



HAL
open science

Démographie, sénescence et changements globaux chez deux espèces extrêmement longévives

Deborah Pardo

► **To cite this version:**

Deborah Pardo. Démographie, sénescence et changements globaux chez deux espèces extrêmement longévives. Ecologie, Environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2012. Français. NNT: . tel-00750625

HAL Id: tel-00750625

<https://theses.hal.science/tel-00750625>

Submitted on 12 Nov 2012

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.



Université Pierre et Marie Curie - Ecole Doctorale Diversité Du Vivant

Thèse pour l'obtention du grade de Docteur

Démographie, sénescence et changements globaux chez deux espèces extrêmement longévives

Présentée par Deborah PARDO



Maite Louzao

Encadrée par Christophe BARBRAUD et Henri WEIMERSKIRCH

Au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR-1934

Soutenue le 15 Octobre 2012

Rapporteur : Daniel ORO, Profesor de investigación, IMEDEA, Majorque, Espagne.

Rapporteur : Michael SCHAUB, Privatdozent, Vogelwarte, Sempach, Suisse.

Examinatrice : Emmanuelle CAM, Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse.

Examineur : Jean-Michel GAILLARD, Directeur de recherche, LBBC-CNRS, Lyon.

Examineur : Bernard CAZELLES, Professeur, Ecole Normale Supérieure, Paris VI.

Directeur de thèse : Christophe BARBRAUD, Chargé de Recherche, CEBC-CNRS.

Co-directeur de thèse : Henri WEIMERSKIRCH, Directeur de Recherche, CEBC-CNRS.

« Ageing is an aberration of civilization. Its extreme manifestations affect only humans or those animals we choose to protect. We have learned how to eliminate most causes of youthful death, allowing most people in developed countries to live long enough to experience ageing – a phenomenon that, teleologically speaking, we were never intended to see. »

Leonard Hayflick, *Nature*, 1995

REMERCIEMENTS

Tout d'abord je voudrais dédier cette thèse à toute ma famille qui m'a toujours soutenue dans ce choix de métier que je veux faire depuis ma plus tendre enfance quand je fouinais dans le joli jardin de Mémé ! Merci Popa pour le côté technique et surtout de m'avoir poussée à faire ce que j'aimais même si tu ne comprenais pas trop à quoi ça servait... mais c'est tellement mieux de faire un métier passion qu'un métier chiant, pas vrai ? Merci Moman pour le côté logistique de tout, qui je crois m'a bien aidée à être efficace même dans le boulot et le terrain car j'ai été élue miss logistique 2009 à Sourcils Noir. Merci aussi pour le soutien moral même si tu ne pouvais pas faire grand-chose avec la distance, à part me faire les petits plats que j'aime quand je rentre (boulettes miam). Merci à mon frère et aussi à Anne, ta capacité à ne dire que les choses qui en valent vraiment la peine m'a permis de prendre du recul avec les gens qui te ressemblent un peu, et cela m'a bien aidée pendant cette thèse. Merci Tata Vicky et Gilbert pour votre très grande culture et votre intérêt pour tous les domaines, qui permettent et permettront encore d'avoir des discussions super intéressantes à chaque fois qu'on vient fouiller dans les fameuses boîtes à petits gâteaux. Merci Tata Rachou et Hubert pour votre ouverture d'esprit, et vos passions respectives pour l'art et la philosophie, ça fait du bien de parler un peu d'autre chose que de science, mais je préfère quand même la Science =). Je suis sûre que la Hub aurait beaucoup aimé être présente à ma soutenance. Merci aussi tata de m'avoir inculqué cette façon de prendre la vie positivement, ça change TOUT ! Merci les cousins Didier, Tania, Eric, Sabine, Gilles, Emma et tous les enfants pour ces moments plus que complices lors des réunions de famille et tous les voyages qu'on se raconte à chaque fois qu'on se voit. Merci Papy Mamy et Mamie Marthe pour toutes les vacances passées chez vous, le titillement de l'imagination à chaque fois qu'on créait en art plastique ou en couture, et pour les sacs de patates, les kinders et la chance aux chansons. Merci les tontons Christian, Patrick et Maryse et les cousins Philippe, Sabrina, Aurélie et les petites, pour tous ces délires et discussions existentielles à Noël et les défis Science et Vie ! Merci les tantes Tatïe Paule, Emilie et Tatïe Claude, Alain, Guillaume, Jean-Marc, Sandrine, Corine et Pierrot et tous les minots ! Même si on ne se voit pas souvent vous avez tous contribué à ce travail. Et enfin merci à mon Pépé qui m'a toujours passionnée avec ses récits, proverbes, contes et autres recettes et qui m'a inculquée l'importance du respect et cette faim d'apprendre dans tous les domaines.

Je voudrais ensuite remercier tous mes potes de Marseille, qui se foutent bien de ma gueule avec les albatros du Viêt-Nam à sourcils violets et à pieds verts. J'oublierai jamais la citation « Mais à quoi ça sert d'aller à Kerguelen ? Il fait froid, tu restes dehors toute la journée, tu manges mal, et puis en plus tié loin de tout ! » Hein Mel, merci quand même à toi ma belle pour ton soutien ! Merci à Sly, Kevin et Jenny Maïlys et Loan, Sev et Mat, Fred et Melt, Lisa et Bapt (même s'ils m'ont lâchée en cours de route), Tente bleue, Blondinette et Showdance, Kute, Arnito et Nikki. Vous êtes trop mes potes et j'espère que malgré la distance que vous supportez plutôt bien depuis la Suède, et qui va augmenter encore plus si tout va bien dans les années à venir, qu'on restera toujours tous aussi tarés et proches. Et avec autant de rigolade hein les gars ? le pastis,

la mer, la pétanque, koh lanta, le rosé, les cagoles, l'OM, les cigales, la Provence, les repas de Noël, les soirées jacuzzi et la Vars-Embrun putain con.

C'est au tour de la Chizé team ! Que serais-je devenue sans vous dans cette région... campagnarde ? Merci beaucoup à mon gros bout Aliche cha gliche pour me faire rire à chaque fois qu'elle fait quelque chose, mais tu es tellement chouette ! Merci aux girls : Alizée, Marina, Laurie, Chloé, Charlène, Cécile Bon comme ça, Flore, Morgane, pour les soirées filles et les coups de folie shopping, et les pauses détente. Merci aux génies Matthieu et Vincent Lecomte pour m'avoir vraiment bien aidée en R ou biblio et qui sont partis trop tôt. Merci à la Mich pour les soirées gastronomiques chez toi et ton cœur sur la main. Merci à Chedric pour les longues discussions et l'apprentissage du body board. Merci à la Volley team Paul pour ses cris de Chewbacca, Aurel, Baptiste, Guillaume, Adrien P., Max, Fabrice R., Damien & son super papa & Aline, Jade pour ses services casse-bras, Aurélie A., Fred B. Merci à la Açores team Emilich et Andreach pour ce super voyage qui reste gravé dans les annales. Merci à la coloc pour toutes ces soirées passées chez vous (Pierre y'a que toi que j'avais pas encore cité). Merci à la poterie team, Karine pour ses conseils avisés, Hélène pour ses blaireaux (et tant d'autres choses), Boen, Thibaut, Sophie et Arzhela. Merci à tout le comité d'organisation de la SERL ! C'était vraiment super intéressant de faire ça avec vous tous et le résultat montre à quel point on a bien géré ça tous ensemble (enfin presque), c'était génial. Merci aux anciens Clara, J-B. Fred A., Aurélie G., Janos et Amélie. Merci à tous mes colocs de bureau et surtout Lorelei avec qui on s'est bien marrées. Merci aux générations de VCAT qui se sont succédées en particulier ma cohorte: Alexis & Pierrick, Marie, Aurore et Laurent et les deux marseillais fous Max et Franck! On a vraiment passé des moments extras ensemble, mais c'était trop court ! Merci à la Albatros team 2009-2010, Maite la vénus de sourcils noirs au rire strident et Juju qui a du en apprendre sur les gonzesses 3 semaines enfermée avec nous! Mais aussi merci à Jules pour la manip skua, Nory pour le massage de pied après le tour Courbet, à toute l'équipe Salmévol avec qui on a fait de supers parties de pêche, à toute l'équipe Popchat tous aussi tarés les uns que les autres, à toute l'équipe Ecobio pour ce séjour relaxant à l'île verte, à toutes les personnes avec qui on a passé du bon temps là-bas. Merci à tous les autres de la Guinets team, Agripops ou Ecophy avec qui je n'ai pas passé assez de temps !

Merci à Christophe et Henri de m'avoir choisie pour cette thèse, comment ai-je pu hésiter à l'entretien je me le demande encore ! Globalement merci Henri pour tes passages supersoniques dans mon bureau tous les 6 mois, mais tu as toujours été là quand il le fallait pour décider des grandes directions, stratégies à adopter, pour m'autoriser à aller vadrouiller à droite à gauche en formation, workshop, conférence, coopération, et pour ton expérience et tes connaissances...merci. Merci Christophe pour avoir été toujours disponible pour répondre à mes questions et essayer tant bien que mal de trouver des solutions à des problèmes qui n'en avaient parfois pas. J'ai vraiment adoré travailler avec toi, car tu m'as toujours laissé faire ce que je voulais tout en me recadrant toujours diplomatiquement quand il le fallait, et c'est comme ça que j'aime travailler. J'ai vraiment de la chance d'avoir eu un encadrant qui maîtrise la méthodo et les stats, car tu m'as appris plein de choses dans la plus grande simplicité. Merci aux autres chercheurs, Stéphanie pour m'avoir conviée à Woods Hole, Charly pour les bonjours matinaux et les bruits bizarre de rangement dans le bureau à côté du mien, Christophe G. pour m'avoir gentiment autorisée à squatter sa station de calcul et Yves pour les discussions et fou rires à table et pour son sens pratique sur le fond et la forme de tout... même l'OM. Merci à Dominique

pour la gestion de ses bases de données énormes et la gestion rapide de mes requêtes. Merci à David pour la gestion des projets pers. qui m'ont apporté beaucoup. Merci à Roger Pradel et à Emmanuelle Cam d'avoir bien voulu participer à mon comité de thèse, et pour tous leurs conseils.

Merci à Vincent Bretagnolle de m'avoir accueillie dans ce laboratoire qui en vaut vraiment la peine. Merci à Christophe Coiffet et à tout le restaurant pour m'avoir fait découvrir des plats délicieux (joue de porc, boudin aux pommes...) et pour la maîtrise des ses diverses sauces. Merci à l'administration, Delphine, Evelyse et Martine de m'avoir toujours dépannée quand j'en avais besoin et de s'être battue avec moi pour obtenir les remboursements. Merci au labo, Charline, Stéphanie et Colette de m'avoir prêté de quoi capturer des fourmis pour mon « ant world ».

Merci au groupe d'Ecologie d'Evolution et de Démographie comparée, nos réunions étaient toujours très enrichissantes : Guillaume Péron, Olivier Gimenez, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Anne Charmantier, Anne Loison, Anne Viallefont, Vladimir Grosbois et Floriane Plard. Merci à Rémi pour m'avoir aidé à me dépatouiller avec E-Surge.

Et le meilleur pour la fin... merci à toi Mon Antho, pour ton éternelle objectivité, ta patience et ton courage de me supporter si loin de toi et de tout ce qu'on aime faire ensemble là bas dans le Sud. Et merci aussi d'avoir chopé le virus de la bougeotte !!! Ça va bien faciliter les choses pour la suite normalement et surtout nous permettre de découvrir encore des nouvelles cultures dans le monde entier. J'ai vraiment de la chance de t'avoir déniché et je souhaite qu'on reste éternellement de grands enfants dingues d'Amour. Merci à tes colocs Mai et Melissa qui m'ont gentiment accueillie à Vinon-sur-Verdon pour finir cette thèse au calme et au soleil. Merci aussi à ta famille pour leur accueil hyper sincère : la charcute et les fromages de Didou, les pantoufles et petites attentions de Sylvie, les sorties en moto avec très beau Papa et les petits plats à se rouler par terre de Nadine. Sans oublier un grand merci à Lolo pour les parties de Just Dance, Rivo pour ses cours de danse avec les doigts je sais plus comment ça s'appelle, Jean-Philippe et Amelys pour les parties de Nintendo et Anzouille bien sûr pour le ballon.

PREFACE

Cette thèse représente l'aboutissement de 3 années de travail passionnel. Je l'ai voulue « courte » et efficace et donnant priorité aux articles scientifiques. En effet les articles étant la partie de la thèse qui est reconnue à l'international, j'ai trouvé important de centrer mon travail dessus. Une telle structure m'a permis de me focaliser lors de la rédaction de la thèse sur des discussions poussées en me basant largement sur les connaissances actuelles en démographie, physiologie, écologie évolutive et changements globaux entre autres. Comme vous le verrez, j'ai fait le choix d'inclure de nombreuses figures issues de travaux d'autres auteurs car de cette manière les idées et le fil de la discussion apparaissaient plus clairement. Je discute également toutes les choses que je n'ai pas eu le temps de faire et qui pourtant m'inspirent tant.

Cette thèse s'articule autour de deux grands axes : Quels sont les effets de l'âge sur la démographie ? Les effets de la variabilité environnementale sont-ils identiques selon l'âge des individus ? Deux espèces d'albatros ont été étudiées : l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) et le grand albatros (*Diomedea exulans*). Cinq articles en premier auteur sont présentés, ainsi qu'un article de synthèse issu du groupe Français de « démographie et d'écologie évolutive comparée » que j'ai souhaité faire figurer car il ouvre la discussion à la fois sur les problèmes liés à l'hétérogénéité inter-individuelle et au continuum lent-rapide des stratégies d'histoire de vie :

- **Pardo D.**, Barbraud C. Authier M. and Weimerskirch H. Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits.
Sous-presse dans **Ecology**.
- **Pardo D.**, Weimerskirch H. and Barbraud C. When celibacy matters: improved performance of demographic estimates when accounting for non-breeders.
En revision pour **Plos One**.
- **Pardo D.**, Barbraud C. and Weimerskirch H. Evolution of life-history trade-offs with ageing: a multi-trait approach in the Wandering Albatross.
En revision pour **Journal of Animal Ecology**.
- **Pardo D.**, Barbraud C. and Weimerskirch H. Females better face aging in the Wandering albatross.
Soumis à **Oikos**.
- **Pardo D.**, Jenouvrier S., Weimerskirch H. and Barbraud C. Extreme demographic and extreme climatic events: an albatross' perspective using an age-structured life-cycle.
En préparation pour **Global Change Biology**.
- Péron G., Gaillard J-M., Charmantier A., Barbraud C., Aubry L., Bonenfant C., Cam E., Choquet R. Grobois V., Loison A., **Pardo D.**, Plard F., Pradel R., Toïgo C., Viallefont A. and Gimenez O. How does senescence vary with life history when individual heterogeneity in survival is accounted for?
En révision pour **American Naturalist**.

Pendant cette thèse j'ai eu la chance de participer à différents groupes de travail :

- **Stochastic demography in fluctuating environments**, 23-27 Avril 2012, Steinar Engen, Russell Lande, Bernt-Erik Sæther, Jarle Tufto & Vidar Grøtan, Lovund, Norvège.
- **Bayesian population dynamics**, 14-18 Février 2010, Marc KERY & Michael SCHAUB, Vogelwarte, Sempach, Suisse.
- **State-space modeling**, 11-13 Octobre 2010, Ian JONSEN, CEBC.
- **Groupe de démographie et d'écologie évolutive comparée**. 31 Mai-1 Juin, CEFE, Montpellier, et aussi 16-17 Mai 2011, CEBC.
- **Cours de droit de la mer**, 10-12 Mai 2010, Institut Océanographique de Paris, Laurent LUCCHINI.
- **Franco-Australian Symposium** « the Kerguelen plateau », 14-16 Avril 2010, Concarneau.
- **Formation de statistiques sous R**, 27-28 Octobre 2009, David PINAUD, CEBC.

J'ai également participé à des conférences internationales et nationales :

- **Pardo D.**, Barbraud C. and Weimerskirch H. Maturation and senescence of life-history traits: evidence of an age-dependant influence of environmental variations. **11th International Seabird Group Conference**, 2-4 Septembre 2011, Plymouth, Royaume-Uni. Prix du meilleur exposé étudiant.
- **Pardo D.**, Barbraud C. and Weimerskirch H. Multi-trait aging in an extremely long-lived bird. 7^{èmes} journées scientifiques du CNFRA: **Comité National Français pour les Recherches Arctiques et Antarctiques**, 19-20 Mai 2011, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
- **Pardo D.**, Barbraud C. and Weimerskirch H. Are young and old breeding albatrosses more sensitive to environmental challenges? 7^{èmes} rencontres annuelles Ecology & Comportement de la **Société Ecologique à Responsabilité Limitée**, 2-6 Mai 2011, Rennes.
- **Pardo D.**, Barbraud C. and Weimerskirch H. Age and environment-related strategies in survival and reproduction in a black-browed albatross population. **First World Seabird Conference**, 7-11 Septembre 2010, Victoria, Canada.

Et à l'organisation d'une conférence étudiante au CEBC :

- 8^{èmes} rencontres Ecologie & Comportement de la **Société Ecologique à Responsabilité Limitée**, 2-6 Avril 2012, CEBC.

Collaboration internationale :

- Grâce à Stéphanie Jenouvrier, j'ai pu travailler à Woods Hole Oceanographic Institution en tant qu'étudiant invité pendant un mois en Janvier 2012. J'y ai appris les méthodes de dynamique des populations avec les modèles matriciels.



L'Albatros

Julien Nezan

*Souvent, pour s'amuser, les hommes d'équipage
Prennent des albatros, vastes ciseaux des mers,
Qui suivent, indolents compagnons de voyage,
Le navire glissant sur les gouffres amers.*

*À peine les ont-ils déposés sur les planches,
Que ces rois de l'azur, maladroits et honteux,
Laissent piteusement leurs grandes ailes blanches
Comme des avirons traîner à côté d'eux.*

*Ce voyageur ailé, comme il est gauche et veule !
Lui, naguère si beau, qu'il est comique et laid !
L'un agace son bec avec un brûle-gueule,
L'autre mime, en boitant, l'infirmes qui volait !*

*Le Poète est semblable au prince des nuées
Qui hante la tempête et se rit de l'archer ;
Exilé sur le sol au milieu des huées,
Ses ailes de géant l'empêchent de marcher.*

*Charles Baudelaire
Les Fleurs du Mal, 1857*

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE	13
1. Les stratégies démographiques à l'échelle de la population	14
2. Les traits d'histoire de vie à l'échelle individuelle	18
3. Les effets de l'âge	21
3.1. Maturation	21
3.2. Sénescence	23
Définition et caractéristiques	23
Comment a-t-elle pu évoluer ?	24
Est-elle détectable en milieu naturel ?	25
Est ce que tous les organismes vieillissent de la même façon ?	26
4. Un environnement changeant	28
5. Pourquoi les albatros ?	31
6. Objectifs en enjeux de la thèse	34
CHAPITRE 2 : Espèces et sites d'étude	37
1. L'Albatros à Sourcils Noirs	38
1.1. Etat des populations	38
1.2. Régime alimentaire et reproduction	38
1.3. Suivi de population	40
1.4. And the winner is ...	41
2. Le Grand Albatros	43
2.1. Etat des populations	43
2.2. Régime alimentaire et reproduction	44

2.3.	Suivi de population _____	45
2.4.	And the winner is ... _____	46
CHAPITRE 3 : Effets de l'âge sur la démographie _____		48
1.	Objectifs et organisation du chapitre _____	49
2.	Effets de l'âge chez une espèce annuelle _____	51
2.1.	Variations des traits d'histoire de vie en fonction de l'âge _____	51
ARTICLE I (partie âge)		
2.2.	Prise en compte de l'hétérogénéité inter-individuelle _____	71
ARTICLE II		
3.	Effets de l'âge chez une espèce biennale _____	89
3.1.	Effets de l'état reproducteur de l'année précédente _____	89
ARTICLE III		
3.2.	Effets du sexe _____	109
ARTICLE IV		
3.3.	Effets des individus non-reproducteurs _____	123
ARTICLE V		
4.	Synthèse et discussion des résultats _____	140
4.1.	Divers aspects liés à l'hétérogénéité individuelle _____	140
	Contrainte, reproduction restreinte, apparition et disparition sélective _____	140
	Compromis début/fin de vie _____	144
4.2.	Causes possibles de la sénescence et différences entre les sexes _____	146
	Baisse des performances de recherche alimentaire _____	146
	Variations des niveaux hormonaux _____	148
	Autres sources de diminution de la performance avec l'âge : partenaires et philopatrie _____	150
	Dimorphisme sexuel _____	152
4.3.	Albatros à sourcils noirs versus Grand albatros _____	157
	Pourquoi les grands albatros échouent-ils plus pendant l'incubation? _____	159

Pourquoi les grands albatros semblent présenter un « investissement terminal » et pas les albatros à sourcils noirs ? _____	160
4.4. Continuum « lent-rapide » des stratégies d’histoire de vie _____	161
Position des albatros dans les études comparatives _____	1591
Quel est le secret de la longévité des albatros ? _____	160
 CHAPITRE 4 : Effets différentiels de l’environnement avec l’âge _____	167
1. Objectifs et organisation du chapitre _____	168
2. Effets de covariables climatiques, océaniques et anthropiques _____	169
ARTICLE I (partie environnement)	
3. Effets des évènements extrêmes _____	185
ARTICLE VI	
4. Synthèse et discussion des résultats _____	201
4.1. Les relations fonctionnelles avec des covariables environnementales _____	201
Le contexte des pêcheries dans l’océan austral _____	201
L’influence majeure de la température de surface de la mer _____	204
Plasticité phénotypique liée à l’âge _____	208
4.2. Les effets de la variabilité temporelle de l’environnement _____	211
La canalisation environnementale des traits démographiques _____	211
La canalisation environnementale intra-populationnelle _____	213
Variabilité et extrêmes _____	215
Effets des évènements extrêmes à différentes échelles _____	216
4.3. Les changements climatiques seraient-ils bénéfiques ? _____	218
Le cas du grand albatros _____	218
Le cas de l’albatros à sourcils noirs _____	219

CHAPITRE 5 : Conclusions et Perspectives	222
1. Conclusions	223
Synthèse de la réponse des populations aux variations environnementales	223
Implications écologiques et évolutives	226
Implications pour la conservation des albatros	227
2. Perspectives	228
Dynamique de la population de grands albatros	228
Hétérogénéité fixe ou dynamique ?	231
Comparaison des patrons chez deux populations d'albatros à sourcils noirs	231
ANNEXE	233
REFERENCES	234

INTRODUCTION GENERALE



1. Les stratégies démographiques à l'échelle de la population

Il existe une grande diversité de tactiques démographiques au sein des êtres vivants, elles correspondent à des coadaptations complexes entre traits démographiques. Dès 1950, Dobzhansky remarquait les différences entre espèces tropicales et tempérées. Dans le cas d'un climat tropical plutôt constant, les espèces qui seraient sélectionnées par rapport à leur capacités de compétition alors que dans des milieux tempérés plutôt imprévisibles une forte fécondité et un développement rapide serait plus avantageux (Dobzhansky 1950). Cette théorie fut reprise par MacArthur & Wilson (1967) qui élargirent la définition non pas seulement au type de climat mais au type de dynamique des espèces : « sélectionnées par r » ou « sélectionnées par K » où r est le taux de croissance naturel maximal de la population à un temps donné, et K la capacité en ressources (alimentaires, sites de chasse ou de reproduction, partenaires...) du milieu (MacArthur & Wilson 1967). Il existe donc un continuum r - K où chacune des espèces peuvent-être positionnées (Pianka 1970). Les espèces à stratégie r sont en général de petite taille, avec une forte mortalité et une courte durée de vie ainsi qu'un un taux de reproduction élevé et un accès très tôt à la reproduction comme les rongeurs (Fig. 1-1). La croissance de la taille de leurs populations suit un modèle exponentiel qui peut dépasser la capacité en ressources de leur milieu, alors les effectifs diminuent et cela peut former des cycles comme dans l'exemple bien connu des lemmings (*Lemmus lemmus*) (Boonstra *et al.* 1998). Cette stratégie est également associée à des environnements plus imprévisibles que la stratégie K . Les espèces à stratégie K sont en général plus longévives, avec une démographie plus lente (accès tardif à la reproduction, peu de petits par an), une faible mortalité et elles sont de plus grande taille. Ces espèces suivent un modèle dit logistique de croissance des populations qui tend à se stabiliser au niveau du seuil critique de ressources disponibles dans leur milieu. Cette stratégie est rencontrée chez la plupart des grands mammifères ou chez les oiseaux marins, même s'il existe quelques exceptions à ces stratégies comme chez les Caviidés, une famille de rongeurs qui présente une stratégie « vivre doucement et mourir jeune ». Ces rongeurs particuliers ont en effet une forte survie adulte et une longue période de gestation produisant que quelques jeunes (Kraus *et al.* 2005).

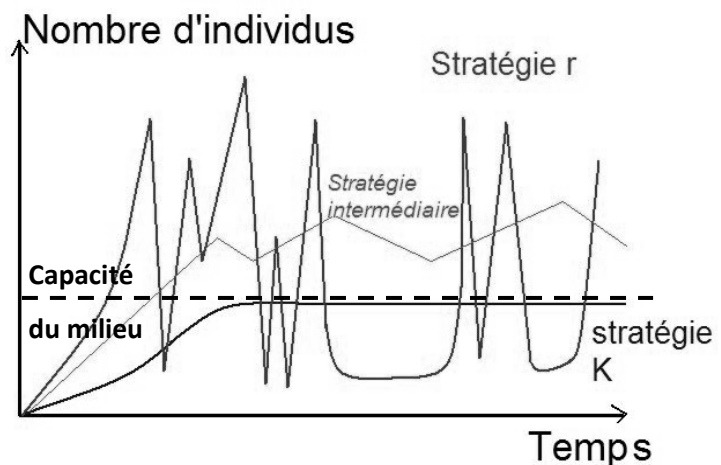


Figure 1-1: Stratégies démographiques r et K

En 1989, Gaillard *et al.* tentent d'améliorer la compréhension de la structuration des espèces le long d'un gradient r/K en se basant sur les caractéristiques intrinsèques des espèces, et notamment la masse corporelle des adultes et trois traits démographiques : l'âge de première reproduction, la fécondité (nombre de petits produits par an) et l'espérance de vie (calculée comme $0.5 + 1/(1 - \text{survie})$). Ils démontrent que la majorité de la variabilité de tactiques démographiques au sein des taxa d'oiseaux et de mammifères est expliquée par la masse corporelle des adultes (Fig. 1-2). La différence entre mammifère et oiseaux est attribuée aux contraintes associées au vol. Les effets biomécaniques de la masse corporelle ne sont pas le seul facteur explicatif de la variabilité des tactiques démographiques (Gaillard *et al.* 1989). Les taxa apparaissent également structurés selon l'échelle de temps c'est-à-dire leur position dans le gradient de démographie lente/rapide. Chez les mammifères, la part est plus importante du fait d'une plus grande variabilité de tailles et d'habitats que chez les oiseaux qui sont contraints par le vol (Fig. 1-2). Enfin un troisième niveau structure les tactiques démographiques : l'effort reproducteur tout au long de la vie lié à l'âge de première reproduction, la fécondité et l'espérance de vie. Ce niveau est régi par un gradient entre espèces **semelpares** et **itéropares** : (Cole 1954). Une espèce est dite avoir une histoire de vie semelpare quand la reproduction est réservée à une seule classe d'âge, après un état juvénile plus ou moins long, et suivie par la mort. Par exemple chez les cigales périodiques (*Magicicada*), l'état juvénile peut durer 17 ans. En parallèle, il existe une grande variété de stratégies chez les espèces itéropares qui peuvent se reproduire à des périodes de reproduction successives et distinctes tout au long de leur vie.

A l'instar d'espèces à stratégies plutôt r ou plutôt K, il a été démontré que certaines populations d'une même espèce, soumises à des conditions environnementales différentes pourraient présenter des tactiques démographiques différentes. C'est le cas des albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) de Kerguelen et de Géorgie du Sud. La deuxième population est soumise à une variabilité environnementale trois fois supérieure à la première et de fait, les individus ont une survie supérieure et un succès reproducteur moindre. Ces résultats sont liés à une stratégie qui réduirait l'investissement dans la reproduction lorsque les conditions environnementales sont défavorables chez cette espèce longévive (Nevoux *et al.* 2010b).

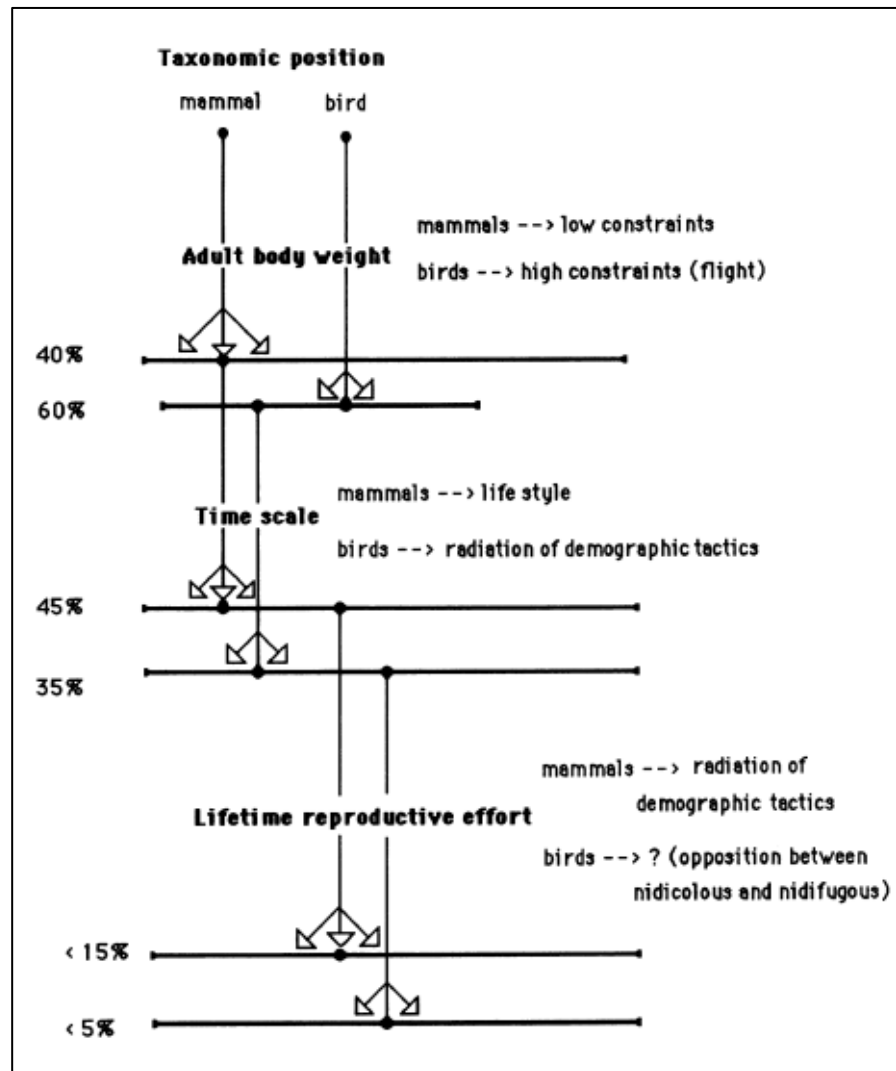


Figure 1-2: Patrons de variations des tactiques démographiques chez les oiseaux et mammifères. Source Gaillard et al. 1989.

La démographie est l'étude quantitative et qualitative de l'âge des populations et de leurs dynamiques à partir de caractéristiques telles que la fécondité, la mortalité et la dispersion (Fig. 1-3). L'estimation des paramètres démographiques d'une population donnée passe souvent par un suivi de long terme longitudinal c'est-à-dire que les mêmes individus sont suivis dans l'idéal de leur naissance à leur mort. Ainsi, il est possible de calculer leur survie annuelle, leur succès reproducteur (la probabilité d'amener son (ses) jeune(s) jusqu'à l'indépendance) et le nombre de descendants qu'ils ont eu dans leur vie et qui seront recrutés dans la population lorsqu'ils seront matures. En suivant plusieurs populations ou parties de populations simultanément, on peut également estimer les phénomènes de dispersion, à travers une immigration ou une émigration au sein de la population d'intérêt. Une méthode classique pour étudier la démographie est celle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) qui est basée sur des histoires de captures individuelles et sur des concepts de base décrits dans Lebreton *et al.* (1992). Les avancées actuelles notamment en analyses CMR multi-états que nous utiliserons par la suite sont synthétisées dans la revue de Lebreton *et al.* (2009).

La dynamique des populations vise à comprendre les causes des changements de la composition en taille et en âge des populations liée à leur démographie dans le temps et dans l'espace à court et long terme. Les études de dynamique des populations ont pour but, outre de prévoir les accroissements ou diminutions des populations, de comprendre les influences environnementales sur les effectifs des populations. Des études sur ces sujets sont incontournables par exemple pour la gestion des ressources halieutiques ou

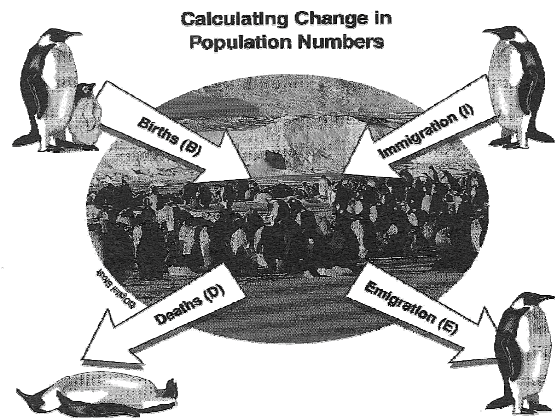


Figure 1-3: La démographie des populations. Source Biology S.L. Éanna OBoyle.

cynégétique et des zones protégées, le contrôle des populations d'animaux nuisibles ou en danger. La dynamique des populations dans le temps s'étudie à partir de séries temporelles et de la structure dite « en états » des populations (Caswell 2001) qui peut être intégrée dans différents types de modèles comme les matrices de Leslie (Caswel 2001). Les états peuvent représenter des stades de développement comme chez les plantes ou bien des statuts hiérarchiques comme chez les espèces sociales, ou encore des statuts reproducteurs. Les états peuvent également correspondre à des classes d'âge et la plupart des espèces longévives (à grande durée de vie) présentent des cycles de vie fortement structurés en âge.

2. Les traits d'histoire de vie à l'échelle individuelle

Si différentes stratégies démographiques peuvent exister entre espèces, une grande variabilité est également observée au sein d'individus de la même population. Les stratégies démographiques permettent d'expliquer la variabilité des traits d'histoire de vie observés dans la nature et les théories des traits d'histoire de vie et d'allocation optimale des ressources acquises par les organismes vont nous permettre de les comprendre car elles forgent les patrons individuels de reproduction et de survie. La théorie des traits d'histoire de vie prédit que le calendrier et la durée des événements clés de la vie d'un organisme sont façonnés par la sélection naturelle afin de produire le plus grand nombre possible de descendants qui vont survivre aux générations à venir (fitness) (Stearns 1992). Ces événements, notamment le développement des jeunes, l'âge de la maturité sexuelle, la première reproduction, le nombre de descendants et le niveau d'investissement parental, la sénescence et la mort, dépendent de l'environnement physique et écologique de l'organisme. D'après la théorie d'allocation optimale des ressources (Levins 1968), les organismes peuvent utiliser l'énergie qu'ils acquièrent grâce à la recherche alimentaire dans leur environnement à deux grandes fonctions : somatiques (survie, croissance, stockage, maintenance) ou reproductrices (voir schéma conceptuel Fig. 1-5). Williams (1966) fut le premier à montrer que la reproduction pouvait avoir un impact sur les autres traits d'histoire de vie. Les organismes ont ainsi évolué une grande variété d'histoires de vie façonnées par des **compromis évolutifs** (Williams 1966; Bell 1980; Reznick 1992; Stearns 1992).

Les variations spatiales et temporelles de l'environnement à la fois en termes de moyenne et de variance vont influencer les compromis d'allocation entre survie et reproduction au niveau individuel. Ceux-ci sont intégrés au niveau de la population et affectent la démographie et la dynamique de la population (voir schéma conceptuel Fig. 1-5). Cela est dû au fait que les ressources acquises par les individus sont liées à leur disponibilité dans l'environnement à un temps donné et à la façon dont les individus vont les extraire, mais également des décisions qu'ils vont prendre en fonction de leur **état** général (McNamara & Houston 1996). Ainsi l'on s'attend à des relations négatives entre reproduction présente et future et survie qui ont été démontrées

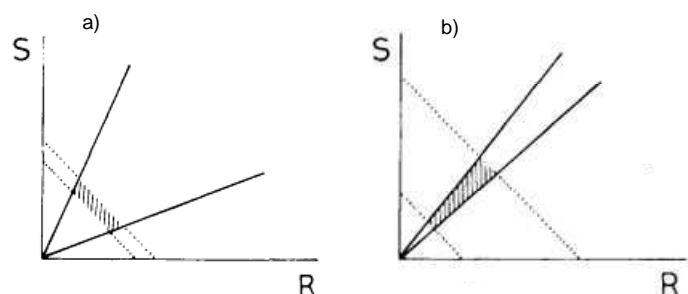


Figure 1-4: Modification du sens attendu du compromis (en grisé) entre survie (S) et reproduction (R) du fait de l'hétérogénéité inter-individuelle. Modifié de Van Noordwijk et De Jong 1985.

chez de nombreuses espèces à stratégies démographiques variées (Fig. 1-4a). Or, comme dans le cas de la figure 1-4b, il est parfois possible d'observer des compromis positifs ou non-attendus d'après la théorie comme ici dans le cas où l'acquisition des ressources tirées du milieu présente une grande variance (traits pointillés) mais les décisions d'allocation de l'organisme restent constantes (traits pleins) (VanNoordwijk & DeJong 1986). Cette hétérogénéité inter-individuelle de compromis d'allocation peut-être liée à différents facteurs non-indépendants qui régissent à un temps donné l'état des individus tels que (voir schéma conceptuel Fig. 1-5):

- i. les variations des performances et de la valeur sélective des individus avec l'**âge** ou l'**expérience** (discutées dans la prochaine partie);
- ii. la **condition** des individus à un temps donné au sens défini par McNamara et Houston (1996) indépendamment de l'âge et de l'expérience. Celle-ci peut être liée par exemple à la taille des individus, la qualité de leur territoire, leur charge parasitaire, l'état de leur système immunitaire ou de leurs réserves énergétiques (McNamara & Houston 1996). L'investissement dans la reproduction lors de l'évènement reproducteur précédent peut également représenter une source d'hétérogénéité inter-individuelle associée à la condition corporelle des individus au moment d'une nouvelle reproduction (Naulleau & Bonnet 1996);
- iii. la **qualité** individuelle, même si cette notion reste floue malgré la revue de Wilson & Nussey (2010) où elle est définie comme variable entre les individus d'une même population et positivement corrélée à la fitness (Cam *et al.* 1998). Celle-ci peut avoir plusieurs interprétations suivant le contexte dans laquelle elle est utilisée (Wilson & Nussey 2010). Ainsi la qualité individuelle peut avoir une base soit génétique comme utilisée dans les études cherchant à élucider les mécanismes de sélection sexuelle ou de choix du partenaire de meilleure qualité possible (Neff & Pitcher 2005), ou bien une base induite par l'environnement comme par exemple du fait d'effets maternels, cohortes ou liés aux conditions de développement dans la vie précoce des organismes (Cam *et al.* 2003);
- iv. les interactions biotiques telles que la **compétition** pour les ressources alimentaires ou sexuelles en particulier en présence de **densité dépendance** (Bonsall & Mangel 2004). Ce phénomène est connu pour affecter certains individus plus que d'autres, et notamment en relation avec un des quatre facteurs cités précédemment : la masse des individus qui est positivement corrélée au succès reproducteur quand la densité dépendance est forte chez le mouflon canadien (*Ovis canadensis*) (Festa-Bianchet *et al.* 1998), leur taille chez les plantes pour l'accès à la lumière et l'espace (Harper & White 1974), ou encore leur âge par exemple

chez les oiseaux où la survie des poussins est négativement liée au nombre de poussins produits dans une zone donnée (Lack 1954);

- v. la **plasticité phénotypique** associée aux **mécanismes épigénétiques** sous-jacents du fait de la capacité d'un génotype donné de produire différents phénotypes en réponse à des conditions environnementales distinctes (Nussey *et al.* 2007; Richards *et al.* 2010). Ainsi les organismes peuvent montrer une réponse réversible aux variations de leur environnement, et il est possible que celle-ci soit différente entre individus ou groupes d'individus associés à une caractéristique spécifique (Barbraud & Weimerskirch 2005; Borrego *et al.* 2008; Lewis *et al.* 2009).

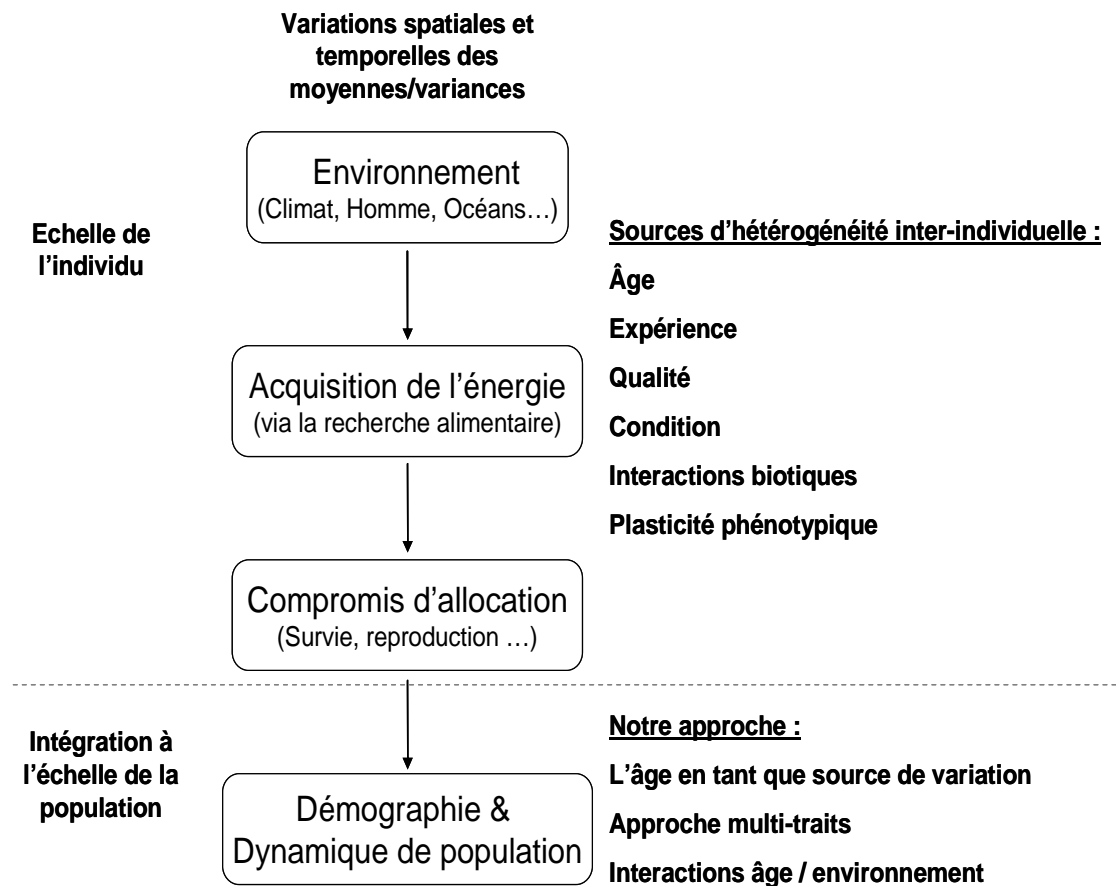


Figure 1-5: Schéma conceptuel des liens entre les différents facteurs abordés dans cette thèse.

3. Les effets de l'âge

La démographie est un outil crucial en écologie évolutive. En particulier, lorsque l'on veut étudier les changements de survie et de fécondité avec l'âge qui vont déterminer la fitness des individus au cours de leur vie, mais aussi la dynamique de leurs populations (Clobert 1995; Metcalf & Pavard 2007). L'âge est intimement lié aux stratégies évolutives d'histoire de vie individuelles des organismes et nous pensons qu'il explique une grande partie des variations qui peuvent être observées à l'échelle de la population. Les variations des traits d'histoire de vie avec l'âge (âge de recrutement, longévité) dépendent de la stratégie démographique adoptée par l'espèce. Les populations d'espèces longévives en particulier sont fortement structurées en âge, ce qui peut permettre de tamponner la dynamique des populations face aux variations environnementales.

3.1 Maturation

Chez les jeunes reproducteurs, nouvellement recrutés (qui se reproduisent pour la première fois) ou peu expérimentés, l'on s'attend à une augmentation des performances avec l'âge à deux échelles distinctes. Tout d'abord, à l'échelle de l'individu, une augmentation de la performance reproductive (e.g. nombre et condition corporelle de la progéniture, probabilité des les amener jusqu'à l'indépendance) est attendue du fait de : (i) une amélioration des performances de recherche alimentaire, des compétences de compétition avec d'autres individus pour l'accès aux bons sites de reproduction par exemple. Ce phénomène a été appelé l'hypothèse de **contrainte** (Curio 1983), il peut

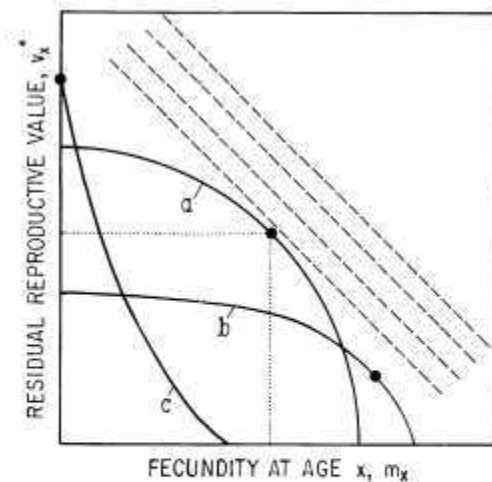


Figure 1-6: Relations entre valeur reproductive résiduelle et fécondité en fonction de l'âge. Source Pianka & Parker (1975).

