succès reproducteur chez deux oiseaux marins longévifs, le Grand Albatros *Diomedea exulans* (2-48 ans) et le Pétrel des Neiges *Pagodroma nivea* (7-46 ans). Nous avons conduit des études transversales pour décrire les patrons de variation avec l'âge du comportement de recherche alimentaire, de la performance de reproduction et de nombreux marqueurs phénotypiques associés au vieillissement chez l'Homme ou les animaux de laboratoire, tels que l'immunité, le stress oxydant, les défenses antioxydantes, les taux basaux de d'hormones, la réponse hormonale au stress et la réponse cardiaque au stress. Chez le Grand Albatros, nous avons détecté un effet de l'âge sur le comportement de recherche alimentaire, la réponse au stress et le succès reproducteur, mais pas sur les marqueurs basaux de l'immunité, du stress oxydant ou des taux hormonaux. Les vieux Albatros mâles montrent une ségrégation avec l'âge dans les aires de pêche, sont moins actifs à la surface de l'eau, parcourent de plus grandes distances, et reviennent de mer avec des taux relatifs d'hormone de stress élevés. En revanche, aucun effet de l'âge n'a été détecté sur la physiologie ou le comportement des femelles, suggérant que les patrons de variations avec l'âge sont propres à chaque sexe, comme chez l'Homme ou les animaux de laboratoire. En outre, l'examen des albatros *non reproducteurs* suggère que c'est en situation de *contrainte* que les patrons de variation avec l'âge des traits physiologiques s'expriment. Chez le Pétrel des neiges, aucun effet de l'âge n'a été détecté sur la réponse immunitaire humorale, sur l'augmentation des taux d'hormone de stress pendant la réponse immunitaire, sur la croissance ou la réponse au stress des poussins, suggérant qu'il est difficile de mettre en évidence des corrélats physiologiques de la sénescence chez cette espèce longévive. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que (i) les niveaux de maintenance somatique restent élevés jusque dans la fin de vie, contrairement aux espèces peu longévives, ce qui va dans le sens de la Théorie du Soma Jetable ; (ii) les traits phénotypiques associés aux comportements alimentaires pourraient être des facteurs proximaux du vieillissement en conditions naturelles ; (iii) le sexe est un paramètre majeur de la détermination des patrons de variation avec l'âge en conditions naturelles.

Mots clés. Sénescence, vieillissement, patrons de variations avec l'âge, comportement de recherche alimentaire, immunité, stress oxydant, défenses antioxydantes, corticostérone, prolactine, réponse au stress, sexe, espèces longévives, théorie du soma jetable.

Ageing in the wild : a multidisciplinary approach in two long-lived seabirds, the Wandering albatross and the Snow Petrel

Abstract. Very little is known on the deterioration of physiological and behavioural performances with age in wild animals. Given the multifaceted nature of senescence, identifying the effects of age on physiology and behaviour remains a challenging. We investigated the effects of age on a broad array of phenotypic traits in two long-lived seabirds, the Wandering Albatross *Diomedea exulans* (age 2–48+ years; Ile de la Possession, Southern Indian Ocean) and the Snow Petrel *Pagodroma nivea* (age 7–46 years; Terre Adélie, Antarctica). We studied foraging behaviour using satellite tracking and miniaturized activity loggers, and monitored reproductive performance. An array of phenotypic traits (immune function, levels of oxidative stress, antioxidant defenses, baseline hormonal levels, endocrine and cardiac stress responses) known to reflect senescence in vertebrates was also examined. In Wandering albatrosses, there was age related patterns in foraging behaviour, stress response and reproductive performance, but not in baseline physiology. There was an unexpected pattern of spatial segregation by age in the foraging areas of male albatrosses. Old males, but not females, travelled a greater distance but were less active at the sea surface, and exhibited low foraging efficiency, suggesting that foraging ability (i.e. the ability of individuals to extract energy from their environment) might play a central role in shaping ageing patterns in natural conditions. Moreover, the stress response of non-breeding males, but not breeding males, was affected by age, suggesting that age-related patterns are enhanced when individuals face 'challenging' conditions. In contrast, there was no detectable effect of age in females, suggesting that senescence rates are sex-specific in wild seabirds, as in humans and in laboratory model animals. In Snow Petrels, there was no detectable effect of age on PHA-induced immune response, PHA-induced hormone levels, chick growth or chick physiology, suggesting that physiological senescence is difficult to detect in this very long-lived seabird. Overall, our results highlight that age, gender, reproductive status and foraging ability interact in shaping ageing patterns in natural conditions, and suggest that long-lived seabirds maintain a high level of physiological fitness in old age, which supports the *disposable soma theory*.

Key words. Senescence, ageing, age-related patterns, foraging, immune function, oxidative stress, antioxidant defenses, corticosterone, prolactine, stress response, long-lived species, disposable soma theory.