également expliquer l'augmentation de la survie adulte annuelle chez les jeunes reproducteurs du fait de l'amélioration de leur expérience à résister ou anticiper les aléas de leur environnement. (ii) la diminution de la valeur reproductive résiduelle avec l'âge, qui fait que inévitablement, un individu doit se reproduire pour pouvoir augmenter sa fitness, et plus son âge avance au moins il aura de temps pour le faire donc il faut s'investir dès que possible. C'est l'hypothèse de **reproduction restreinte** développée par Curio en 1983 mais décrite par Pianka & Parker dès 1975. Ces derniers contrastent chez les espèces itéropares, la stratégie en début de reproduction lorsque la valeur reproductive résiduelle est encore forte (courbe a sur Fig. 1-6) avec la stratégie lorsque l'âge avance

qui tendrait vers la courbe b, une valeur reproductive résiduelle diminuée et de fait un plus fort investissement dans la reproduction. Le cas de la courbe c représente les espèces semelpares (Pianka & Parker 1975). Cette hypothèse ne s'applique cependant que pendant le début de la vie d'un individu car quand l'âge avance la sénescence peut faire intervenir d'autres mécanismes comme nous le verrons ci-dessous. Ces deux hypothèses (contrainte et reproduction restreinte), bien qu'arrivant à l'échelle de l'individu peuvent être détectés à l'échelle de la population (voir schéma conceptuel Fig. 1-5).

Enfin l'hypothèse de **sélection** développée par Curio en 1983 et reprise par Forslund & Pärt (1995) prédit que les individus les moins performants seront éliminés de la population. Cela conduit donc à l'échelle de la population à une augmentation générale de la performance reproductrice due à ce phénomène d'apparition sélective de nouvelles recrues qui possèdent les compétences suffisantes pour entrer dans la population reproductrice à un âge donné (Forslund & Pärt 1995). L'apparition sélective explique aussi l'augmentation de la survie adulte annuelle chez les jeunes reproducteurs à l'échelle de la population. Il a été montré que la part due à un phénomène d'apparition sélective d'individus plus performants (hypothèse de sélection et variation inter-individuelle) sur l'augmentation des performances des jeunes reproducteurs à l'échelle de la population peut être assez importante face à la part due à l'augmentation de l'expérience individuelle (hypothèse de contrainte et variation intra-individuelle), mais que cela dépend fortement du trait étudié (Van de Pol & Verhulst 2006). La « décision » de l'âge auquel les individus se reproduisent pour la première fois dépend du compromis évolutif entre leur croissance et la reproduction (Charlesworth 1980). Cependant le succès reproducteur des individus matures augmente avec l'âge de première reproduction et de ce fait, les recrues précoces présentent un succès réduit. L'idée que la reproduction précoce peut entraîner une pénalité sur la fitness des individus a été proposée par différents auteurs (Roff 1992; Stearns 1992; Charnov 1990). La démonstration empirique de ce phénomène a été faite par exemple chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) (Aubry *et al.* 2009) qui ont montré que des individus commençant à se reproduire tôt présentent un succès reproducteur inférieur aux recrues plus tardives et également un déclin plus rapide de leurs performances reproductrices à des âges avancés.

3.2 Sénescence

Définition et caractéristiques

Comme pour les jeunes individus, les relations entre environnement et décisions d'allocation peuvent présenter des patrons caractéristiques chez les vieux individus, sous l'effet de la sénescence (voir schéma de synthèse en fin de chapitre). La sénescence est définie comme une accumulation inévitable et irréversible de dommages avec l'âge qui amène à une perte de fonction et éventuellement la mort (Monaghan *et al.* 2008). Les causes proximales de la sénescence sont associées à une immuno-sénescence, une endocrino-sénescence, ou encore au stress oxydant et à la longueur des télomères mais nous n'entrerons pas dans les détails de la physiologie et de la biologie moléculaire ici. On distingue souvent deux types de sénescence : la **sénescence actuarielle** qui affecte seulement la survie, et la **sénescence reproductive** qui affecte les divers traits jouant sur la performance de reproduction.

Une fois la phase de sélection et d'amélioration des performances chez les jeunes recrues terminée, en général à l'âge moyen de première reproduction (Charlesworth 1980), on s'attend à une diminution de la fitness. Celle-ci peut avoir lieu soit directement après l'âge de la primiparité (Hamilton 1966) ou après une période de stabilité chez les individus d'âge moyen pendant laquelle on observe des performances maximales (Jones *et al.* 2008). La survie à des âges avancés devrait décroître inévitablement soit à cause d'une sénescence actuarielle directement, soit du fait de compromis entre survie, maintenance et reproduction (Stearns 1992; Levins 1968). Concernant la performance de reproduction, elle peut soit présenter un déclin avec l'âge du fait d'une sénescence reproductive soit au contraire se stabiliser voire augmenter comme prédit par une théorie complémentaire à celle de la sénescence : celle de l'**investissement terminal** (McNamara *et al.* 2009). Cette théorie prédit que dans le cas où les causes de mortalité intrinsèques (du fait de la sénescence) sont très supérieures aux causes extrinsèques (prédation par exemple), un individu aurait intérêt à maximiser son investissement dans la reproduction plutôt que dans la survie ou la maintenance. De ce fait, une augmentation de sa performance de reproduction pour certains traits reproducteurs peut-être observée. Bien que clairement démontrée au niveau théorique (McNamara *et al.* 2009), cette théorie n'a reçue que peu de preuves empiriques. Par exemple, chez l'élan (*Alces alces*) en conditions naturelles une sénescence reproductive était détectée sur les soins aux jeunes en hiver, et la taille moyenne de la portée, mais en contrepartie, les vieilles femelles semblent augmenter leur investissement dans la condition corporelle et la survie des faons durant l'été

(Ericsson *et al.* 2001). Une étude a augmenté expérimentalement les dommages internes par l'injection d'une substance qui induit une forte réponse immunitaire et simule une baisse de condition chez les fous à pieds bleus (*Sula nebouxii*). Suite à cette injection les mâles d'âge moyen ont réduit leur succès reproducteur tandis que les vieux mâles l'ont presque multiplié par deux (Velando *et al.* 2006).

Comment a-t-elle pu évoluer ?

Comprendre les causes du vieillissement des organismes représente un défi de longue date avec de forts intérêts évolutifs (voir schéma conceptuel Fig. 1-5), écologiques et médicaux. Tout d'abord les causes ultimes du vieillissement ont suscité l'interrogation des biologistes de l'évolution : Comment un tel phénomène peut-il ne pas être contre-sélectionné pour laisser la place aux individus plus jeunes et plus performants ? Jusqu'à présent trois théories majeures tendent à expliquer l'évolution de la sénescence en milieu naturel : (i) 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 1930; Hamilton 1966). Du coup, des mutations délétères exprimées à un âge avancé pourraient s'accumuler dans le génome et réduire la survie et la fécondité des vieux individus (Haldane 1941; Medawar 1952) : c'est la théorie de l'**accumulation des mutations délétères** ; (ii) d'une autre façon, le vieillissement peut être dû à l'accumulation de mutations dans le génome ayant un effet positif sur la valeur sélective dans les premières phases de la vie mais un effet délétère tardif (Williams 1957). C'est la théorie de la **pléiotropie antagoniste** ; (iii) au cours de la vie d'un organisme, le métabolisme normal engendre naturellement des dégâts irréversibles, notamment des dégâts oxydatifs. Le stress induit par la reproduction entre autres accentue ces dégâts. Bien que l'organisme dispose de mécanismes de défense contre ces dégâts, ils sont très coûteux au niveau énergétique. Des compromis doivent alors être faits entre la reproduction et l'accumulation de dégâts métaboliques qui compromettent sa santé et sa longévité (Kirkwood 2002). C'est la théorie du **soma jetable**.

Est-elle détectable en milieu naturel ?

Malgré ces théories, certaines relativement anciennes, la mise en évidence de sénescence en milieu naturel a présenté de nombreux défis à la fois chez des espèces à courte durée de vie (Bonduriansky & Brassil 2002) et chez des espèces longévives où jusqu'à il y a peu de temps, la démonstration de la sénescence se limitait à l'observation de la baisse de la survie chez les ongulés (Promislow 1991) et à quelques exemples de diminutions du succès à l'éclosion, de la taille de la nichée et de la survie chez les oiseaux (Thomas & Coulson 1988; Coulson 1984; Reid 1988; Dann & Cullen 1990; Gaillard *et al.* 1994). Dans les années 1970 à 2000, nombre de gérontologues et d'évolutionnistes (dont ceux qui ont développé certaines théories 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 & West 1992; Kirkwood & Austad 2000). C'est dans la deuxième moitié des années 90 et les années 2000 que grâce à l'allongement de la durée des suivis de population et au développement des outils méthodologiques tels que la CMR, que de nombreuses études ont commencé à mettre en évidence une sénescence à la fois actuarielle et reproductive en milieu naturel (Lecomte V. 2010). La mise en évidence de la sénescence en lien avec la physiologie, la recherche alimentaire, le sexe, ainsi que dans toute une variété de traits d'histoire de vie, démographiques ou morphologiques et d'espèces à stratégies diverses est devenu un sujet brûlant de nos jours en écologie évolutive.

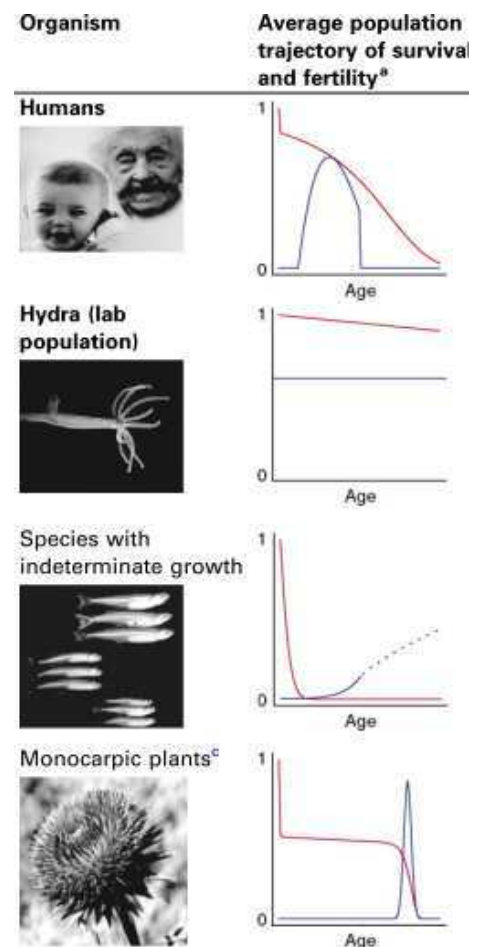


Figure 1-7: Variété des trajectoires de survie et de fécondité suivant les organismes ou les stratégies d'histoire de vie. Source Metcalf & Pavard 2008.

Est ce que tous les organismes vieillissent de la même façon ?

Théoriquement tous les organismes sont concernés par la sénescence, mais les trajectoires de survie et de fécondité peuvent fortement varier en fonction des stratégies d'histoire de vie et des taxa (Fig. 1-7) (Metcalf & Pavard 2007). Chez la plupart des espèces d'oiseaux et de mammifères, la survie annuelle décroît inexorablement à partir d'un certain âge vers zéro et la fécondité atteint une valeur maximale autour de l'âge moyen de première reproduction. Chez l'Homme (*Homo sapiens*) et l'orque (*Orcinus orca*) par exemple, une ménopause est présente et la fécondité chute également à zéro mais ce n'est pas le cas de la majorité des espèces. La forme de la courbe de mortalité chez les espèces semelpares telles que les plantes monocarpiques est relativement similaire avec cependant une forte mortalité juvénile puis une phase de survie constante avant le pic de reproduction et la mort. Chez les espèces à croissance indéterminée comme les poissons, les reptiles ou les arbres, la mortalité juvénile est très forte, puis quand l'âge avance la mortalité devient très faible et stable et peut même diminuer. Cela a été démontré de manière théorique récemment (Vaupel *et al.* 2004). De manière empirique en milieu naturel, il a été montré que les plus vieilles tortues peintes (*Chrysemys picta*), mais aussi d'autres espèces de tortues, présentent une augmentation continue de la performance de reproduction et une survie, chez les individus de plus de 20 ans, supérieure à celle des individus plus jeunes (Congdon *et al.* 2003). L'hydre d'eau douce (*Hydra vulgaris*) est un cas un peu particulier, il semblerait qu'elle soit proche de l'immortalité et que sa fécondité soit quasi constante, mais cela demeure très controversé (Estep 2010; Martinez 1998).

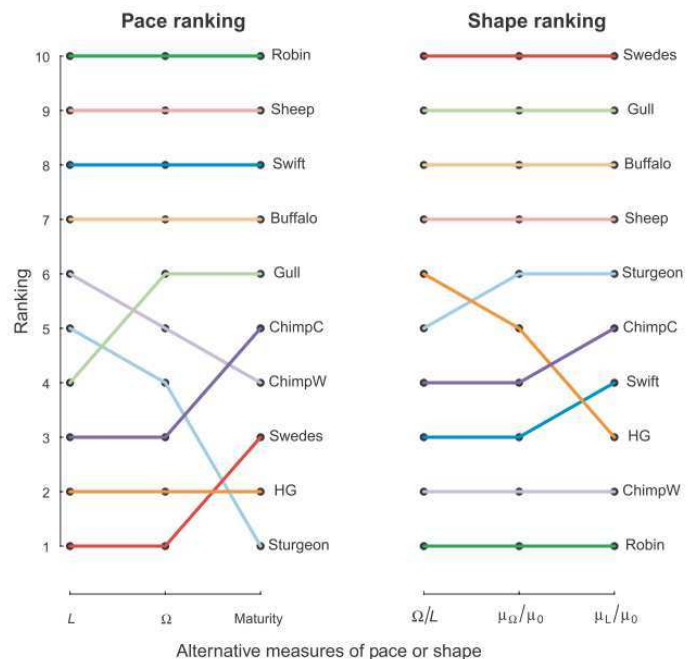


Figure 1-8: Mesures de rythme et forme du vieillissement chez différentes espèces. Source Baudish 2011

Williams (1957) prédit qu'un facteur expliquant l'évolution et la diversification des patrons de sénescence pourrait être la balance entre les sources de mortalités extrinsèques et intrinsèques dans le milieu de vie des espèces. Ainsi les espèces soumises à 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 (Ricklefs 2008). Baudisch (2011) propose une classification des patrons âge-dépendants entre espèces basée sur deux paramètres : le rythme et la forme (pace and shape) du vieillissement. Le rythme définit la vitesse à laquelle la survie (mais cela peut s'adapter à d'autres traits) va diminuer avec l'âge en se basant sur des mesures de l'espérance de vie (L ; définie comme l'intégrale de la courbe de survie avec l'âge), de la longévité (Ω ; définie comme l'âge auquel 99% des adultes sont morts) et de la maturité (Fig. 1-8). La forme est définie par des ratios entre longévité et espérance de vie ou entre les mortalités (μ ; définie comme le taux âge-dépendant de hasard de mourir) aux âges de chacune des trois mesures (Baudisch 2011). Même si le rang n'est pas le même entre les espèces suivant la mesure utilisée de rythme et de forme, les résultats mettent en évidence que les espèces extrêmement longévives n'ont pas nécessairement une sénescence plus négligeable que d'autres (Fig. 1-8). De manière générale, le rythme est le plus souvent étudié à travers la pente du trait en fonction de l'âge définie comme le taux de sénescence (Jones *et al.* 2008) et la forme est elle plutôt négligée sauf lorsque des fonctions de Gompertz ou Weibull sont utilisées (Gaillard *et al.* 2004).

4. Un environnement changeant

Les populations naturelles dépendent fortement de leur environnement. Or cet environnement n'est généralement pas constant et peut varier dans le temps de façon prévisible ou non, soudainement ou progressivement, de façon naturelle mais aussi directement ou indirectement lié aux activités humaines. Nous parlons dans cette thèse de variations environnementales de sorte à ce qu'à la fois causes naturelles et anthropiques soient considérées (voir schéma conceptuel Fig. 1-5). Il est important de distinguer 3 types de variations environnementales :

- Les **variations** environnementales d'origines naturelles, elles sont pour la plupart associées à des cycles de période plus ou moins longue et intimement liées aux phénomènes naturels qui gouvernent notre planète. Leur apparition est relativement prévisible et progressive à leur échelle, ainsi beaucoup d'organismes ont pu évoluer pour s'y adapter. Par exemple les cycles nyctéméraux et saisonniers, les oscillations climatiques telles que le NAO (North Atlantic Oscillation) liées à la circulation thermo-haline des océans qui ont une période de quelques années ou encore les glaciations (associées aux cycles de Milankovitch) qui sont elles associées à des variations de l'orbite de la Terre avec un période de plusieurs dizaine de milliers d'années.
- La **stochasticité** environnementale est un mécanisme d'origine biotique ou abiotique et de nature imprévisible et temporaire contrairement aux variations environnementales. Elle va impacter fortement les paramètres démographiques des populations qui y sont soumises car elle augmente la variance des variations environnementales. On peut citer comme exemple les évènements climatiques extrêmes tels que les années à température particulièrement haute. Le Groupe Intergouvernemental sur les changements climatiques (GIEC) prédit une augmentation de la fréquence et de l'intensité de ce type d'évènements dans les années à venir du fait des changements globaux (IPCC 2007).
- Les **changements globaux**, qui sont eux associés aux activités anthropiques qui ont crues de manière exponentielle depuis le début du 20^e siècle et la révolution industrielle. L'augmentation des gaz à effet de serre a modifié les cycles de circulation océan-atmosphère et les conditions climatiques et océanographiques moyennes ainsi que leurs variations dans le temps en sont modifiées (IPCC 2007). Par exemple, le GIEC prédit qu'en plus des variations naturelles de température de l'air, une augmentation de 1 à 2 °C est à prévoir d'ici à 2100. De la même manière, le GIEC prévoit une augmentation de la fréquence des évènements

extrêmement chauds, ce qui va augmenter la stochasticité environnementale. Cependant, les changements globaux n'ont pas seulement des implications climatiques. On en recense 5 grandes catégories qui ont un rôle crucial dans la perte actuelle de la biodiversité (Fig. 1-9). Ainsi certains auteurs suggèrent que la 6^e extinction de masse est en route (Leakey & Lewin 1995).

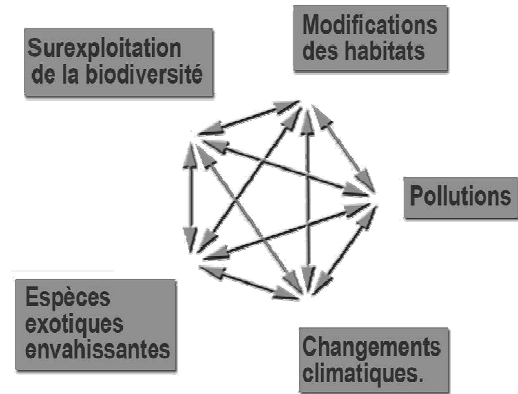


Figure 1-9: Causes d'extinction des espèces dues au changement global (source ONU "Perspectives mondiales de la diversité biologique" 2010).

Face aux différentes sortes de variations environnementales, on s'attend à deux formes de réponse des populations : Premièrement, les variations moyennes de l'environnement peuvent avoir une influence qu'elle soit directe ou indirecte, sur les paramètres démographiques au niveau de la population. Par exemple il a été montré qu'une augmentation de l'indice global NAO affecte négativement le succès reproducteur de différentes espèces d'oiseaux marins nord atlantique (Sandvik *et al.* 2008). Egalement, des relations liées aux activités anthropiques telles que la pêche au lançon (*Ammodytes marinus*) affectent négativement la survie adulte et le succès reproducteur des mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) (Frederiksen *et al.* 2004). Deuxièmement, dans les populations structurées en états, les sensibilités du taux de croissance de la population diffèrent entre les paramètres démographiques (Saether & Bakke 2000). La variabilité apporte un désavantage sélectif chez les espèces itéropares longévives, et par conséquent il été montré que les traits démographiques pour lesquels le taux de croissance des populations est le plus sensible devraient présenter les plus petites variations temporelles: c'est l'hypothèse de **canalisation** (Pfister 1998; Gaillard & Yoccoz 2003; Nevoux *et al.* 2010b; Doherty Jr *et al.* 2004). Ainsi les populations longévives qui sont soumises à des variations fortes de leur survie adulte sont particulièrement affectées comme les guillemots de Troïl (*Uria aalge*) face aux accidents pétroliers (Votier *et al.* 2005).

Alors que les effets des variations environnementales sur les populations sont assez bien étudiés, une question particulièrement intéressante et très peu étudiée jusqu'à présent est de regarder si tous les individus d'une même population répondent de la même manière aux variations environnementales. Comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents, l'âge est une source de variabilité inter-individuelle importante et qui se recoupe avec d'autres sources de variabilité telles que l'expérience et la condition. Plusieurs études ont montré des différences de succès reproducteur (Laaksonen *et al.* 2002; Bunce *et al.* 2005) et de probabilité de survie (Gaillard *et al.* 1998; Coulson *et al.* 2001; Barbraud & Weimerskirch 2005) avec l'âge qui sont accentuées lorsque les conditions

environnementales et notamment le climat sont défavorables et que de fait la disponibilité en nourriture est faible. Cela suggère que les individus jeunes, moins performants sont les plus affectés. C'est également le cas chez l'albatros à sourcils noirs (Nevoux *et al.* 2007) où la survie des primo-reproducteurs chute drastiquement les années où l'Indice d'Oscillation Australe (SOI) est fort alors que les adultes expérimentés ne présentent aucune baisse de survie. D'autres études ont montré que la majeure partie des oiseaux tués par les palangriers sont des juvéniles et l'albatros à sourcils noirs en fait partie (Gales *et al.* 1998). Cependant nous n'avons pas d'information concernant la possible sensibilité des individus reproducteurs de tous âges aux pêcheries. En effet la plupart des études reliant âge et environnement portent essentiellement sur des différences entre juvéniles et adultes ou entre primo-reproducteurs ou jeunes reproducteurs inexpérimentés et adultes expérimentés. Or il est possible que du fait d'une sénescence, les individus les plus vieux deviennent à leur tour plus susceptibles aux variations environnementales que les individus d'âge moyen. A notre connaissance seule une étude a montré une vulnérabilité différentielle des vieux individus chez le mouton domestique (*Ovis aries*) revenu à l'état sauvage sur l'île de Hirta en Ecosse (Fig. 1-10: Coulson *et al.* 2001). Chez les femelles, la survie des agneaux (Fig. 8B vert) est beaucoup plus affectée par la densité que la survie des vieilles femelles (bleu), qui elles même sont plus affectées que les hères (noir) et les femelles d'âge moyen (rouge). De plus, la survie des agneaux mâles (Fig. 8D vert) décroît fortement quand les conditions environnementales se dégradent (associées à l'Oscillation Nord Atlantique NAO), ainsi que les vieux mâles adultes (rouge), tandis que les faons femelles (noir) et finalement les femelles âgées (bleu) sont les moins affectées. La combinaison de la densité dépendance et de mauvaises conditions environnementales font qu'à la fois faons et vieux individus présentent une survie fortement réduite. Or ce paramètre démographique est particulièrement important pour la dynamique des populations d'espèces longévives comme les ongulés.

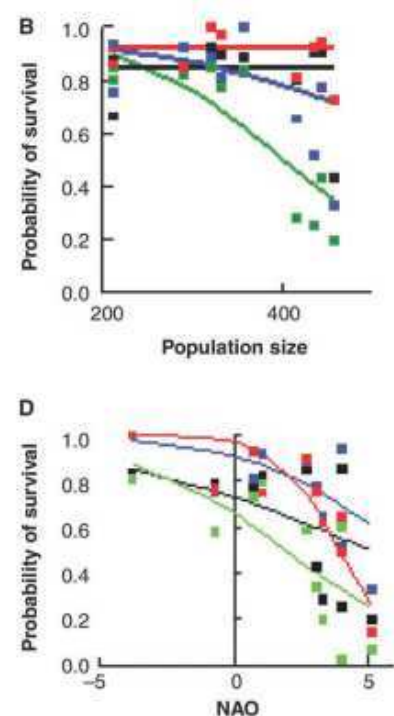


Figure 1-10: Impact différentiel de l'environnement en fonction de l'âge et de la densité dépendance. Source : Coulson *et al.* (2001).

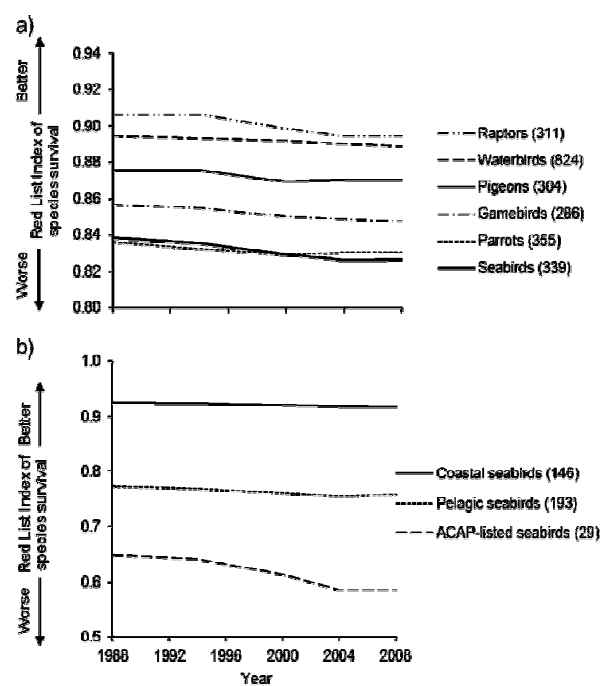
5. Pourquoi les albatros ?

Cette thèse se focalise sur deux espèces d'albatros : l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) et le grand albatros (*Diomedea exulans*). Ces oiseaux sont uniques sur plusieurs points de vue et représentent des modèles de choix en écologie et plus particulièrement pour l'étude des effets de l'âge et des variations environnementales sur les populations naturelles.

Les albatros sont les plus grands des oiseaux marins, et ils présentent des traits d'histoire de vie extrêmes. Leur démographie est parmi les plus lentes du règne animal avec un poussin par an voire tous les 2 ans, une longévité exceptionnelle avec un record d'âge recensé chez un albatros de Laysan sur l'atoll de Midway qui en 2011 avait 60 ans et un poussin ! Ils ont donc après les grands singes, une des histoires de vie du règne animal les plus proches de l'Homme et pourraient nous offrir des pistes intéressantes sur la compréhension du phénomène intrigant de vieillissement.

Dans le cadre de notre étude sur l'âge et le lien possible avec les variations environnementales, nous partons de connaissances solides sur les deux espèces d'albatros. En effet ces deux espèces sont particulièrement étudiées dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) en termes de longueur des séries temporelles et suivis individuels (plus de 50 ans maintenant), de nombre d'individus marqués (plusieurs milliers chez chacune des deux espèces) et de diversité des études scientifiques. Il a ainsi été montré que les deux espèces présentent des variations avec l'âge de leur succès reproducteur (Weimerskirch 1992; Angelier *et al.* 2007b). En ce qui concerne l'étude de leur survie âge-dépendante, seules des études préliminaires ont été faites (Weimerskirch 1992; Nevoux *et al.* 2007). Ces variations sont associées à des modifications des hormones de stress (corticotérostéone) et d'investissement parental (prolactine) aux âges avancés entre mâles et femelles (Angelier *et al.* 2006; Angelier *et al.* 2007b). Aussi, des études de comportement de recherche alimentaire ont été effectuées à l'aide de méthodes indirectes (hormones de stress, isotopes stables, contenus stomacaux) qui nous permettent de mieux comprendre la composition (Cherel *et al.* 2000), l'efficacité (Angelier *et al.* 2007a) et la part de chaque sexe pendant les phases cruciales de la reproduction (Weimerskirch *et al.* 1997b; Weimerskirch 1995; Weimerskirch *et al.* 2000; Weimerskirch *et al.* 2005). De manière directe, la pose de nombreuses balises (GLS, GPS et Argos) nous permet de connaître avec précision les zones de recherche alimentaire pendant les périodes de reproduction et d'hivernage (Rolland *et al.* 2008; Rolland *et al.* 2010; Pinaud & Weimerskirch 2002; Barbraud *et al.* 2011) et donc d'associer les paramètres démographiques aux variations environnementales dans ces zones. Lorsque cela est possible les différences entre mâles et femelles d'âge connu ont montré des phénomènes très intéressants (Lecomte *et al.* 2010).

Les oiseaux marins sont le taxon d'oiseaux le plus menacé de tous, et parmi les oiseaux marins les espèces inscrites dans l'Accord sur la Conservation des Albatros et des Pétrels (ACAP) sont celles dont le statut de conservation ne fait qu'empirer avec le temps (Fig. 1-11). Cette liste inclue les 22 espèces d'albatros actuelles. De ce fait les enjeux de conservation sont énormes, étant donné leur rôle crucial dans le fonctionnement des écosystèmes. En effet, les oiseaux marins sont depuis longtemps considérés comme **bio-indicateurs** de l'environnement marin en termes d'habitats (variabilité spatiale, pollution au plastique comme sur l'atoll de Midway à Hawaii, Planche 1 haut), de



1-11: Evolution dans le temps du statut IUCN chez les différentes familles d'oiseaux.

composition et d'abondance de stock du plancton et necton, et aussi du changement climatique (stochastique, cyclique ou de long terme) (Harding *et al.* 2006). Cela s'explique d'une part grâce à leur place de prédateur supérieur dans les réseaux trophiques marins, ils intègrent ainsi les processus écologiques des maillons inférieurs. De plus, ils représentent la partie visible de tout un écosystème sous-marin complexe, sont présents dans tout le globe et leurs habitudes de reproduction à terre les rend faciles à étudier. Ces liens entre oiseaux marins et leur environnement sont d'un point de vue écologique étudiés à partir des relations fonctionnelles basées sur la réponse moyenne de la population. D'un point de vue évolutif, on parle plutôt de plasticité phénotypique individuelle intégrée à l'échelle de la population. Une bonne compréhension de ces mécanismes régissant les liens entre dynamiques populationnelles et variations environnementales peut permettre d'assurer un meilleur management des ressources marines de tous les océans (Anderson *et al.* 1980; Frederiksen *et al.* 2008b).



Planche 1: Causes de mortalité chez les albatros

Dans le contexte de l'océan austral, indien en particulier qui comporte des eaux très productives le long du gradient subtropical/ polaire, d'intenses pêcheries (légalles ou illégales) agissent et apportent des ressources économiques massives. Mais en contrepartie, les interactions directes (captures accidentelles sur les hameçons de palangriers, Planche 1 bas ; alimentation à partir de rejets) et indirectes (compétition pour la ressource) peuvent affecter fortement la démographie des oiseaux comme cela a été mis en évidence chez le pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) (Barbraud *et al.* 2008). En parallèle il a été démontré que les variations environnementales sont fortement liées à la démographie des oiseaux marins de ces zones avec des effets parfois assez contrastés (Inchausti *et al.* 2003).

De plus les albatros ont toujours fasciné les hommes, depuis les navigateurs au 19^e siècle (Planche 2a ; Albatroz "Woodcut" 1837 Dr. Nuno Carvalho de Sousa), aux inventeurs du 20^e et l'aéroplane construit par Gustave Whitehead en 1905 (Planche 2b) jusqu'à nos jours avec une figure de stunt nommé « l'albatros » (Planche 2c) et entre autres noms de groupes, l'équipe sénior de Baseball « Les Albatros de la Grande motte » (Planche 2d). Du fait de



Planche 2: L'albatros fascine

cette forte valeur culturelle et de leur rôle majeur dans les écosystèmes marins et terrestres, les albatros représentent des espèces porte-étendard et parapluies qui peuvent permettre par leur conservation de protéger tout un ensemble d'espèces.

6. Objectifs en enjeux de la thèse

Fort de ces connaissances il était donc intéressant d'examiner de façon approfondie les variations des traits d'histoire de vie de ces deux espèces avec l'âge et notamment via une **approche multi-trait** (survie et reproduction simultanément associée à divers paramètres de reproduction tels que la probabilité de retour, de reproduction, le succès à l'éclosion et à l'envol, les caractéristiques morphologiques des poussins en fonction de l'âge des parents) recommandée par de nombreux spécialistes (Monaghan *et al.* 2008; Nussey *et al.* 2008; Jones *et al.* 2008). Cette approche permet d'une part d'avoir plus de chances de détecter une sénescence quelque qu'elle soit et de pouvoir faire des inférences sur les causes proximales sous jacentes.

Les enjeux ici sont multiples : Comme nous l'avions dit plus haut, l'étude des interactions entre patrons âge-dépendants des traits d'histoire de vie majeurs pour la démographie des populations et les variations environnementales (que leur origine soit naturelle ou anthropique et leurs variations prévisibles ou stochastiques) est pratiquement inconnue. Cela est particulièrement important chez des espèces aussi longévives et menacées que les albatros car leurs populations sont très structurées en âge et que la distribution des classes d'âges associée aux performances démographique de chaque âge peut influencer la dynamique de leurs populations dans le temps.

Cette thèse a donc pour objectif d'étudier à l'échelle populationnelle les variations liées à l'âge des traits d'histoire de vie (probabilités de survie, de retour aux sites de reproduction, de reproduction, succès reproducteur à l'éclosion et à l'envol du jeune), d'un paramètre démographique de nuisance qui dépend de l'effort d'échantillonnage: la probabilité de détection, et de traits morphologiques des poussins en fonction de l'âge des parents (condition corporelle et taille structurelle à l'envol). Bien que nous modélisons les patrons en début de vie dans certains cas, notre intérêt se situe tout particulièrement sur les mécanismes de vieillissement. L'approche multi-traits que nous adoptons nous permet de répondre aux demandes explicitées par de nombreux auteurs et qui permettrait d'effectuer de meilleures inférences sur les causes proximales du vieillissement.

La thèse est structurée en deux parties majeures : les effets de l'âge sur la démographie et les effets différentiels de l'environnement avec l'âge. Dans la première partie nous nous attachons à identifier les variations âge-dépendantes de différents traits, chez deux espèces à stratégie contrastée. Pour cela nous utiliserons des méthodes poussées de CMR et des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) afin de répondre aux questions suivantes :

-
- Les deux espèces d'albatros présentent-elles une sénescence actuarielle et/ou reproductive ? Nous regarderons cela dans le cadre d'une reproduction annuelle (Article I) ou d'une reproduction biennale en prenant en compte l'état reproducteur précédent (Article III).
 - L'approche multi-traités nous permet-elle de faire des inférences sur les causes proximales de la sénescence ? (Articles I, III, IV)
 - Y a-t-il une influence significative de la disparition sélective sur la détection de la sénescence actuarielle ? Grâce à une méta-analyse (Article II) nous allons pouvoir répondre à cette question le long d'un gradient de stratégies d'histoires de vie lentes/rapides. Nous en profiterons pour discuter de l'influence des autres sources d'hétérogénéité inter-individuelle sur nos analyses. Aussi, les deux espèces seront replacées dans les résultats d'autres méta-analyses sur le continuum lent/rapide et de fréquence de reproduction.
 - Peut-on identifier des modifications des compromis d'allocation entre survie et reproduction avec l'âge (Article I, III) ? avec le sexe (Article IV) ? Les résultats seront remis dans le contexte du choix du partenaire sexuel et des études parallèles sur d'autres espèces ou d'autres aspects de la biologie des deux espèces d'albatros (immunologie, stress, recherche alimentaire).
 - Est ce que la prise en compte des individus non-reproducteurs dans les études de sénescence améliore nos inférences (Article V)? Les résultats obtenus sur le cas de l'albatros sont applicables à de nombreux taxa.

Dans la deuxième partie, nous souhaitons apporter notre contribution dans la compréhension de patrons âge-dépendants dans la réponse des populations aux variations environnementales. Pour cela nous utilisons en grande partie les résultats issus des articles du chapitre sur les effets de l'âge sur la démographie. Nous avons choisi dans un premier temps de nous centrer surtout sur l'albatros à sourcils noirs car l'influence de l'environnement sur sa démographie apparaît plus clairement que chez le grand albatros (Rolland *et al.* 2010). Nous avons utilisé soit des analyses corrélatives basées sur des tests de vraisemblance et des variances temporelles soit des modèles matriciels de Leslie intégrant la variabilité environnementale afin de répondre aux questions suivantes :

- Les variations environnementales liées au climat, à l'océan ou aux activités anthropiques ont-elles un effet différent sur les traits d'histoire de vie suivant les classes d'âge ?

- Peut-on observer une canalisation des traits d'histoire de vie chez les individus d'âge moyen par rapport aux jeunes et aux vieux reproducteurs ?
- Comment les évènements extrêmes influencent la dynamique de population lorsque l'on intègre explicitement la structure en âge dans les modèles populationnels ?
- Est-ce que les évènements climatiques extrêmes affectent la structure et la dynamique de la population de manière significative ?

La méthodologie précise utilisée pour répondre aux questions propres de chaque article est détaillée dans la partie Matériel & Méthodes de chacun des articles avec des compléments dans les annexes des articles. Lorsque cela était nécessaire, j'ai souhaité clarifier certains choix dans la discussion générale en fin de chapitre dans chacune des parties « effets de l'âge » ou « effets âge/environnement ».

Note : Tout au long de cette thèse, nous allons parler de traits démographiques et de traits d'histoire de vie. A notre sens ces deux termes représentent les mêmes traits, la différence est simplement liée à l'interprétation soit à l'échelle de la population ou de l'individu respectivement.

CHAPITRE

2.

Espèces et sites d'étude





1. L'Albatros à Sourcils Noirs

1.1. Etat des populations

L'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*; Temminck 1828) a une répartition circumpolaire allant de subtropical à polaire et se reproduit sur différentes îles du sud de l'hémisphère sud (Fig. 2-1 ; source ACAP : Accord pour la Conservation des Albatros et Pétrels). La population reproductrice mondiale a été estimée en 2007 à 600 853 couples (67% dans les îles Falkland, 12% en Géorgie du Sud et 20% au Chili). Bien qu'il soit l'espèce d'albatros la plus abondante du globe, l'albatros à sourcils noirs est classé « en danger d'extinction » depuis 2003 sur la liste rouge de l'IUCN (International Union for the Conservation of Nature) du fait de la forte diminution des effectifs. En effet, la combinaison des tendances à travers les colonies et, en particulier, les baisses dans les îles Falkland, en Géorgie du Sud et à Kerguelen (Fig. 2-2), indiquent une baisse globale de 67% en 64 ans (trois générations ; fiche espèce IUCN).

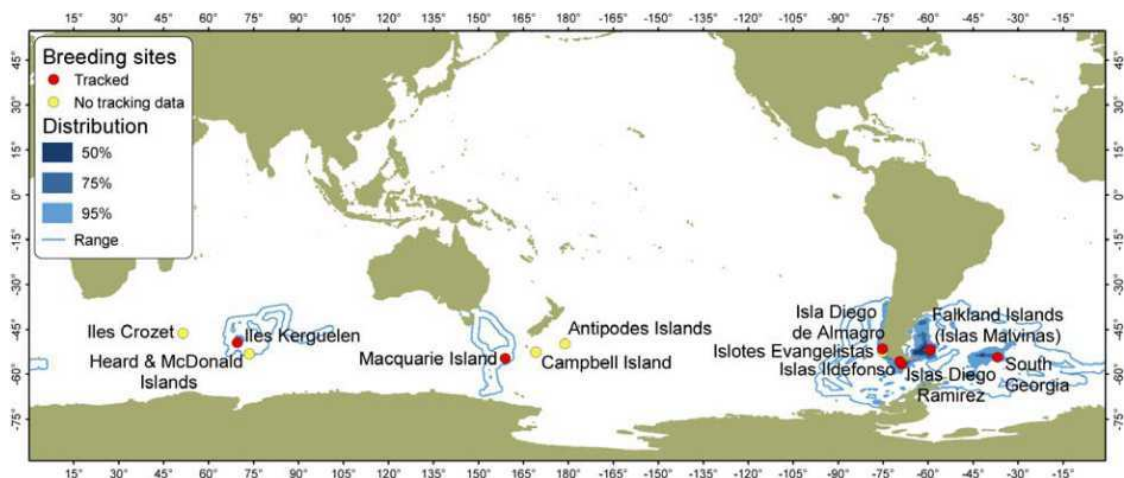
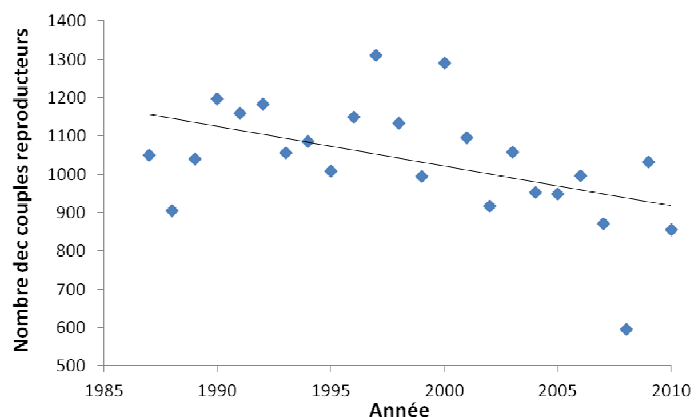


Figure 2-1: Sites de reproduction et distribution pendant la reproduction des Albatros à Sourcils Noirs (n=769).

Figure 2-2: Nombre de couples reproducteurs en fonction des années au Canyon des Sourcils Noirs à Kerguelen.





1.2. Régime alimentaire et reproduction

Les albatros à sourcils noirs sont de taille moyenne parmi les Diomedéidae, entre 2m et 2m50 d'envergure et entre 3 et 5 kg. Leur régime alimentaire dépend de leur site de reproduction et est constitué de calmars, manchots, krill et poissons (Cherel *et al.* 2000; Croxall *et al.* 1997; Petry *et al.* 2007).

C'est un reproducteur annuel monogame et philopatric. L'âge de première reproduction se situe entre 5 et 15 ans (Fig. 2-3). Les oiseaux reviennent à leur colonie de reproduction autour du mois de Septembre et pondent leur œuf unique fin Octobre (Fig. 2-4). L'incubation dure en moyenne 70 jours durant lesquels les deux partenaires alternent des séjours en mer de plusieurs jours jusqu'à l'éclosion de l'œuf. Pendant l'élevage du poussin, l'alternance entre les partenaires s'accélère pour ne durer que 2 à 3 jours afin de se nourrir, de nourrir le poussin et le protéger. Quand le poussin devient indépendant thermiquement, les deux parents participent à son nourrissage jusqu'à son envol vers la fin du mois d'Avril.

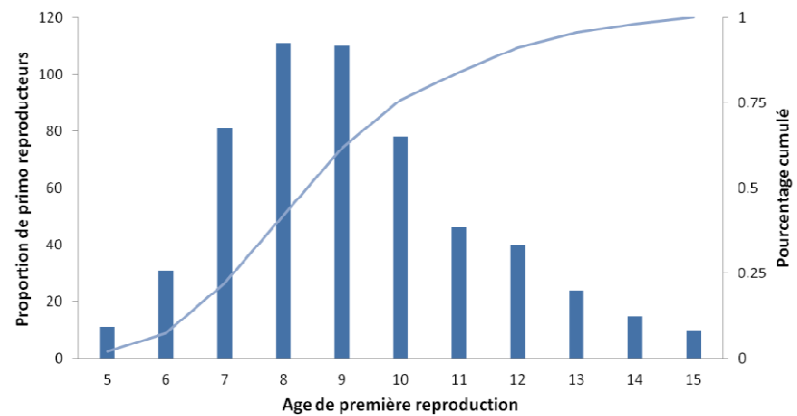


Figure 2-3: Distribution des âges de première reproduction à Kerguelen

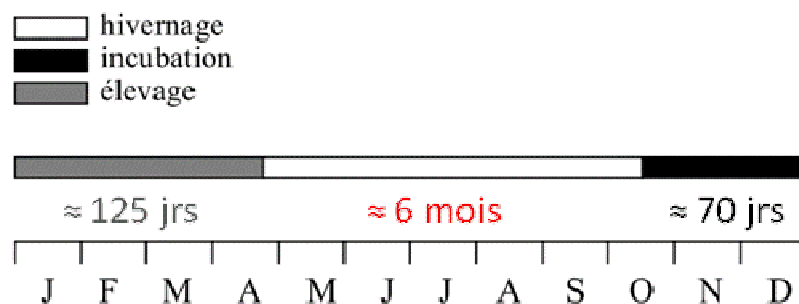


Figure 2-4: Cycle de reproduction des albatros à sourcils noirs de Kerguelen



1.3. Suivi de population

Sur l'archipel de Kerguelen dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), se situe une colonie de plus de 2000 individus reproducteurs au Sud de la presqu'île Jeanne d'Arc sur le site du Canyon de Sourcils Noirs (Fig. 2-5 ; 49°41'S 70°14'E). Une partie de la colonie d'étude est délimitée par des barrières naturelles (falaise, rivière), elle contient environ 200 nids qui sont contrôlés annuellement par des Volontaires au Service Civique



(personnes hivernant sur la base de Port-aux-Français) et du personnel du CEBC en campagne d'été depuis l'été austral 1978/1979.

Des oiseaux y ont été bagués et contrôlés épisodiquement depuis 1968/1969, ce qui permet ainsi d'avoir aujourd'hui des individus dont l'âge théorique connu avec précision est de 43 ans. Le suivi de cette population consiste chaque année, trois fois pendant le cycle reproducteur, à contrôler l'identité des partenaires, connaître leur statut reproducteur, identifier les stades d'échec ou le succès des couples ainsi que baguer et mesurer tous les individus poussins à l'envol (Fig. 2-6).

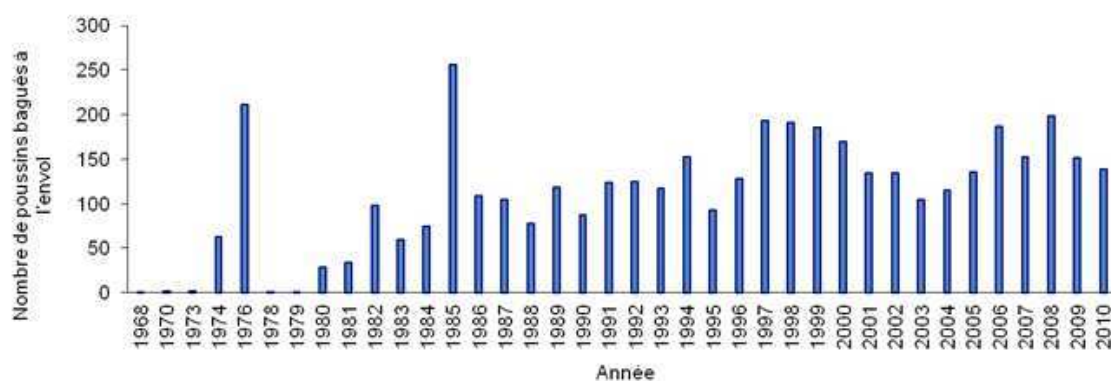


Figure 2-6: Nombre de poussins bagués par an depuis le début du suivi de la colonie d'albatros à sourcils noirs



Depuis 1994 grâce au développement des outils télémétriques qui ont été utilisés abondamment à cette colonie (Argos ≈ 40 , GPS ≈ 100 , GLS ≈ 400) nous connaissons les zones de recherche alimentaire principales des albatros à sourcils noirs de Kerguelen en été et en hiver (Fig. 2-7).

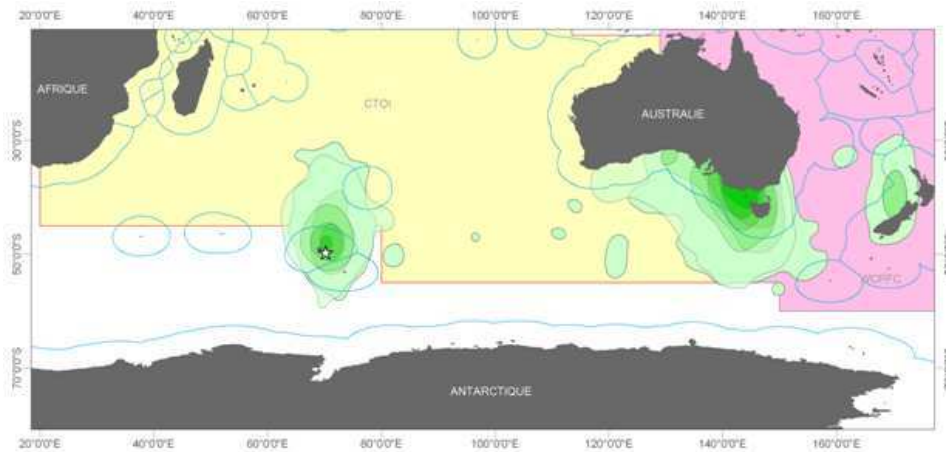


Figure 2-7: Densité de kernel des adultes albatros à sourcils noirs suivis par GLS en 2007, 2008 et 2009. Plus le vert est foncé, plus la zone est utilisée. Les secteurs des différentes organisations régionales de gestion de pêche sont représentées : CTOI en jaune (Commission des Thons de l’océan Indien), WCPFC en rose (Commission des pêches du Pacifique occidental et central), et les ZEE en traits bleus (Zones Economiques Exclusives). Source Delord, Barbraud et Weimerskirch, données non-publiées.

1.4. And the winner is ...

CF 38629 est le numéro de bague métal de l’albatros à sourcils noir qui a été recapturé (visuellement) le plus de fois de toute la base de données albatros à sourcils noirs de Kerguelen. C’est une femelle qui a été baguée en 1976 alors qu’elle venait de naître au Canyon des sourcils noirs (Tableau 1). Elle est restée 9 ans en mer, a été observée en tant que non-reproducteur sur la colonie en 1985 puis s’est reproduite pour la première fois à l’âge de 10 ans (Tableau 2). Elle a eu 3 partenaires dans sa vie avec qui elle a réussi à produire 17 poussins dont 2 (en gras Tableau 1) sont déjà revenus se reproduire dans la colonie. Les 2 fois où elle a changé de partenaire, ceux-ci n’ont jamais été revus, donc la raison du changement de partenaire semble être la mort, l’émigration d’individus reproducteurs étant extrêmement rare chez les albatros (Inchausti & Weimerskirch 2002). Elle a été revue pour la dernière fois en 2010 à l’âge de 34 ans. Depuis pas de nouvelles...

Cet exemple illustre une partie des nombreuses informations que l’on peut tirer de la base de données (Tableau 2-1) et des histoires de capture individuelles issues de cette base de données (Tableau 2-2) qui ont servi de base à toutes les analyses de Capture-Marquage-Recapture dans les chapitres à suivre. Un exemple similaire de la base de données des grand albatros est donné plus bas.



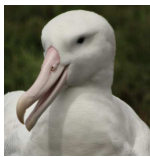
Tableau 2.1: Données de suivi de l'individu CF38629 albatros à sourcils noirs de Kerguelen. Les individus en gras sont les descendants de CF38629 qui ont recruté dans la colonie du Canyon des Sourcils Noirs. C=Contrôle, observation à la colonie sans reproduction ; RP= Reproducteur sur poussin, succès ; RMO= Reproducteur Malchanceux sur Oeuf, échec pendant l'incubation ; RMP=Reproducteur Malchanceux sur

Numéro de Bague	Cycle d'observation	Bilan Reproducteur	Age	Partenaire	Poussin
CF38629	1975/1976	Naissance	0	—	—
CF38629	1984/1985	C	9	—	—
CF38629	1985/1986	RP	10 ?		CF19763
CF38629	1986/1987	RP	11 ?		CF20023
CF38629	1987/1988	RMO	12	CF19253	—
CF38629	1988/1989	RP	13	CF19253	CF31257
CF38629	1989/1990	RP	14 ?		CF31389
CF38629	1990/1991	RMO	15	CF19253	—
CF38629	1991/1992	RP	16	CF19253	CF31618
CF38629	1993/1994	RP	18	CF15086	CF31950
CF38629	1994/1995	RP	19	CF15086	CF33756
CF38629	1995/1996	RMO	20	CF15086	—
CF38629	1997/1998	RP	22	CF15086	CF37477
CF38629	1999/2000	RP	24	CF37015	CF36966
CF38629	2001/2002	RP	26	CF37015	CF38668
CF38629	2002/2003	RP	27 ?		CF38612
CF38629	2003/2004	RP	28	CF37015	CF40318
CF38629	2004/2005	RP	29	CF37015	CF40488
CF38629	2005/2006	RP	30	CF37015	CF40931
CF38629	2006/2007	RP	31	CF37015	CF40815
CF38629	2007/2008	RP	32	CF37015	CF43009
CF38629	2008/2009	RP	33	CF37015	CF43113
CF38629	2009/2010	RMO	34	CF37015	—

Poussin, échec pendant l'élevage.

Tableau 2.2: Histoires de capture de l'individu CF38629

CF38629 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1



2. Le Grand Albatros

2.1. Etat des populations

Le grand albatros ou albatros hurleur (*Diomedea exulans*; Linnaeus 1758) se reproduit en Géorgie du Sud (Royaume-Uni, environ 20% de la population nicheuse mondiale), îles du Prince Édouard (Afrique du Sud ; environ 40% de la population mondiale), îles Crozet et Kerguelen (France ; environ 40% de la population mondiale) et sur l'île Macquarie (Australie ; environ 10 couples reproducteurs par an), avec une population mondiale annuelle de 8000 couples reproducteurs (Fig. 2-8). En Géorgie du Sud, la population a diminué de 1,8% par an entre 1984 et 2004. La population de Crozet a diminué de 54% entre 1970 à 1986 (Fig. 2-9). Depuis les années 1980 à fin des années 1990, les populations de Crozet, Kerguelen et îles du Prince Édouard ont augmenté, mais des déclin ont été récemment détectés. Les baisses globales sont estimées à plus de 30% plus en 70 ans.

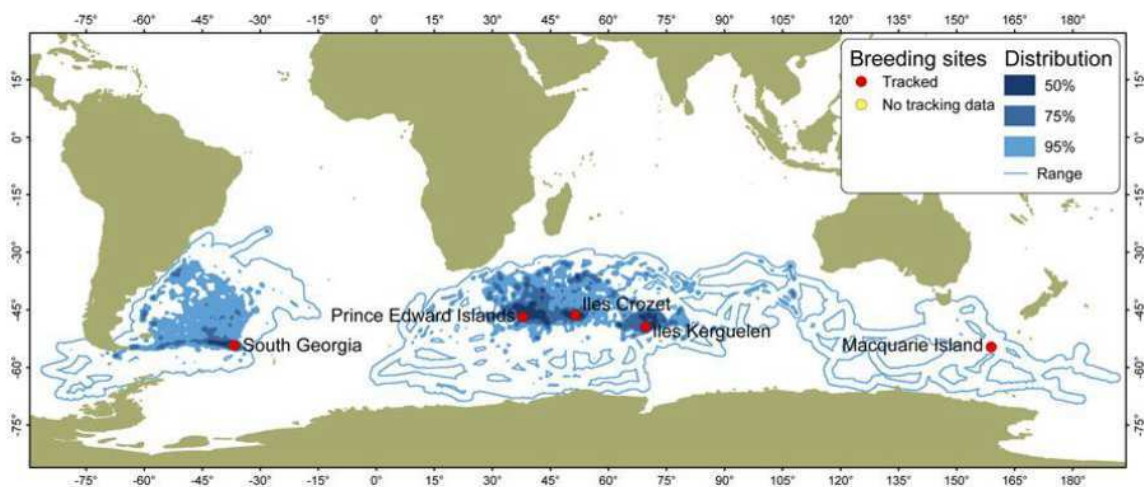
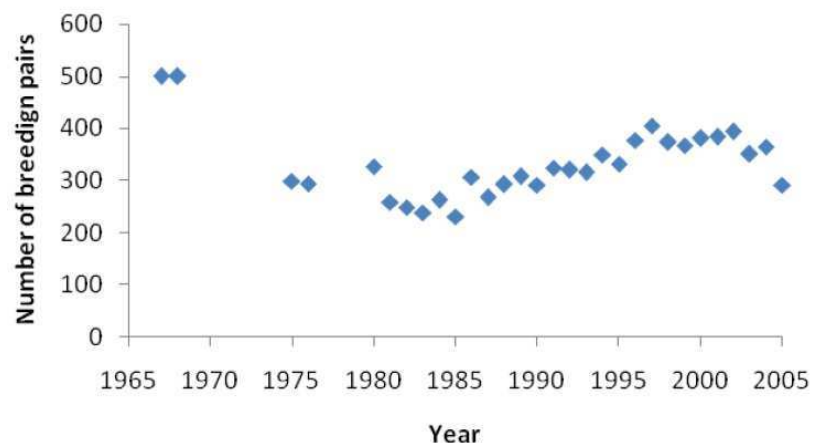


Figure 2-8 : Sites de reproduction et distribution pendant la reproduction des Grands Albatros (n=530).

Figure 2-9: Nombre de couples reproducteurs en fonction des années sur l'île de la Possession.





2.2. Régime alimentaire et reproduction

Le grand albatros est le plus grand de tous les albatros, et même de tous les oiseaux volants par son envergure pouvant atteindre jusqu'à 3.7m et un poids entre 6 et 12 kg. Il se nourrit principalement de céphalopodes (Cherel & Klages 1998). C'est une espèce qui exploite aussi bien les environnements océaniques que néritiques en fonction de l'avancement de la reproduction (Weimerskirch 1998). Il suit également les bateaux pour profiter de leurs déchets et en raison de sa grande taille il est très bon compétiteur face aux autres espèces (Weimerskirch *et al.* 1986).

L'âge de première reproduction se situe principalement entre 5 et 15 ans (Fig. 2-10). Leur cycle de reproduction est proche d'une année complète (Fig. 2-11) et de fait, cette espèce présente une reproduction biennale. C'est-à-dire que dans la majorité des cas, si un couple parvient à élever son unique poussin jusqu'à l'envol une année donnée, il ne se reproduira pas l'année suivante et restera en mer en année « sabbatique ». S'il échoue tôt dans la saison il aura de grandes chances de retenter l'année suivante. Mais cela n'est pas toujours aussi simple comme nous allons le voir dans les chapitres suivants car cette espèce a une reproduction dite quasi-biennale (Barbraud & Weimerskirch 2012).

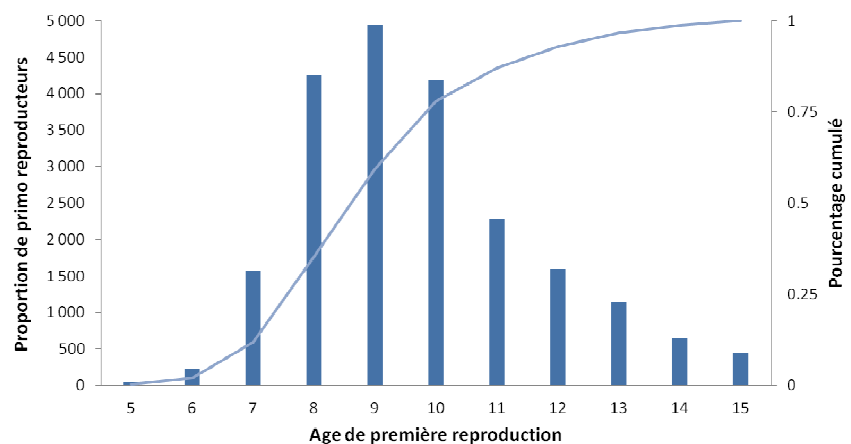


Figure 2-10: Distribution des âges de première reproduction à Crozet.

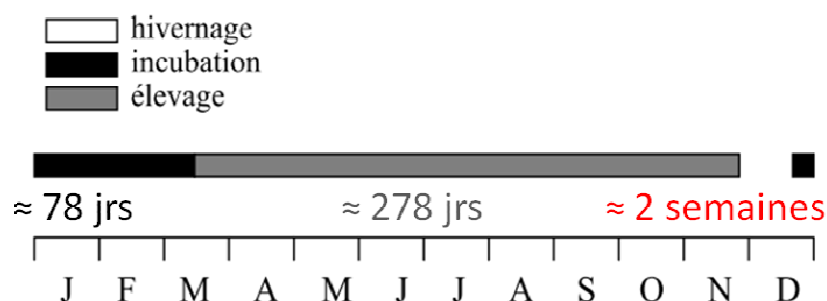
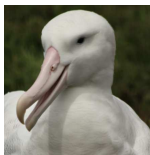


Figure 2-11: Cycle de reproduction du Grand Albatros de l'île de la Possession



2.3. Suivi de population

A Crozet, la population de grands albatros est suivie sur la totalité de l'île de la Possession (46°25'S, 51°45'E), où les nids sont éparpillés en colonies amples dans les plaines (Fig. 2-12). Environ 300 nids sont suivis chaque année depuis 1960. Un grand nombre de poussins sont bagués chaque année depuis le début des suivis (Fig. 2-13).



Figure 2-12: Répartition des différentes colonies de Grand Albatros sur l'île de la Possession.

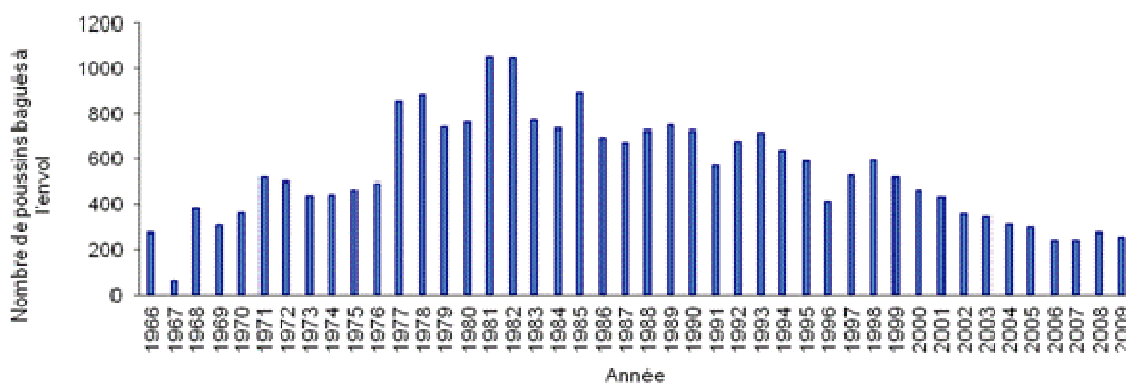


Figure 2-13: Nombre de poussins bagués chaque année depuis le début du suivi à l'île de la Possession.

Les zones principales de recherche alimentaire des grands albatros de Crozet sont connues grâce aux suivis satellitaires. Pendant la reproduction, les femelles exploitent surtout la zone subtropicale tandis que les mâles restent plutôt en zone subantarctique (Fig 2-14). Hors reproduction, ils utilisent une large zone entre l'Afrique du Sud et la Nouvelle-Zélande avec de grosses variations inter-individuelles (Weimerskirch & Wilson 2000).

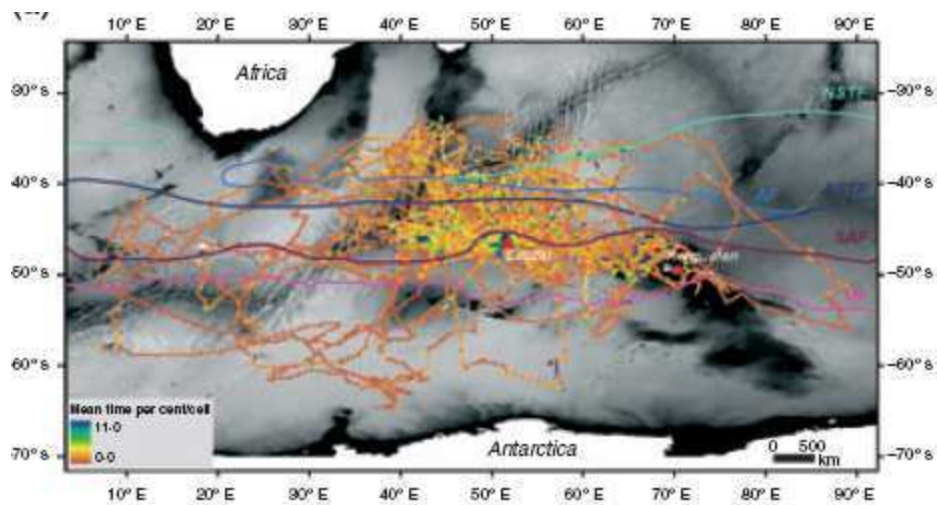
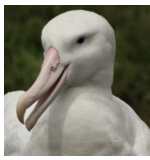


Figure 2-14: Zones principales de recherche alimentaire des femelles et mâles grand albatros de Crozet pendant l'incubation. Source Louzao et al. 2012.

2.4. And the winner is ...

BS22867 est un mâle grand albatros bagué en 1974 sur l'île de la Possession à Crozet. Il est né à la colonie de Queue du Dragon (codé par un 1 dans les Tableau 2-4) et s'est reproduit toute sa vie après 12 ans passés en mer à la colonie de Pointe Basse (Tableau 2-3). C'est un des individus qui a produit le plus de poussins de toute la base de données grand albatros de Crozet : 11 au total. Sur le tableau 2-4 on voit bien la stratégie de reproduction biennale avec une année sabbatique (codée par un 0) pendant laquelle l'individu n'est pas observé après chaque reproduction en succès (codées par un 4, 2 et 3 représentent les échecs au stade œuf ou poussin respectivement). On remarque quand même quelques années où il est revenu sur la colonie sans se reproduire (codées par un 5), ce phénomène est discuté dans le Chapitre 5. BS22867 est resté fidèle à la même femelle pendant 24 ans. Parmi ses 11 poussins, déjà 7 (en gras dans le Tableau 2-3) sont venus se reproduire ou ont été aperçus à l'île de la Possession. La dernière fois qu'il a été vu était en 2010, depuis pas de nouvelles non plus...

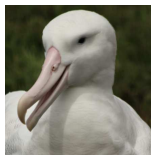


Tableau 2.3: Données de suivi de l'individu BS22867 grand albatros de l'île de la Possession. C=Contrôle, observation à la colonie sans reproduction ; RP= Reproducteur sur poussin, succès ; RMO= Reproducteur Malchanceux sur Oeuf, échec pendant l'incubation ; RMP=Reproducteur Malchanceux sur Poussin, échec pendant l'élevage, NR=Non-reproducteur observé à la colonie ; les années sabbatiques pendant lesquelles les individus sont non-reproducteurs mais restant totalement en mer sont détectables dans la colonne cycle d'observation.

Numéro de Bague	Cycle d'observation	Bilan Reproducteur	Age	Partenaire	Poussin
BS22867	1973/1974	Naissance	0	_	_
BS22867	1985/1986	RP	12	BS21140	BS25209
BS22867	1987/1988	RMO	14	BS21140	_
BS22867	1988/1989	NR	15	_	_
BS22867	1989/1990	RP	16	BS21140	BS25424
BS22867	1991/1992	RP	18	BS21140	BS18912
BS22867	1993/1994	RP	20	BS21140	BS19599
BS22867	1995/1996	RP	22	BS21140	BS20293
BS22867	1996/1997	NR	23	_	_
BS22867	1997/1998	RP	24	BS21140	BS20436
BS22867	1999/2000	RP	26	BS21140	BS21437
BS22867	2001/2002	RP	28	BS21140	BS23017
BS22867	2003/2004	RP	30	BS21140	BS25528
BS22867	2004/2005	NR	31	_	_
BS22867	2005/2006	RP	32	BS21140	BS25441
BS22867	2007/2008	RP	34	BS21140	BS27970
BS22867	2009/2010	RMO	36	BS21140	_

Tableau 2.4: Histoire de capture de l'individu BS22867

BS22867 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 0 2 4 4 0 4 0 4 0 4 5 4 0 4 0 4 0 4 5 4 0 4 0 4

Effets de l'âge sur la démographie



1. Objectifs et organisation du chapitre

L'objectif de ce chapitre est d'étudier **les variations des traits démographiques, d'histoire de vie ou morphologiques en fonction de l'âge** et de facteurs confondants tels que l'hétérogénéité individuelle, le sexe ou les individus non-reproducteurs. La stratégie reproductrice des deux espèces doit être prise en compte, les albatros à sourcils noirs ont une reproduction annuelle tandis que les grands albatros ont une fréquence de reproduction beaucoup plus faible, dite quasi-biennale. Du coup leurs décisions ou non de se reproduire une année donnée dépendent fortement de l'issue de leur reproduction l'année précédente. Pour cette espèce nous avons dû construire des modèles plus complexes que ceux utilisés pour l'albatros à sourcils noirs.

Les articles I & III s'attacheront à décrire les variations en fonction de l'âge d'une sélection de traits chez l'albatros à sourcils noirs (I) et chez le grand albatros (III) en se focalisant en particulier sur les âges avancés afin de répondre aux questions suivantes :

- Ces deux espèces présentent-elles une sénescence actuarielle et / ou reproductrice ? (I & III)
- L'approche multi-traits adoptée nous permet-elle d'obtenir une idée sur les causes potentielles des changements liés à l'âge ? (I & III)
- L'approche multi-états prenant en compte l'état reproducteur précédent nous permet elle de détecter des changements de patrons d'allocation avec l'âge ? (III)

L'article II a été effectué dans le cadre du groupe de « démographie évolutive et comparée » composé de nombreux chercheurs Français. Nous avons mené une étude simultanée sur différents jeux de données concernant des espèces situées de part et d'autre du gradient des stratégies d'histoire de vie. Bien que ma contribution pour cet article soit plus petite que pour ceux pour lesquels je figure en premier auteur, j'ai souhaité la faire figurer dans cette thèse car les résultats sont utilisés dans la discussion de l'article I. Le but de cet article était de répondre aux questions suivantes :

- Est-ce que de l'hétérogénéité individuelle sur la survie adulte masque la présence d'une sénescence ou diminue le taux de sénescence ?
 - Est ce que la variabilité sur la survie est moins forte chez les espèces longévives ?
 - Est ce que la mortalité de base d'une population est corrélée positivement au taux de sénescence ?

L'article IV s'efforce de déterminer si des différences entre femelles et mâles existent en ce qui concerne les variations avec l'âge de leurs différents traits. Le grand albatros présentant un

dimorphisme sexuel important nous possédons l'information sur le sexe des individus qui a pu être incorporée dans les modèles tandis qu'un nombre insuffisant d'albatros à sourcils noirs sont de sexe connu. Nous voulions donc répondre aux questions :

- Est-ce que femelles et males présentent les mêmes patrons de vieillissement ?
- Par quels mécanismes peut-on expliquer les différences ?

Enfin, l'article V clarifie un phénomène qui nous est apparu lors des analyses des articles III et IV. Nous avons remarqué qu'un nombre relativement important de grand albatros sont présents sur les colonies de reproduction pendant la période de reproduction sans nécessairement se reproduire. Habituellement par souci de simplification ces individus sont ignorés chez dans un grand nombre d'études de CMR et de modèles biologiques différents. Cet article a donc voulu répondre aux questions:

- Est-ce que la prise en compte de ces individus améliore significativement la performance des estimations démographiques ?
- Est-ce que cela est vrai dans un contexte âge-dépendant et dans une analyse où les paramètres sont constants ?
- Quels traits sont les plus concernés ?



2. Effets de l'âge chez une espèce annuelle

2.1. Variations des traits d'histoire de vie en fonction de l'âge

ARTICLE I (partie âge)

Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits.

Pardo D., Barbraud C., Authier M. and Weimerskirch H.

Sous presse dans *Ecology*.

Ci dessous est présentée une version modifiée ne présentant que les résultats attraites aux effets de l'âge, la partie sur les effets de l'environnement est présentée dans le chapitre 4, et la première page de la version pdf totale (preprint) est en annexe.

Abstract

Ageing can have strong effects on a broad array of physiological, behavioural, phenotypical and demographic traits in natural conditions. Most studies on ageing-patterns in natural populations have generally analyzed the influence of age on a single or few phenotypical traits but, owing to the complex nature of ageing, multi-trait analyses are required. Here, we use a long-term dataset (42 years, 4235 known age individuals) of the extremely long-lived black-browed albatross to simultaneously estimate age-related patterns in seven major demographic, life-history and morphometric traits. We estimated adult survival and probability of detection, and five different key reproductive parameters, probability of reproduction (the proportion of birds present that do not attempt to breed), reproductive success, stage at reproductive failure (incubation versus chick rearing), body condition and culmen length of the chicks at fledging.

The results reveal a complex pattern of ageing: At young ages, survival and reproductive parameters increased, except offspring body condition at fledging, suggesting that younger parents had already acquired good foraging capacities. However, they suffered from inexperience in breeding as suggested by their higher breeding failures during incubation. Black-browed albatrosses exhibited



a significant senescence on adult survival starting at 30 years old. All traits linked to the reproductive success showed a steady decrease around the critical age of 27, with higher chances of failing during the chick rearing period and a lower condition of chicks produced by older parents. The complex interaction between all reproductive traits studied suggests decreased foraging capacities of old individuals, which is consistent with previous findings in Procellariiforms based on telemetry and hormone measurements. The order of appearance of senescence firstly on reproductive traits then on survival seems to indicate that such extremely long-lived species might benefit from favouring their own maintenance in late ages. Based on this multi-trait approach, identifying the relative contributions of constraint, restraint, selection and senescence would constitute the next step in understanding the evolutionary ecology of ageing.

Introduction

Age is an essential factor to consider when studying population dynamics and evolution in wild populations (Charlesworth 1980) as it can have strong effects on a broad array of physiological, behavioral, phenotypical and demographic traits (Reid *et al.* 2003; Lecomte *et al.* 2010). An increase in survival and breeding performance is expected at early ages due to selection (Curio 1983), constraint (Nur 1984), and restrained reproduction (Williams 1966). Subsequently, fitness is predicted to decline either immediately after the age of primiparity (Hamilton 1966) or after a period of stability of both traits for middle-age-classes (Jones *et al.* 2008). Survival at old ages is expected to decrease, either due to senescence, an inevitable decrease in physiological functioning with age (Monaghan *et al.* 2008) and/or life-history trade-offs between investment in current reproduction *versus* future reproduction and survival (Stearns 1989). Breeding performance could either decline or increase at later ages due to senescence effects or terminal investment, respectively (McNamara *et al.* 2009). Age is an essential factor to consider when studying population dynamics and evolution in age-structured populations (Charlesworth 1980). It is becoming increasingly clear that age can have strong effects on a broad array of physiological, behavioral, phenotypical and demographic traits in natural populations (Loison *et al.* 1999, Reid *et al.* 2003, Jones *et al.* 2008, Lecomte *et al.* 2010). During the first part of life, there are several non-exclusive hypotheses to explain the effects of aging on key life history traits such as survival and breeding success. An increase in both survival and breeding performance is expected at early ages due to (i) *selection* through progressive disappearance of poor-quality individuals from the population (Curio 1983), (ii) *constraint* through improvement of the breeding performances with experience of individuals (e.g. foraging skills, Nur 1984), and (iii) *restrained reproduction* through life-history optimization, since the individual residual



reproductive value decreases with age (Williams 1966). Some of these hypotheses have been supported by field studies (Cam *et al.* 2002; Van de Pol & Verhulst 2006; BalbontIN *et al.* 2007; Weladji *et al.* 2010), although their relative importance remains debated (Rebke *et al.* 2010; Aubry *et al.* 2011). Subsequently, fitness is predicted to decline either directly after the age of primiparity (Williams 1957, Hamilton 1966) or after a period of stability of both traits for middle-age-classes as observed in diverse organisms (Jones *et al.* 2008). The expected response at older ages slightly differs between survival and breeding performance. Typically, the survival at old ages is expected to decrease, either due to *senescence*, an inevitable decrease in physiological functioning with age (see for a review: Monaghan *et al.* 2008) and/or life history trade-offs between investment in current reproduction *versus* future reproduction and survival (Stearns 1989). Regarding the traits associated with breeding performance, they could either increase or decline at later ages due to senescence effects or terminal investment, respectively (McNamara *et al.* 2009).

To assess the ultimate evolutionary and ecological effects of aging in natural populations, a call was recently made for measuring simultaneously an array of parameters potentially influenced by age, encompassing both survival and reproductive traits (Monaghan *et al.* 2008, Nussey *et al.* 2008, Jones *et al.* 2008). In the past decade most studies analyzed the influence of age either on survival (Gaillard *et al.* 2004) or on an array of reproductive traits separately (Weladji *et al.* 2002; Bowen *et al.* 2006). There is an increasing number of studies considering the effects of aging on both survival and reproductive traits in mammals (Beauplet *et al.* 2006), birds (Reid *et al.* 2003; Crespin *et al.* 2006) and even insects (Bonduriansky & Brassil 2002). However the array of reproductive traits simultaneously studied was so far limited, and should be enhanced to allow more inference possibilities concerning aging. For example, estimating the appearance and shape of age-related changes in a suite of life history traits together with the determination of the age at which maturation is attained and/or senescence starts can help inform of the underlying mechanisms. In addition, in single trait studies, the choice of the trait can influence the probability of detecting senescence as demonstrated experimentally in *Drosophila melanogaster* (Burger & Promislow 2006) and in ungulates in the wild (Nussey *et al.* 2009). Finally the probability of detecting senescence in a quantitative trait may depend on the association of the trait with different components of fitness (Jones *et al.* 2008). The multi-trait approach (encompassing both survival and several pertinent reproductive traits) will thus allow considering together the maturation phase and the senescence phase and to compare the age-dependant variations between several traits influencing fitness. In a multi-trait and multispecies analysis considering the fast-slow life-history continuum, Jones *et al.* (2008) found that the age at



onset and rate of senescence were tightly associated to the generation time which represents a key life-history predictor.

Long-lived animals represent particularly appropriate model organisms for research on maturation and senescence because of the extended period where the processes take place: delayed maturity and extremely long lifespan. Among long lived animals, seabirds constitute remarkable models because they show the lowest rates of actuarial senescence among birds, yet display declining reproductive performance at advanced ages (Ricklefs 1998). Their colony habits with high mate and breeding site fidelity facilitate the gathering of high quality individual-based, long-term data (Wooller *et al.* 1992). However processes such as senescence are not yet well documented in seabirds (Weimerskirch 1992; Weimerskirch *et al.* 2005; Catry *et al.* 2006; Berman *et al.* 2009; Catry *et al.* 2010; Catry *et al.* 2006; Catry *et al.* 2010; Weimerskirch 1992; Weimerskirch *et al.* 2005; Berman *et al.* 2009; Catry *et al.* 2010; Weimerskirch 1992; Weimerskirch *et al.* 2005; Berman *et al.* 2009) or other extremely long-lived species (Congdon *et al.* 2003) partly because very long individual based time series are needed.

Here, we simultaneously measure age-related patterns in six major life history traits using a 42 years dataset: adult survival, reproduction probability, reproductive success, stage at reproductive failure, chick body condition and culmen length at fledging according to parents' age in the black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*). Although not considered as a classic life history traits, we also examine the age-related pattern in detectability since, in animals that skip reproduction such as seabirds, this parameter may be considered as a proxy of return rates (Viallefont *et al.* 1995). It also informs about external factors such as observer reliability and effort, and notifies of the quality of survival estimates (Kendall *et al.* 2009; Chambert *et al.* 2011).

Previous studies on black-browed albatrosses suggest an increase in survival and reproductive performance at the beginning of the reproductive life of individuals (Nevoux *et al.* 2007). Senescence on reproductive success has previously been detected in black-browed albatrosses in relation to past experience and hormonal levels (Angelier *et al.* 2007b). However in these studies, the processes of maturation and of late deterioration of parameters were not studied. By measuring traits through the entire life span, we were particularly interested to examine when maturation occurs, and when senescence can be detected in each of the seven traits studied to test hypotheses about trade-off between survival and different reproductive traits (Stearns 1992). According to the relationship found by Jones *et al.* (2008) and the generation time of the black browed albatross (~14 years estimated by the weighted mean age of the reproducing population) we predicted that senescence in



survival and reproductive success should start at ~10 years old with a slow but significant rate (Jones *et al.* 2008). From a theoretical point of view survival is expected to decrease with age. However as pointed out by Nussey (2008) we may not perceive it given the difficulty to detect an actuarial senescence in extremely long-lived species due to the small sample size of very old individuals. Detecting actuarial senescence might also be masked by individual heterogeneity in ageing, if in the oldest ages only the individuals with the best survival capacities persist (Vaupel & Yashin 1985; Peron *et al.* 2010). We had no a priori prediction for the detection and reproduction probabilities. Since the chick rearing period is the most energy-demanding in seabirds (mainly during brooding; Ricklefs 1983, Weimerskirch & Lys 2000, Moe *et al.* 2002) we predicted that failures at that stage should be more frequent than during incubation in old individuals, assuming lower foraging performances in older individuals. It is known that in two other albatross species, the grey-headed albatross (*Thalassarche chrysostoma*) and the wandering albatross (*Diomedea exulans*), foraging trips are less efficient in birds aged more than 28 and 30 years old respectively (Catry *et al.* 2006; Lecomte *et al.* 2010). Indeed, old albatrosses tended to make longer trips, forage in partially different zones and have lower mass gain. For this reason we suspect a diminished body condition at fledging in chicks raised by old parents compared to those of middle-aged parents.

Material and Methods

Study species and area

Black-browed albatrosses are large seabirds breeding on subantarctic islands during the austral summer. They become mature at an average age of 9 (Nevoux *et al.* 2010a), and lay a single egg per year without replacement clutch. The long term demographic study was carried out at Canyon des Sourcils Noirs (49.4°S–70.1°E), Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. In the colony of more than 1000 pairs, a study plot of approximately 200 nests delimited by natural borders was monitored each breeding season with a constant monitoring effort since 1978/1979 (here after named 1979), with banding starting in 1968. Each nest was checked 3 times: during early incubation in October to identify all pair members, at hatching in late December to note hatching success and before fledging in late March for fledging success. Each year, all unmarked breeding individuals found in the study area were banded and all chicks were measured (culmen and wing length ± 1 mm), weighed (± 5 g), and marked with a stainless steel band between 21st and 30th March.



Modeling age-dependent variations in multiple traits

We considered individuals banded as chicks ($n = 4235$) and recaptured during the period 1968-2010, allowing us to know the age at recaptures with precision. Individuals that were not seen again after their immature period because they never came back at the study colony were taken into account in order to avoid an overestimation of survival. Regular observations outside the study colony suggested that very few individuals (less than ten) born in the study colony were breeding either in the neighboring main colony or in an adjacent colony (2 km distant), or distant colonies (100-450 km). As black-browed albatrosses are monomorphic, we do not have information on their sex. All parameters were estimated starting from age 5, the minimum age of first reproduction (Nevoux *et al.* 2010a).

Adult survival and detection probabilities were estimated with Capture–Mark–Recapture (CMR) models using program Mark version 5.1 (White & Burnham 1999). We started from the general full age-dependent model $\phi(\text{age}) p(\text{age})$ where survival ϕ and detection probability p are age-dependent. Goodness-of-fit was computed using parametric bootstrap (1000 iterations) directly in program Mark from the general full-age model. The overdispersion coefficient was calculated by dividing the deviance from the original data by the mean of the simulated deviances and the Quasi AICc (QAICc) was used for model selection. The detection probability p was modeled first while keeping a full-age structure on ϕ . Then ϕ was modeled using the best model structure selected on p .

All analyses on traits associated to fecundity were computed in program R, using package lme4 and function lmer (Douglas Bates and Martin Maechler, R Development Core Team 2010). Pseudo-replication was present in the data for two reasons: firstly individuals were seen many times during their lifetime, and secondly both individuals from the same pair were considered. Generalized Linear Mixed Models (GLMM) were used to model reproductive traits along with age while adding individual random effects to each model to correct for pseudo-replication. Individual random effects could not be used while estimating survival and detection probabilities because such effects are not yet available in program Mark and it would have probably resulted in too many parameters given the amount of data available.

Breeding, success probabilities and stage at failure were coded as binomial characters with respectively: a one if an individual was seen breeding a given year/age or a zero if it was seen as a non-breeder; a one if an individual managed to bring its chick to fledging, a zero if it failed; a zero when an individual failed at the egg stage or a one if it failed at the chick stage. A body condition



index of chicks about to fledge was calculated using the ratio of the mass (g) and the wing chord length (mm) to bring information on the possible causes of reproductive failure, linked in particular to the amount of food received by the chick (Weimerskirch & Lys 2000). Finally, culmen length of chicks about to fledge was considered as a proxy of the structural size of chicks. Our definition and calculation of breeding probability, breeding success and stage at reproductive failure, implies that these parameters were estimated from individuals whose detection probability was 1. As it is known that the age of first breeding can influence the age at onset of senescence, its effect was tested on each trait (except detection) before analyzing the data (see Appendix A).

For both the analyses on age related survival and reproduction, the fit of different types of models was assessed using a threshold methodology (Berman *et al.* 2009, Weladji *et al.* 2010, see developments of this methodology in Appendix B). A similar model selection procedure based on multi-model inference was used on each trait (Burnham & Anderson 2002; see the approach used in Appendix B).

Results

Recruitment age had no effect on age-dependent survival or on traits linked to breeding performance (Appendix A). All best models selected on each trait are summarized in Tableau 1.

Tableau 1 : Best threshold models selected on the seven life history traits. Phases 1, 2 and 3 represent the age categories delimited by the selected thresholds respectively in young, middle-aged and old individuals. The age at onset of senescence stands for the age at which a trait value starts to decrease. The rate of senescence is given by the slope of the relationship between the demographic parameter and age for the last phase. For the chick body condition, as the function on the last phase was quadratic, slopes of the linear and quadratic terms are given.

Age-dependant trait	Phase 1	Threshold 1	Phase 2	Threshold 2	Phase 3	Senescence?	Rate
Survival probability	Linear	8 [7.8;10.2]	Constant	30 [11.9;34.0]	Linear	from 30	-0.414
Detection probability	Quadratic	9 [8.2;9.8]	Quadratic	23 [11.0;30.5]	Constant	no	–
Breeding probability	Quadratic	14 [11.7;18.0]	Constant	–	–	no	–
Success probability	Linear	10 [9.8;11.1]	Linear	26 [18.4;33.0]	Linear	from 26	-0.210
Stage at reproductive failure	Linear	10 [8.9;13.6]	Constant	27 [23.2;30.2]	Linear	from 27	0.355
Chick body condition	Linear	–	–	23 [20.9;25.9]	Quadratic	from 27	1.009 -0.327
Culmen length of chicks	Linear	8 [7.0;8.7]	Linear	27 [23.7;29.5]	Linear	from 27	-0.061



Effects of age on survival and detection probabilities

The general age dependent model $\phi(\text{age}) \rho(\text{age})$ was supported by parametric bootstrap and the variance inflation factor ($\hat{c}=1.03$) was taken into account in the CMR analysis. Detection probability was best modeled with two thresholds separating a sharp increase from age 5 to age 9, from a slow quadratic increase up to age 23 when detection reached 0.587 ± 0.024 until the oldest age of 35 years (Fig. 2b, Table 1, Appendix C). For survival, multi-model inference suggested two thresholds (Table 2). A first threshold was selected at 8 years old until which survival increased, then a plateau in middle-aged individuals at 0.934 ± 0.040 until age 30 and a strong decrease in the oldest birds. Evidence ratios between the Gompertz, Weibull and linear functions were very close. However, they all corresponded to a significant decrease in survival in late ages (Fig. 2a, Table 2), suggesting senescence. We chose to keep the linear function which had the best evidence ratio.

Tableau 2: Multi-model inference on survival probability

Survival			
Nb. of thresholds	Σ QAICc weights	n	Evidence ratio
0	0.193	5	2.47
1	0.332	15	1.43
2	0.475	45	1.00
1 st threshold			
7	0.00	8	2.50E+05
8	0.71	36	1.00
9	0.10	12	7.07
2 nd threshold			
23	0.00	6	2.43E+05
24	0.00	2	3.58E+05
28	0.02	2	20.27
29	0.02	1	20.47
30	0.41	29	1.00
Model 1 st phase			
Constant	0.00	21	3.11E+05
Linear	0.12	21	7.28
Quadratic	0.88	21	1.00
Model 2 nd phase			
Constant	0.30	18	1.00
Linear	0.26	18	1.17
Quadratic	0.12	18	2.08
Model 3 rd phase			
Constant	0.07	9	1.99
Linear	0.13	9	1.00
Quadratic	0.05	9	2.52
Gompertz	0.11	9	1.20
Weibull	0.12	9	1.08

Effects of age on breeding performances

Breeding probability was constant 5 to 35 at a rate of 0.964 ± 0.004 (Table 1; Fig. 2c). Multi-model inference suggested a single threshold at 8 (Appendix D), however the 95% confidence interval on this threshold encompassed all ages, and the slope of the linear phase before 8 was not significant so the constant model was selected.

Two thresholds were more likely to describe age variation in breeding success (Appendix E, Fig. 3a). It strongly increased until age 10, slightly increased until age 26, and then strongly decreased



at older ages, suggesting reproductive senescence. The probability of fledging a chick decreased from 0.763 ± 0.027 before 26 years old to only 0.479 ± 0.120 when aged 34 (Table 1).

Two thresholds fitted the data better on the stage at failure (Appendix F). Young breeders tended to fail more during incubation, but an increase was noted until 10 years old. For middle-aged individuals it stabilized at 0.481 ± 0.021 (Fig. 3b), suggesting that individuals were nearly equally likely to fail at the egg or chick stage. At the oldest ages, after 27 years old, there was a significant increase suggesting that old birds failed more during the chick rearing stage (Table 1). A quadratic function was firstly selected on the last phase but it was heavily influenced by the estimates of ages 30 and 31 that were at boundary. The more parsimonious linear function was thus chosen instead.

For chick body condition, a model with two thresholds best fitted the data (Appendix G). However, the 95% confidence intervals of the threshold values of the two-threshold model were very large and overlapped suggesting over-parameterization. A single threshold model was thus retained. Most models at that point identified a threshold at 23 which followed no biological hypothesis forcing the last phase to be quadratic. All thresholds at 23 were thus removed and multi-model inference suggested that chick body condition varied slightly with age until 27, and decreased strongly with age for older birds. Thus older birds fledged chicks of almost 20% lower condition than chicks from young and middle-aged birds (Fig. 3c; Table 1).

Finally the culmen length of chicks at fledging was best described by a two threshold-model with three linear phases (Fig. 3d, Appendix H): increase between ages 6 and 8, increase between 8 and 27 and decrease for older individuals. All slopes were significant (Table 1).

Confidence intervals on the threshold values

Confidence intervals for threshold values are summarized in Table 1. They were relatively narrow for the thresholds detected during the first part of the reproductive life. On the contrary 95% confidence intervals became large for the thresholds detected at later ages.

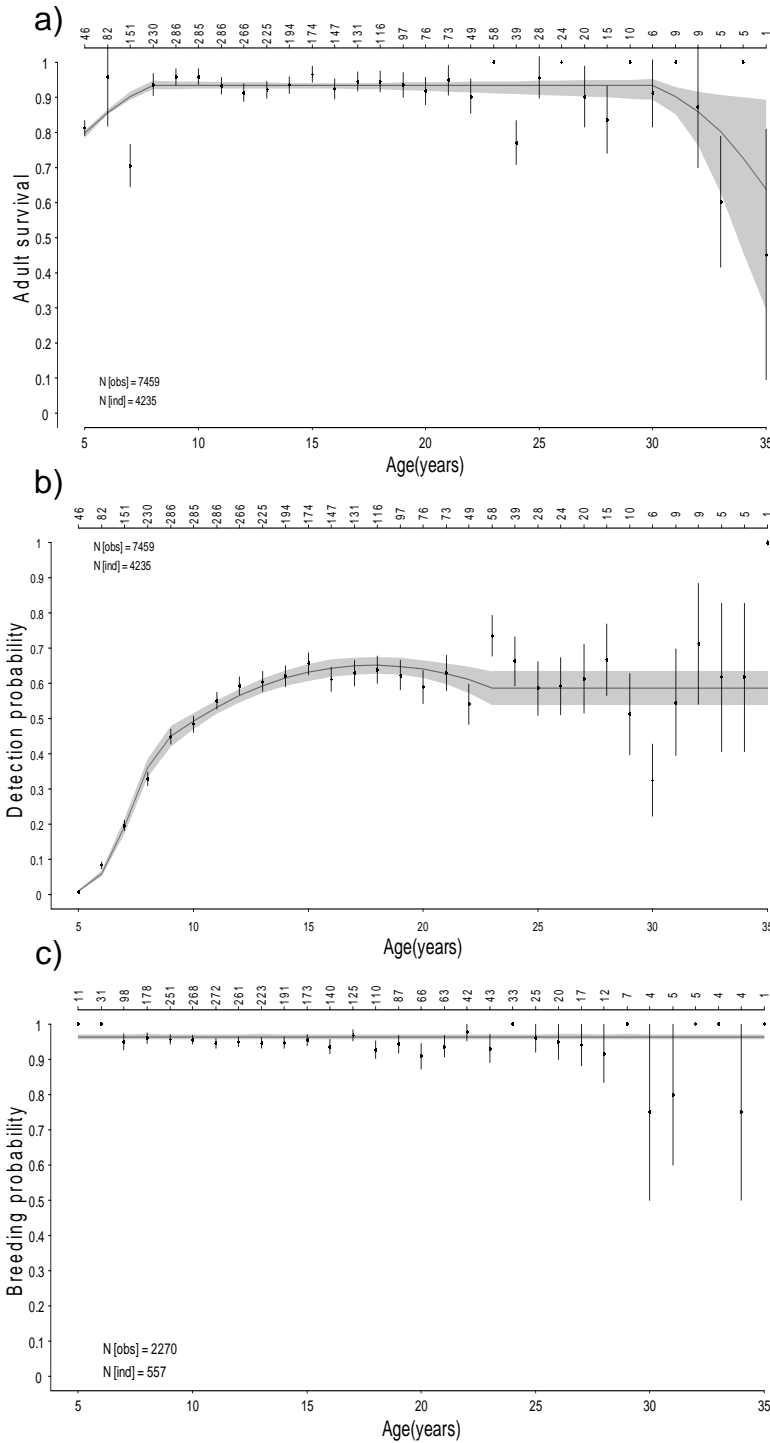
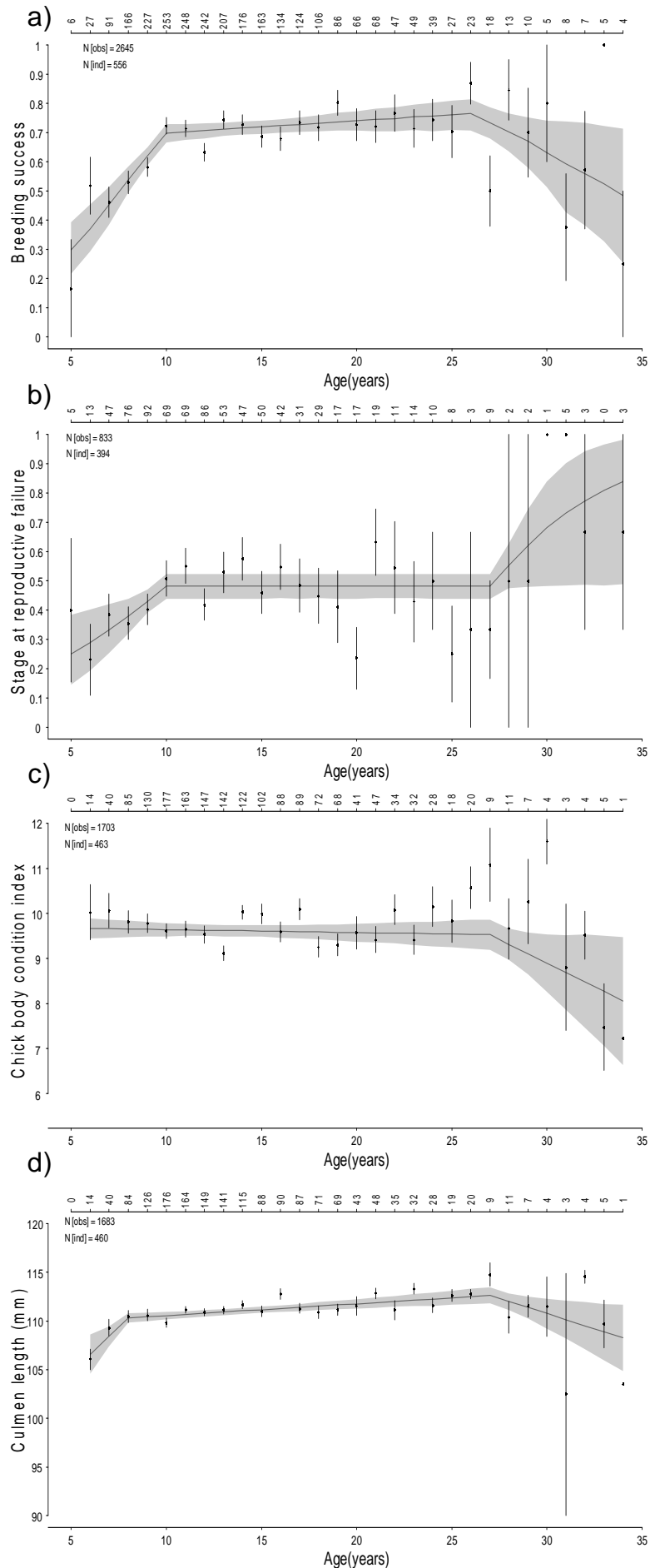


Figure 1: Relationship between age and (a) survival; (b) detection; and c) breeding probabilities. From Black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2010). Solid circles correspond to the parameter estimates from model $\phi(a) p(a)$ for survival and detection probability, and from a generalized linear mixed model with full age dependence for reproduction probability. Error bars indicate ± 1 se. The plain lines correspond to the best models selected using threshold models by multi-model inference, the shaded areas are standing for 95% confidence intervals. N[obs] and N[ind] indicate respectively the total number of observations and individuals used for each trait.



Figure 2: Relationship between age and (a) success probability; (b) stage at failure; c) chick condition and c) chick culmen length. From Black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2010). Solid circles correspond to the parameter estimates from model $\phi(a)$ $p(a)$ for survival and detection probability, and from a generalized linear mixed model with full age dependence for reproduction probability. Error bars indicate ± 1 se. The plain lines correspond to the best models selected using threshold models by multi-model inference, the shaded areas are standing for 95% confidence intervals. N[obs] and N[ind] indicate respectively the total number of observations and individuals used for each trait.





Discussion

We found evidence for age-related changes in five reproductive traits and in survival in a population of black-browed albatrosses. In addition to expected increases with age in most traits at younger ages, there was evidence for reproductive and actuarial senescence. The threshold values indicating the order at which traits start to senesce and the correspondence between breeding success, stage at failure and chick condition helps us interpreting that old individuals have issues feeding their chick well enough.

Life-history traits at early ages

As predicted by the hypotheses of selection, constraint and reproductive restraint, and as suggested by previous findings in this species (Angelier *et al.* 2007b; Nevoux *et al.* 2007) an increase in several demographic traits was observed at early ages. The multi-trait analysis suggested that the increase in breeding success observed early in life was mainly due to a decrease in failure probability at the egg stage. This and the high body condition of chicks raised by younger parents suggest that young breeding individuals had already acquired good foraging capabilities. These capacities might still be under the ones of older adults given the observed increase in culmen length of chicks. However, young individuals are poor performers for incubating successfully. In most albatrosses, incubation is the stage when most failures occur (Weimerskirch 1992, Catry *et al.* 2006). Successful incubation requires synchronization between partners since eggs left alone even for short periods are taken by predators, whereas large chicks can be left unfed for days. Thus young and inexperienced partners may be less well synchronized during incubation (Weimerskirch 1992).

Interestingly, the observation that survival reaches its maximum value at an earlier age than breeding success suggests that part of the improvement of breeding success was due to ontogenetic development, an average change in performance of the selected survivors, as recently found in the common tern *Sterna hirundo* (Rebke *et al.* 2010). Such a conclusion was also reached by Nevoux *et al.* (2010a) when studying recruitment in black-browed albatrosses. Other studies suggested a combined action of selection of the best performing individuals and a progressive homogenization of seabirds's skills through learning in black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*) (Cam & Monnat 2000), shags (*Phalacrocorax aristotelis*) (Daunt *et al.* 1999) and Herring gulls (*Larus argentatus*) (Greig *et al.* 1983).



The initial increase in detection probability with age was probably essentially due to the progressive return of the birds to the colony for their first breeding attempt, and not to a lack of detection at early ages. Indeed in this highly philopatric species individuals recruit between 5 and 15 years old and the probability of first breeding increases from age 5 to age 10 up to 0.53 (Nevoux *et al.* 2010a). The constant slope of breeding probability showed that once they have recruited, birds breed at a very high and constant rate independently of their age.

Multi-trait interpretation of the patterns of senescence

Contrary to our prediction, survival and breeding success did not start to decrease following primiparity. Rather, all traits remained relatively constant for middle-aged individuals and eventually started to decline only at an average age of 27 for breeding traits, and 30 for adult survival. Similarly, the predicted age at onset of senescence for the southern fulmar (*Fulmarus glacialis*), was underestimated compared to the one observed (Jones *et al.* 2008, Berman *et al.* 2009). Individual heterogeneity can affect the detection of senescence in wild populations (Cam *et al.* 2002; Péron *et al.* 2010). In this study we detected actuarial senescence without accounting for this heterogeneity. In a study on the same dataset where heterogeneity in survival was explicitly modeled (Péron *et al.* unpublished; ARTICLE II), results also indicated a decline in survival at older ages and revealed a non significant amount of heterogeneity in age-dependent survival.

Breeding parameters started to decrease on average three years before survival. McNamara *et al.* (2009) formalized the order at which survival and breeding performance should start to decrease by discriminating internal (damage accumulation) and external causes of mortalities in the optimal energy allocation framework. Therefore, contrary to highly polygynous and dimorphic mammal species such as male bighorn sheep (*Ovis canadensis*) for which the damage accumulated with reproduction is very high due to costly mating tactics (Gaillard *et al.* 2003), old seabirds such as black-browed albatrosses might benefit from allocating more to maintenance than reproduction, as demonstrated by the smaller size and body condition of fledglings produced by older birds. However, given the large confidence intervals around the threshold values at old ages the onsets of senescence should be interpreted cautiously.

Evidence of senescence in breeding success was found in several other species [mammals: (Gaillard *et al.* 2003); fishes: (Reznick *et al.* 2002); birds: (Reid *et al.* 2003); including several seabird taxa (Velando *et al.* 2006; Reed *et al.* 2008; Nisbet & Dann 2009; Lecomte *et al.* 2010; Rebke *et al.* 2010)]. Our multi-trait analysis gave some insights into the underlying demographic and behavioral



mechanisms. The poor breeding success of older individuals was primarily due to increased failures after hatching. Since the brooding period is very energy-demanding in pelagic birds raising a single chick (Ricklefs 1983), it is highly probable that old birds suffered the most at that time of the breeding period, particularly if their foraging performances were affected. The decreases in chick's body condition and culmen size at fledging raised by old parents suggested lower growth rates for these chicks, and thus poorer foraging and provisioning performances of older parents (Weimerskirch & Lys 2000). This decline was so important that it cannot be explained only by potential phenological changes (such as a later laying of older birds as demonstrated in mute swans *Cygnus olor* (McCleery *et al.* 2008). Indeed, according to specific growth curves (Tickell & Pinder 1975) this decline would represent a difference at laying of approximately three weeks, which is not consistent with the short duration of egg laying in this species. Similar decreases were found in mammals: in grey seals (*Halichoerus grypus*) the weaning mass depended largely on daily milk consumption and duration of suckling (Bowen *et al.* 2006). Furthermore, since fledging body condition may affect juvenile survival, the fitness of older parents may be further decreased (Naef-Daenzer *et al.* 2001). Consistently, old black-browed albatrosses showed an increase in corticosterone levels during brooding (Angelier *et al.* 2007b), which is supposed to reflect a degradation of the foraging skills of the oldest individuals (Angelier *et al.* 2007a). Deficiencies in the foraging capacities of very old individuals have already been detected in closely related species (Wandering albatrosses *Diomedea exulans*, Lecomte *et al.* 2010; Grey-headed albatrosses *Thalassarche chrysostoma*, Catry *et al.* 2006).

Both the probability of being detected if present at the colony and the probability of breeding when detected at the colony did not decline with age. This suggests that it is unlikely that reproductive skipping increased with age in black-browed albatrosses.

Acknowledgments

The work carried out at Kerguelen has been supported by the Institut Paul Emile Victor (IPEV program n°109) and by the Terres Australes et Antarctiques Françaises, and has been approved by the ethic committee of IPEV and by the Comité de l'Environnement Polaire. We are very grateful to all the field workers involved in the monitoring program over the past 40 years on the black-browed albatross at Canyon des Sourcils Noirs, Kerguelen Islands. We would like to thank Dominique Besson and Karine Delord for the data management, Christophe Bonenfant, Vincent Lecomte, Nigel Yoccoz



and the “Comparative Evolutionary Demography” French working group for fruitful statistical and bibliographical help.

Appendix

Appendix A: Modeling the effect of age at first breeding.

As other studies have highlighted that the age at recruitment (the age when a bird is seen breeding for the first time) can have strong effects on the age at onset of senescence and the rate of senescence due to selective appearance (Van de Pol & Verhulst 2006; Aubry *et al.* 2009) we analyzed its effect on survival. To do that, we compared the fit of a model where survival was age dependent to the fit of a model where survival was a function of age and of age at recruitment (for individuals breeding for the first time between 5 and 15 years old). Based on QAICc we inferred whether age at recruitment affected survival and eventually took it into account in the subsequent analyses as a group effect. Although it is recommended to use information on age of last reproduction in order to correct for a selective disappearance effect (Van de Pol & Verhulst 2006), we did not have this information. The best model on detection probability was selected primarily to the best model on survival (see the model selection methodology paragraph below).

Similarly to what we did for survival to take into account a potential effect of age at recruitment on the 5 reproductive traits, we compared the fit of an age-dependant model to the fit of a model taking into account the age per se and the age at first reproduction and kept the model with the lowest AIC for model selection using threshold models.

Tableau A: Modeling the effect of age at recruitment on life history traits in black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2010). Values indicate AIC (QAICc for survival) of models with either a Full-Age dependence (general model) or a Full-Age dependence and an effect of Age at Recruitment (as a factor from 5 to 15). “+” indicates an additive effect. “*” indicates an interaction effect. “_” indicates that an interaction effect was not supported by GLMM due to convergence problems. Slope indicates if the slope of the Full-Age + and Age Recr. (as a numeric vector from 5 to 15) was significant. The age of recruitment had no significant effect on all life-history traits although in some cases it was close.

Life-history trait	Full-Age	Full-Age + Recr. Age	Slope	Full-Age * Recr. Age
Survival probability	8048	8046	NS	8430
Breeding probability	1139	1150	NS	—
Success probability	2891	2900	NS	—
Stage at reproductive failure	1120	1127	NS	—
Chick body condition	4680	4711	NS	—
Culmen length of chicks	4562	4585	NS	—



Appendix B: Description of the threshold methodology used to identify ageing patterns in all life-history traits and of the model selection procedure.

Firstly we fitted constant, linear and quadratic functions to the data. For survival probability we also fitted Gompertz and Weibull models that are typical senescence models taking into account a hazard risk of mortality increasing respectively linearly or exponentially with age (Gaillard 2004; Table B). Secondly models with a single threshold were fitted to the data, for threshold values of age ranging from 7 to 30. We stopped fitting thresholds at 30 (and started at 7) because after (before) that age models did not converge. Therefore as it was crucial for us to apply exactly the same methodology on all traits we stopped at 30 and started at 7. This single threshold was considered to represent either a shift in a trait value when a population reaches the age of maturity (when most of the juveniles have recruited, between 5 and 15 year old; Nevoux *et al.* 2010a), or to highlight an age at onset of senescence in that trait at older ages (Table B). Thirdly models with two thresholds were tested, the first threshold taking all possible values between 7 and 15 years old and corresponding to the transition between immaturity and adult stage, and the second threshold between 23 and 30 years old aiming to detect a possible senescence process. A threshold value delimits two phases, one before and one after the selected threshold value. As for the data as a whole we fitted on each phase different functions in order to find the model that best described the data (constant, linear or quadratic with or without threshold(s); Table B). This approach was used on all seven traits using exactly the same methodology except that age-dependant survival and detection were computed with the package RMark (Gary White) (R Development Core Team 2008).

GAMMs (Generalized Additive Mixed Models) could have been used instead of this threshold methodology. They gave similar results for the reproductive traits (results not shown) but it was not possible to use them on survival and detection probability in the CMR framework. Additionally the threshold methodology allowed obtaining easily slope parameters as well as the age values at thresholds. The slopes obtained can correspond to a rate of senescence that is comparable between species and between traits. Confidence intervals (95%) were calculated for threshold values, since these values may not correspond to a strict biological process. They were calculated using profile likelihoods on the best model selected for each trait, a methodology commonly used in toxicology and ecology (Ulm 1989).

The threshold methodology allowed getting AIC values for all combination of models and thresholds on each trait (QAICc for survival and detection). Since an important number of models were obtained using this approach (Table B), the Δ AIC (Δ QAICc) values were sometimes very small and could not



permit to distinguish the best model structure. Therefore for each combination, the model with the smallest deviance was kept with its specific threshold values and functions on each phase and summarized in a table. This table had the best model of each combination (thus 5+15+45 = 60 models for survival as can be seen in table B). Deviances allowed to calculate a weight based on the number of parameters, and the number of thresholds (Ulm 1989). AIC (QAICc) weights were used for multi-model inference to discriminate models (Burnham & Anderson 2002) on each trait. Firstly, to determine if a model had none, a single or two thresholds, the weights of all models with 0, 1 or 2 thresholds respectively were summed. Secondly, to detect at which age a first and/or a second threshold were underlying the raw data, the weights of all models with the threshold value at the same age were summed. Thirdly, to select the best structure on each phase, the weights of all models with the same type of function respectively in the first, second and third phase were summed. The highest value of the sum of weights gave the most likely model structure. Evidence ratios were calculated following Burnham and Anderson (2002). They allowed obtaining an idea of the closeness between two types of models.

Tableau B: Methodology used to generate different types of threshold models). When there is no threshold, the models are tested on the data as a whole. With one threshold the models that were tested on each phase are separated by a sign "+". The slash "/" means that all combinations of functions were tested.

Number of thresholds	Models tested	Nb. Comb. Functions	Nb. Comb. Thresholds	Nb. Models
No threshold				
Survival	C/L/Q/G/W	5	1	5
Reproductive parameters and detection	C/L/Q	3	1	5
One threshold: 7 to 30				
Survival	C/L/Q + C/L/Q/G/W	15	24	360
Reproductive parameters and detection	C/L/Q + C/L/Q	9	24	216
Two thresholds: 7 to 15 and 23 to 30				
Survival	C/L/Q + C/L/Q + C/L/Q/G/W	45	9 * 8	3240
Reproductive parameters and detection	C/L/Q + C/L/Q + C/L/Q	27	9 * 8	1944



Appendix C to H: Results of the multi-model inference.

These tables summarize the procedure used to select the best model structure on detection, breeding, success probabilities, stage at reproductive failure and chick body condition and culmen length respectively of black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2010). n indicates the number of models used to obtain the sum of QAICc weights for a given type of model. Evidence ratios were calculated following Burnham and Anderson (2002). They allow obtaining an idea of the closeness between two types of models.

Appendix C

<u>Detection probability</u>			
Nb. of thresholds	Σ QAICc weights	n	Evidence ratio
0	0.000	3	8.96E+39
1	0.129	9	6.75
2	0.871	27	1.00
1 st threshold			
7	0.000	11	1.09E+06
8	0.000	4	9.50E+15
9	1.000	8	1.00
2 nd threshold			
23	0.777	19	1.00
26	0.000	1	2.01E+07
28	0.000	2	1.98E+07
30	0.094	2	8.30
Model 1 st phase			
Constant	0.000	13	5.31E+250
Linear	0.000	13	1.08E+06
Quadratic	1.000	13	1.00
Model 2 nd phase			
Constant	0.000	12	2.49E+06
Linear	0.000	12	3.11E+03
Quadratic	1.000	12	1.00
Model 3 rd phase			
Constant	0.555	9	1.00
Linear	0.222	9	2.49
Quadratic	0.094	9	5.92

Appendix D

<u>Breeding probability</u>			
Nb. of thresholds	Σ AIC weights	n	Evidence ratio
0	0.278	3	1.546
1	0.430	9	1.000
2	0.291	27	1.478
1 st threshold			
7	0.156	12	3.237
8	0.503	20	1.000
Model 1 st phase			
Constant	0.251	13	2.177
Linear	0.546	13	1.000
Quadratic	0.204	13	2.678
Model 2 nd phase			
Constant	0.347	12	1.000
Linear	0.262	12	1.323
Quadratic	0.113	12	3.066



Appendix E

Success probability			
Nb. of thresholds	Σ AIC weights	n	Evidence ratio
0	0.003	3	233.86
1	0.411	9	1.43
2	0.587	27	1.00
1 st threshold			
7	0.001	8	1.39E+03
10	0.997	24	1.00
2 nd threshold			
23	0.067	9	6.15
26	0.414	11	1.00
28	0.000	1	8.91E+12
30	0.038	3	10.95
Model 1 st phase			
Constant	0.001	13	791.53
Linear	0.566	13	1.00
Quadratic	0.433	13	1.31
Model 2 nd phase			
Constant	0.337	12	1.19
Linear	0.400	12	1.00
Quadratic	0.261	12	1.53
Model 3 rd phase			
Constant	0.152	9	2.08
Linear	0.315	9	1.00
Quadratic	0.119	9	2.65

Appendix F

Stage at reproductive failure			
Nb. of thresholds	Σ AIC weights	n	Evidence ratio
0	0.019	3	32.35
1	0.350	9	1.80
2	0.630	27	1.00
1 st threshold			
7	0.066	6	7.29
10	0.483	15	1.00
11	0.158	4	3.06
14	0.067	3	7.19
2 nd threshold			
23	0.035	4	10.95
26	0.115	2	3.30
27	0.379	10	1.00
28	0.149	5	2.55
30	0.007	2	55.02
Model 1 st phase			
Constant	0.096	13	5.28
Linear	0.507	13	1.00
Quadratic	0.397	13	1.28
Model 2 nd phase			
Constant	0.350	12	1.00
Linear	0.319	12	1.10
Quadratic	0.312	12	1.12
Model 3 rd phase			
Constant	0.067	9	4.28
Linear	0.276	9	1.04
Quadratic	0.287	9	1.00



Appendix G

Culmen length of chicks			
Nb. of thresholds	Σ AIC weights	n	Evidence ratio
0	0.025	3	33.88
1	0.123	9	6.92
2	0.852	27	1.00
1 st threshold			
8	0.911	21	1.00
10	0.029	2	31.18
14	0.025	4	35.91
15	0.010	3	95.44
2 nd threshold			
23	0.084	6	8.46
27	0.709	14	1.00
30	0.053	3	13.40
Model 1 st phase			
Constant	0.005	13	114.47
Linear	0.617	13	1.00
Quadratic	0.378	13	1.63
Model 2 nd phase			
Constant	0.035	12	17.58
Linear	0.614	12	1.00
Quadratic	0.326	12	1.88
Model 3 rd phase			
Constant	0.135	9	3.61
Linear	0.488	9	1.00
Quadratic	0.229	9	2.13

Appendix H

Chick body condition			
Nb. of thresholds	Σ AIC weights	n	Evidence ratio
0	0.012	3	59.961
1	0.253	9	2.897
2	0.734	27	1.000
1 st threshold			
8	0.035	5	11.672
12	0.150	6	2.742
13	0.038	2	10.772
14	0.079	6	5.230
15	0.411	9	1.000
2 nd threshold			
24	0.198	10	1.221
25	0.012	1	19.435
26	0.127	3	1.903
27	0.241	2	1.000
30	0.152	8	1.586
Model 1 st phase			
Constant	0.249	13	1.520
Linear	0.372	13	1.017
Quadratic	0.379	13	1.000
Model 2 nd phase			
Constant	0.218	12	2.736
Linear	0.172	12	3.465
Quadratic	0.597	12	1.000
Model 3 rd phase			
Constant	0.013	9	30.083
Linear	0.393	9	1.000
Quadratic	0.329	9	1.195



2.2. Prise en compte de l'hétérogénéité inter-individuelle

ARTICLE II

How does senescence vary with life history when individual heterogeneity in survival is accounted for?

Péron G., Gaillard J-M., Charmantier A., Barbraud C., Aubry L., Bonenfant C., Cam E., Choquet R., Grobois V., Loison A., Owen-Smith N., Pardo D., Plard F., Pradel R., Toïgo C., Viallefont A. and Gimenez O.

En revision pour *The American Naturalist*.

Abstract

Individual heterogeneity is a major issue in studies of actuarial senescence, particularly in free-ranging populations: the proportion of individuals with higher survival increases with age within each cohort. Here we hypothesize that, because of life history canalization, the issue of individual heterogeneity is increasingly acute when life history fastens. We used ten long-term datasets collected on four species of mammals and four species of birds. With statistical models that accommodate the imperfect detection of individuals, and two different methods to account for individual heterogeneity of unknown origin in survival probability (finite mixtures and individual random effects), we found that accounting for individual heterogeneity led to strengthen the observed linkage between baseline mortality and rate of aging, thereby improving the support for current theories on life history evolution. In particular, we provided a first piece of empirical evidence that individual heterogeneity in survival increases with the pace of life, likely in response to decreasing canalization of adult survival along the slow-fast continuum of life histories

Introduction

Senescence is the decline in performance with age due to internal physiological deterioration (Medawar 1952)(Medawar 1952) and is generally understood as a consequence of the weaker strength of selection at old ages (Hamilton 1966; Medawar 1952). The availability of long-term individual monitoring data from wild populations of birds and mammals (Clutton-Brock & Sheldon 2010) makes it possible to compare senescence patterns across species *in natura*, i.e., when exposed



to those mortality risks that molded the species' life histories (Jones *et al.* 2008; Péron *et al.* 2010b). In particular, a major prediction from evolutionary theories of senescence involves a positive co-variation between the rate of decline in individual performance with age (*rate of aging* hereafter) and the minimal rate of mortality that generally occurs at the onset of adulthood (*baseline mortality* thereafter). Mortality in early adulthood regulates the strength of selection upon late-acting mutations and should thereby shape the rate of aging (Hamilton 1966; Ricklefs 1998; Ricklefs 2010b; Rose 1991; Williams 1957). In other words, the higher the proportion of individuals dying early in a given population, the more likely is a late-acting deleterious mutation to linger and maybe become fixed, thereby resulting in stronger and earlier aging.

Life history analyses have previously shown that traits co-vary among species to shape life history strategies (Stearns 1977; Stearns 1976). When life history traits measuring durations (like lifespan or age at first reproduction) or rates (i.e., the inverse of time, like fecundity and mortality) are considered, all are highly correlated, leading to the concept of *biological time* (Lindstedt & Calder III 1981). This time scale strongly depends on temperature and body size (Gillooly *et al.* 2002), but still occurs in homeotherms after correcting for body size differences (Stearns 1983; Gaillard *et al.* 1989). Thus, the life histories of bird and mammal species can be ranked along a fast-slow continuum that accounts for the main part of among-species variation in life history traits corrected for size (Stearns 1983, Gaillard *et al.* 1989), although other axes of variation in life histories also occur (Pontier *et al.* 1993; Bielby *et al.* 2007). Hereafter we use the expression "speed of life" to refer to a species' position on that continuum, with at one end "slow" (long-lived) species and at the other end "fast" (short-lived) species.

Along the fast-slow life history continuum, several key demographic properties are also known to vary. In particular, the link between temporal variation in adult survival and in environmental factors (weather, food abundance) is stronger in faster species than in slower species (Pfister 1998; Aubry *et al.* 2009). This "buffering" of environmental variations in slow species has been coined "environmental canalization" (Gaillard and Yoccoz 2003), in analogy to the canalization of gene expression (Stearns & Kawecki 1994). Known mechanisms through which individuals avoid jeopardizing their survival during adverse environmental conditions include delayed maturity and intermittent or varying reproductive effort (Roff 2002), all being part of a bet-hedging strategy involving risk spreading and avoidance (Gaillard and Yoccoz 2003; Nevoux *et al.* 2010b). Environmental canalization implies a reduction in between-year variance in survival. Although empirical evidence remains scarce, we also expect a reduction in between-individual variance (Stearns and Kawecki 1994), which we term life history canalization. Both environmental canalization



and life history canalization likely relate to the same underlying physiological and behavioral mechanisms. All in all, the currently available empirical results (e.g., Hamel *et al.* 2010 for a review in ungulates and rodents) support that, as the speed of life decreases, individuals become increasingly efficient at avoiding mortality risks, which should result in a reduced between-individual variance in survival probability. Whether slowest species should even exhibit any individual variation in survival probability actually remains an open question.

The existence and magnitude of individual variation is yet of foremost concern for the estimation of the rate of aging, and the test of hypotheses about aging. As originally pointed out by Vaupel *et al.* (1979) and then Vaupel and Yashin (1985), if individuals are heterogeneous the proportion of individuals with high survival increases with age within each cohort. As a consequence, the population-averaged survival tends towards the highest value when age increases (Shaw *et al.* 1999; Service 2000). We thereby expected that estimates of the rate of aging obtained without accounting for individual heterogeneity would be increasingly biased towards zero as the life history fastened. The inter-specific correlation between baseline mortality and the rate of aging would consequently be affected. To test that prediction, we used long-term individual-based datasets collected on ten populations representing eight well-studied bird and mammal species with contrasted life histories, from the short-lived Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*) to the long-lived Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophris*; Table 1). Using these datasets, we tested two hypotheses: (i) the rate of aging increases with baseline mortality across species, along the fast-slow continuum of life histories and, (ii) individual heterogeneity in baseline mortality (of unknown origin in our case) modifies the shape of that regression, by lowering the estimated rate of aging more severely in fast than in slow species.

Material and methods

Datasets

The eight species included four mammalian large herbivores: Roe Deer RD (*Capreolus capreolus*; two populations), Chamois CH (*Rupicapra rupicapra*), Alpine Ibex AI (*Capra ibex*), and Greater Kudu GK (*Tragelaphus strepsiceros*; two populations), and four birds: Black-headed Gull BHG (*Chroicocephalus ridibundus*), Blue Tit BT, Snow Petrel SP (*Pagodroma nivea*) and Black-browed Albatross BBA. Except when sexes could not be separated in the field, only female data were analyzed. All of these datasets resulted from annual monitoring programs in which individuals were uniquely marked at first capture, and subsequently recaptured, either physically using traps, or visually (Lebreton *et al.* 1992). They have all been presented and analyzed previously (see specific



references in Table 1). The monitoring was not exhaustive, in that each year, some individuals escaped recapture.

In this study, we only used known-age individuals that were either marked as juveniles or for which age could be estimated using plumage features in birds, or horn growth annuli on chamois, ibex, and kudu. Separation of sexes depended on the availability of data, and thus on species-specific intensity of sexual dimorphism in size and shape (e.g., the very similar-looking male and female BHG were generally not separable in the field), but also on field procedures (e.g., even if the sexual dimorphism was weak, the recapture study design for BT allowed sexing breeders). An individual's first entry in the dataset consistently corresponded to its first observation as a physiologically mature adult. In an effort to standardize our models across species and populations, we did not model the immature period, during which several of the study bird species would not be present in the study areas (colonial birds) or would have very low recapture rates (blue tits). Age at first occurrence in the dataset thereby varied between individuals and required a specific treatment (see Choquet 2008 and Appendix 1 in Péron et al 2010a for detail on that treatment). Key figures, facts and references for a full description of the field methods and data collection are presented in Table 1.

Capture-recapture models with heterogeneity

Age-specific survival in wild populations is best estimated using capture-recapture models that account for imperfect detection of individuals (Gimenez *et al.* 2008). Here, we used a standardized approach to model both the detection of individuals and the occurrence of senescence while accounting for individual heterogeneity in survival. Factors driving variation in survival were not always identified, and *a fortiori* not always measured in the field for all individuals. We considered two methods to incorporate individual latent heterogeneity into survival analyses: 1) finite mixture models (Pledger *et al.* 2003; Pradel 2005; Pradel 2009) and 2) individual random effect models (Royle 2008; Gimenez & Choquet 2010). Capture-recapture mixture models are based on the assumption that individuals can be categorized into a finite number of heterogeneity classes (hidden states). A different survival parameter is attributed to each class. Survival and detection probabilities are then simultaneously estimated, as well as the proportions in each heterogeneity class amongst first captured individuals (parameters denoted π). Capture-recapture random-effect models are based on the assumption that survival variation among individuals is continuous and follows a normal distribution on the logit scale (logit-normal hereafter).



Tableau 1: Details on the long-term datasets used in this study. 'Abbr.' is the abbreviation used in the main text to refer to the populations. 'Sample size' corresponds to the number of known-age adults that were monitored since their first occurrence as breeders in the study area. 'Max. age' is the maximum age ever recorded for the species in the study areas. 'Gen. time' is the generation time (mean age of females when giving birth, computed using age at first reproduction and baseline survival rate). 'Reference' is the article(s) where data collection and preliminary CMR model selection procedure are described.

Abbr.			Study area	Sample size	Max. age	Gen. time	Reference
Mammals (ungulates)							
GK-TSH	Greater Kudu	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Tshokwane, Kruger N.P., South Africa	118	15	6	Owen-Smith 1990, 1993
GK-PK	Greater Kudu	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Pretorius Kop, Kruger N.P., South Africa	188	15	6	
RD-Ch	Roe Deer	<i>Capreolus capreolus</i>	Chizé, mainland France	1200	16	4.5	Gaillard et al. 1993; 2004
RD-3F	Roe Deer	<i>Capreolus capreolus</i>	Trois-Fontaine, mainland France	1402	17	4.5	
CH	Chamois	<i>Rupicapra rupicapra</i>	Bauges, mainland France	313	22	6	Loison et al. 1999
AI	Alpine Ibex	<i>Capra ibex</i>	Belledonne, mainland France	432	20	8	Toigo et al. 2007
Birds							
BT	Blue Tit	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Pirio, Corsica	1225	9	2	Blondel et al. 2006
BHG	Black-headed Gull	<i>Chroicocephalus ridibundus</i>	Forez, mainland France	1556	30	7	Lebreton 1987; Péron et al. 2010b
BBA	Black-browed Albatross	<i>Thalassarchus melanophrys</i>	Kerguelen Is., S. Indian Oc.	476	40	19	Nevoux et al. 2007; Rolland et al. 2008
SP	Snow Petrel	<i>Pagodroma nivea</i>	Terre Adélie, Antarctica	188	47	25	Barbraud et al. 2000; Jenouvrier et al. 2005

Random-effect models have the advantage of being potentially more realistic (continuous variation) as well as being the direct analogs to generalized mixed models that are widely used to take individual heterogeneity into account in analyses of life history traits other than survival (Van de Pol & Verhulst 2006; Bolker *et al.* 2009). On the other hand, mixture models have the advantage of being by construction robust to potential non-normality of the underlying distribution of survival probability (e.g., multimodal distribution, presence of outliers). In mixture models we used two classes of heterogeneity (individuals of low vs. high survival probability; see Pledger 2005 for justification). Beside the number of classes of heterogeneity, a recurrent issue in studies using mixture models is the modeling and interpretation of π -parameters. Originally, Pledger (2003) introduced mixture models as a way to reduce the variance-bias tradeoff in the estimation of a structural parameter (survival probability or population size), with π -parameters as 'nuisance parameters'. These parameters yet represent the balance between low- and high-survival individuals (at first capture), and can thus be considered structural parameters in themselves. In particular,



under our working hypothesis that high-survival individuals are increasingly common in a cohort as age increase, π -parameters should vary with age at first capture. In addition, cohort effects (long-lasting effect of the conditions encountered during early growth) could in some study designs translate into an effect on π of the year at first capture. In this study we thereby considered four potential sub-models for π -parameters: they could be constant across time and age-classes, or could vary with age at first capture, year of first capture, or both (additively).

We used program E-SURGE (Choquet *et al.* 2009b) to build and fit both mixture models and random effect models to the data. The procedures for performing these analyses are presented in full detail in Péron *et al.* (2010a) for mixture models and in Gimenez and Choquet (2010) for random effect models.

Our study was motivated by the prediction that individual heterogeneity should increase with both speed of life and rate of aging. We thus needed to measure the magnitude of individual heterogeneity. In mixture models we adapted the between-sample variance formula of Cochran (1977 p.68):

$$V_M = 1/C \cdot \sum_{c=1}^C \pi_c \cdot (\varphi_c - \bar{\varphi})^2 \quad \text{Eq. 1}$$

where C is the number of heterogeneity classes, π_c is the proportion of individuals in class c at their first capture, φ_c is the baseline survival probability of individuals in class c and $\bar{\varphi}$ is the weighted average of baseline survival probability over classes (weighted by π_c). In random effect models, the amount of individual heterogeneity was quantified by the estimated variance of the normal distribution, denoted V_R . Both methods explicitly incorporated between-individual variation in the models, therefore allowing the distinction between process and sampling variances.

Model selection

All datasets were analyzed following the same procedure:

- 1) Starting point. All datasets have previously been analyzed using capture-mark-recapture models (references in Table 1). We used these previously obtained results to select an appropriate model structure for detection probabilities (e.g., time-variation) and to define the parameterization of age-dependence in survival during the first years of life (e.g., number of age classes before senescence sets on).



- 2) Goodness-of-fit. We tested the goodness-of-fit (GOF) of the time-dependent capture-recapture (Cormack-Jolly-Seber) model. Lack of fit could originate from transience (excess of individuals that were never seen again after their first encounter) (Pradel *et al.* 1997) or trap-dependence (excess or lack of individuals seen at time $t+1$ given that they were encountered at time t) (Pradel 1993). Depending on the results pertaining to each GOF test, the starting model included a trap-dependence effect, a transience effect, and/or individual heterogeneity in detection probability. The latter was considered when both sources of lack-of-fit were detected and field experience suggested this was occurring (Péron *et al.* 2010). All GOF tests were conducted using U-CARE (Choquet *et al.* 2009).

- 3) AICc-based model selection. We sequentially fit a set of ten models and compared them using AICc (Akaike Information Criterion corrected for small sample size) keeping in mind the minimum recommended AICc difference of 2 (Burnham and Anderson 2002). The ten models differed in (i) the shape of the age-dependence in survival: none, full (as many parameters as age classes), or logit-linear, providing a close approximation to the Gompertz model often used to model actuarial senescence in vertebrate populations (Loison *et al.* 1999; Gaillard *et al.* 2004; Marzolin *et al.* 2011), (ii) the presence or absence of individual heterogeneity in survival (modeled using mixture or random effect models), and (iii) the sub-model for π -parameters (constant, year, age at first capture, or additive effect of year and age at first capture). More details are provided in Appendix S1.



Baseline mortality and rate of aging

In the linear model, the age-specific survival probability φ_a was modeled as:

$$\log\left(\frac{\varphi_a}{1 - \varphi_a}\right) = \text{logit}(\varphi_a) = \alpha + \beta \cdot a \quad \text{Eq. 2}$$

where α is the intercept and β the slope of the age effect on the logit scale. The former constituted our measure for the baseline mortality $m_0 = 1 - \text{logit}^{-1}(\alpha)$. The latter constituted our measure for the rate of aging and was expected to be negative in the presence of senescence.

We used regressions to assess the relationship between α and β along the fast-slow continuum. We expected the rate of senescence to increase with the baseline mortality. We thus performed the regression of β on α . The existence of sampling covariance and estimation uncertainty in α and β estimates was accommodated using a bootstrap procedure. Specifically, for each study population, we generated 1,000 pairs of random values from the approximate multinormal distribution of (α, β) -estimates provided by E-SURGE. We then performed a regression for each of the 1,000 generated data sets, obtaining an empirical distribution of the regression parameters. To address the recurrent problem of non-independence of species-specific data in comparative analyses (Harvey & Pagel 1991; Freckleton *et al.* 2002), we accounted for phylogenetic inertia when fitting regressions by using a correlation matrix modeling a drift by Brownian motion along the taxonomy-based phylogeny (Phylogenetic Generalized Least Square; see also Martins and Hansen 1997). We replicated the procedure using (α, β) -estimates obtained from models with and without individual heterogeneity. These analyses were performed with R (R-Development-Core-Team 2010) and the least square regression tools in the package NLME (Pinheiro *et al.*).

Our predictions were further tested by following the same bootstrap procedure but using generation time T , a measure of the speed of life (Gaillard *et al.* 2005), as explanatory variable. Estimates of T were obtained from the literature and considered statistically independent from α and β estimates. T and $-\beta$ were log-transformed. On the log scale, these quantities are indeed predicted to be proportional (isometric relationship between metrics akin to a biological time) (Calder 1984), while on the identity scale they are predicted to be inversely proportional, requiring the use of nonlinear modeling. $-\beta$ could technically be negative so we used its absolute value when applying log in the bootstrap. We tested for an effect of generation time on α and β estimates, as well as on the bias on β estimates (difference in β estimates obtained with and without accounting for heterogeneity).



Results

Estimation of individual heterogeneity in survival probability

Individual heterogeneity was present in the preferred, lowest AICc model for three out of the ten datasets (Appendix S1; Table 2). The three involved populations were BT, RD-Ch, and CH. In these three cases, the mixture model was preferred over the random effect model. BT and RD were the fastest species in the sample (Table 1).

Within mixture models, the preferred sub-model for π -parameters was the constant model in all but one population. In CH, the preferred structure for π was age+year; the year effect improved the fit more than the age effect (Appendix S1), suggesting a strong cohort effect. Constraining the age variation in π to be linear did not improve the fit even though the results of such models matched the prediction of an increase in the proportion of high survival individuals with age (result not shown). This set of results on the modeling of π -parameters suggests that the data generally did not support complex mixture models with many parameters.

Tableau 2: Estimation of the amount of individual heterogeneity. Heterogeneity selected (Yes/No) indicates whether the AICc-based model selection procedure indicated the presence of heterogeneity. V_M and V_R are between-individual variance in baseline survival probability estimated from mixture and random effect models, respectively. SE corresponds to standard error. * For the CH dataset, since the preferred model had an age+year effect on π , the variance estimate corresponded to the average over years for individuals of age 3. For other datasets the preferred models had constant π .

Abbr.	Heterogeneity selected	V_M	SE(V_M)	V_R	SE(V_R)
GK-TSH	N	6.09E-09	1.35E-06	6.08E-04	6.65E-01
GK-PK	N	2.50E-15	9.16E-08	6.52E-05	7.78E-03
RD-Ch	Y	4.93E-04	8.41E-04	8.13E-08	2.91E-03
RD-3F	N	4.86E-11	1.01E-09	2.80E-05	9.79E-03
CH	Y	5.33E-04*	1.10E-06	5.23E-05	4.28E-01
AI	N	6.11E-06	6.47E-06	8.10E-01	8.42E-01
BHG	N	8.03E-05	6.07E-08	2.02E-01	7.50E-01
BT	Y	3.10E-02	1.27E-02	3.23E-04	4.77E-02
BBA	N	1.30E-04	3.73E-04	2.77E-04	2.37E-03
SP	N	3.56E-06	2.44E-05	1.89E-05	3.05E-04



Regression of the rate of aging against the baseline mortality

The estimated rate of aging was consistently steeper when accounting for heterogeneity than when neglecting it (Figs 1&2). In one case (BBA), senescence (i.e., statistically different from zero, negative β estimate) only occurred after accounting for individual heterogeneity in survival; yet model selection for this case study did not conclude for the presence of individual heterogeneity. Fig. 2 displays the relationship between the baseline survival and the rate of aging (both on the logit scale) across populations, using either mixture or non-heterogeneous models. In models without heterogeneity, the relationship tended to be negative, contrary to our prediction (Fig. 2a; slope = $-0.032 \pm$ bootstrap SD 0.020). In models with heterogeneity, the negative trend was weaker (Fig. 2b; slope = $-0.003 \pm$ bootstrap SD 0.030). When distinguishing between classes of vertebrates, the trend was positive for the four bird species (triangles in Fig. 2). This supported the prediction of an increase in the rate of aging with increasing baseline mortality (without heterogeneity: slope = $0.005 \pm$ bootstrap SD 0.019; with heterogeneity: slope = $0.061 \pm$ bootstrap SD 0.051; grey lines in Fig. 2). This difference between birds and mammals was, however, not significant; in 96% of the bootstrap samples, the AIC of the regression with a fixed effect of class was more than two points higher than the AIC of the regression with classes pooled together.

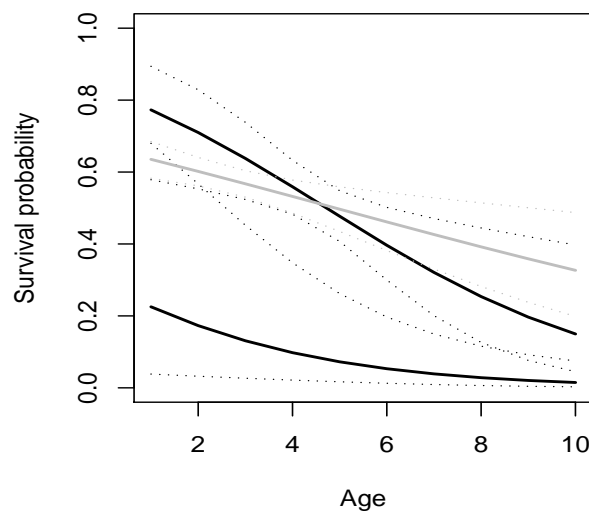


Figure 1: Example of the effect of unobserved heterogeneity on the estimation of age-specific survival: female blue tits banded in Pirió, Corsica. Bold black lines: survival probability as estimated from the preferred model with a two-class individual heterogeneity in survival. Bold grey line: survival probability as estimated from the same model without heterogeneity. Dotted lines: 95% confidence interval.

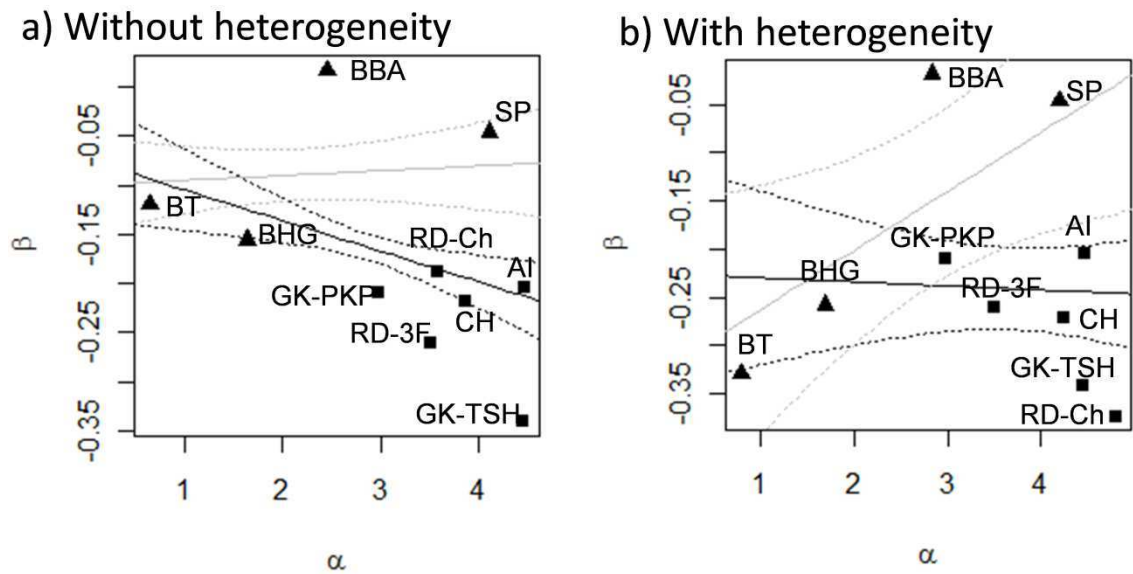


Figure 2: Relationship (on a logit-scale) between baseline survival α and rate of aging β . Estimated in ten datasets from birds (triangles) and mammals (squares) (a) without heterogeneity, (b) when accounting for heterogeneity in survival through mixture models. Solid lines represent the regression of β against α , after accounting for phylogenetic inertia. Dotted lines are the one-standard deviation confidence intervals from the bootstrap (see methods). Black lines stand for the regressions including all ten populations, grey lines for the regressions for birds only (four populations).

Regressions involving generation time T confirmed our predictions: $\log(|\beta|)$ decreased with $\log(T)$ (slope: -0.86; bootstrap 95% confidence interval: -1.62; -0.33) and α increased with $\log(T)$ (slope: 0.61; 95% CI: 0.35; 1.01). These results indicated an increase in the strength of senescence and an increase in baseline mortality with increasing speed of life. The bias on β estimates tended to decrease with $\log(T)$ (slope: -0.07; 95% CI: -0.16; 0.01).

Discussion

Individual heterogeneity in survival and life history variation

Little was previously known about how individuals vary in survival probability within populations. The observation of environmental canalization in large mammalian herbivores (Gaillard and Yoccoz 2003; Hamel *et al.* 2010) and in large seabirds (Nevoux *et al.* 2010b) however implied that the stronger fitness consequences of survival drops in slow than in fast species prevents the existence of large between-individual variation in survival of the former. Our study is to our knowledge the first to investigate this topic by comparing survival variation in a wide array of vertebrate species in the wild. We found very little evidence of individual heterogeneity for most species. Our sample of species was however biased towards slow species, and indeed, the two fastest species studied here, blue tit and



roe deer, did exhibit individual heterogeneity. A third species (chamois) exhibited individual variation in survival, once temporal effects were included in the model for π -parameters. This chamois population is known to experience periodic outbreaks of infectious diseases (Loison *et al.* 1996), which might explain the importance of the effect of year of first capture on survival in this species. Overall our results suggest that, with currently available data and methods, individual variation in survival is largely undetectable in slow species. Thus, our results are congruent with our hypothesis that between-individual variation in survival probability is increasingly canalized as the life history slows down. They suggest that individual heterogeneity in survival probability, more than a nuisance parameter, can be a life history attribute of a given population, with a biological meaning.

Modeling approach in survival analyses

The issue of the *a priori* choice of a distribution for individual heterogeneity has been investigated using data simulation by Dorazio and Royle (2003) and Pledger (2005; both focusing on heterogeneity in detection probability rather than survival probability). While they consistently found that the best performing approach (smallest bias on key vital rates) was the model closest to the true underlying distribution, they also found that classical model selection procedures were largely inefficient at deciding on what this unknown distribution was. An argument in favor of mixture models is their robustness to both multimodality and presence of outliers (Pledger 2005). Multimodal distribution of the individuals' survival probabilities may for example be induced by the effect of factors with modal values such as dispersal status (immigrant/locally born), health status (susceptible/infected/immune), or breeding effort (breeder/non-breeder). Cohort effects (i.e., long-lasting effect of environmental conditions encountered during early life) also constitute a potential mechanism for the existence of discrete classes of individual survival within a local population. Models with continuous unimodal distributions may be more adapted to large datasets from extensive areas, for which the interaction of multiple effects may create a distribution closest to a beta-binomial (Dorazio & Andrew Royle 2003).

Moreover, the observed amount of individual heterogeneity in our study populations did not necessarily correspond to "true" biological heterogeneity. The study design and logistics of the field work (e.g., incomplete coverage of the individuals' home ranges: (Whitehead & Wimmer 2005), mismatch between the timing of monitoring effort and individuals' presence on the study area: (Chambert *et al.* 2011), permanent emigration out of the study area: (Schaub *et al.* 2006) are well-known sources of mismatch between "apparent" and "true" survival probability (Lebreton *et al.* 1992) (Fig. 3). These biases may cause the measured amount of individual heterogeneity in survival



to differ from variation in “individual quality” (Wilson & Nussey 2010; Bergeron *et al.* 2011), and in turn from individual variation in fitness (Fig. 3). Although confirmation from the field is necessary, we suggest that emigration may have interacted with survival estimation in BBA (with some individuals responding more strongly to manipulation than others), as well as BHG (permanent emigration to neighboring colonies).

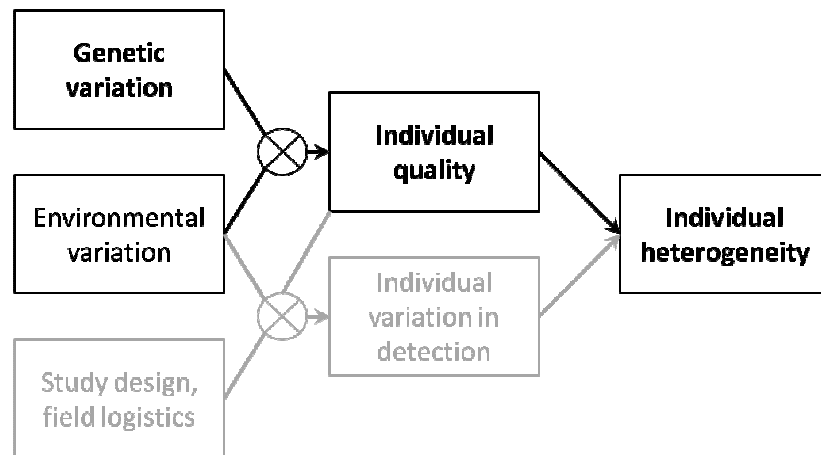


Figure 3: Individual heterogeneity of unidentified source in survival analyses. Genetic variation indicates genetic determinants of individual performance. Environmental variation includes stochastic factors of variation, from food availability during early growth to exposure to diseases, which may cause variations in individuals' performance and phenotype that are independent from their genotype, or can interact with it. Study design and field logistics designate the practical and financial limitations of ecology studies (e.g., inability to sample extensive home ranges). 'Detection' stands for all issues associated with emigration out of the study area, inability to access individuals' locations, etc. 'Quality' designates all variations in individual performance and phenotype, including that due to tradeoffs between traits. Crossed circles indicate interaction of effects. The path in bold font emphasizes the ideal situation where environmental variations are either controlled for or perfectly monitored and where the study design makes it possible to monitor exhaustively the individuals throughout their life. The path in grey indicates how sampling design can generate a bias on the estimated level of variation in individual quality.



Inference about patterns of actuarial senescence

Neglecting individual heterogeneity led to an up to 2.75-fold decrease in the estimated rate of aging in the fastest-living species of our sample (BT: β estimate changed from -0.33 to -0.12), while it influenced much less the estimated rate of aging of slower species. This phenomenon eventually led to a bias on the between-population regression (Fig. 1b vs. 1a) because β estimates were more biased upwards when α was low than when it was high. This result illustrates the need for taking into account individual heterogeneity when studying age-specific variation in survival, at least in those species and populations where strong heterogeneity in (apparent) survival is expected. In a pioneering work, Vaupel and Yashin (1985) reported similar results from simulated human data (Vaupel & Yashin 1985). These results were later confirmed using field data from wild animals (Cam *et al.* 2002; Marzolin *et al.* 2011; Fox *et al.* 2006) as well as laboratory experiments (Shaw *et al.* 1999). In all these previous studies, an exhaustive sampling was assumed. Here we report the same type of bias in populations for which imperfect detection results in additional modeling complexity.

However, even after accounting for heterogeneity, we were not able to detect the positive relationship between α and β that is predicted by evolutionary theories of senescence (Hamilton 1966, Ricklefs 2010b), at least when testing that prediction using all ten populations together. Yet, if using birds only, the observed pattern verified our predictions, with an increase in the absolute value of β with increasing α , which was stronger when accounting for heterogeneity than when neglecting it. All mammalian species were large herbivores that share several life history characteristics (Gaillard *et al.* 2000). They all are long-lived species that enjoy very limited mortality in early adulthood (especially in the absence of predation as it was the case for the roe deer, chamois and ibex populations analyzed here). Generation time varied less than twofold (from 4.5 to 8 years) in the studied mammals vs. more than tenfold (from 2 to 25 years) in the studied birds. In addition to reducing the statistical power, this limited variation in the studied metrics for mammals possibly let among-population differences in uncontrolled factors (e.g., diseases, droughts) override life history variation.

Lastly, the effects of senescence and heterogeneity could counteract each other, leading to the absence of both in the preferred, lowest AIC model. Indeed, in BHG, (and to less markedly in SP and BBA), the preferred model had neither senescence nor heterogeneity, but if heterogeneity was a priori included, then the preferred model had senescence.

In conclusion, our results indicate that the amount of individual variation in survival varies along the fast-slow life history continuum, with the two faster species exhibiting some variation and the



remaining six slower species exhibiting either none (five cases) or mostly temporal patterns (one case). On the other hand, we only found a weak support for the expected positive relationship between baseline mortality and rate of ageing in birds. This relationship seems to be difficult to uncover among related species, and our results also indicate a strong difference between aging patterns of birds and ungulate mammals. Lastly, our results suggest that the opposition between low- and high-quality individuals can better describe the among-individual variation in survival than a normal distribution of latent quality. We thus recommend mixture models to be used as an alternative or complement to the commonly used frailty models in the analysis of senescence patterns of life history traits.

Acknowledgements

This is a contribution of the “Comparative Evolutionary Demography” French working group. This research was supported in part by a Quinney postdoctoral fellowship from Utah State University to G.P. We thank the numerous people involved in fieldwork and data management. Particular thanks go to: BBA and SP datasets: IPEV n°109 (coordinator Henri Weimerskirch) supported by the French Polar Institute, Terres Australes et Antarctiques Françaises, and Zone Atelier de Recherches sur l’Environnement Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), D. Besson and K. Delord. BT dataset: Agence Nationale de la Recherche (grants ANR-08-JCJC-0041-01 to A.C and ANR-08-JCJC-0028-01 to O.G) and the OSU OREME. BHG dataset: Agence Nationale de la Recherche (grant ANR-08-JCJC-0028-01 to O.G). RD-CH, RD-3F, CH, and AI data sets: Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Two anonymous reviewers provided insightful comments on a previous draft of this article.

Appendix

Appendix S1 : Model selection in the 14 sub-datasets

H denotes the presence of survival heterogeneity, a_l denotes the linear effect of age, a_c denotes the full age effect (one parameter per age-class), t denotes the effect of year, + and * denotes additive and interacting effects, and a dot denotes that survival is independent from age.



Kudu PKP

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.	.	14	2014.92	2043.26	26.87
2	a_c	.	28	1964.75	2022.08	5.69
3	a_1	.	15	1986.00	2016.39	0
4	H	.	16	2014.92	2048.34	31.95
5	$H+a_c$.	30	1964.75	2026.27	9.88
6	$H+a_1$.	17	1986.00	2020.50	4.11
7	$H+a_1$	a_c	25	1969.33	2020.39	4.00
8	$H+a_1$	a_c+t	34	1954.37	2024.32	7.93
9	$H+a_1$	t	26	1977.65	2030.79	14.40
10	$R+a_1$.	16	1986.00	2018.44	2.05

Blue tit

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.	.	33	1836.89	1902.89	10.70
2	a_c	.	67	1818.92	1952.92	60.73
3	a_1	.	34	1826.93	1894.93	2.73
4	H	.	5	1899.11	1909.11	16.92
5	$H+a_c$.	69	1816.54	1954.54	62.34
6	$H+a_1$.	36	1820.20	1892.20	0
7	$H+a_1$	a_c	37	1820.53	1896.96	4.76
8	$H+a_1$	a_c+t	64	1773.05	1908.41	16.22
9	$H+a_1$	t	60	1777.30	1903.75	11.55
10	$R+a_1$.	35	1826.93	1896.93	4.73

Kudu TSH

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.	.	14	1348.89	1377.79	20.51
2	a_c	.	28	1308.56	1366.59	9.31
3	a_1	.	15	1326.69	1357.28	0
4	H	.	14	1352.9	1381.42	24.14
5	$H+a_c$.	30	1299.97	1362.3	5.02
6	$H+a_1$.	17	1326.69	1361.45	4.17
7	$H+a_1$	a_c	25	1319.10	1370.72	13.44
8	$H+a_1$	a_c+t	34	1307.62	1378.61	21.33
9	$H+a_1$	t	26	1309.70	1363.46	6.18
10	$R+a_1$.	16	1326.69	1359.36	2.08

Black-headed gull

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.	.	36	7799.44	7871.44	0
2	a_c	.	63	7785.36	7911.36	39.92
3	a_1	.	44	7795.47	7883.47	12.03
4	H	.	45	7790.32	7880.32	8.88
5	$H+a_c$.	67	7764.40	7898.40	26.96
6	$H+a_1$.	47	7781.31	7875.31	3.87
7	$H+a_1$	a_c	83	7753.60	7926.09	54.65
8	$H+a_1$	a_c+t	132	7656.30	7937.01	65.57
9	$H+a_1$	t	93	7744.08	7938.25	66.81
10	$R+a_1$.	42	7797.90	7881.90	10.46

Roe deer Chizé

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.	.	58	4255.59	4375.64	103.87
2	a_c	.	89	4123.18	4310.83	39.07
3	a_1	.	61	4149.26	4275.74	3.98
4	H	.	60	4255.59	4379.93	108.16
5	$H+a_c$.	91	4117.37	4309.48	37.71
6	$H+a_1$.	63	4140.98	4271.77	0
7	$H+a_1$	a_c	65	4149.25	4284.35	12.59
8	$H+a_1$	a_c+t	96	4083.11	4286.38	14.62
9	$H+a_1$	t	95	4085.49	4286.53	14.76
10	$R+a_1$.	62	4149.26	4277.89	6.13

Black-browed albatross

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.	.	30	3710.16	3771.03	1.81
2	a_c	.	66	3673.94	3810.17	40.95
3	a_1	.	31	3706.29	3769.22	0
4	H	.	32	3710.16	3775.15	5.93
5	$H+a_c$.	68	3673.96	3814.45	45.23
6	$H+a_1$.	33	3706.29	3773.34	4.12
7	$H+a_1$	a_c	43	3690.49	3778.27	9.06
8	$H+a_1$	a_c+t	67	3637.68	3776.04	6.82
9	$H+a_1$	t	57	3669.23	3786.38	17.16
10	$R+a_1$.	32	3709.17	3774.16	4.95



Roe deer Trois-Fontaines

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.		60	4513.71	4637.86	195.30
2	a_c		86	4293.41	4480.65	38.08
3	a_l		63	4311.98	4442.56	0
4	H	.	62	4513.71	4642.15	199.58
5	H+ a_c	.	109	4285.66	4517.65	75.09
6	H+ a_l	.	65	4311.98	4446.86	4.30
7	H+ a_l	a_c	66	4311.88	4448.91	6.35
8	H+ a_l	a_c+t	99	4243.56	4453.05	10.48
9	H+ a_l	t	98	4248.84	4456.09	13.53
10	R+ a_l		64	4311.98	4444.71	2.15

Snow petrel

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.		39	1729.15	1810.76	1.01
2	a_c		74	1724.94	1886.30	76.55
3	a_l		40	1725.96	1809.75	0
4	H	.	40	1729.09	1812.88	3.13
5	H+ a_c	.	76	1694.68	1860.80	51.05
6	H+ a_l	.	42	1725.88	1812.87	3.12
7	H+ a_l	a_c	52	1776.01	1886.47	76.72
8	H+ a_l	a_c+t	79	1709.37	1882.68	72.93
9	H+ a_l	t	66	1740.13	1882.68	72.93
10	R+ a_l		41	1725.96	1811.89	2.14

Alpine ibex

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.		24	1125.58	1175.05	31.21
2	a_c		46	1062.74	1160.21	16.36
3	a_l		26	1090.12	1143.85	0
4	H	.	27	1121.68	1177.55	33.70
5	H+ a_c	.	61	1062.74	1194.49	50.64
6	H+ a_l	.	28	1090.12	1148.12	4.28
7	H+ a_l	a_c	40	1067.95	1152.06	8.21
8	H+ a_l	a_c+t	60	1048.46	1177.88	34.03
9	H+ a_l	t	48	1064.52	1166.48	22.64
10	R+ a_l		27	1090.12	1145.99	2.14

Chamois

Model #	Sub-model for survival	Sub-model for π (where applicable)	np	Dev	QAICc	Δ QAICc
1	.		7	2368.99	2382.99	57.16
2	a_c		30	2301.31	2362.81	36.98
3	a_l		10	2315.21	2335.38	9.55
4	H	.	10	2359.84	2380.01	54.18
5	H+ a_c	.	33	2300.29	2368.10	42.27
6	H+ a_l	.	12	2311.91	2336.16	10.33
7	H+ a_l	a_c	19	2308.15	2346.75	20.92
8	H+a_l	a_c+t	36	2251.67	2325.83	0
9	H+a_l	t	29	2268.34	2327.74	1.91
10	R+ a_l		11	2314.33	2336.54	10.71



Difference in the number of parameters depends on the number of age-classes (duration of the study), how variable was age at first entry in the dataset, the existence of transience, the parameterization of detection probability (time-effect, trap-dependence), and the age at the onset of senescence.

Roe deer - Chizé				
Model #	Structure	np	Dev	Δ AICc
1	.	58	4255,59	103,87
2	a _c	89	4123,18	39,07
3	a ₁	61	4149,26	3,98
4	H	60	4255,59	108,16
5	H+a _c	91	4117,37	37,71
6	H+a₁	63	4140,98	0
7	R+a ₁	62	4149,26	6,13

Black-browed albatross				
Model #	Structure	np	Dev	Δ AICc
1	.	30	3710,16	1,81
2	a _c	66	3673,94	40,95
3	a₁	31	3706,29	0
4	H	32	3710,16	5,93
5	H+a _c	68	3673,96	45,23
6	H+a ₁	33	3706,29	4,12
7	R+a ₁	32	3709,17	4,95

Roe deer - Trois-Fontaines				
Model #	Structure	np	Dev	Δ AICc
1	.	60	4513,71	195,30
2	a _c	86	4293,41	38,08
3	a₁	63	4311,98	0
4	H	62	4513,71	199,58
5	H+a _c	109	4285,66	75,09
6	H+a ₁	65	4311,98	4,30
7	R+a ₁	64	4311,98	2,15

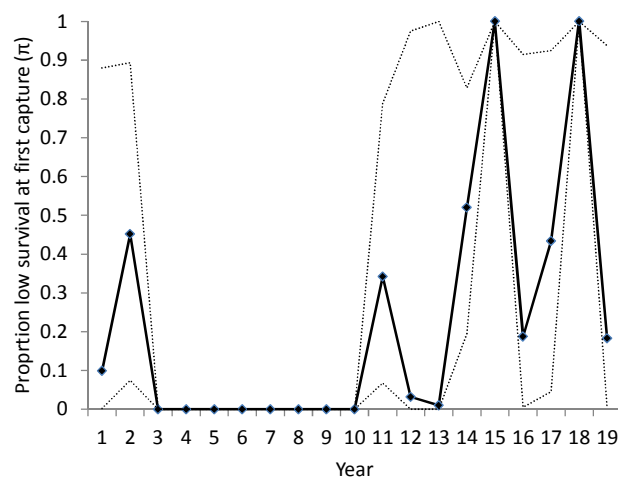
Snow petrel				
Model #	Structure	np	Dev	Δ AICc
1	.	39	1729,15	1,01
2	a _c	74	1724,94	76,55
3	a₁	40	1725,96	0
4	H	40	1729,09	3,13
5	H+a _c	76	1694,68	51,05
6	H+a ₁	42	1725,88	3,12
7	R+a ₁	41	1725,96	2,14

Alpine ibex				
Model #	Structure	np	Dev	Δ AICc
1	.	24	1125,58	31,21
2	a _c	46	1062,74	16,36
3	a₁	26	1090,12	0
4	H	27	1121,68	33,70
5	H+a _c	61	1062,74	50,64
6	H+a ₁	28	1090,12	4,28
7	R+a ₁	27	1090,12	2,14

Chamois				
Model #	Structure	np	Dev	Δ AICc
1	.	7	2368,99	47,61
2	a _c	30	2301,31	27,43
3	a₁	10	2315,21	0
4	H	10	2359,84	44,63
5	H+a _c	33	2300,29	32,72
6	H+a₁	12	2311,91	0,78
7	R+a₁	11	2314,33	1,16

Proportion low survival at first capture in chamois, as a function of year of first capture (for individuals aged 3 at first capture)

In the particular case of the BHG dataset we also incorporated individual heterogeneity in detection and emigration probability because heterogeneity in these parameters had been shown to prevent the detection of senescence.





3. Effets de l'âge chez une espèce biennale

3.1. Effets de l'état reproducteur de l'année précédente

ARTICLE III

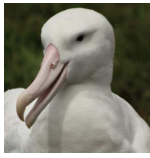
State-dependent variations of life-history traits while ageing in Wandering albatrosses

Pardo D., Barbraud C., and Weimerskirch H.

En révision majeure pour *Journal of Animal Ecology*

Summary

1. Allocation decisions between reproduction and survival depend on an organism's condition which can change with age especially when there is senescence. Two opposite changes in life-history strategies while ageing are predicted in the presence of senescence: either an increase in breeding performance in late age associated to terminal investment or a decrease in breeding frequency in late age due to life-history trade-offs between current breeding and future survival.
2. Age variation in several life-history traits has been detected in a number of species. It is also established that the demographic performances of individuals in a given year is a function of their reproductive state in the previous year (McElligott *et al.* 2002; Schaub & von Hirschheydt 2009). Few studies have however examined state-dependent variation in life-history traits with ageing.
3. Using a long-term dataset of marked individuals we investigated state-dependent variations in life-history traits with ageing in the wandering albatrosses (*Diomedea exulans*), a long lived species with quasi-biennial breeding habits, through age-dependent multi-state models incorporating five demographic traits: adult survival,



probability of returning to the breeding colony, probability of breeding, hatching and fledging success.

4. We found that wandering albatrosses presented substantial survival senescence. Concerning the reproductive performance, whereas in strict biennial breeders few age effects were found, birds that attempted to breed two successive years exhibited a strong senescence on hatching probabilities and a moderate senescence on fledging probability. Importantly, annual breeders presented a large increase in breeding probability with age possibly to compensate for reproductive senescence.
5. This work is one of the first demonstrations of changes in life-history strategies with age associated to breeding investment the previous year. More generally, these results revealed important mechanisms that increase our knowledge of the evolutionary ecology of senescence and highlight the benefits of multi-trait approaches.

Introduction

There is considerable diversity in the patterns of reproductive behaviour shown by different species (Stearns 1992). According to the principle of resource allocation (Levins 1968), organisms have to allocate limited energy between two main functions: reproductive and somatic functions. The latter includes growth, maintenance and energy storage and is inherently linked to survival. In long-lived iteroparous species, individuals are expected to favour their own survival before reproduction since they will have many other occasions to breed (Bell 1980; Reznick 1992). However allocation decisions might change with an organism's age. Indeed as the residual reproductive value decreases while ageing, the investment in reproduction is expected to increase (Pianka & Parker 1975). This prediction might not always be verified as demonstrated by McNamara & Houston (1996) because all individuals of the same age are not necessarily equivalent due to variations in physiological state and environmental conditions that determine their fitness (VanNoordwijk & DeJong 1986). An organism's fitness can be dependent on its size, quality or condition associated for instance to body reserves, parasite load, foraging skills, immunological state or territory quality (McNamara & Houston 1996). Therefore the demographic performances of individuals in a given year may be of function of their current or previous reproductive state (Cam *et al.* 1998; McElligott *et al.* 2002; Schaub & von Hirschheydt 2009).



Senescence is defined as an inevitable and irreversible accumulation of damage with age that leads to a loss of function and eventual death (Monaghan *et al.* 2008). Three theories have been proposed to explain the ultimate causes of the appearance of senescence in wild populations: the mutation accumulation theory (Haldane 1941), the antagonistic pleiotropy theory (Williams 1957) and the disposable soma theory (Kirkwood & Holliday 1979). Although detecting senescence in the wild long appeared as a challenge due to the necessity of having long-term longitudinal data and because natural selection was believed to eliminate senescent individuals because of their decreased selective value (Monaghan *et al.* 2008), the existence of senescence in the wild has been demonstrated in a number of organisms (e.g. Jones *et al.* 2008) and two opposite changes in life-history strategies while ageing have been described in the literature in the presence of senescence:

- (i) Old individuals might try to enhance their last forces to some last reproduction events if their condition becomes critical, that is the terminal investment theory (McNamara *et al.* 2009). (McNamara *et al.* 2009; Weladji *et al.* 2010), and a marsupial (Isaac & Johnson 2005; Weladji *et al.* 2010), and in manipulative studies that experimentally increased internal damage in seabirds (Velando *et al.* 2006) and insects (Morrow *et al.* 2003).
- (ii) Old individuals might instead reduce inherently their investment in reproduction by diminishing clutch size (Nisbet & Dann 2009) or reducing their breeding frequency (Catry *et al.* 1998; McElligott *et al.* 2002) which might help maintaining survival as predicted by the life-history theory (Stearns 1992).

However, despite that age variation in several life-history traits, including senescence, has consistently been detected in a number of species (Jones *et al.* 2008) and that it has been well established that several life-history traits are state-dependent (McNamara & Houston 1996), few studies have examined state-dependent variation in life-history traits with ageing. As a consequence little is known about how age-dependent variations in demographic traits are influenced by breeding states.



Wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) represent good models to investigate this question in wild populations due to their extreme life-history traits, such as low annual reproductive rate, late age at maturity, and long life expectancy when processes take place. They lay a single egg clutch per breeding event facilitating the assessment of the costs associated to reproduction. Additionally, they have quasi-biennial breeding habits due to the length of their breeding cycle (≈ 1 year), most pairs that successfully raise a chick up to fledging breed every second year (Barbraud & Weimerskirch 2012). Nevertheless some ($\approx 6\%$) of these successful pairs attempt to breed two years in a row, as do most individuals that fail in their breeding attempt early in the season. These heterogeneities in breeding frequency between individuals according to their previous breeding state can reflect body condition before entering a new breeding event. Indeed, body condition has been shown to be a critical parameter for breeding decision in this species (Weimerskirch 1992), in seabirds in general (Weimerskirch 1999) and in several other taxa (Naulleau & Bonnet 1996). In addition, previous studies on this species have demonstrated reproductive (Weimerskirch *et al.* 2005), survival (Weimerskirch 1992), hormonal (Angelier *et al.* 2006) and foraging senescence (Lecomte *et al.* 2010). However these studies did not explicitly consider the particular breeding tactic of wandering albatrosses.

Therefore our aim here was to model age-dependent variations of five life-history traits (adult survival, probability of returning to the breeding colony, probability of breeding, probability of hatching an egg and probability of fledging a chick) as a function of the previous breeding state. First, we expect lower probabilities of survival, return, breeding, hatching and fledging for individuals breeding every year compared to individuals breeding every second year due to a higher investment in reproduction and potentially associated costs (Barbraud & Weimerskirch 2012). Second, we predict that birds following a strict biennial breeding tactic (i.e. those that take a sabbatical the year after a successful breeding attempt) have a later onset of senescence and/or a lower rate of senescence than birds attempting to breed every year due to a superior deterioration of their condition (McNamara *et al.* 2009). Finally, given the identified foraging senescence in this species (Lecomte *et al.* 2010; Angelier *et al.* 2007a), we predict a decrease in reproductive performance at late ages.



Material and methods

Study species and methodology

The study was conducted at Ile de la Possession, Crozet Islands (46°S; 52°E), Southern Indian Ocean. Although the minimal age at first reproduction is five years, on average individuals first breed at 9–10 years old (Weimerskirch *et al.* 1997a). Birds return to their breeding grounds in November and December and females lay a single egg in late December – early January. Both parents incubate alternatively until hatching in March. Chicks are reared for \approx 280 days and most young are fledged in November, when parents progressively reduce chick attendance (Weimerskirch & Lys 2000). There is no post-fledging care.

Monitoring started in 1960, but all chicks were systematically ringed since 1966. From mid-November to mid-December pre-breeding adults are controlled over the whole island. From mid-January (just after egg laying) to mid-February at least 3 visits are done every 10 days at each nest to determine the identity, sex and breeding status (egg laid/egg hatched) of each individual. In mid-April, June and August all nests are checked to control the survival of chicks. During all visits to the nests non-breeding individuals are searched for and noted. From mid-September to mid-October all chicks about to fledge are ringed with a stainless steel-band.

Model building

As described in Hunter & Caswell (2009), the demography of seabird species with biennial reproduction is best modelled using a four-state model with two observable states corresponding to successful (SB) and failed breeders (FB), and two unobservable states standing for the post-successful (PSB) and post-failed breeders (PFB). As in this study the focus is put on age effects on demographic traits, a Chick state (C) was added in the model. This allowed determining and tracking the age of each individual in the model. In most traits, age-effects were modelled from 10 years old onwards, so to simplify the interpretations we decided to discuss and show all traits starting from this age. Because a substantial number of birds were observed as non-breeders at the colony, an additional observable state for non-breeders that came back to the colony (ONB) was added to the model. This additional information is used to estimate separately return and breeding probabilities and age effects on these parameters.

A multi-state approach was therefore used with five observable states with which all the individual-specific capture histories were coded: ringed as chick (C) = 1, seen breeding but failed at the egg-



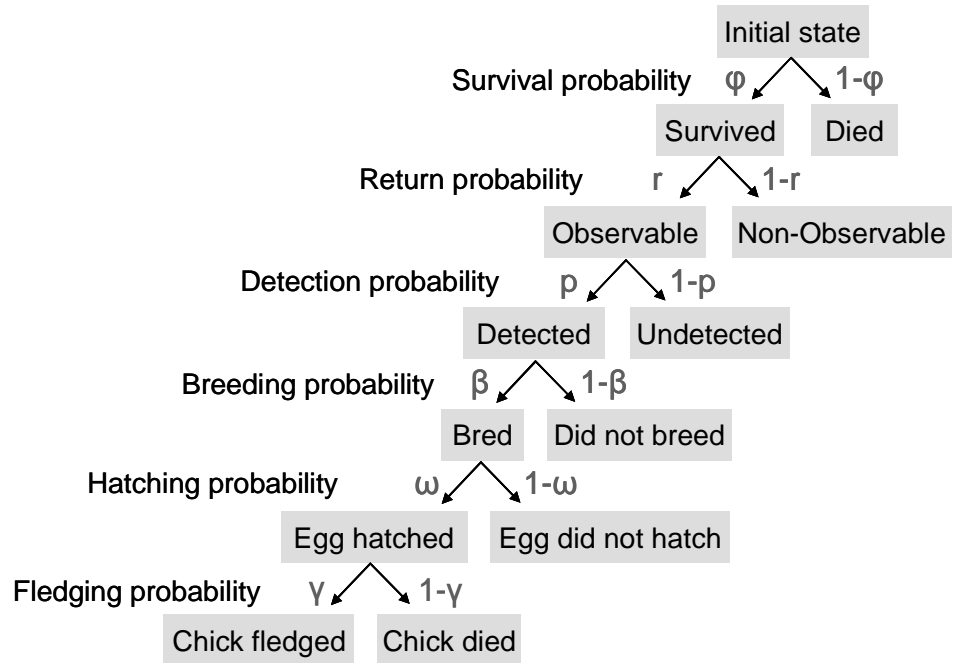
stage (FBE) = 2, seen breeding but failed at the chick-stage (FBC) = 3, successful breeder (SB) = 4, seen at the colony but non-breeder (ONB) = 5. As wandering albatrosses are biennial, when an individual is not seen (coded as 0 in the capture histories) it can be in one of the four following unobservable states: either the bird is alive in the PSB, PFB, PONB (Post-Observable Non-Breeder) states or it is dead. Therefore our model had a total number of nine states (Fig. 1; Appendix A). The three “Post” states were generally grouped together as Unobservable Non-Breeder (UNB) since they are generally difficult to estimate separately, especially when age effects are added (Table 1 for return and breeding probabilities).

Before their first breeding occasion immature individuals were considered to be absent from the colony. In albatrosses first breeders can have much lower demographic parameters than experienced breeders (Nevoux *et al.* 2007), whatever their age of first breeding (between 5 and 15 in wandering albatrosses). They were thus considered separately from experienced breeders, but the results are not presented here for simplicity.

Multi-state models allowed estimating five demographic traits simultaneously while taking into account imperfect detectability of marked individuals at the colony. They were parameterized in terms of the survival probability (ϕ), return probability given survival (r), detection probability given return to the colony (p), breeding probability given return (β), hatching probability given breeding (ω), fledging probability given hatching (γ) (Figure 1; see possible transitions between states in Appendix A; see transition matrices in Appendix B). States were considered to be random variables, and successive states were assumed to obey a Markov chain. Transition probabilities between states were thus modelled with a five step procedure where survival, return, breeding, hatching and fledging are considered as five successive steps in transition matrices. Goodness of fit tests were performed for multi-state models (Pradel *et al.* 2003) using the software U-Care v2.3.2 (Choquet *et al.* 2009). We ran the test on the Jolly-Move (JMV) umbrella model with only observable states (SB, FBE, FBC, ONB), excluding the first marking of fledglings at the nest because this state was never re-observed, and thus contributed no information to the test (Crespin *et al.* 2006a).



Figure. 1: Fate of an individual in year t according to the six traits measured: survival (ϕ), return (r), detection (p), breeding (β), hatching (ω) and fledging (γ) probabilities. $(1-x)$ represents the complementary of the probability of a given trait. To breed successfully an individual needs to fulfil all steps by taking the left path.



Model selection procedure

In models with unobservable states not all parameters are identifiable (Hunter & Caswell 2009). To limit redundancy in survival parameters, models where survival probabilities all varied separately were not considered. We rather decided to start from a constant survival independently of the previous state. However as proven by Hunter and Caswell (2009), parameters can all be estimable when breeding and success probabilities are entirely state dependent. Finally for age (a) and time (t) dependent models, parameters were constrained to be equal at $a/t = 1$, $a/t = 2$ and $a/t = 3$, and $a/t = K-3$, $a/t = 2$ and $a/t = K-1$ (where K is the number of capture occasions; Hunter & Caswell 2009).

Models were run with program E-Surge v1.7.1 (Choquet *et al.* 2008). We were not able to start from the most complex JMV model [$\phi(f^*t)$ $r(f^*t)$ $\beta(f^*t)$ $\omega(f^*t)$ $\gamma(f^*t)$ $p(f^*t)$] where each parameter was a function of state (f) and time (t), with all effects being interactive. This model was too large to run in E-Surge on any computer available to us. The problem arose because the model had 9 states, 45 capture occasions, ≈ 9000 individuals, which resulted in a model with more than 1300 parameters. Therefore we applied a further constraint by setting all parameters constant over time and/or age on this general model. Nevertheless a structure depending on the previous state on the four breeding parameters (r , β , ω and γ) was kept to take into account the biennial breeding tactic of this species (Hunter & Caswell 2009), and on the capture probability since we suspected differences in detection probability between states. The general model was thus [$\phi(\cdot)$ $r(f)$ $\beta(f)$ $\omega(f)$ $\gamma(f)$ $p(f)$]. This model could run in E-Surge. However, other technical difficulties arose linked to the large number and complexity

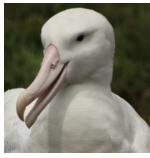


of models due to the consideration of all possible combinations of effects. Therefore, we chose to follow the steps of Grosbois & Tavecchia (2003) to achieve an efficient model selection. This approach permitted to solve the technical problems encountered and to compute a minimum number of alternative models.

Six series of selection sub-procedures were performed, one for each life-history trait. In each sub-procedure three steps were necessary to get to the best model on the given trait (Table 1). First we tested for an additive effect of age or time between states. Interactive effects between states over age or time could not be run at that point because of a lack of computer memory. In the second step we fitted linear and quadratic trends on parameters. Ageing theories predict that life-history traits should start to senesce after the age of primiparity (Hamilton 1966). Therefore, models with linear and quadratic trends were fitted starting at ten years old (the mean and modal age of first breeding). Interactive and additive effects between trends and states were then tested. Thirdly we examined if parameters for previous states could be pooled together to simplify models following a rationale based on the hypothesis of differential costs of reproduction according to the previous breeding state. Several gradients were tested:

1. Breeders at t-1 versus Non-Breeders at t-1
2. Successful Breeders at t-1 versus Failed Breeders at t-1 versus Non-Breeders at t-1
3. Successful Breeders at t-1 versus Failed Breeders at t-1 versus Observable Non-Breeders at t-1 versus Unobservable Non-Breeders at t-1
4. Successful Breeders at t-1 versus Failed Breeders at the Egg stage at t-1 versus Failed Breeders at the Chick stage at t-1 versus Observable Non-Breeders at t-1 versus Unobservable Non-Breeders at t-1

After the six independent selection sub-procedures, a model referred as the composite model was obtained by combining the best model structure obtained on each trait. Model selection was based on the Akaike Information Criterion corrected for low sample sizes (AICc). When $\Delta AICc$ was less than 2 between two models the parsimony principle was applied and the model with the least number of parameters was selected. As the selection sub-procedures often led to local minima in the maximum likelihood estimation procedure, all models were ran with 7 random sets of initial values.



Results

Goodness of fit tests ($\chi^2 = 570.936$; d.f. = 576; $p = 0.552$ for females and $\chi^2 = 646.339$; d.f. = 698; $p = 0.919$ for males) indicated that the general JMV model fitted the data correctly. For all traits, state dependent parameters were best modelled with an additive effect of age than with an additive effect of time (Table 1). The composite model presented no rank deficiency. Detection probability increased with age and was very high individuals observed as breeders compared to non-breeders observed at the colony (Appendix C).

Table 1: Modelling the effects of age and previous breeding state on demographic traits of Wandering albatrosses at Crozet Islands from 1966 to 2010. Starting from the general model, model selection was done in three steps. In each step, the best model structure retained was used for the next step. "From" means that the trait varied according to all previous states (FBE = failed breeders on egg, FBC = failed breeders on chick, FB = failed breeders on egg or chick, SB = successful breeders, B = breeders, ONB = observable non-breeders, UNB = unobservable non-breeders). "+ and x" mean that the effect of previous state or sex was additive (same slope) or in interaction (different slopes), respectively. "-" means that the model could not be run due to memory limitations or that it was not necessary to run it. For survival the general model was set independent to the previous state. For more details see Material & Methods. Underlined are the best age-structure retained for each trait, and in bold are the best age and state-structures that were kept in the composite model (number of parameters = 136).

Model type	Survival	Return	Breeding	Hatching	Fledging	Detection
General	62455.62					
Age or Time?						
From Age (+)	61728.76	61503.17	61079.57	62288.51	62261.53	<u>60922.93</u>
From Age (x)	-	-	-	-	-	-
From Time (+)	61603.24	62658.23	63057.56	62379.15	62652.65	61947.04
From Time (x)	-	-	-	-	-	-
Age-effect						
Linear (+)	61902.60	62046.43	61056.15	62270.57	62223.58	62742.24
Quadratic (+)	61933.32	61779.58	61062.53	62266.44	62494.19	62167.50
Linear (x)	61718.32	61635.68	<u>60978.70</u>	62266.26	62565.37	61070.68
Quadratic (x)	61715.71	61627.85	60982.38	62289.77	62482.91	60962.45
Age-dep. 10 Linear (+)	61735.55	61492.71	61073.61	62263.12	62263.50	61244.44
Age-dep. 10 Quadratic (+)	61890.91	<u>61486.51</u>	61038.40	62263.92	<u>61959.73</u>	61114.67
Age-dep. 10 Linear (x)	<u>61618.00</u>	64528.55	61006.03	<u>62260.28</u>	62269.73	62995.01
Age-dep. 10 Quadratic (x)	61629.17	62357.31	60999.39	62267.21	62261.92	61975.43
State-effect						
Constant	61764.49	63884.39	61741.33	62434.77	62318.21	62163.09
Breeding vs Non-breeding	61893.63	63006.48	61720.60	62284.27	61966.39	60922.66
Gradient 2	61682.87	61735.56	61717.42	62266.29	61951.03	60921.07
Gradient 3	61713.83	61734.18	61005.22	-	-	-
Gradient 4	61616.19	61524.79	60984.28	-	-	-
Composite	60605.32					



Survival probability

Survival stabilized in middle-aged individuals at 0.952 ± 0.002 until age 25 when it started to decrease down to 0.790 ± 0.050 when birds were age at least 42 (Fig. 2).

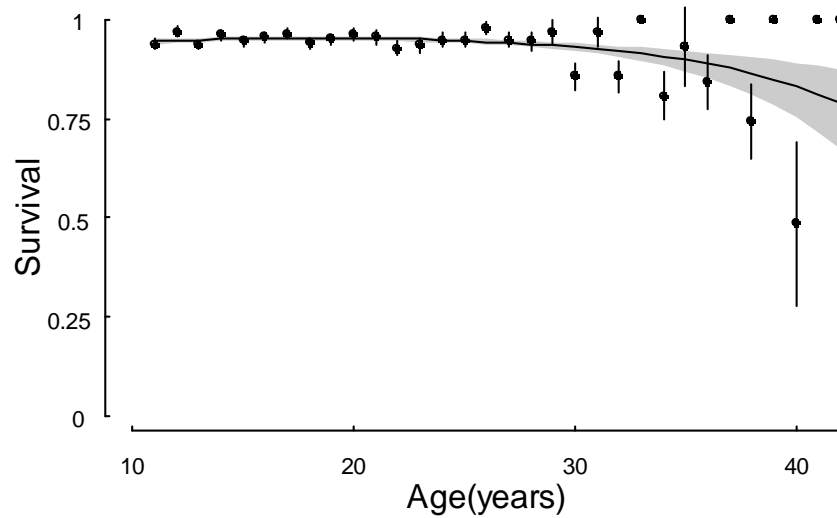


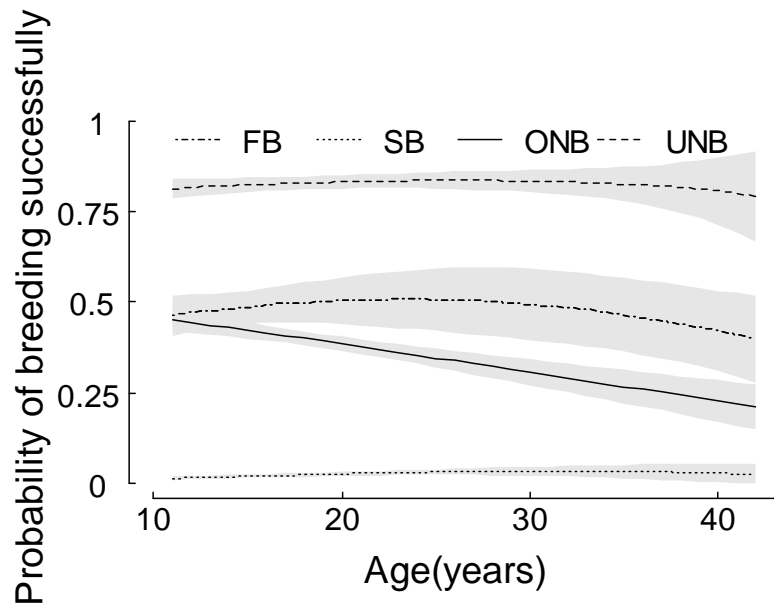
Fig. 2. Age-dependent variations in survival probability. Into breeders at $t-1$, are represented birds that failed (black line, dark grey 95% CI) and birds that succeeded (grey line, light grey 95% CI). Into non-breeders at $t-1$, are represented birds that did not attend the colony (black line, dark grey 95% CI) and birds that came back to the colony (grey line, light grey 95% CI). Dots represent the data obtained with a full age-dependent model (\pm SE). More details on the model selection procedure can be found in Table 1. Ages from 41 to 43 were pooled together to avoid rank deficiency. For simplicity, only ages >10 are represented.

Global patterns in reproductive traits

The probability of breeding successfully, calculated as the product of return, breeding, hatching and fledging probabilities, is shown in Figure 3. This probability is an integrative measure of all the reproductive traits estimated with the multi-state approach. This trait often represents the patterns that are observed at the population level when more detailed information is not available at the individual level. It varied consistently according to the previous breeding state with birds that were in sabbatical the year before having the highest probability of being successful 0.826 ± 0.020 and those that were successful breeders having the lowest probability of being successful 0.027 ± 0.006 . Failed breeders and observable non-breeders had intermediate probabilities of breeding successfully the following year. An age-effect was detected on this integrative reproductive trait with a decrease at old ages with different slopes depending on the previous state (Fig. 3). To understand the contribution of each reproductive trait to this age-related pattern in the probability of breeding successfully we investigated the detailed patterns for each reproductive trait.



Figure. 3: Global patterns: age-dependent variations in the synthetic reproductive trait probability of breeding successfully (product of return, breeding, hatching and fledging probabilities) according to four breeding states the previous year. The dotted line stands for successful breeders, dotted-dashed line for failed breeders, solid line for observable-non-breeders and dashed line for unobservable non-breeders.



Detailed patterns in reproductive traits

Return probability was ≈ 1 in birds that did not breed the year before whatever their age. In breeders, it was much higher for individuals that failed the year before than for the ones that succeeded respectively 0.931 ± 0.019 and 0.344 ± 0.033 at age 11. Furthermore, in both failed and successful breeders at t-1, return probability decreased with age down to 0.887 ± 0.049 and 0.236 ± 0.086 respectively at age 42 (Fig. 4).

The patterns in breeding probability were more contrasted. Breeding probability of birds that were in sabbatical the year before was ≈ 1 whatever their age. However breeding probability of birds that attended the colony without breeding the year before was 0.548 ± 0.016 and decreased strongly with age down to 0.314 ± 0.033 . In breeders, as expected breeding probability was higher in birds that failed in their breeding attempt the previous year than in birds that succeeded. Surprisingly, breeding probabilities of breeders at t-1 increased with age, particularly in successful breeders the previous year from 0.071 ± 0.008 at 11 to 0.491 ± 0.062 at the oldest (Fig. 4).

Except for unobservable non-breeders, hatching probability decreased with age whatever the previous state of the birds. At 11 years old it was 0.850 ± 0.016 for both observed non-breeders and failed breeders the previous year, whereas it was of 0.670 ± 0.051 for successful breeders in the previous year. For the oldest individuals, the effect of the previous breeding state became more important with a hatching success probability of 0.744 ± 0.059 , 0.576 ± 0.074 and 0.266 ± 0.089 in



observable non-breeders, failed breeders and successful breeders the previous year, respectively (Fig. 4).

Finally, fledging success probability was similar between individuals that did not breed or failed the previous year (0.961 ± 0.004 and 0.959 ± 0.006 at age 25, respectively), and slightly lower for successful breeders (0.911 ± 0.021 at age 25). Fledging success decreased slightly with age starting at 30 years old whatever the previous breeding state (Fig. 4).

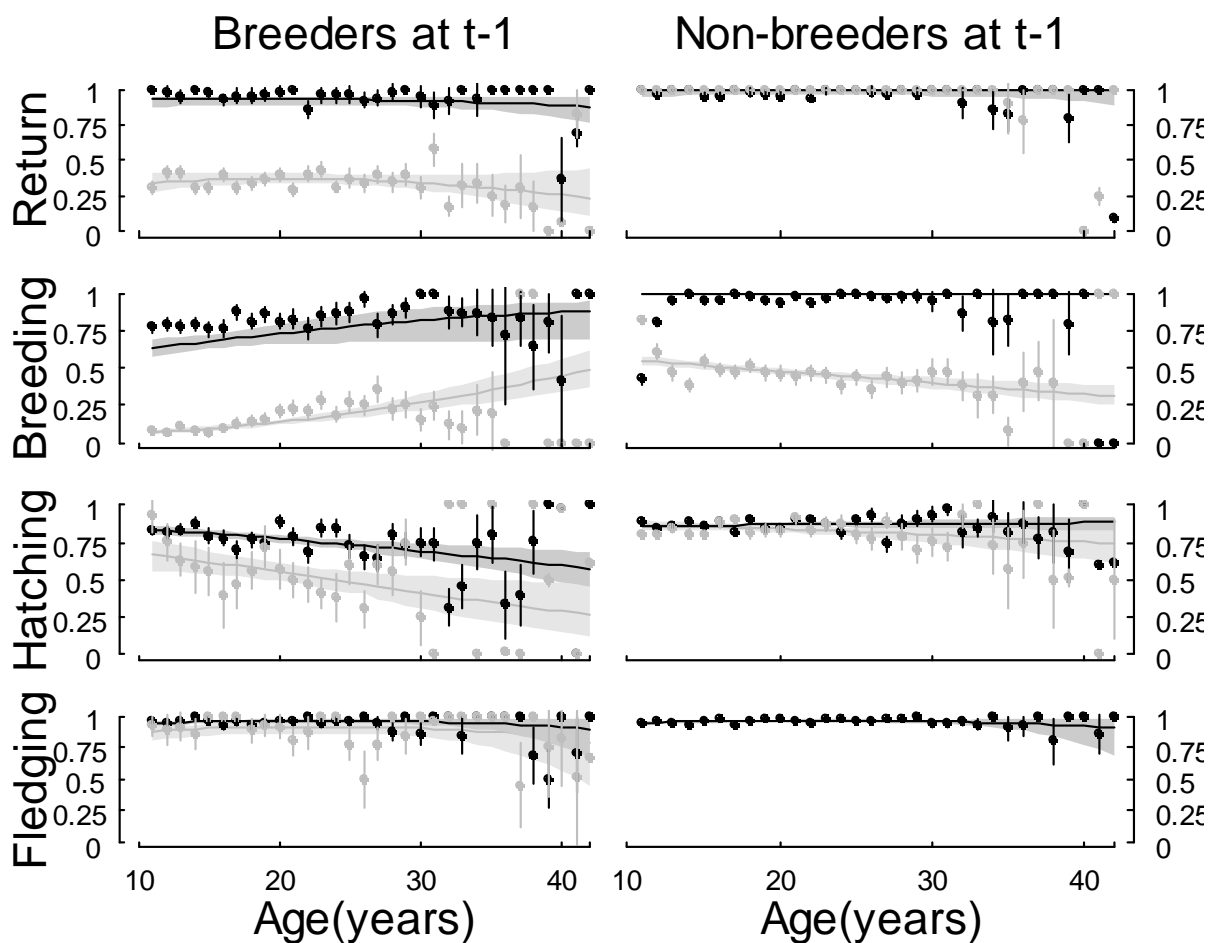
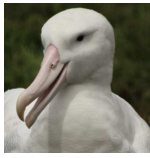


Figure. 4: Detailed patterns: age-dependent variations in return, breeding, hatching and fledging probabilities. Into breeders at t-1, are represented birds that failed (black line, dark grey 95% CI) and birds that succeeded (grey line, light grey 95% CI). Into non-breeders at t-1, are represented birds that did not attend the colony (black line, dark grey 95% CI) and birds that came back to the colony (grey line, light grey 95% CI). Dots represent the data obtained with a full age-dependent model (\pm SE). More details on the best model selected on each trait can be found in Table 1. Ages from 41 to 43 were pooled together to avoid rank deficiency. For simplicity, only ages >10 are represented.



Discussion

Based on a multi-state and multi-trait approach, this study allowed disentangling the complex linkages between breeding state and ageing. We showed that the influence of age on several demographic traits varied according to the previous breeding state. At the population level, following a strict biennial breeding frequency led to very small age effects on both global and detailed measures of reproductive traits. On the contrary, reproductive senescence was more marked in birds attempting to breed annually. Interestingly and contrary to our expectation, the probability of engaging in a reproductive attempt the year following a successful breeding increased strongly with age. There was a considerable actuarial senescence.

State-dependent demographic performance

Among Procellariiforms there is a continuum of breeding frequencies, ranging from strictly biennial to typical annual species (Jouventin & Weimerskirch 1988; Jouventin & Dobson 2002; Chastel 1995). Independently of age effects, we detected the expected patterns in demographic traits for a biennial species: return probabilities and breeding performances of individuals not attempting to breed the previous year were higher than for those attempting to breed annually. Return and breeding probabilities were function of their breeding state in the previous year, with, in order of importance, lower performances for individuals that successfully fledged a chick, failed at the chick stage, and failed at the egg stage. Biennial breeding is unusual among animal species and is generally observed in long-lived species with a particularly long lasting breeding season. In a study of 12 albatross species, breeding frequency was shown to be positively linked to body size due to a longest and more complex development of chicks, the need for a longer period necessary for moulting and recovery of body condition, and distance to the feeding zone since longer travels might lead to slower chick growth and thus life cycle (Jouventin & Dobson 2002; Edwards 2008). Nevertheless, as already demonstrated by Barbraud & Weimerskirch (2012), we found that a non-negligible proportion of birds attempted to breed annually, even after a successful breeding attempt. Such individuals thus have only a few weeks between the end of the previous breeding cycle and the coming one, especially males that continue provisioning the chick after it fledges, whereas females probably stop breeding earlier (Weimerskirch & Lys 2000). This short period is not sufficient for moulting, especially since the duration of the interbreeding season affects directly the extent of moult in wandering albatrosses (Weimerskirch 1991). Moulting is energetically costly and essential as it guarantees good flight capacities, but a reciprocal negative trade-off exists with breeding success (Weimerskirch 1991;



Rohwer *et al.* 2011). Therefore during the short interbreeding period, birds breeding after the successful production of a chick firstly have a limited time to rebuild a good body condition, although birds fledging a chick are able to improve their condition during the last months of the fledging period (Weimerskirch & Lys 2000). Secondly they probably delay moult to the next year or moult only partially and thus potentially suffer from bad feather quality for foraging and chick provisioning in the next breeding season.

Annual versus biennial breeding tactic

Given the higher breeding performances in birds that took a sabbatical year compared to those that attempted to breed during two consecutive years (successful breeders in particular), one can wonder why individuals with such high costs and short period of recovery between two breeding events attempt to breed annually. Breeding data of the 838 individuals that attempted to breed at least once after a successful breeding attempt indicated that in average 20 % (± 11.6 %) of their entire recorded breeding attempts were annual. Using a simple calculation, the number of offspring produced over a 30 years period (corresponding to the average reproductive lifetime of wandering albatrosses) by an individual following a strictly biennial strategy can be estimated on average at 12.39 ± 0.30 ($0.826 \times 30/2$), compared to 10.07 ± 0.24 ($0.027 \times 6 + 0.826 \times 24/2$) for an individual following a quasi-biennial strategy with 20 % of its breeding attempts being annual. Thus the quasi-biennial strategy produces significantly less (19 %) chicks over a lifetime ($z = -3.05$; $p < 0.005$). This is coherent with the small proportion of individuals attempting to breed following a successful breeding event. Moreover although an increase in breeding frequency might later impact future reproduction and survival given the existing trade-offs with current reproduction, it might appear as a good strategy to adopt in late life, especially if body condition is depleted by the accumulation of internal damage linked to senescence (McNamara *et al.* 2009). Indeed the mean age of successful breeders breeding during consecutive years 20.34 ± 0.38 (261 observations) was higher than the mean age of successful breeders after one or more sabbatical years 17.92 ± 0.07 (6885 observations). Additionally, the proportion of birds managing to breed successfully two years in a row was twice higher in birds that changed partner than in birds that bred again with their usual partner. This suggests that among annual breeders the breeding success could be increased if one individual of the pair did not breed annually the year before.



Effects of aging

Overall, there were only relatively small effects of age on the demographic performance of birds that skipped one or more years before their breeding attempt. This suggests this is quite a stable life-history strategy. However, for those that attempted to breed annually strong age effects were detected. Senescence was detected in most traits, except breeding probabilities which increased with age. The chances of returning to the colony and breeding was on average $\approx 2\%$ at the mean age of first breeding for birds that fledged their chick the previous year and reached $\approx 12\%$ in old birds. Such an increase in breeding frequency in late age was detected in several long-lived species: blue-footed booby (*Sula nebouxii*; (Velando *et al.* 2006), red deer (*Cervus elaphus*; (Clutton-Brock 1984), moose (McElligott *et al.* 2002) and reindeer (*Rangifer tarandus*; (Weladji *et al.* 2010). In ungulates, females seemed to increase calf body condition to compensate reproductive senescence on other traits such as litter size and parental care. In our case the increase in breeding frequency could represent such compensation to the highlighted senescence on hatching and fledging success. Indeed for birds breeding again after a previous successful breeding attempt, the global probability of breeding successfully did not vary much with age. Angelier *et al.* (2007) demonstrated a decreased corticosterone levels in old wandering albatrosses and linked it to a potential decreased parental expenditure. They did not consider the previous breeding state but their results go along with ours. The decision of breeding in general depends on body condition (Weimerskirch 1992), and it might be reasonable to assume that the decision to breed following a successful breeding attempt depends also on body condition. Body condition apart from age can be associated to environmental covariates as proxies of prey availability as demonstrated in blue petrels (*Halobaena caerulea*; (Chastel *et al.* 1995) and red-footed boobies (*Sula sula*; (Cubaynes *et al.* 2011), or hormonal levels as in female Galápagos marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*; (Vitousek *et al.* 2010) and snow petrels (*Pagodroma nivea*; (Goutte *et al.* 2011).

Compared to the drop of almost 0.40 in the probability of hatching associated to senescence in birds that were successful breeders the previous year, fledging probabilities only decreased by 0.15. This lower senescence rate of fledging probability may reflect the possibility of parents to modulate their effort during the fledging period by producing more female chick at late ages, which are less energetically costly to raise than male chicks, due to their differences in size and growth (Weimerskirch *et al.* 2005).



Conclusion

Comparing global patterns in reproductive traits with detailed patterns across more than 40 years permitted to make assumptions on the potential modification of life-history trade-offs while ageing. This study allowed identifying both actuarial and reproductive senescence and results highlighted heterogeneity in individual breeding tactics that became particularly apparent when age was taken into account. Birds that attempted to breed successively to a previous breeding attempt exhibited much stronger senescence on breeding success and even survival (in particular the ones that succeeded the previous year). A surprising increase in breeding frequency was detected and may represent a form of terminal investment to possibly compensate for low breeding success at the oldest ages. Birds that kept the biennial breeding tactic at old ages presented almost no change in breeding probability and success. More generally, these results revealed important mechanisms that increase our knowledge of the evolutionary ecology of senescence and highlight the benefits of multi-trait approaches.

Acknowledgments

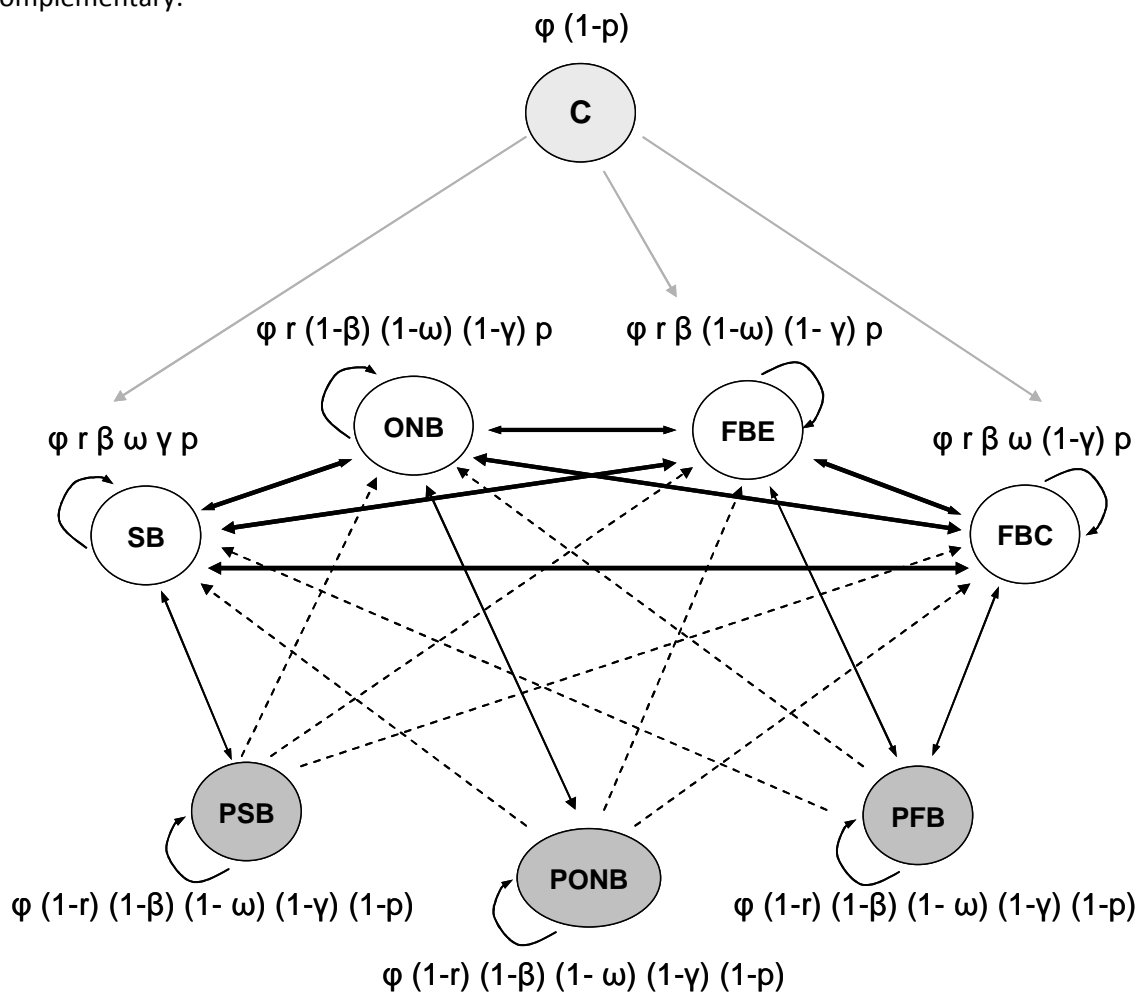
The work carried out at Ile de la Possession was supported by the Institut Paul Emile Victor (IPEV program n°109), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), and has been approved by the ethic committee of IPEV and by the Comité de l'Environnement Polaire. We are very grateful to all the field workers involved in the monitoring program over the past 50 years on the Wandering albatrosses at Ile de la Possession. We thank Dominique Besson and Karine Delord for the data management. We thank Christophe Bonenfant and Jean-Michel Gaillard for constructive discussions, Christophe Guinet for giving access to fast computers, and Roger Pradel for help in designing the transition matrices.



Appendix

Appendix A: Life cycle graph representing transitions between the nine states.

The chick stage (C) including immaturity is represented in light grey. Chicks can only pass into breeding states at the minimum age of 5. Observable states are represented in white. They include the three breeding states: Successful Breeder (SB), Failed Breeder on Egg (FBE) and Failed Breeder on Chick (FBC) and the Observable Non-Breeding state (ONB). The transitions between observable states are represented by bold double arrows. The transitions between an observable state and its corresponding unobservable state are represented with solid double arrows. The three unobservable states are represented in dark grey with Post-Successful Breeders (PSB), Post-Observable Non-Breeders (PONB) and Post-Failed Breeders (PFB). The transitions from unobservable states to observable states are represented in dashed arrows. The formulas on top of each state correspond to the probabilities of being in each state at time t , where ϕ , r , β , ω , γ , ρ represent respectively the survival, return, breeding, hatching, fledging and detection probabilities and $(1-x)$ is the complementary.





Appendix B: Transition matrices from GEPAT in E SURGE.

At the Initial state, all individuals are in the Chick stage since only birds ringed as chicks were considered. Then five transitions are considered from breeding states at time t (rows of the matrices) to breeding states at time t+1 (columns of the matrices): survival (s), return (r), breeding (β), hatching (ω) and fledging (γ). Detection probabilities of Chicks were fixed to 1. F = Failed, S=Successful, B=Breeder, E=Egg, C=Chick, O=Observable, U=Unobservable, N/n=Non, P=Post, †=dead. “_” represents the absence of possible transition and “*” is the complementary.

Initial state (1;8)

C	FBE	FBC	SB	ONB	PFB	PSB	PONB
*	-	-	-	-	-	-	-

Survival (9;9)

t / t+1	C	FBE	FBC	SB	ONB	PFB	PSB	PONB	†
C	s	-	-	-	-	-	-	-	*
FBE	-	s	-	-	-	-	-	-	*
FBC	-	-	s	-	-	-	-	-	*
SB	-	-	-	s	-	-	-	-	*
ONB	-	-	-	-	s	-	-	-	*
PFB	-	-	-	-	-	s	-	-	*
PSB	-	-	-	-	-	-	s	-	*
PONB	-	-	-	-	-	-	-	s	*
†	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Return (9;16)	t / t+1	C	FBE	FBC	SB	ONB	PFB	PSB	PONB	†
C	*	-	-	-	-	-	-	-	-	*
FBE	-	*	-	-	-	-	-	-	-	*
FBC	-	-	*	-	-	-	-	-	-	*
SB	-	-	-	*	-	-	-	-	-	*
ONB	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*
PFB	-	-	-	-	-	*	-	-	-	*
PSB	-	-	-	-	-	-	*	-	-	*
PONB	-	-	-	-	-	-	-	*	-	*
†	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*



Breeding (16;11)

t / t+1	1B	C	β_{FB}	PFB	β_{SB}	PSB	β_{ONB}	$\eta\beta_{ONB}$	PONB	β_{UNB}	†
C	β	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
r_FBE	-	-	β	-	-	-	-	*	-	-	-
nr_FBE	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
r_FBC	-	-	β	-	-	-	-	*	-	-	-
nr_FBC	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
r_SB	-	-	-	-	β	-	-	*	-	-	-
nr_SB	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
r_ONB	-	-	-	-	-	-	β	*	-	-	-
nr_ONB	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
r_PFB	-	-	-	*	-	-	-	-	-	β	-
nr_PFB	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
r_PSB	-	-	-	-	-	*	-	-	-	β	-
nr_PSB	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
r_PONB	-	-	-	-	-	-	-	-	*	β	-
nr_PONB	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
†	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Hatching (11;12)

t / t+1	1B $_{\omega}$	FBE	C	$\beta_{FB_{\omega}}$	PFB	$\beta_{SB_{\omega}}$	PSB	$\beta_{ONB_{\omega}}$	$\eta\beta_{ONB}$	PONB	$\beta_{UNB_{\omega}}$	†
1B	ω	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
β_{FB}	-	*	-	ω	-	-	-	-	-	-	-	-
PFB	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
β_{SB}	-	*	-	-	-	ω	-	-	-	-	-	-
PSB	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
β_{ONB}	-	*	-	-	-	-	-	ω	-	-	-	-
$\eta\beta_{ONB}$	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
PONB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
β_{UNB}	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	ω	-
†	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Fledging (12;9)

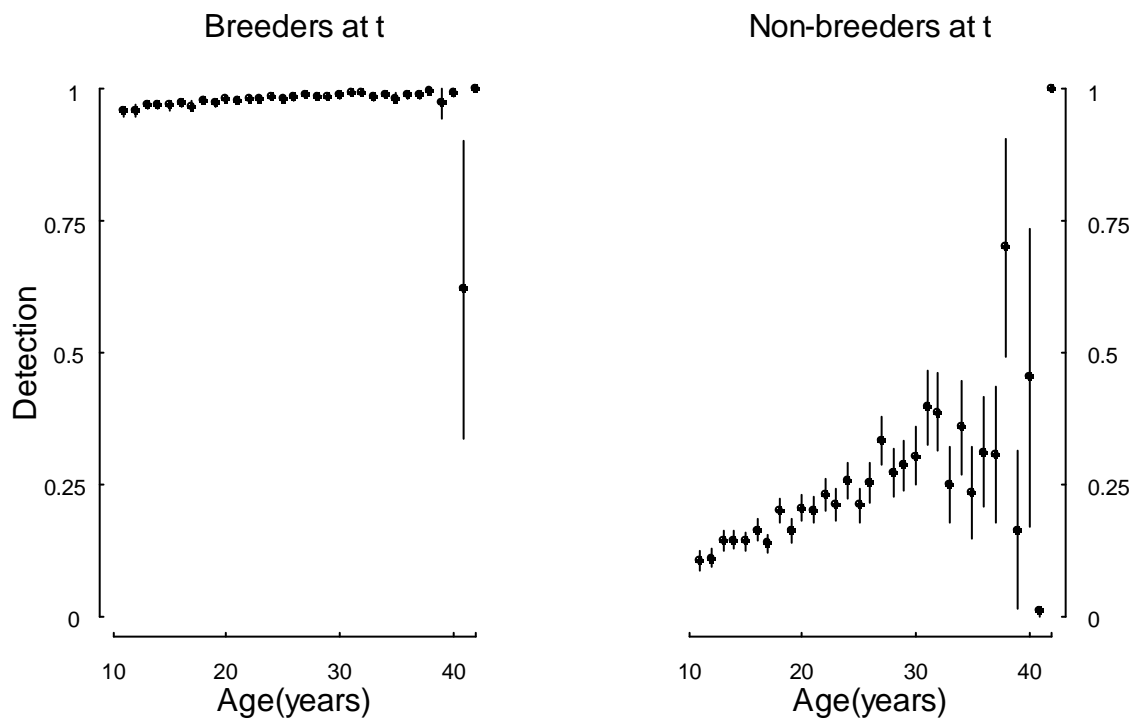
t / t+1	C	FBE	FBC	SB	ONB	PFB	PSB	PONB	†
1B $_{\omega}$	-	-	*	γ	-	-	-	-	-
FBE	-	*	-	-	-	-	-	-	-
C	*	-	-	-	-	-	-	-	-
$\beta_{FB_{\omega}}$	-	-	*	γ	-	-	-	-	-
PFB	-	-	-	-	-	*	-	-	-
$\beta_{SB_{\omega}}$	-	-	*	γ	-	-	-	-	-
PSB	-	-	-	-	-	-	*	-	-
$\beta_{ONB_{\omega}}$	-	-	*	γ	-	-	-	-	-
$\eta\beta_{ONB}$	-	-	-	-	*	-	-	-	-
PONB	-	-	-	-	-	-	-	*	-
$\beta_{UNB_{\omega}}$	-	-	*	γ	-	-	-	-	-
†	-	-	-	-	-	-	-	-	*

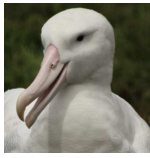


Detection (9;6)

State/Event	Not seen	Seen Chick	Seen FBE	Seen FBC	Seen SB	Seen NR
C	*	p	-	-	-	-
FBE	*	-	p	-	-	-
FBC	*	-	-	p	-	-
SB	*	-	-	-	p	-
ONB	*	-	-	-	-	p
PFB	*	-	-	-	-	-
PSB	*	-	-	-	-	-
PONB	*	-	-	-	-	-
†	*	-	-	-	-	-

Appendix C: Age-dependent detection probabilities for breeding and non-breeding wandering albatrosses.





3.2.Effets du sexe

ARTICLE IV

Females better face aging in the Wandering albatross

Pardo D., Barbraud C., and Weimerskirch H.

Soumis à *Oikos*

Summary

Sex differences in life span and aging are widespread among animals. Since investment in current reproduction can have consequences on other life history traits, the sex with the highest cost of breeding is expected to suffer from an earlier and/or stronger rate of senescence. This has been demonstrated in polygynous species that are highly dimorphic, however in monogamous species sex-specific differences are expected to be attenuated. Here examined sex and age influences on demographic traits in a very long-lived sexually dimorphic monogamous species, the wandering albatross (*Diomedea exulans*). We modelled simultaneously sex-dependant variations in aging for an array of five life-history traits: adult survival, probability of returning to the breeding colony, probability of breeding and two measures of breeding success (hatching and fledging probabilities). We show that life-history traits presented different aging patterns according to sex although they were all similar at young ages. Both sexes presented both actuarial and reproductive senescence, but whereas the decrease in breeding success remained similar for males and females, the survival and breeding probabilities of males were clearly more affected than females'. We discuss our results in the light of the costs associated to reproduction, age-related pairing and a biased operational sex-ratio in the population leading to a pool of non-breeders of potentially lower quality and therefore more subject to death or permanent emigration. For a monogamous species the patterns observed were surprising and when replaced in a gradient of observed age/sex-related variations in life-history traits, wandering albatrosses were intermediate between highly dimorphic polygynous and monogamous species.



Introduction

Sex differences in life span and aging are widespread among animals. Understanding the evolutionary causes for sex specific differences in demographic, reproductive and physiological senescence is a contemporary challenge (Bonduriansky *et al.* 2008). Senescence is defined as an inevitable decrease in physiological function with age, leading to reduced reproduction and survival (Monaghan *et al.* 2008). Since investment in current reproduction can have consequences on other life history traits such as survival and future reproduction (Williams 1966), differences in aging are expected between sexes if costs of reproduction are asymmetric (Stearns 1992; Bell 1980; Reznick 1992). The sex with the highest cost of breeding, defined as the energetic investment relative to the capacities of an individual at a given time and for a given phenotype, is expected to suffer from an earlier and/or stronger rate of senescence (Vinogradov 1998; Nussey *et al.* 2009; Preston *et al.* 2011).

In polygamous breeding systems, as found in many mammal species, males often have to compete for access to reproduction. Sexual selection has led to strong sexual dimorphisms for display or fight that can be associated with different food sources, habitat use, size and metabolic rates between males and females. In ungulates for instance, males have a lower survival than females linked to the costs of sexually selected traits (Promislow 1992). This can be exacerbated when environmental conditions are harsh because males have lesser fat reserves than females and are thus more prone to starvation (Toïgo and Gaillard 2003). For example interactions between aging and sex were investigated in five populations of three ungulate species, where as expected males had a lower survival than females, but this pattern increased with age (Loison *et al.* 1999). The increased rate of senescence of males relative to females seemed linked to the particular mating systems and level of male-male aggression.

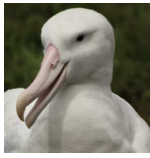
In monogamous breeding systems survival is expected to be more similar between sexes. Most monogamous species perform biparental care although not necessarily the same parental role. In several monogamous species, the presence of a sexual dimorphism is generally associated with different investments in reproduction between sexes according to the advantages/disadvantages of the phenotype of each sex (Clutton-Brock 1991) which may have consequences on the vital rates of each sex. For example the high investment of male emperor penguins during the incubation due to a long fasting period, results in lower adult survival rates in males compared to females (Barbraud & Weimerskirch 2001).

Few studies have investigated sex differences in life histories while taking into account age in monogamous species. We therefore focused on this question and examined sex and age influences



on demographic traits in the wandering albatross (*Diomedea exulans*), a very long-lived species standing at an extreme in life-history strategies. Wandering albatrosses represent an excellent model to test for sex specific differences in aging patterns. As they lay a single egg clutch, no difference between offspring (e.g. unequal begging) exists within the brood. Males and females share similar parental roles by alternating the same behaviours during both incubation and fledging. Finally they are one of the few Procellariiform species with a marked sexual dimorphism in size (Weimerskirch 1992), males being 10 to 20% larger than females with different associated foraging capacities (Weimerskirch *et al.* 2000; Shaffer *et al.* 2001; Lecomte *et al.* 2010). We thus modelled simultaneously sex-dependant variations in aging for an array of five life-history traits: adult survival, probability of returning to the breeding colony, probability of breeding and two measures of breeding success (hatching and fledging probabilities).

Sex-specific differences in parental investment during both the incubation and the fledging periods highlighted a higher absolute investment of males during the whole breeding season linked to their bigger size (Weimerskirch 1995; Weimerskirch *et al.* 2000). However clues indicated that females needed more time to reconstruct their body condition after the long fasts during incubation (Weimerskirch 1995). Hormonal and foraging senescence have been detected in this species, particularly for males (Lecomte *et al.* 2010; Angelier *et al.* 2006). Old males exhibited much higher costs of foraging than middle-aged males: they foraged further, showed reduced activity and failed to restore baseline corticosterone levels suggesting their level of stress remained high. On the same time, baseline prolactin levels (parental hormone) were found to increase with age only in males (Angelier *et al.* 2006) suggesting a potential increase in parental investment whereas it remained constant in females. Based on these earlier findings we thus expected higher actuarial senescence in males than in females given their higher costs of foraging at older ages. An earlier study found reproductive senescence in both sexes (Weimerskirch 1992), so we also expected reproductive senescence, but we had no a priori sex-specific prediction given the complex relationships between absolute investment which appeared to be higher in males but relative to their size more influential on females.



Material and methods

Study species and field methodology

Wandering albatrosses nest on sub-Antarctic islands throughout the Southern Ocean. The study was conducted at Possession island in the Crozet Archipelago (46°S; 52°E), Southern Indian Ocean. Although the minimal age at first reproduction is five years, on average individuals first breed at 9–10 years old (Weimerskirch *et al.* 1997a; Gauthier *et al.* 2010). Birds return to their breeding grounds in December and females lay a single egg in late December – early January. Both parents incubate alternatively until hatching in March. Chicks are reared for \approx 280 days and most young are fledged in November. There is no post-fledging care.

Monitoring started in 1960, but all chicks were systematically ringed since 1966. In December pre-breeding adults are controlled over the whole island. From mid-January to mid-February at least 3 visits are carried out every 10 days at each nest to determine the identity, sex and breeding status (egg laid/egg hatched) of each individual. In mid-April, June and August all nests are checked to control the survival of chicks. During all visits to the nests non-breeding individuals are searched for and noted. From mid-September to mid-October all chicks about to fledge are ringed with a stainless steel-band.

Multi-state model construction

As described in Hunter & Caswell (2009), the demography of seabird species with biennial reproduction is best modelled using a four-state model with two observable states corresponding to successful (SB) and failed breeders (FB) and two unobservable states standing for the post-successful (PSB) and post-failed breeders (PFB). As in this study the focus is put on age effects on demographic traits, a Chick state (C) was added in the model. This allowed determining and tracking the age of each individual in the model, and to estimate additional demographic parameters such as juvenile survival and recruitment probability. Because a substantial number of birds were observed as non-breeders at the colony, an additional observable state for non-breeders that came back to the colony (ONB) was added to the model (Appendix A). This additional information could be particularly helpful in estimating return and breeding probabilities and age effects on these parameters.

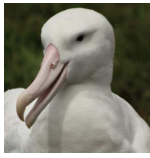
Capture histories were constituted for all individuals ringed as chicks exclusively so that their age was known with precision. Before their first breeding occasion (selected to be between 5 and 15 years old; Weimerskirch, Brothers & Jouventin 1997a) immatures were considered to be absent from



the colony. In albatrosses first breeders can have much lower demographic parameters than experienced breeders (Nevoux *et al.* 2007), whatever their age of first breeding (between 5 and 15). They were thus considered separately to correct for a potential effect of selective appearance (Van de Pol and Verhulst 2006), but the results are not presented here.

Individuals were sexed in the field based on sexual size and plumage dimorphism, courting and mating behaviours (Weimerskirch *et al.* 2005). Sex was not known for all individuals especially the ones that never came back to breed or that bred only a few times so that the chance of recording their sex was small. Out of the 8929 birds ringed as chicks from 1966 to 2010, 1672 were females and 1697 were males. Of the remaining unsexed birds 97% were never seen on Possession Island. As all individuals needed to be included in the model in order to avoid overestimating survival, two possibilities were considered. First, the initial model could have been made more complex by adding an uncertain state concerning the sex (Pradel *et al.* 2008). Alternatively, since a previous study in the same colony estimated a population sex ratio of 0.574 at hatching (Weimerskirch *et al.* 2005), we could infer the sex of the unsexed birds using a binomial random distribution. As the model was already very complex we chose to reject the first possibility. Since this sex-inference procedure concerned individuals never seen at the colony or never seen breeding, it is unlikely that it caused a bias in demographic parameter estimates, except eventually for sex-specific juvenile survival and recruitment. Consequently we did not test for sex-effects on these two parameters.

Multi-state models were parameterized in terms of the survival probability (ϕ), return probability given survival (r), detection probability given return to the colony (p), breeding probability given return (β), hatching probability given breeding (ω), fledging probability given hatching (γ ; see possible transitions in Appendix A; see matrices in Appendix B). States were considered to be random variables, and successive states were assumed to obey a Markov chain. Transition probabilities between states were thus modelled with a five step procedure where survival, return, breeding, hatching and fledging are considered as five successive steps in transition matrices. Goodness of fit tests were performed for multi-state models (Pradel *et al.* 2003) using the software U-Care v2.3.2 (Choquet *et al.* 2009). We ran the test on the Jolly-Move (JMV) umbrella model with only observable states (SB, FBE, FBC, ONB), excluding the first marking of fledglings at the nest because this state was never re-observed, and thus contributed no information to the test (Crespin *et al.* 2006a).



Model selection procedure

In models with unobservable states not all parameters are identifiable (Hunter & Caswell 2009). A possibility to limit redundancy is to constrain models so that all traits do not depend on the previous state. In addition our aim was to test for age and sex-specific differences in demographic traits. Therefore models were constrained so that demographic traits were not state dependent, while still taking into account the bienniality of the species in the model structure. Finally for age (a) dependant models, parameters were constrained to be equal at $a = 1$, $a = 2$ and $a = 3$, and $a = K-3$, $a = 2$ and $a = K-1$ (where K is the number of capture occasions; Hunter & Caswell 2009).

Models were run with program E-Surge v1.7.1 (Choquet *et al.* 2008). We started from a general model including an interactive effect of age (a) and sex (g) on each trait [$\phi(a*g)$ $r(a*g)$ $\beta(a*g)$ $\omega(a*g)$ $\gamma(a*g)$ $p(a*g)$]. Model selection was firstly done on detection probability then on fledging, hatching, breeding, survival and return probabilities. The selected structure on the traits previously modelled (Table 1) was kept to model the trait of concern while keeping the next ones at the general model. On each trait, we tested if there were significant age and sex effects. When age effects were selected, age-dependent linear and quadratic trends were applied starting from 10 years old onward (the mean and modal age of first breeding; Weimerskirch, Brothers & Jouventin 1997a). Indeed as aging theories predict that life-history traits should start to senesce after the age of primiparity (Hamilton 1966) we chose to focus on that period. Before 10, parameters were set age-dependent. Model selection was based on the Quasi Akaike Information Criterion corrected for low sample sizes (QAICc). When $\Delta AICc$ was less than 2 between two models the parsimony principle was applied and the model with the least number of parameters was selected.

Results

The age specific distribution of individuals observed at the colony was not even between sexes ($\chi^2 = 99.823$; d.f. = 41, $P < 0.001$; Fig. 1). The proportion of females recaptured on the colonies was higher than males before the mean recruitment age at 10 ($\chi^2 = 34.022$; d.f. = 9; $P < 0.001$) and males were more abundant than females in middle-aged individuals before 22 ($\chi^2 = 51.809$; d.f.=13; $P < 0.001$). There was a tendency for females to be more numerous than males in the oldest individuals but it was not significant, probably due to low sample size ($\chi^2 = 14.778$; d.f. = 21; $P = 0.833$; Fig. 1). The oldest male in the dataset was 39 years old and the oldest female 43. Goodness of fit tests ($\chi^2 = 570.936$; d.f. = 576; $P = 0.552$ for females and $\chi^2 = 646.339$; d.f. = 698; $P = 0.919$ for males) indicated



that the general JMV model fitted the data correctly.

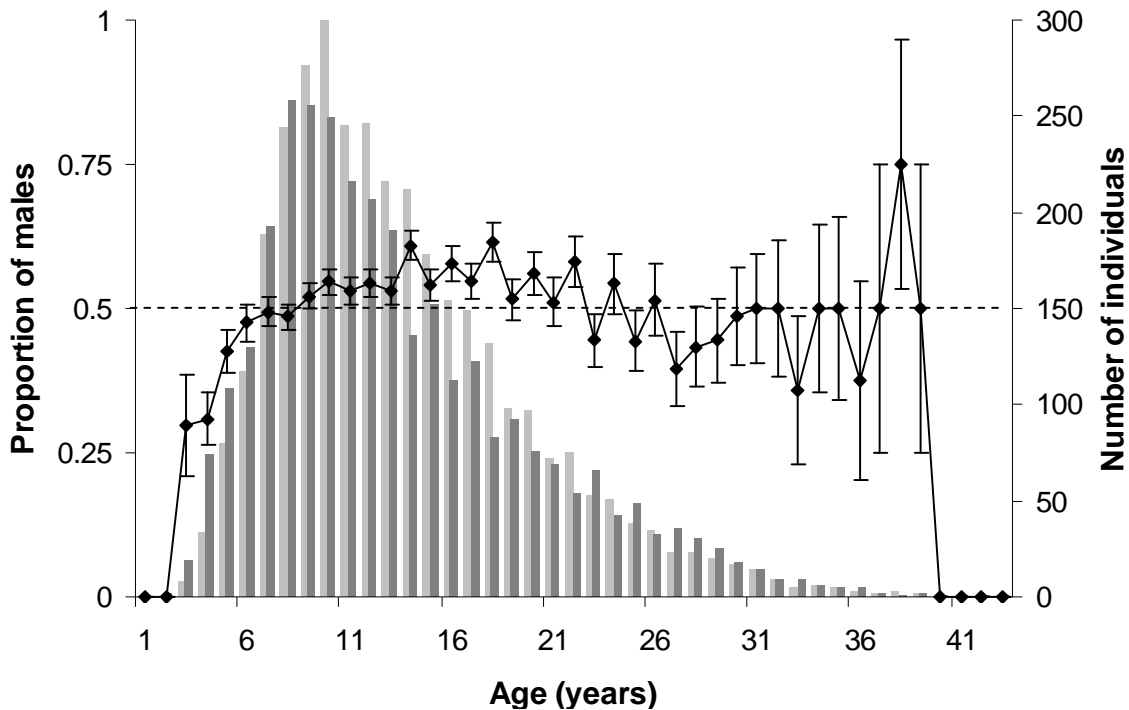


Figure 1: Proportion of males in the data and age pyramid showing the number of individuals (breeders and non-breeders) at each age for both females (dark grey) and males (light grey) from the start of the monitoring in 1966 to 2010. Birds that did not recruited yet were taken into account whereas they were absent from the analyses.

Model type	Survival	Return	Breeding	Hatching	Fledging	Detection
g.age	71825.46	71693.67	71911.93	71968.24	71988.9	72011.001
g+age	71712.31	71764.28	71908.94	71945.89	71987.49	72230.78
age	71726.93	71888.64	72045.91	72272.06	72029.4	71994.31
g	71698.25	71696.03	72009.19	71949.16	71980.49	72558.26
cst	71765.43	71696.51	72199.15	71973.36	71977.68	72586.2
g+agelin 10	71696.75	71759.91	71841.89	71914.65	71981.92	75101.58
g.agelin 10	71700.49	71689.35	71825.46	71920.02	71973.4	72005.96
g+agequad 10	71695.82	71721.98	71861.32	71911.93	71968.24	76459.16
g.agequad 10	71693.67	71712.87	71824.57	71919.66	71968.57	72013.64
agelin 10	71737.46	71685.02	72010.29	71946.48	71973.85	72014.07
agequad 10	71737.47	71693.86	72026.54	71936.39	71972.12	71988.91

Table 1: QAICc used to select the best age and sex structures on life-history traits of Wandering albatrosses at Crozet Islands from 1966 to 2010. Starting from the general age and sex dependent-model, model selection was done firstly on detection, then on fledging, hatching and breeding probabilities, then on survival and return probabilities while keeping the best model structure on the previously selected traits. For each trait, the best model structure retained is in bold. “+ and .” mean that the effect of sex (g) was additive (same slope) or in interaction (different slopes), respectively. Linear (agelin) and quadratic (agequad) age effects were tested from ages superior than 10.



Model selection clearly indicated different patterns in survival with age between males and females (Table 1). Before age 27 survival probability was significantly higher in males on average at 0.960 ± 0.004 than in females 0.944 ± 0.003 . Then female survival remained stable reaching 0.939 ± 0.039 at the oldest, but male survival dropped to 0.625 ± 0.104 at age more than 42, suggesting a strong actuarial senescence (Fig. 2).

Return probability was not different between sexes (Table 1). This trait did not present any variation with age and stayed at 0.999 ± 0.000 suggesting that all birds had the same probability of returning to breeding colonies whatever their age and sex (Fig. 3).

The probability of detecting an individual given it was alive was identical in males and females (Table 1). Although the selected model suggested a quadratic trend with age of detection probabilities, the variation was small and the average detection probability was 0.502 ± 0.006 (Fig. 2).

As for survival, the breeding probability varied differently between sexes according to age. Females had a significantly higher breeding probability (0.955 ± 0.004) than males (0.906 ± 0.006) at age 11 (Fig. 3). Both probabilities decreased substantially with age but at a faster rate in males down to 0.654 ± 0.034 at age 42-44 (27.8 % decrease), than in females (0.854 ± 0.027 ; 10.6 % decrease).

Model selection indicated sex and age effects on hatching and fledging probabilities (Table 1). Both decreased with age at a similar rate in males and females, although the differences between sexes were very small (Fig. 3) and the 95% confidence of the estimates largely overlapped. Age-effects were stronger on hatching than on fledging probability. Hatching probability decreased from $0.843 \pm$

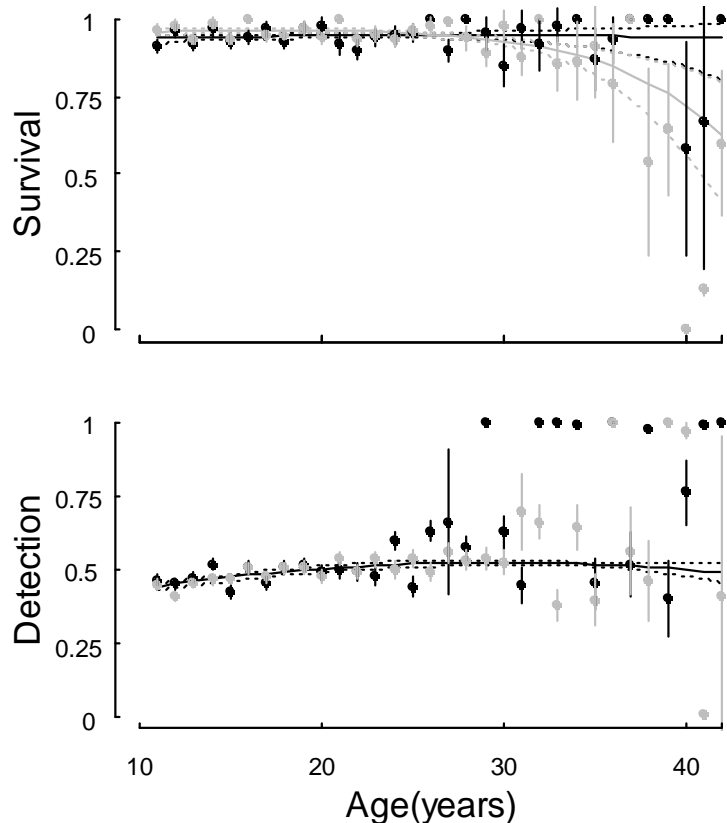
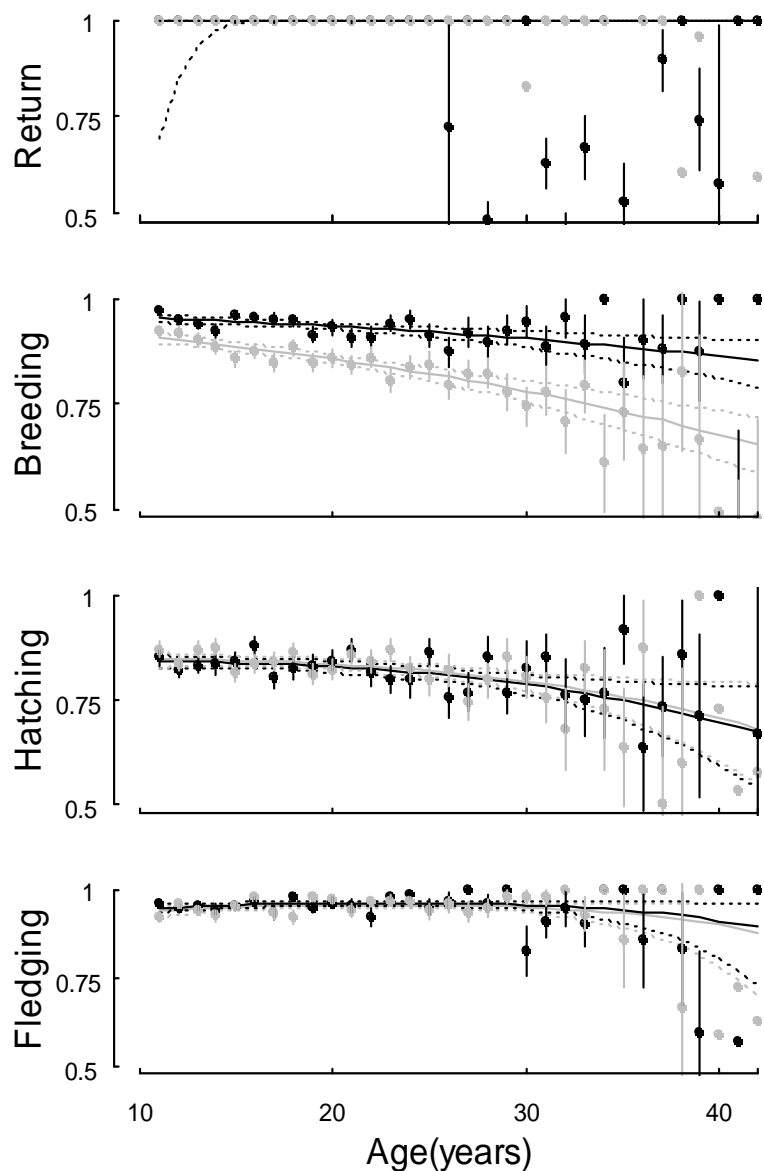


Figure 2: Age-dependant responses of females (in black) and males (in grey) for survival and detection probabilities, when only black is present a sex effect was not selected (cf. Table 1). 95% confidence intervals are represented by dotted lines.



0.009 at age 11 down to 0.677 ± 0.063 at age 42 and older (19.7 % decrease), and fledging probability decreased from 0.942 ± 0.007 at age 11 down to 0.888 ± 0.059 at age 42 and older (5.7% decrease; Fig. 3).

Figure 3: Age-dependant responses of females (in black) and males (in grey) for all reproductive traits, when only black is present a sex effect was not selected (cf. Table 1). 95% confidence intervals are represented by dotted lines.



Discussion

This work demonstrated the existence of sex-related differences in ageing in the wandering albatross. By using a multi-trait approach including age and sex dependent variations in survival, return, breeding, hatching and fledging probabilities, we demonstrated that females better face aging in the dimorphic wandering albatross. Males and females presented both actuarial and reproductive senescence, but whereas the decrease in breeding success remained similar for males and females although they present differential costs of reproduction, the survival of males was clearly more affected than females'.

Male reproductive strategies are generally associated with elevated mortality rates and are considered to follow a 'live fast, dye young' strategy (Bonduriansky *et al.* 2008). Based on anisogamy,



females cannot increase their breeding success as much as males as they are constrained by time and resource investment in their offspring. However males can keep increasing their fitness by maximising the number of females they mate with, leading to a high wear and tear strategy, particularly in highly dimorphic polygynous species. This can lead to a lower survival rate of males and an earlier onset of ageing (Clutton-Brock and Isvaran 2007; Loison *et al.* 1999). In a comparative analysis on species with contrasted sexual and social strategies, Clutton-brock & Isvaran (2007) showed that sex differences in adult life expectancy (the numbers of years that an individual expects to live on average after reaching adulthood) are stronger and more frequent in polygamous than in monogamous species. The relative adult life expectancy (male/female adult life expectancy) estimated for the wandering albatross from our survival estimates is ≈ 0.93 , which is higher than the range of average values found by Clutton-Brock & Isvaran (2007) for polygamous species (0.68 to 0.76), but out of the range found for monogamous species in their study (0.99 to 1.12). Thus, sexual dimorphism can lead to sex-specific differences in aging patterns even in monogamous species such as in the wandering albatross.

According to Carey (2003) male-female survival crossovers (here males present higher values in early breeding and females in late breeding) could be an artefact of compositional change in the male and female subpopulations due to demographic heterogeneity (Vaupel & Yashin 1985). Difference in demographic heterogeneity in males and females may be due to greater variance in males frailty than in females frailty. Such a phenomenon is likely to play a role since variance in heterogeneity in survival is ≈ 28 greater in male wanderers than in females (Barbraud *et al.* unpublished data). Male-female differences in survival could also be due to biological differences between males and females at the individual level manifested as differences in age-specific mortality (Carey 2003). These differences can be grouped in three interrelated categories.

i. *Constitutional endowment*: it includes all structural, physiological, endocrinological and immunological factors that may affect the ability of each sex to resist both external (disease, stress, physical challenge) and internal sources (deterioration) of mortality. The chromosomal hypothesis (chromosomal differences due to different sexual chromosomes between males and females) was suggested as a proximal mechanism because in mammals and dipterous insects, females are the homogametic sex (XX) whereas males are the heterogametic sex (XY). Having two X chromosomes was argued to be advantageous because the X chromosome is three times bigger than the Y chromosome and thus contains far more expressed genetic information most of which is unrelated to the females' genotype. Such a phenomenon is unlikely in birds, and hence in the wandering albatross, since females are the heterogametic sex (WZ) while males are ZZ and the W chromosome



is smaller than Z. However, differential ability to resist sources of mortality between sexes might still be explained by other mechanisms.

ii. *Costs of reproduction*: Each sex has specific costs of reproduction including hormones, gonad development and production of eggs or offspring. Thus differences in sex/age-specific life-history traits might be expected. Contrarily to our expectations, we did not find any sex differences in either hatching or fledging probabilities in the wandering albatross. This is despite the fact that during incubation, females restore their body condition with more difficulties than males, have to increase their foraging duration, have a reduced foraging efficiency, and forage in different and less productive zones than males (Weimerskirch 1995). By contrast, during the chick-rearing period, males invest more by delivering larger and more energetic meals relative to their mass and more often than females (Weimerskirch *et al.* 2000). Additionally, females stopped feeding the chick earlier than males (Weimerskirch *et al.* 1997b). One might thus hypothesise that these differences in terms of costs of reproduction might compensate between sexes which would explain why we did not detect a sex effect on reproductive senescence. However, previous studies have demonstrated that whereas females kept a constant foraging effort with age, males exhibited a decrease in their foraging capacities. Old males (>30) foraged in different waters than prime-aged males, making longer trips at sea and gaining less mass per trip (measured directly as in Lecomte *et al.* 2010 or indirectly via corticosterone levels as in Angelier *et al.* 2006). The exact same trends were detected in a closely related species, the Grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* (Catry *et al.* 2006). Still, both sexes presented quite an abrupt senescence on their global breeding success (product of hatching and fledging probabilities) as previously found (Weimerskirch 1992; Weimerskirch *et al.* 2005; Lecomte *et al.* 2010). It is therefore possible that the decrease in foraging effort and capacities in old males is not sufficient to alter hatching and fledging probabilities differentially than in females. This could be particularly the case in old individuals since old females might spare their reproductive costs by producing more female chicks (Weimerskirch *et al.* 2005), which are less energetically costly to raise than male chicks due to their differences in size and growth. Finally, the lower survival of females compared to males at younger ages may result from higher costs of first reproduction for females as found in a sexually dimorphic monogamous species with similar life history traits, the greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*) (Tavecchia *et al.* 2001).

iii. *Behavioural predispositions*: this category includes all behavioural traits evolved to locate, compete for and defend territories and mates. Since both sexes exhibited the same variations in breeding success, it is relatively unlikely that the male-biased mortality at older ages was linked to an



elevated relative intrinsic cost of reproduction compared to females. Indeed, unlike polygamous species, wandering albatrosses are not fighting for mates, do not have to guard females or develop costly secondary sexual characters. However we saw that their patterns of sex-differential ageing were intermediate between those observed in strict monogamous and strict polygynous species (Clutton-Brock & Isvaran 2007). Wanderers display before starting to mate even with their usual partner and even more if they need to find a new mate (Jouventin and Lequette 1990). Divorce rate is low in this species ($\approx 10\%$) but inevitably increases with age due to increased chances of losing the current partner. Therefore the costs of displaying might be more elevated in old than in younger males.

Also, male wanderers stay longer ashore before laying than females (average males 16 days, females 5 days). Therefore they have to bear a fasting period three times longer than that of females. As their foraging ability is strongly reduced at old age, it is possible that they have more difficulties reconstructing their condition compared to old females, resulting in higher mortality.

Breeding probability decreased with age in both sexes, possibly as a way to counterbalance reproductive costs and therefore get more resources for somatic functions (Stearns 1992). This was demonstrated in other species: in Great Skuas (*Catharacta skua*), the breeding probability dropped in birds older than 25 and if birds did not breed for two years in a row, knowing they were alive, they never bred again (Catry *et al.* 1998). In Skuas non-breeding seemed associated with higher chances of mate loss and divorce in old birds. In wandering albatrosses we know from a companion study that the decrease in male breeding probability is driven by increasing numbers of males that are present at breeding colonies without breeding (Pardo *et al.* unpublished data). These aging males might encounter troubles finding a mate. It is known that albatrosses tend to pair with a partner of approximately the same age (Jouventin *et al.* 1999). As observed in the age-pyramid of this population there is a significant excess of males from 8 to 22 years old at the colony (see also Weimerskirch *et al.* 2005). Therefore on the one hand, as they become middle-aged, males might get higher difficulties in finding a mate of the same age and start being observed as non-breeders at the colonies. On the other hand, from 22 years old till 42 and more, the population sex ratio tends to be biased towards females (due to their higher survival rate). Thus unpaired middle-aged males might outcompete old males from mating with old females. This potentially presents advantages for females that may benefit from middle-aged males with higher capacities. The study of Jouventin *et al.* (1999) showing age-related pairing stopped at 20 years old and it is highly probable that it becomes more biased towards younger males with older females given the specific population sex ratio and the differences in intrinsic and behavioural costs in males and females. Such a phenomenon



was demonstrated in fallow deers (*Dama dama*) when males' breeding frequency decreased (McElligott *et al.* 2002). Also non-breeders may represent lower quality individuals independently of their age as demonstrated in Black-legged Kittiwakes (*Rissa tridactyla*; Cam *et al.* 1998).

Finally, part of the decrease in male survival might be an artefact caused by the permanent emigration of males from the study site. Although temporary emigration linked to the biennial habits of this species was corrected in our model with the use of unobservable states, permanent emigration was not. Previous studies have demonstrated that permanent emigration can create an underestimation of survival probability unless the apparent survival probability is calculated (Pollock 1982). However in the wandering albatross permanent emigration from the breeding sites once birds started to breed is extremely low and close to zero (Inchausti and Weimerskirch 2002) making this hypothesis unlikely.

Conclusions & Perspectives

Wandering albatross sex differences in aging revealed complex and unexpected patterns: both sexes presented similar senescence on breeding success although differences in intrinsic relative costs of breeding are known. Males showed reduced breeding probability and a strong actuarial senescence highlighting that females better face ageing. For a monogamous species such patterns were surprising and when replaced in a gradient of observed mean age/sex-related variations in life-history traits, wandering albatrosses were intermediate between polygynous and monogamous species. Such age/sex-related studies bring exciting information on the link between the evolution of sex differences and the evolution of aging.

Acknowledgments

The work carried out at Ile de la Possession was supported by the Institut Paul Emile Victor (IPEV program n°109), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), and has been approved by the ethic committee of IPEV and by the Comité de l'Environnement Polaire. We are very grateful to all the field workers involved in the monitoring program over the past 50 years on the Wandering albatrosses at Ile de la Possession. We thank Dominique Besson and Karine Delord for the data management. We thank Christophe Bonenfant and Jean-Michel Gaillard and Matthieu Authier for constructive discussion, Christophe Guinet for giving access to fast computers, and Roger Pradel for help in designing the transition matrices.

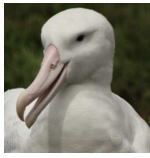


Appendix

Appendix A: Life cycle graph representing transitions between the nine states.

Appendix B: Transition matrices from GEPAT in E SURGE.

See Appendix from Article III.



3.3. Effets des individus non-reproducteurs

ARTICLE V

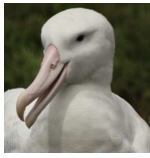
When celibacy matters: Incorporating non-breeders improves demographic parameter estimates

Pardo D., Weimerskirch H., and Barbraud C.

En révision majeure pour *Plos One*

Abstract

In long-lived species only a fraction of populations breed a given year. Non-breeders can represent more than half of adult individuals, especially in biennial species, calling in doubt the relevance of estimating demographic parameters from the sole breeders. Here we demonstrate the importance of considering observable non-breeders to estimate reliable demographic traits: survival, return, breeding, hatching and fledging probabilities. We study the long-lived quasi-biennial Wandering albatross (*Diomedea exulans*), where most non-breeders remain unobservable at sea, but still a substantial number of observable non-breeders (ONB) was identified on breeding sites. Using multi-state capture-mark-recapture analyses, bias, precision and accuracy of estimates was compared between models incorporating or not ONB. Our results highlight that ignoring ONB leads to bias and loss of accuracy on breeding probability and survival estimates. These effects are even stronger when studied in an age-dependent framework. Biases on breeding probabilities and survival increased with age leading to overestimation of actuarial senescence and underestimation of reproductive senescence. These results highlight the difficulties encountered in species/taxa where a significant part of the population does not breed every year. Taking in account ONB is important to improve demographic parameter estimates, population dynamics models and evolutionary conclusions on senescence within and across taxa.



Introduction

Non-breeding individuals can represent a substantial part of populations, either as immatures, adult pre-breeders or breeders skipping reproduction, especially in long lived species. Reproductive skipping is a widespread phenomenon found in many taxa (e.g. [1-3]). Skipped breeders, the target of this study, include individuals that do not attempt to breed due for example to a lack of available mates, competitive inferiority, disease, low experience or genetic quality. Proximate reasons for skipping breeding have been linked in several taxa to body condition which might be environmentally dependent [4], with the necessity to reach certain threshold before engaging in reproduction [3;5] or having acquired sufficient experience [6]. Skipping can also be the outcome of a breeding strategy by itself such as in biennially breeding species. In this case, it is related to the costs associated to or the length of the previous breeding attempt [7;8].

Despite their numerical importance (skipped breeders can represent more than half of the adult part of the population certain years) non-breeding individuals are most often neglected when studying demographic parameters and modelling population dynamics, mainly because they are more difficult to observe. In population dynamics, abundance is often estimated solely from the breeding part of a population. Similarly demographic parameters such as adult survival or breeding probability are often estimated from the breeding component of the population since it is the most accessible for monitoring (but see [9]). Nevertheless, skipped breeders can be of considerable importance in population dynamics. For example it was shown that they can act as a buffer during populations' crash [10]. However, part of the individuals skipping breeding can often be observable, although to our knowledge it has only been rarely used to improve estimates of demographic traits.

As a case study, we estimated demographic traits in a long-lived seabird species, the Wandering albatross (*Diomedea exulans*). It is a quasi-biennial species, with most non-breeding individuals taking a sabbatical year after a successful breeding event and not returning to the colony [11]. They can be taken into account in capture-mark-recapture models by adding unobservable states [12]. However, still a substantial number of non-breeding individuals visit colonies and are observed (called here Observable non-breeders ONB) and are most of the time ignored in demographic studies, as for other species [13;14]. This study intends to unravel the potential contribution of ONB individuals on the performance of parameter estimates. We compared estimations from models that consider, or not, ONB, either under constant or age-dependent variations of the parameters investigated.



Material & Methods

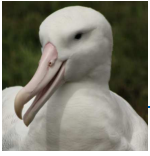
Study species and field methodology

Monitoring started in 1960 at Possession, Crozet (46° S; 52° E). The breeding cycle lasts almost a year, few successful pairs (those that fledge a chick) attempt to breed for two consecutive years, and this monogamous species is therefore quasi-biennial [11]. From mid-November to mid-December pre-breeding adults are checked over the whole island. From mid-January to mid-February at least 3 visits are done every 10 days to obtain identity of partners, sex and breeding status and all new individuals are ringed with a stainless steel-band. In mid-April, June and August nests are checked and the chick status noted (alive/dead). During all visits, non-breeding individuals are searched for and their identity determined when possible. From mid-September to mid-October fledglings are ringed.

Model building and selection

A reproductive state was assigned to each individual for a given year: failed breeder at the egg/chick stage (FBE or FBC, respectively), successful breeder (SB), or ONB. To model biennial breeding we considered three unobservable states for individuals that skipped breeding according to their previous breeding status (PFB, PSB, PONB, where P=Post; [12,15]). To assess the effect of including ONB on demographic parameter estimates, we built two multi-state models. The first one (MSM) did not consider the presence of ONB individuals in the population, whereas the second (MSM_ONB) included it (Fig. S1.1). MSM_ONB allowed estimating 5 key demographic traits: survival, return, breeding, hatching and fledging probabilities, taking into account detection probability. Return probability could not be estimated separately from breeding from MSM since it needs information from ONB individuals (Fig. S1.1). Therefore the product of return and breeding probabilities estimated from model MSM_ONB was compared to the breeding probability estimated from model MSM.

To achieve an efficient model selection we chose to follow the steps of Grobois & Tavecchia (2003; [16]) and obtained a composite model (see data supplement 1). Model selection was done fully on the most complex life-cycle (MSM_ONB). In order to compare parameter estimates of MSM_ONB with MSM, the age trends and state structure of the MSM_ONB composite model were adapted and applied to the MSM life-cycle. Similarly, to compare age-dependent with constant models, age-effects were removed from the composite models of MSM_ONB and MSM.



Measures of estimates performance

We used three performance measures [17] to compare estimates supposing that MSM_ONB is the closest from reality and thus the reference model (A):

Bias (B): $B = \frac{1}{n} \sum_{a=10}^n (E - A)$, where E are MSM estimates, n is the number of age-classes a.

Standard deviation (SD): $SD = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{a=10}^n (E - \bar{E} \text{ or } A - \bar{A})^2}$.

Root mean squared error (RMSE): $RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{a=10}^n (E - A)^2}$.

All performance measures were calculated from ages >10, since most traits were modelled from 10 years old onward (see data supplement 1).

Results

Model selection

Model selection (Table S2.1) highlighted that all life-history traits decreased with age except the breeding probability of individuals that bred the previous year (Fig. S2.1). In general, individuals that did not breed the previous year (UNB and ONB) presented the highest demographic parameters (Fig. S2.1, Table S2.2). Individuals that failed early in the breeding season had higher demographic parameters than individuals that failed late or succeeded.

Performance for constant parameters and across ages

Bias between MSM and MSM_ONB was highest for detection probability (up to 10.8%), then for breeding probability (Table 1, Fig. 1). Interestingly the sign of the bias for breeding probability was opposite between breeders and non-breeders. This suggested contrasted consequences of non-accounting for ONB. The bias on survival, hatching and fledging success probabilities was low (Table 1, Fig. 1). Precision was always better in estimates issued from model MSM_ONB particularly for survival and breeding parameters, except for the hatching success of non-breeders (Table 1). On average, precision was improved by 15%.



Table 1: Summary of averaged performance of estimators across ages (Bias, SD and RMSE), for each demographic trait and corresponding previous states.

	Bias	SE bias	SD MSM_ONB	SD MSM	% SD gained	RMSE
Survival	0.008	0.015	0.047	0.058	18	0.012
Breeding FBE	-0.097	0.026	0.020	0.026	24	0.097
Breeding FBC	-0.077	0.088	0.095	0.115	18	0.084
Breeding SB	-0.022	0.017	0.032	0.056	43	0.035
Breeding NB	0.074	0.015	0.005	0.007	31	0.075
Hatching FB	0.001	0.037	0.079	0.082	4	0.003
Hatching SB	-0.002	0.077	0.125	0.128	2	0.005
Hatching NB	0.011	0.016	0.006	0.002	-181	0.014
Fledging FB	0.001	0.022	0.017	0.017	5	0.001
Fledging FB	0.001	0.054	0.032	0.034	4	0.001
Fledging NB	0.000	0.018	0.016	0.016	3	0.000
Detection B	0.108	0.040	0.070	0.073	5	0.111

As opposed to the MSM_ONB capture-recapture model, the information brought by the observed non-breeders is not taken into account in the MSM capture-recapture model. (B=breeder, NB=non-breeder, F=failed, S=successful, E=egg, C=Chick).

Although they followed exactly the same patterns, biases were always higher and accuracies lower for age-dependent models than for constant models (Fig 1). This suggests that the influence of ONB individuals on demographic estimates' performance might be even more important when investigating age-effects in populations.

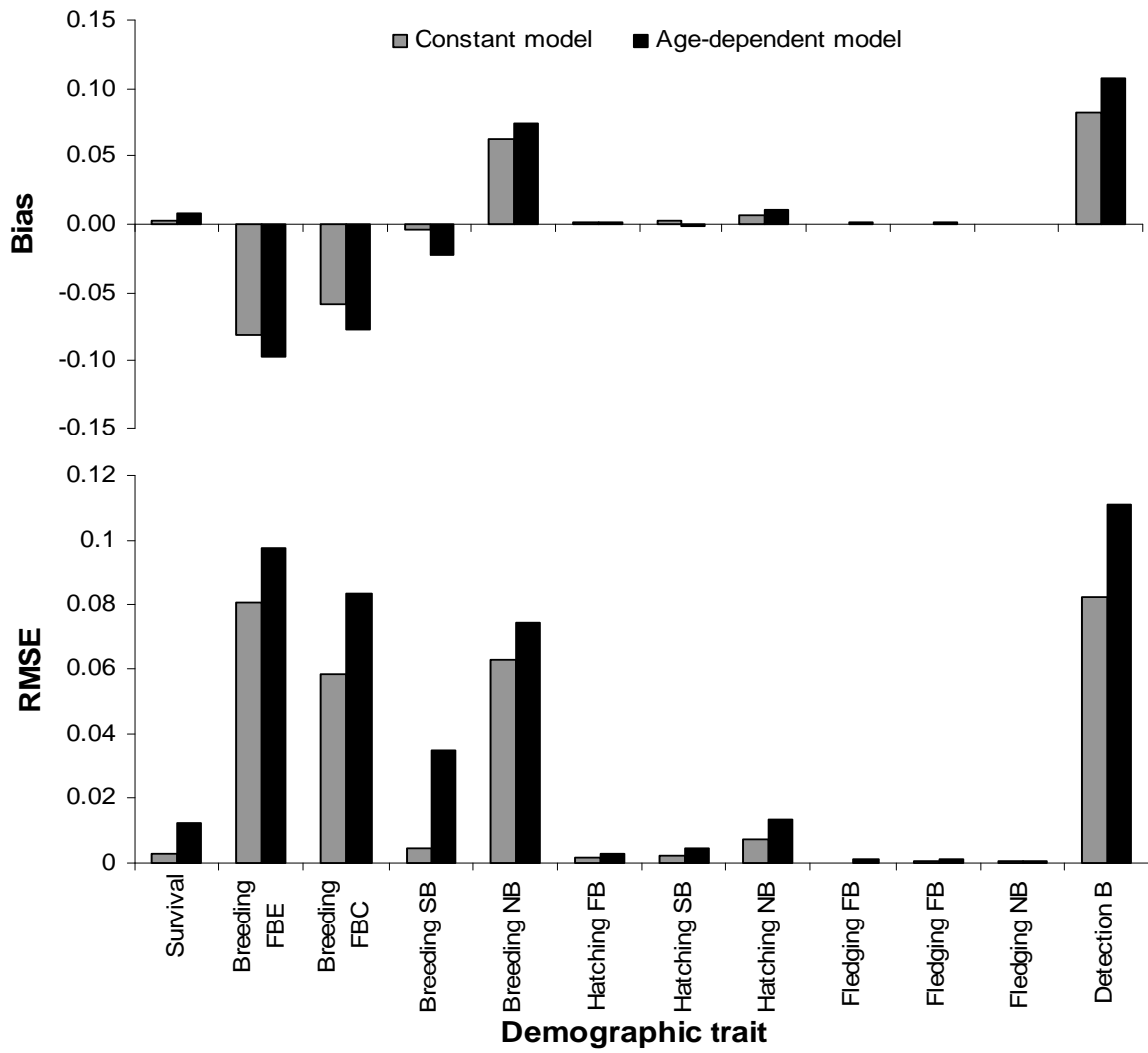


Figure 1: Comparison of bias and RMSE between constant and age-dependent models using exactly the same model structure for the MSM_ONB and MSM models.



Age-dependent performance

Bias on survival probability was positive and increased with age, reaching 0.037 for oldest individuals (Fig. 2). For breeding probabilities, strong age-patterns were also apparent (Fig. 2). Bias tended to decrease with age whatever the breeding state the year before.

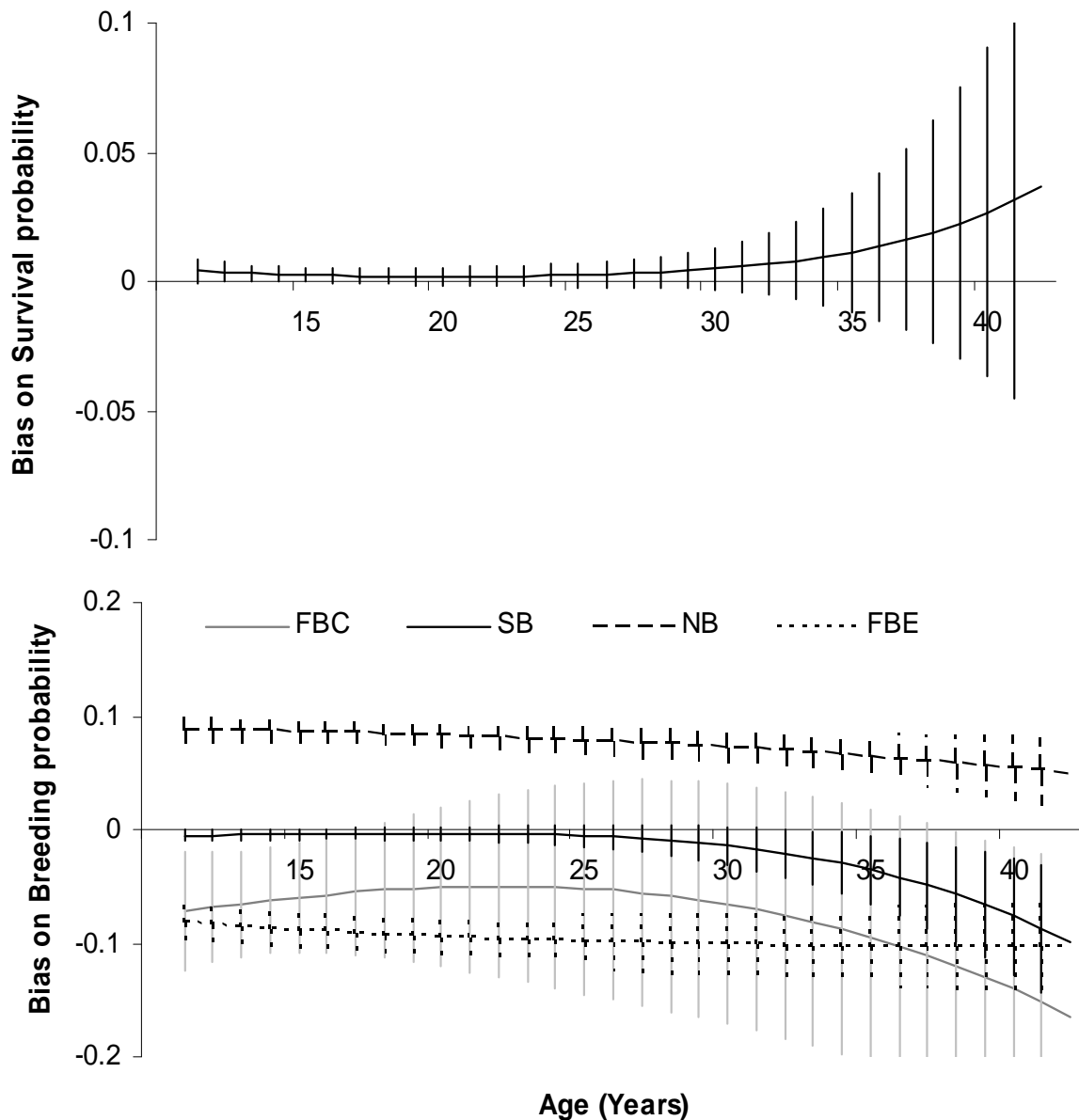


Figure 2: Age-dependent bias differences between models including Observable Non-breeders or not, for survival and breeding probabilities (+SE).



Discussion

This study showed that incorporating information about non-breeding individuals observed at breeding sites in capture-mark-recapture models improved demographic parameter estimates' performance in both constant and age-dependent designs. Importantly estimates' performance with/without accounting for observed non-breeders was more affected when parameters were age-dependent than constant. This suggests that when studying age-effects, available information concerning non-breeders should be taken into account.

We identified several consequences of the decrease in performance when not accounting for observed non-breeders. First, ignoring information brought by observed non-breeders resulted in a relatively large bias on survival. Results suggested that not accounting for observed non-breeders might overestimate the importance of actuarial senescence. This can have strong evolutionary implications on the understanding of senescence patterns and in comparative studies of senescence across taxa. Additionally, for population dynamics studies a difference of 4% in survival can be of considerable importance in long-lived species since the population growth rate is the most sensitive to this trait [18].

Second, ignoring potentially significant variations in return probabilities with age resulted in overestimating the breeding probability of individuals that bred the previous year, this bias increased with age. This suggests that overlooking observed non-breeders may consequently mask senescence patterns. Breeding probability is a key demographic trait given its strong implications in population dynamics and response to environmental change. Disentangling breeding and return probabilities can bring new insights on the plasticity of demographic strategies [19] or on heterogeneity in individual quality [9,20], and therefore prove of major importance in the current context of global changes.

Third, missing important transitions from the ONB or PONB state to the breeding state resulted in an underestimation of the breeding probability of non-breeders the previous year. Finally, the absence of additional information given by recaptures of non-breeders lead to a substantial decrease in detection probability. Such a bias and loss of accuracy can potentially have serious implications on the reliability of other demographic traits since higher detection probability helps stabilizing estimates of transitions between states.

We believe that the results of our study are applicable to other species with intermittent breeding. This includes seabirds where non-breeding is frequent, but also other birds, reptiles and mammals.



Adding information on observed non-breeders might also help improving demographic estimates in hardly detectable taxa such as turtles, snakes, amphibians, but also in mammals where competitive breeding systems prevent numerous individuals (especially males) from accessing reproduction. More generally, this study highlights that in species where capture/observation of adult individuals is not regular due to intermittent breeding, important biases occur and should be kept in mind when it is not possible to observe at least a few non-breeding individuals as we did in our study.

Acknowledgments

We are grateful to all field workers involved in the monitoring program for 50 years. We thank Dominique Besson and Karine Delord for data management, Olivier Gimenez, Rémi Choquet, Roger Pradel, Stéphanie Jenouvrier and Lorelei Guéry for fruitful discussions, Christophe Guinet for access to fast computers. Work carried out at Possession Island was supported by Institut Paul Emile Victor (program n°109), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), and was approved by the ethic committee of IPEV and by the Comité de l'Environnement Polaire.

References

1. Husting EL (1965) Survival and breeding structure in a population of *Ambystoma maculatum*. *Copeia* 3: 352-362.
2. Hughes GR (1982) Nesting cycles in sea turtles typical or atypical. *Biology and conservation of sea turtles* Smithsonian institut press, Washington DC 81-89.
3. Naulleau G, Bonnet X (1996) Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia* 107: 301-306.
4. Cubaynes S, Doherty Jr PF, Schreiber EA, Gimenez O (2011) To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letters* 7: 303-306.
5. Weimerskirch H (1999) The role of body condition in breeding and foraging decision in albatrosses and petrels. *Johannesburg: Birdlife South Africa*; 1178-1189.
6. Desprez M, Pradel R, Cam E, Monnat JY, Gimenez O (2011) Now you see him, now you don't: experience, not age, is related to reproduction in kittiwakes. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 3060-3066.



7. Rivalan P, Prevot-Julliard AC, Choquet R, Pradel R, Jacquemin B, Girondot M (2005) Trade-off between current reproductive effort and delay to next reproduction in the leatherback sea turtle. *Oecologia* 145: 564-574.
8. Jouventin P, Dobson FS (2002) Why breed every other year? The case of albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 269: 1955-1961.
9. Cam E, Hines JE, Monnat JY, Nichols JD, Danchin E (1998) Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology* 79: 2917-2930.
10. Mills JA, Yarrall JW, Bradford-Grieve JM, Uddstrom MJ, Renwick JA, Meril J (2008) The impact of climate fluctuation on food availability and reproductive performance of the planktivorous red-billed gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *J Anim Ecol* 77: 1129-1142.
11. Barbraud C, Weimerskirch H (2012) Estimating survival and reproduction in a quasi-biennially breeding seabird with uncertain and unobservable states. *J Ornithol* 152: 605-615.
12. Lebreton JD, Nichols JD, Barker RJ, Pradel R, Spendelov JA (2009) Modeling individual animal histories with multistate capture models. *Advances in ecological research* 41: 87-173.
13. Reid JM, Bignal EM, Bignal S, McCracken DI, Monaghan P (2003) Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *J Anim Ecol* 72: 765-776.
14. Bailey LL, Converse SJ, Kendall WL (2010) Bias, precision, and parameter redundancy in complex multistate models with unobservable states. *Ecology* 91: 1598-1604.
15. Hunter CM, Caswell H (2009) Rank and redundancy of multistate mark-recapture models for seabird populations with unobservable states. *Modeling demographic processes in marked populations* 797-825.
16. Grosbois V, Tavecchia G (2003) Modeling dispersal with capture-recapture data: disentangling decisions of leaving and settlement. *Ecology* 84: 1225-1236.
17. Walther BA, Moore JL (2005) The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815-829.



18. Saether BE, Bakke O (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
19. Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology* 86: 2889-2903.
20. Beauplet G, Barbraud C, Dabin W, Kussener C, Guinet C (2006) Age specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* 112: 430-441.

Appendix:

Appendix S1: Model construction and methodology for model selection.

Capture histories were constituted for all individuals ringed as chicks exclusively so that their age was known with precision. Before their first breeding occasion immatures were considered to be absent from the colony (Fig S.1.1). In albatrosses first breeders can have much lower demographic parameters than experienced breeders (Nevoux *et al.* 2007), whatever their age of first breeding (between 5 and 15). They were thus considered separately.

Due to the size of the data set and the complexity of models (9 states, 45 capture occasions, ≈ 9.000 individuals) the general model was state-dependent, except for survival which was constant. In models with unobservable states not all parameters are identifiable (Hunter & Caswell 2009). However as proven by Hunter and Caswell (2009), parameters can all be estimable when breeding and success probabilities are entirely state dependent. Finally for age (a) dependent models, parameters were constrained to be equal at $a = 1$, $a = 2$ and $a = 3$, and $a = K-3$, $a = 2$ and $a = K-1$ (where K is the number of capture occasions; Hunter & Caswell 2009).

We chose to follow the steps of Grosbois & Tavecchia (2003) to achieve an efficient model selection. This approach permitted to solve the technical problems encountered and to compute a minimum number of alternative models. Six series of selection sub-procedures were performed corresponding to one for each life-history trait and detection probability. In each sub-procedure two steps were necessary to get to the best model on a given trait. First we fitted linear and quadratic trends on parameters. Aging theories predict that life-history traits should start to senesce after the age of primiparity (Hamilton 1966). Therefore, models with linear and quadratic trends were also fitted starting at after age 10, the mean and modal age of first breeding (Weimerskirch *et al.* 1997a). Interactive and additive effects between trends and states were then tested. Secondly we attempted



to pool together parameters corresponding to different states to simplify models, and following a rationale based on the hypothesis of differential costs of reproduction according to the previous breeding state. Several gradients of cost of reproduction were tested:

- Breeders at t-1 versus Non-Breeders at t-1
- Successful Breeders at t-1 versus Failed Breeders at t-1 versus Non-Breeders at t-1
- Successful Breeders at t-1 versus Failed Breeders at the Egg stage at t-1 versus Failed Breeders at the Chick stage at t-1 versus Non-Breeders at t-1
- Successful Breeders at t-1 versus Failed Breeders at the Egg stage at t-1 versus Failed Breeders at the Chick stage at t-1 versus Observable Non-Breeders at t-1 versus Unobservable Non-Breeders at t-1

After the six independent selection sub-procedures, a model referred as the composite model was obtained by combining the total model structure obtained on each trait. It allowed getting parameter estimates that took into account the best selected model structure on each of the five life-history traits together (and detection probability) and therefore gave improved estimates (Grosbois & Tavecchia 2003).

Goodness-of-fit (GOF) tests were performed for multi-state models (Pradel *et al.* 2003) using the software U-Care v2.3.2 (Choquet *et al.* 2009). Since there is no GOF test for models with unobservable states, we performed the GOF test on the Jolly-Move (JMV) umbrella model with only observable states (SB, FBE, FBC, ONB), excluding the first marking of fledglings at the nest because this state was never re-observed, and thus contributed no information to the test (Crespin *et al.* 2006a). Model selection was based on Akaike Information Criterion corrected for low sample sizes (AICc). When $\Delta AICc < 2$, the parsimony principle was applied. All models were run in program E-Surge v1.7.1 (Choquet *et al.* 2008).

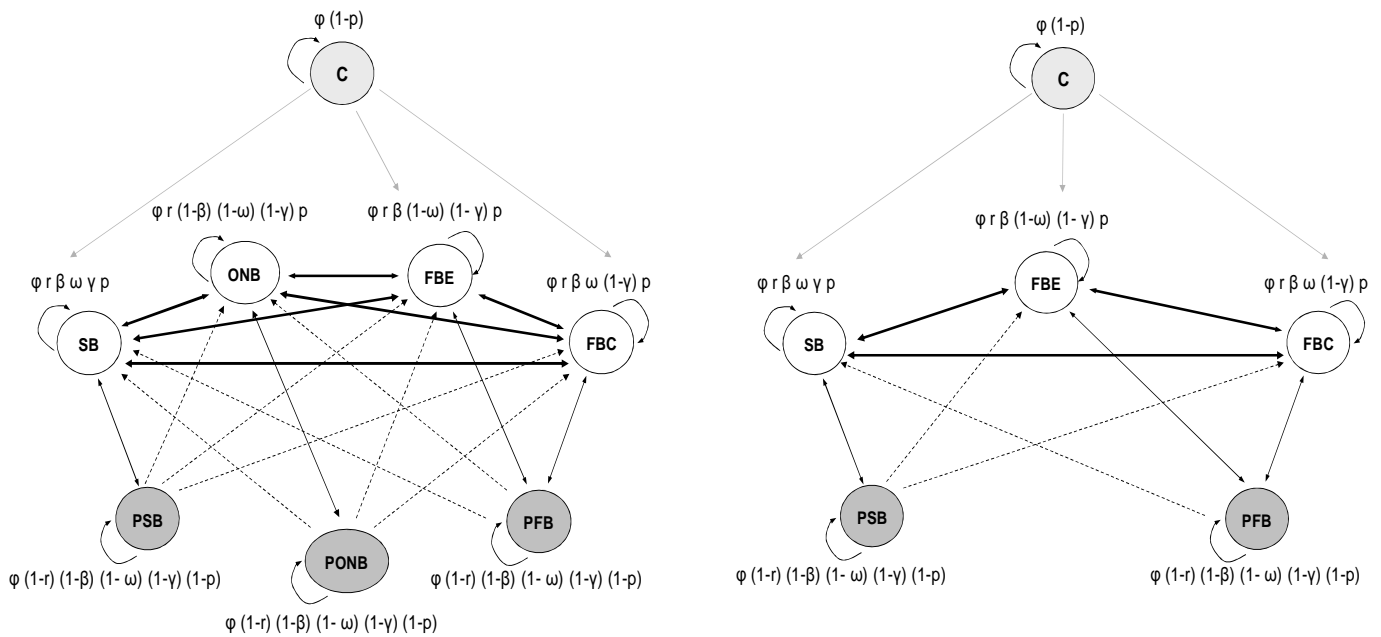


Figure S1.1: Life cycle graph representing transitions between observable and non-observable states when accounting for non-breeders (left) or not (right). Both datasets are exactly the same, but in the latter observations of non-breeders are considered as zeros in the capture histories whereas as a state *per se* in the former. The chick stage (C) was added so that age could be calculated directly. Chicks can only pass into breeding states at the minimum age of 5. Observables states (white) include successful breeder (SB), failed breeder on egg (FBE) and failed breeder on chick (FBC) and the observable non-breeding state (ONB). Transitions between observable states are represented by bold double arrows. Transitions between an observable state and its corresponding unobservable state are represented with solid double arrows. The three unobservable states (dark grey) are post-successful breeders (PSB), post-observable non-breeders (PONB) and post-failed breeders (PFB). The transitions from unobservable states to observable states are represented in dashed arrows. The “equations” on top of each state correspond to the probabilities of being in each state, where ϕ , r , β , ω , γ , ρ represent respectively the survival, return, breeding, hatching, fledging and detection probabilities.

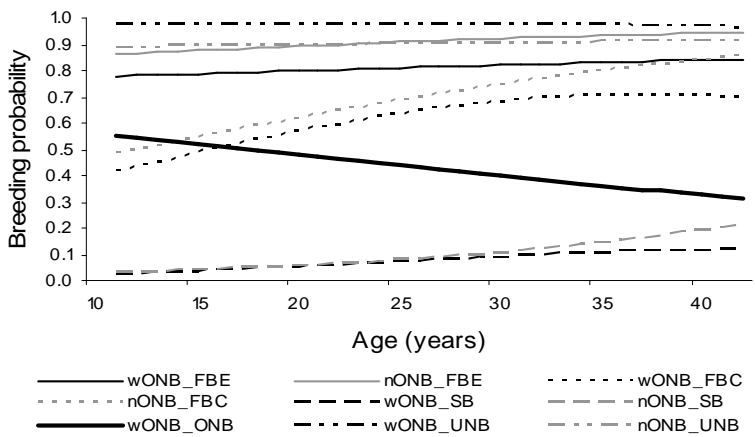
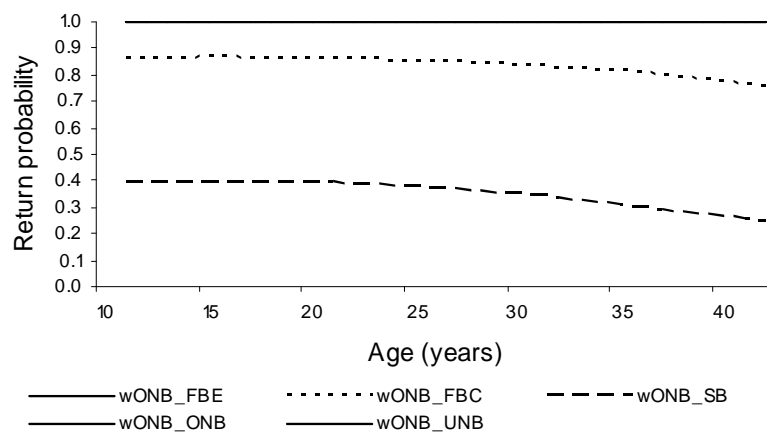
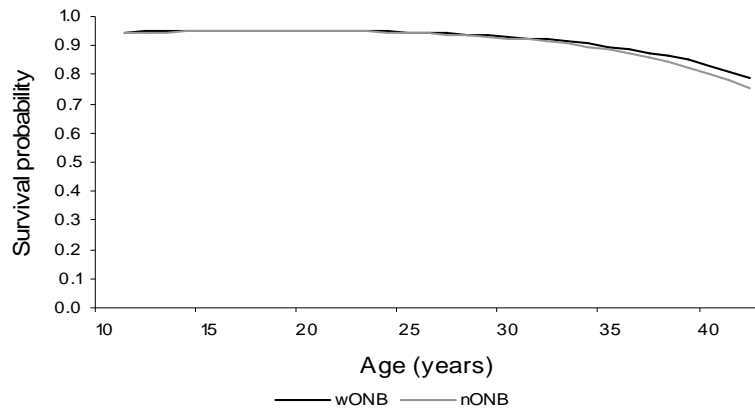


Appendix S2: Results of model selection.

Goodness of fit tests ($\chi^2 = 570.936$; d.f. = 576; $p = 0.552$ for females and $\chi^2 = 646.339$; d.f. = 698; $p=0.919$ for males) indicated that the general model fitted the data correctly. For simplicity we did not differentiate males and females in the analyses.

Table S2.1: Modelling the effects of age and previous breeding state on five life-history traits and detection probability of Wandering albatrosses at Crozet Islands from 1966 to 2010. All models included the state observed non-breeders. Starting from the general model, model selection was done in two steps. In each step, the best model structure retained is in bold. "From" means that the trait varied according to the previous state or the respective pooling of previous states (FBE = failed breeders on egg, FBC = failed breeders on chick, FB = failed breeders on egg or chick, SB = successful breeders, B = breeders, ONB = observable non-breeders, UNB = unobservable non-breeders). "+" and "x" mean that the effect of previous state was additive (same slope) or in interaction (different slopes), respectively. "-" means that the model could not be run due to memory limitations or that it was not necessary to run it. When estimating age-dependent breeding and return probabilities all unobservable states (PFB, PSB and PONB) were pooled in the second step of model selection procedure to improve parameter estimates.

Model type	Survival	Return	Breeding	Hatching	Fledging	Detection
General	62987.70	62987.70	62987.70	62987.70	62987.70	62987.70
Age-effect						
Linear (+)	62281.78	62046.43	61056.15	62270.57	62223.58	62742.24
Quadratic (+)	61931.04	61779.58	61062.53	62266.44	62494.19	62167.50
Linear (x)	–	61635.68	60978.70	62266.26	62565.37	61070.68
Quadratic (x)	–	61627.85	60982.38	62289.77	62482.91	60962.45
Age-dep. 10 Linear (+)	62083.27	61492.71	61073.61	62263.12	62263.50	61244.44
Age-dep. 10 Quadratic (+)	61764.49	61486.51	61038.40	62263.92	61959.73	61114.67
Age-dep. 10 Linear (x)	–	64528.55	61006.03	62260.28	62269.73	62995.01
Age-dep. 10 Quadratic (x)	–	62357.31	60999.39	62267.21	62261.92	61975.43
State-effect						
All pooled	61764.49	63884.39	61741.33	62434.77	62318.21	62163.09
Breeding vs Non-breeding	–	63006.48	61720.60	62284.27	61966.39	60922.66
FB/SB/NB	–	61735.56	61717.42	62266.29	61951.03	60921.07
FB/SB/ONB/UNB	–	61734.18	61005.22	–	–	–
FBE/FBC/SB/ONB/UNB	–	61524.79	60984.28	–	–	–



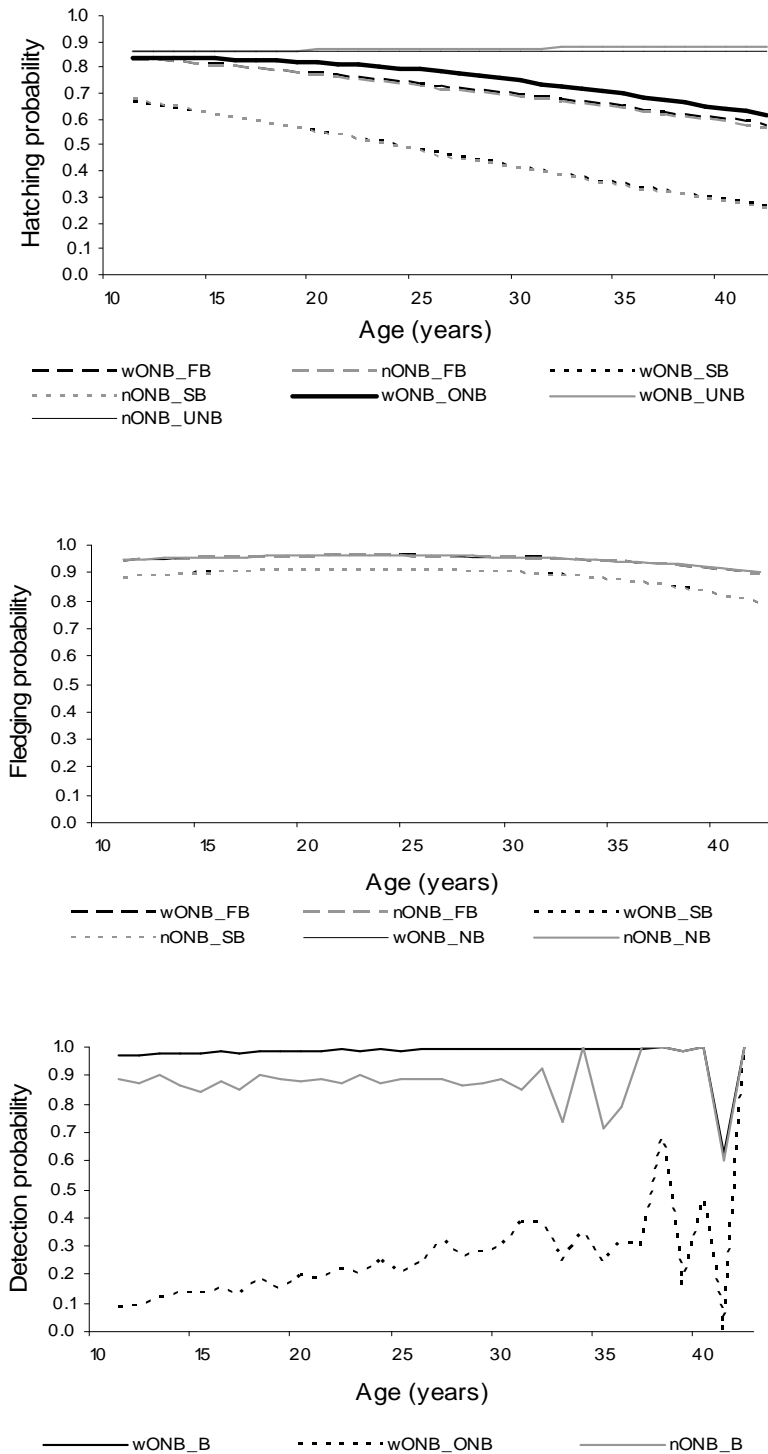


Figure S2.1: Estimates of age-dependent demographic traits from models incorporating Observable Non-Breeders “wONB” in black, or not “nONB” in grey. FBE = failed breeders on egg, FBC = failed breeders on chick, FB = failed breeders on egg or chick, SB = successful breeders, B = breeders, ONB = observable non-breeders, UNB = unobservable non-breeders. Standard errors are not given for visibility.



Table S2.2: Estimates of demographic parameters and detection probability from models incorporating observable non-breeders (MSM_ONB) or not (MSM). FBE = failed breeders on egg, FBC = failed breeders on chick, FB = failed breeders on egg or chick, SB = successful breeders, B = breeders, ONB = observable non-breeders, UNB = unobservable non-breeders.

Demographic trait	Breeding state	MSM		MSM_ONB	
		Estimate	SE	Estimate	SE
Survival	All states	0.944	0.002	0.947	0.002
Return	FBE	–	–	0.978	0.011
	FBC	–	–	0.781	0.033
	SB	–	–	0.289	0.015
	ONB	–	–	1.000	0.000
	UNB	–	–	0.961	0.009
Breeding	FBE	0.882	0.011	0.820	0.015
	FBC	0.558	0.027	0.640	0.036
	SB	0.049	0.003	0.153	0.011
	ONB	–	–	0.460	0.011
	UNB	0.897	0.006	0.998	0.006
Hatching	FB	0.780	0.010	0.782	0.010
	SB	0.558	0.027	0.560	0.027
	ONB	–	–	0.832	0.012
	UNB	0.861	0.004	0.868	0.006
Fledging	FB	0.948	0.006	0.948	0.006
	SB	0.895	0.023	0.895	0.022
	NB	0.955	0.003	0.954	0.003
Detection	B	0.874	0.005	0.957	0.006
	ONB	–	–	0.221	0.012



4. Synthèse et discussion des résultats

4.1. Divers aspects liés à l'hétérogénéité individuelle

Contrainte, reproduction restreinte, apparition et disparition sélective

Comme l'ont clairement synthétisé Van de Pol & Verhulst (2006), les variations des traits démographiques avec l'âge à l'échelle de la population sont le résultat de variations intra-individuelles telles que l'amélioration des performances avec l'âge (hypothèses de contrainte ou de reproduction restreinte) et de variations inter-individuelles (liées aux différences de qualité, condition, plasticité comme décrit dans l'introduction). Ces variations individuelles se répercutent dans la population via des phénomènes de sélection (apparition/disparition) et peuvent amener à différentes réponses à l'échelle de la population. Cette échelle est celle sur laquelle nous nous focalisons ici, et également celle que l'on retrouve le plus souvent dans les études cherchant à comprendre les modifications liées à l'âge (Fig. 3-1). Sur la figure 3-1, différents cas sont représentés : A, amélioration des performances individuelles

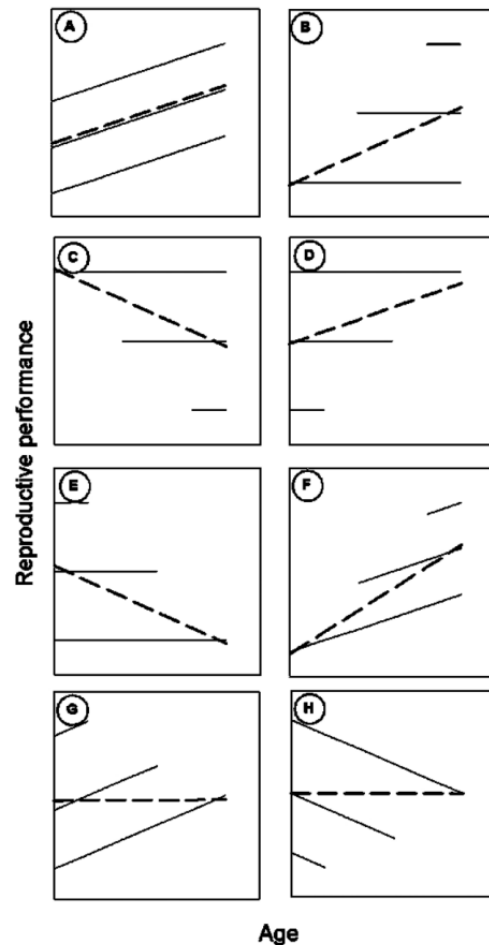


Figure 3-1: Relations entre âge et reproduction dans une population hypothétique (trait pointillé) de trois individus de qualité phénotypique différente (traits pleins). Source Van de Pol et Verhulst 2006.

seulement mais on observe des différences inter-individuelles qui amènent une réponse moyenne à l'échelle de la population ; B & C, apparition sélective à des âges de recrutement différents d'individus plus performants (B) ou bien moins performants dans certain cas (C). Ces phénomènes d'apparition entraînent soit une augmentation soit une diminution de la performance générale à l'échelle de la population; D & E, de la même manière, une disparition sélective est attendue à des âges avancés, elle peut être soit d'individus les moins performants (D) qui peuvent avoir à la fois des capacités de reproduction et de survie inférieures ou d'individus les plus performants (E) qui pourraient avoir épuisé toutes leurs ressources du fait d'un fort investissement tout au long de leur vie. Enfin, les



deux mécanismes peuvent être en interaction : F, est le cas où à la fois une amélioration des performances individuelles et une apparition sélective de reproducteurs performants entraîne l'augmentation de la reproduction avec l'âge à l'échelle de la population ; G & H sont deux cas où une réponse constante à l'échelle de la population est observée mais masque des phénomènes complexes au niveau individuel. Soit une amélioration des performances individuelles couplées à une disparition sélective des individus les plus performants (G), soit une diminution des performances individuelles associées à une sénescence et une disparition sélective des reproducteurs les moins performants (H).

Dans le cas de nos études, l'approche multi-traités permet de faire des inférences sur les mécanismes d'hétérogénéité inter-individuelle sous-jacents et de leur impact à l'échelle de la population bien que nous ne les ayons pas testés directement par des modèles à l'échelle de l'individu. Pour l'albatros à sourcils noirs tout d'abord, l'augmentation de la probabilité de survie chez les jeunes suggère une apparition sélective d'individus plus performants (variabilité inter-individus ; Fig. 1 de l'article I partie âge). En suivant les conseils de Van de Pol & Verhulst (2006), nous avons testé un effet de l'âge de première reproduction (Annexe A de l'article I partie âge) sur les relations entre traits et âge afin de tester si une apparition sélective était significative, mais sur aucun trait, l'âge de première reproduction n'a été sélectionné dans les modèles. Nous pensons alors que cette augmentation de la survie est probablement associée à une amélioration des performances individuelles (variabilité intra-individu) étant donné la pente de l'augmentation du succès reproducteur avec l'âge chez les jeunes (Fig. 2 de l'article I partie âge). Le fait que les jeunes individus échouent significativement plus pendant l'incubation puis qu'une stabilisation ait lieu après l'âge moyen de reproduction va également dans ce sens (Fig. 2 de l'article I partie âge). Par contre il nous est impossible à ce stade de différencier la part de l'amélioration des performances liées à l'hypothèse de contrainte ou à l'hypothèse de reproduction restreinte. Cependant, nous avons tout de même pu remarquer que d'après les mesures de condition des poussins en fonction de l'âge des parents (Fig. 2 de l'article I partie âge), les jeunes individus semblent avoir acquis de bonnes compétences de recherche alimentaire et de nourrissage de leur poussin, ce qui finalement laisse relativement peu de place à l'hypothèse de contrainte. Pour les jeunes albatros à sourcils noirs, nous sommes donc en présence du cas A



Figure 3-2: Modèle à mélange (hétérogénéité linéaire en interaction entre les deux groupes de survie) sur l'albatros à sourcils noirs issu de la sélection de modèles de l'article II.



(Fig. 3-1) plutôt que du cas B, ou bien du cas F dans lequel l'effet de l'apparition sélective serait relativement faible.

En ce qui concerne la fin de vie (comme expliqué dans l'annexe A de l'article I partie âge), Van de Pol & Verhulst (2006) conseillent de prendre en compte l'âge depuis la mort des individus qui permettrait de considérer l'effet d'une disparition sélective et ainsi éviter de fausses inférences comme dans le cas H (Fig. 3-1). Nous n'avons pas pu utiliser cette méthode car la longueur de l'étude n'était pas encore suffisante pour déterminer avec certitude l'âge de la mort des individus. En contrepartie, l'article II basé sur des modèles à mélange sur la survie nous a permis de justifier l'absence d'une classe d'individus à survie inférieure qui serait éliminée plus tôt de la population et masquerait un patron de sénescence actuarielle chez l'albatros à sourcils noirs (Fig. 3-2). A l'opposé, une classe d'individus représentant 22% de la population a montré une augmentation forte de la survie avec l'âge qui a été considérée comme un artefact dû à un trop grand nombre de paramètres dans le modèle ou à une émigration (Fig. 3-2). Cela n'a pas été le cas chez toutes les espèces à stratégie longévive étudiées dans l'article où une hétérogénéité significative a été détectée comme chez le chevreuil (Article II). En conclusion, chez l'albatros à sourcils noirs, de forts patrons de sénescence ont été mis en évidence à la fois sur la survie et sur plusieurs mesures de la performance reproductrice (succès, condition du poussin). Ces résultats suggèrent que nous sommes plus proches du cas I illustré sur la figure 3-3 que des cas E ou H (Fig. 3-1).

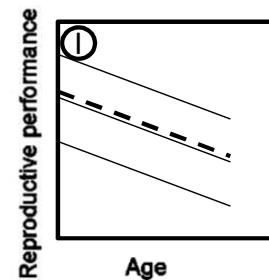
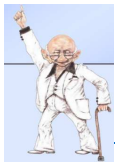


Figure 3-3: Suite de la figure 1, cas d'une sénescence sans ou avec peu de disparition sélective.

En ce qui concerne nos études sur le grand albatros, les patrons âge-dépendants n'ont été modélisés qu'à partir de l'âge moyen de première reproduction par souci de simplification des modèles déjà extrêmement complexes. Nous avons cependant les estimations des paramètres pour les primo-reproducteurs de tous âges confondus ainsi que des mesures âge-dépendantes de la reproduction et de la survie des reproducteurs d'âges 5 à 10 (Fig. 3-4 ; les modèles des âges 11 à 44 sont dans les figures 2 & 3 de l'article IV). Cela nous montre que contrairement à l'albatros à sourcils noirs, les probabilités de succès reproducteur n'augmentent pas chez les jeunes, et se situent déjà aux valeurs des adultes même chez les primo-reproducteurs. Il semblerait donc que l'expérience pré-recrutement acquise par les jeunes grands albatros soit suffisante pour assurer un succès reproducteur comparable à celui des individus expérimentés. Pour la survie, c'est à peu près la même chose, sauf que la survie des plus jeunes mâles reproducteurs est bien en dessous de celle des jeunes femelles. Cela pourrait suggérer soit un coût élevé des premières reproductions chez les mâles afin de garder un succès fort, soit une sélection des individus les moins performants. Par contre la



probabilité de se reproduire (sachant que l'individu est présent sur la colonie) augmente avec l'âge surtout chez les mâles alors que chez les albatros à sourcils noirs elle était constante. Il est difficile d'interpréter tous ces patrons car a priori la sélection est faible et les capacités de recherche alimentaire semblent suffisantes chez les primo et jeunes reproducteurs. Cependant il est possible qu'un autre volet de l'hypothèse de contrainte soit en jeu : la capacité à trouver un partenaire et/ou un site de reproduction. En effet, les grands albatros sont fidèles à leur partenaire mais peuvent mettre quelques années avant de trouver celui qui leur correspond (Jouventin *et al.* 1999). La probabilité de se reproduire chez les jeunes reproducteurs augmente vite pour atteindre ses valeurs maximales vers l'âge moyen de première reproduction. En moyenne chez les primo-reproducteurs cette probabilité reste relativement haute même si elle est toujours plus faible chez les mâles que chez les femelles. La différence de probabilité de reproduction entre mâles et femelles se retrouve et s'accroît tout au long de leur vie (figure 3 de l'article IV). La probabilité de retour est un peu particulière, tout d'abord elle n'a pas été calculée pour les primo-reproducteurs car les juvéniles peuvent revenir à la colonie sans se reproduire pendant quelques années. Celle-ci augmente fortement chez les jeunes et de manière similaire entre sexes pour atteindre 100% de retour lorsque tous les états reproducteurs sont confondus. Chez l'albatros à sourcils noirs, cette probabilité n'a pas été incluse directement dans les analyses, mais plutôt la probabilité de reproduction sachant retour à la colonie (Fig. 2 article I partie âge). Nous avons calculée la probabilité de retour chez les albatros à sourcils noirs a posteriori (présentée plus bas), mais celle-ci ne présente pas du tout le même patron chez les jeunes grands albatros. Les implications des différences liées au sexe seront discutées dans une partie suivante également.

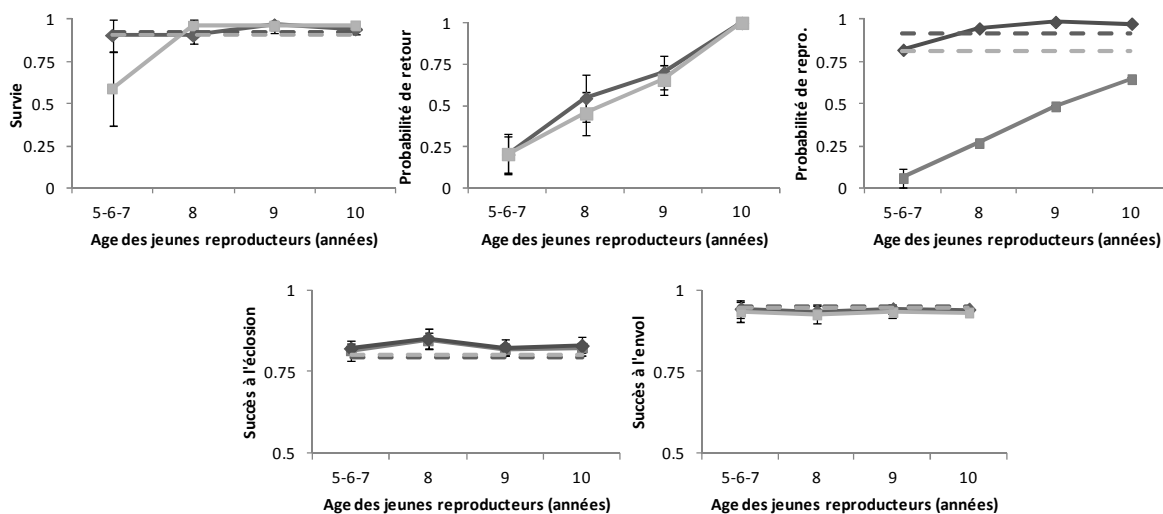


Figure 3-4: Performances des primo-reproducteurs (trait pointillé, moyenne de 5 à 15 ans) et des jeunes reproducteurs (trait plein). Les femelles sont en gris foncé et les mâles en gris clair.



Les patrons en fin de vie du grand albatros montrent comme pour l'albatros à sourcils noirs, une sénescence à la fois actuarielle et reproductive (accentuée chez les mâles). Un effet de la disparition sélective n'a ici pas pu être testé. Par contre, en parallèle des baisses de performance aux âges avancés en particulier chez les individus qui se sont reproduits l'année précédente, une augmentation notable de la probabilité de reproduction a été mise en évidence (Fig. 3 de l'article III). Cette augmentation pourrait être la résultante de trois phénomènes non-exclusifs: (i) une meilleure expérience des plus vieux individus leur permettant de se reproduire deux années de suite ; (ii) une augmentation de l'énergie allouée à la reproduction du fait d'un investissement terminal afin de compenser la baisse du succès reproducteur avec l'âge (cf. discussion de l'article III) ; (iii) une disparition sélective des individus les moins performants soit de la population totale, soit des individus qui tentent de se reproduire après une reproduction fructueuse ou non l'année précédente. Nous n'avons pas cherché à élucider directement lequel de ces trois phénomènes pourrait être prédominant et nous pouvons le résumer à quelque chose qui ressemblerait à la figure 3-5.

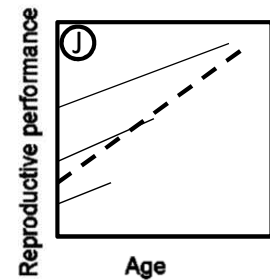
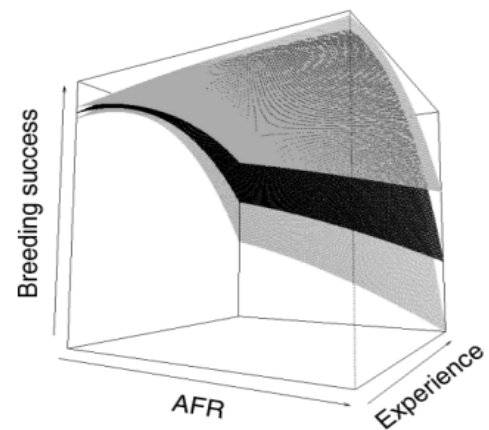


Figure 3-5: Suite de la figure 1, cas d'un investissement terminal couplé avec une disparition sélective.

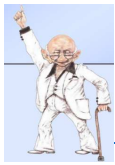
Compromis début/fin de vie

D'après la théorie des traits d'histoire de vie, le coût de la reproduction actuelle peut avoir un effet négatif sur la reproduction future. En effet si les coûts de reproduction peuvent ne pas être évidents sur le court terme en particulier en milieu naturel, ils pourraient apparaître plus tard dans la vie. Par exemple, une tactique de reproduction dite « invest now, pay later » pourrait être associée à une sénescence plus forte (Orell & Belda 2002) (Fig. 3.24). Bien que de nombreuses études cherchent à comprendre les coûts associés à la reproduction sur le



3-6: Succès reproducteur en fonction de l'âge de première reproduction (AFR) et de l'expérience. Source Aubry et al. 2009.

court terme, l'augmentation de la longueur des suivis de populations permet maintenant de démontrer de tels mécanismes en milieu naturel (Reid *et al.* 2003; Nussey *et al.* 2006). C'est le cas de la mouette tridactyle (Aubry *et al.* (2009) où les individus qui se reproduisent à un âge intermédiaire présentent un succès reproducteur plus fort que ceux qui commencent à trois ou 10 ans à expérience similaire et faible (Aubry et al 2009). Ainsi, comme le succès reproducteur est intimement lié à



l'expérience de reproduction, les individus qui ont commencé à se reproduire plus tôt exhibent un taux de sénescence reproductive plus fort (Fig. 3-6). Nous avons pu identifier un patron similaire chez l'albatros à sourcils noirs. En effet dans les modèles linéaires mixtes généralisés appliqués au succès reproducteur en fonction de l'âge, nous avons remarqué une corrélation positive significative entre effets aléatoires liés aux valeurs de pente en début et fin de vie (Fig. 3-7 ; Tableau 3-1). La figure 3-7 représente les trajectoires d'un échantillon aléatoire de 10 individus parmi les 556 de succès reproducteur connu (issu de la figure 2 de l'article 1 partie âge). Il y a en moyenne $4,8 \pm 4.1$ observations par individu le long de leur vie. On peut voir que par exemple l'individu en orange présente un succès reproducteur en permanence inférieur à celui des autres individus mais qu'à l'opposé il ne semble pas souffrir d'une sénescence, contrairement à l'individu en violet qui lui présente l'amélioration du succès reproducteur en début de vie la plus forte, mais également le taux de sénescence le plus fort de cet échantillon. Ces résultats restent très préliminaires, d'autant plus qu'ils ne prennent pas en compte l'âge de première reproduction de chaque individu qui est attendu d'avoir un fort effet. Cependant cela nous permet de voir qu'une recherche des patrons de sénescence au niveau individuel (associé à leur âge de première reproduction ou à d'autres facteurs) dans cette population apporterait des résultats particulièrement intéressants.

Tableau 3.1: Corrélation entre les effets individuels de l'intercept et des pentes du succès reproducteur avec l'âge chez les jeunes, moyen et vieux albatros à

Reproductive success	Variance	p value (score test 1)	Corr			
Intercept	0.255	0.005 **	1			
Phase 1	0.080	0.238	0.765	1		
Phase 2	0.244	0.007 **	-0.110	0.566	1	
Phase 3	0.051	0.299	-0.977	-0.838	0.322	1

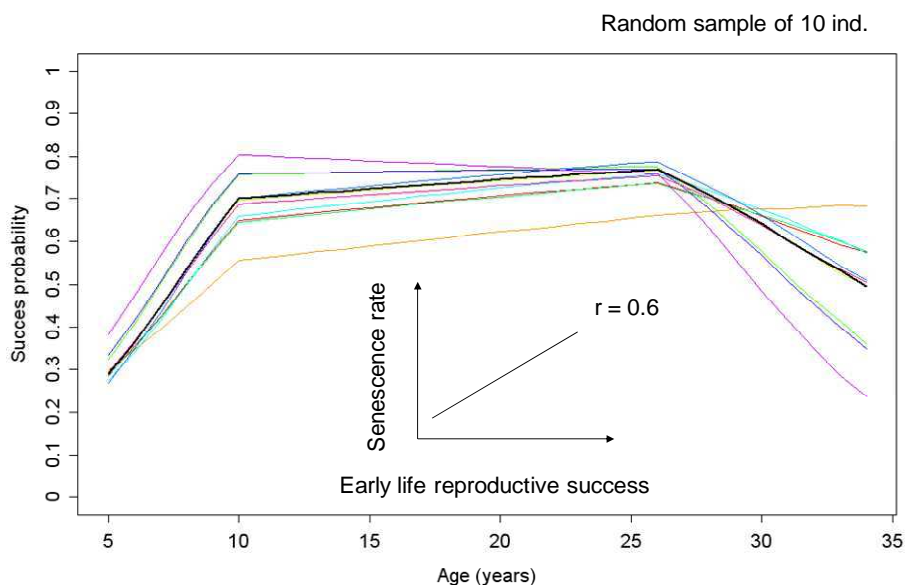
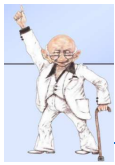


Figure 3-7: Relations entre succès reproducteur et âge au niveau individuel.



4.2. Causes possibles de la sénescence et différences entre les sexes

Un vieillissement sous forme de diminution ou d'augmentation de traits d'histoire de vie, démographiques ou morphologiques a été identifié chez nos deux espèces d'étude. Nous allons dans cette partie, tenter d'élucider les causes proximales possibles de ce vieillissement à l'aide de la bibliographie.

Baisse des performances de recherche alimentaire

Chez l'albatros à sourcils noirs, la forte diminution du succès reproducteur chez les individus de plus de 27 ans, leur plus fort taux d'échec au stade poussin et que la condition corporelle de leurs poussins très diminuée nous ont amené à supposer une baisse des capacités de recherche alimentaire avec l'âge. Cette baisse peut-être directe si les individus ne sont plus assez efficaces dans la gestion énergétique et du stress associée à la recherche alimentaire, ou indirecte si par exemple les individus sont exclus par compétition des zones favorables (comme en cas de mauvaises conditions environnementales que nous verrons dans le chapitre suivant). Un tel mécanisme n'a pas encore été mis en évidence avec l'utilisation d'outils télémétriques tels que des GPS chez l'albatros à sourcils noirs mais l'étude est en cours. Chez le grand albatros une différence nette a été détectée pendant la période d'incubation entre les individus jeunes ou d'âge moyen et les vieux individus essentiellement chez les mâles (Lecomte *et al.* 2010). En effet il a été montré une ségrégation spatiale avec l'âge chez les mâles (Fig. 3-8). Les vieux mâles effectuent des trajets plus longs sur une zone plus vaste et apparaissent moins actifs que les individus d'âge inférieur à 30 ans (Lecomte *et al.* 2010). Chez les femelles aucune différence notable n'a été identifiée. L'étude de Lecomte *et al.* (2010) a également analysé neuf marqueurs de la physiologie de base des individus afin de déterminer quelles peuvent être les causes physiologiques d'une sénescence qui est observée depuis longtemps sur le succès reproducteur de cette espèce (Weimerskirch 1992). Aucune variation des

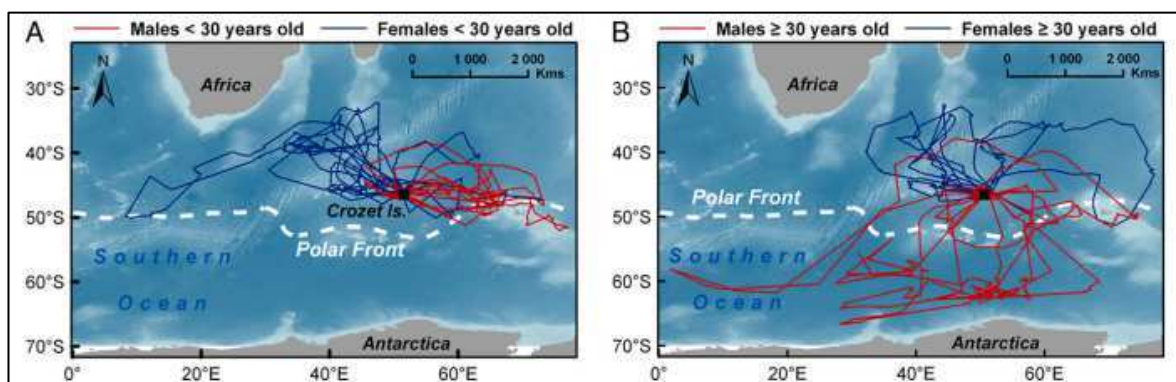


Figure 3-8: Effets de l'âge que la zone de recherche alimentaire des grands albatros pendant l'incubation. Source Lecomte *et al.* 2010.



marqueurs physiologiques n'est apparue avec l'âge ni chez les mâles ni chez les femelles et les auteurs en arrivent à la conclusion que la détérioration des performances de recherche alimentaire pourrait constituer une cause proximale de la sénescence en soi.

Pour le moment, nous pensons qu'une influence telle des performances de recherche alimentaire sur la sénescence est possible chez l'albatros à sourcils noirs, d'autant plus que des résultats similaires ont été trouvés chez l'albatros à tête grise (*Thalassarche chrysostoma*) qui possède des traits d'histoire de vie intermédiaires entre nos deux espèces et une taille comparable à l'albatros à sourcils noirs. En effet, Catry *et al.* (2006) ont montré une différence significative de la durée des voyages en mer (Fig. 3-9) et du taux d'engraissement journalier pendant l'incubation entre les individus d'âge moyen et ceux âgés de plus de 28 ans. Cela est vrai uniquement chez les mâles encore une fois (Catry *et al.* 2006).

Ces résultats basés sur des données de suivi en mer à l'aide de balises et/ou de pesées à terre avant et après un voyage alimentaire sont confirmés et complétés par des analyses basées sur les niveaux hormonaux de corticostérone (une hormone majeure impliquée dans la réponse aux événements stressants). Comme indiqué sur la figure 3-10, la concentration en corticostérone dans le plasma diminue après un voyage alimentaire et a pu être mise en relation avec le succès d'une recherche alimentaire (Angelier *et al.* 2007b) : lorsque le succès est bon, le niveau de corticostérone est plus faible. Pour en revenir aux effets de l'âge, dans son analyse multi-traits Lecomte *et al.* (2010) montre que la différence de niveau de corticostérone pré/post voyage alimentaire diminue significativement avec l'âge et ce uniquement chez les mâles. Ce résultat indique une nouvelle fois une détérioration des performances de recherche alimentaire chez les vieux mâles grands albatros pendant la période d'incubation.

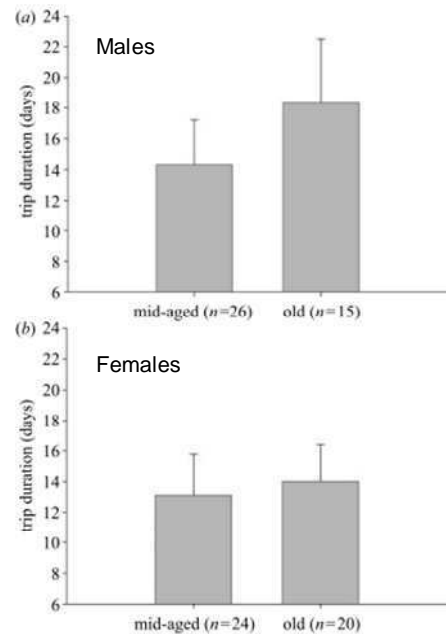


Figure 3-9: Différence de durée des trajets en mer en fonction de l'âge et du sexe chez l'albatros à tête grise. Source Catry *et al.* 2006.

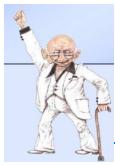
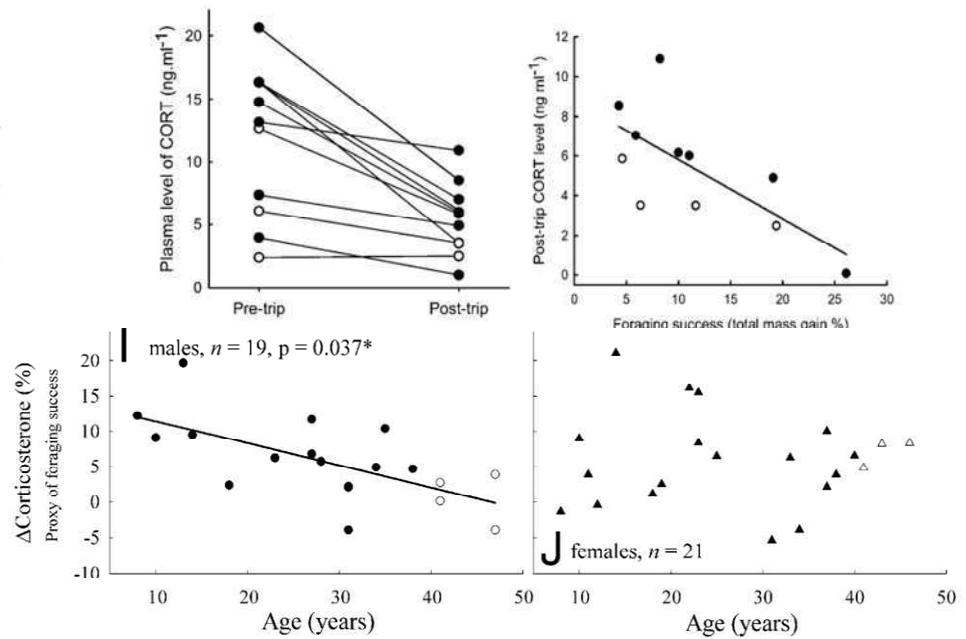


Figure 3-10: Relations entre niveaux de corticostérone, succès de recherche alimentaire, âge et sexe chez le grand albatros. Sources Angelier et al. 2007b et Lecomte et al. 2010.



Variations des niveaux hormonaux

Comme nous venons de le voir, l'étude des niveaux hormonaux peut apporter des informations capitales dans la compréhension des mécanismes sous-jacents (proximaux) aux variations âge-dépendantes des traits d'histoire de vie. En plus de la corticostérone, une autre hormone est étudiée : la prolactine qui est un bon indicateur des soins parentaux (soins pendant l'incubation, protection contre les prédateurs, thermorégulation intensive...). Ainsi dans des études cherchant à lier expérience de reproduction (qui explique plus de variance que l'âge lui-même dans ce cas mais qui y reste fortement corrélée) aux niveaux basaux de corticostérone et de prolactine, Angelier *et al.* s'attendaient à trouver des taux plus forts de corticostérone chez les jeunes et les vieux que chez les individus d'expérience moyenne car ces

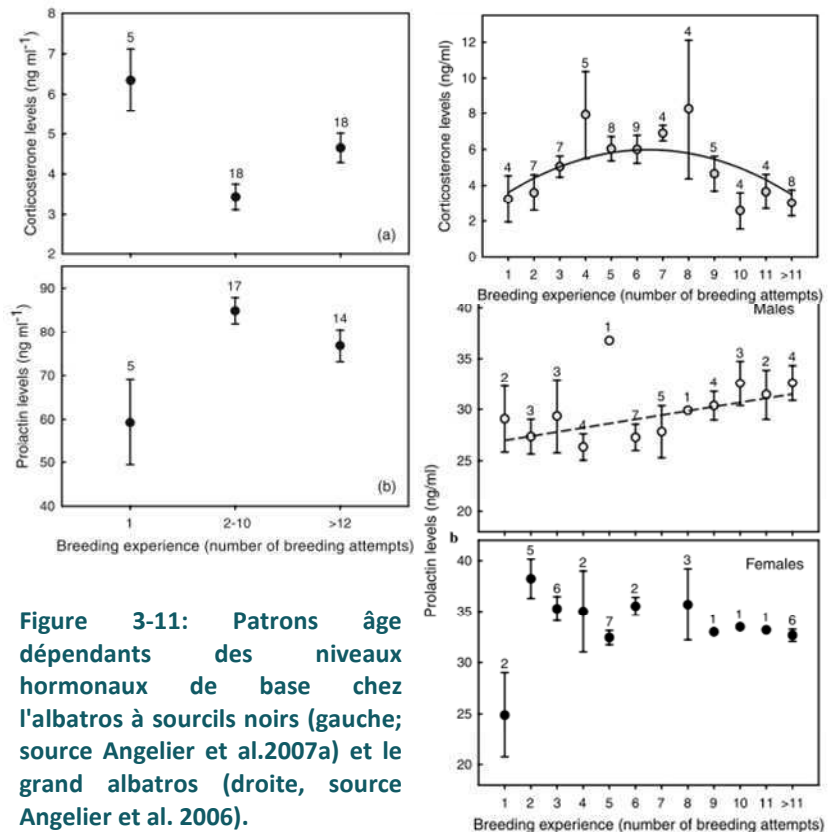


Figure 3-11: Patrons âge dépendants des niveaux hormonaux de base chez l'albatros à sourcils noirs (gauche; source Angelier et al.2007a) et le grand albatros (droite, source Angelier et al. 2006).

intensive...). Ainsi dans des études cherchant à lier expérience de reproduction (qui explique plus de variance que l'âge lui-même dans ce cas mais qui y reste fortement corrélée) aux niveaux basaux de corticostérone et de prolactine, Angelier *et al.* s'attendaient à trouver des taux plus forts de corticostérone chez les jeunes et les vieux que chez les individus d'expérience moyenne car ces



derniers présentent de meilleures capacités de reproduction, et l'inverse pour la prolactine. C'est exactement ce patron là qui a été mis en évidence chez les albatros à sourcils noirs (Angelier *et al.* 2007a ; Fig. 3-11 gauche). En revanche chez les grands albatros le patron inverse a été trouvé pour la corticostérone (Fig. 3-11 en haut à droite) et une augmentation linéaire chez les mâles alors qu'aucun lien avec l'expérience n'a été trouvé chez les femelles pour la prolactine (Fig. 3-11 milieu et bas à droite). Les auteurs interprètent ces valeurs inattendues par des variations dans la capacité à sécréter la corticostérone, qui augmenterait chez les jeunes comme le reste des traits d'histoire de vie et qui pourrait diminuer chez les vieux du fait d'une sénescence physiologique. Les niveaux de prolactine sont supérieurs chez les femelles que chez les mâles, et l'augmentation qu'ils présentent pourrait être associée soit à une influence directe de l'expérience de reproduction précédente sur la capacité à sécréter, soit à une meilleure qualité d'individus qui se reproduiraient plus souvent que d'autres. L'association entre qualité individuelle et niveaux hormonaux a été faite un peu plus tard (Angelier *et al.* 2010). A conditions environnementales équivalentes, il est prédit que les individus de moins bonne qualité (ici le nombre de poussins produits en cinq saisons de reproduction est considéré mais diverses autres mesures auraient pu être utilisées (Moyes *et al.* 2009)) auraient un taux basal élevé de corticostérone. Cette corrélation négative est probablement mieux détectable quand les individus sont dans une situation énergétique et environnementale plus difficile ce qui encore une fois apparaît être surtout chez les mâles (Fig. 3-12).

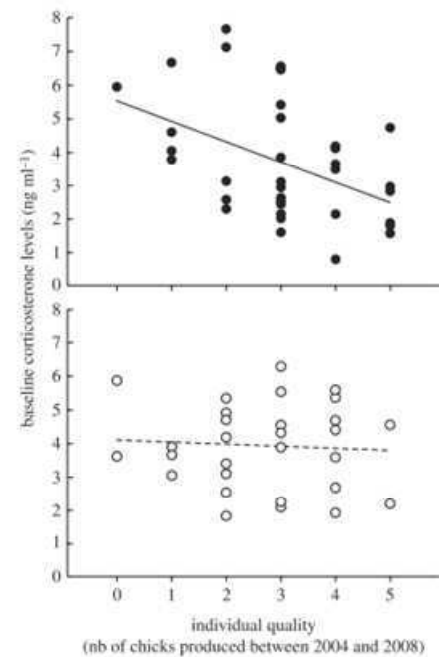


Figure 3-12: Relation entre qualité individuelle et corticostérone chez le grand albatros (source Angelier *et al.* 2010)

La partie précédente nous a permis d'émettre l'hypothèse que la baisse des capacités de recherche alimentaire semble être une cause proximale importante dans la diminution des performances reproductrices voire de survie à la fois chez les albatros à sourcils noirs et les grands albatros. Les changements de niveaux hormonaux avec l'âge semblent être également très importants pour expliquer les changements observés. En effet, chez les albatros à sourcils noirs les niveaux élevés de corticostérone sont cohérents avec ce que nous avons trouvé à savoir un succès reproducteur plus faible chez les jeunes du fait de problèmes de coordination entre les partenaires pendant l'incubation, et chez les vieux du fait de difficultés au niveau de la recherche alimentaire. La diminution des niveaux de prolactine chez les individus les plus expérimentés pourrait être



directement associée à l'augmentation du stress qui entraînerait un investissement parental diminué (Angelier 2007a). Chez le grand albatros, l'inversion par rapport aux niveaux attendus chez les vieux individus pourrait avoir un lien (en plus d'une potentielle détérioration des capacités à sécréter) avec une sélection des individus plus performants (de meilleure qualité individuelle ; Fig. 3-12) à un âge avancé. Contrairement à l'albatros à sourcils noirs (article II), nous n'avons pas pu tester cette hypothèse directement chez le grand albatros. Lorsque l'état reproducteur précédent est pris en compte (article III), les résultats suggèrent potentiellement l'existence de deux tactiques de fréquences de reproduction ainsi qu'une augmentation de la fréquence de reproduction avec l'âge chez les individus qui ont eu les coûts de reproduction les plus forts l'année précédente ce qui pourrait aller dans ce sens.

Autres sources de diminution de la performance avec l'âge : partenaires et philopatrie

Alors qu'une diminution de la survie avec l'âge est facilement associée avec une sénescence lorsque des éléments confondants tels que la sélection discutée plus haut sont pris en compte, la causalité de mécanismes de sénescence dans la diminution des performances reproductives est plus difficile à mettre en évidence. D'une part, parce qu'un facteur confondant peut apparaître du fait d'une potentielle philopatrie désavantageuse chez les vieux individus. La durée de vie des individus est si grande que la fidélité précise à leur nid de reproduction habituel peut s'avérer mal-adaptée dans le cas de variations environnementales qui dégraderaient la qualité du territoire (Rockwell *et al.* 1993). D'autre part, le succès reproducteur est déterminé par les efforts combinés de deux individus, et souvent seul l'âge d'un des deux est connu avec précision. De plus, étant donné que les individus ne s'apparient pas de manière aléatoire, cela rend les patrons difficiles à interpréter. En effet dans le cas du grand albatros, les vieux couples ont une probabilité accrue de changer de partenaire avec l'âge (Fig. 3-13) du fait de l'augmentation inexorable de la probabilité de mort d'un des individus du couple ou de divorce (Bried *et al.* 2003). Il a été démontré que les grands albatros tendent à s'apparier avec un individu du même âge qu'eux ou alors un peu plus vieux afin de pouvoir bénéficier de son expérience (Fig. 3-14 haut). Avec l'aide d'un groupe d'étudiants de master 1 que j'ai encadré pendant une semaine, nous avons montré que la différence d'âge est généralement faible entre les deux partenaires d'un couple (90% des couples ont

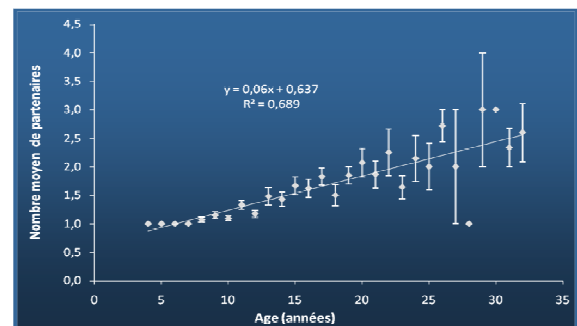
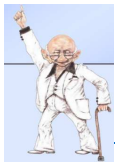


Figure 3-13: Nombre de partenaires reproducteur moyen d'un albatros à sourcils noirs en fonction de son âge. Travail issu d'un groupe d'étudiants de master 1.



une différence d'âge de 2.45 ans en moyenne) chez l'albatros à sourcils noirs (Fig. 14 milieu) même si quelque couples ont jusqu'à 20 ans de différence. Nous avons également pu faire le lien chez cette espèce entre la différence d'âge des deux partenaires d'un couple d'âge connu ($n=133$) et leur succès reproducteur (Fig. 3-14 bas). Il apparaît que le succès reproducteur augmente lorsque la différence d'âge passe de 1 à 9 ans, puis décline rapidement. A partir de ces résultats et de ceux obtenus précédemment, plusieurs explications sont donc envisagées pour expliquer un plus faible succès reproducteur des vieux individus : (i) des problèmes de synchronisation entre les partenaires du couple nouvellement formé en particulier si des déficiences au niveau de la performance de recherche alimentaire se font sentir; (ii) le coût du rattachement qui peut être fort chez de telles espèces (Black 2006). De tels coûts peuvent avoir de fortes implications chez des individus d'âge avancé et déjà affaiblis ; (iii) étant donné le faible nombre de vieux individus dans la population (pyramides des âges commentées dans la partie suivante), les vieux individus célibataires peuvent avoir tendance à se rattachier avec des individus qui ont une trop grande différence d'âge ce qui pourraient s'avérer désavantageux pour leur succès reproducteur futur.

Tout au long des analyses conduites dans cette thèse, nous avons fait le choix de ne pas considérer l'effet couple, la potentielle meilleure qualité de certains couples, la différence d'âge entre les deux partenaires ou encore l'effet d'un changement de partenaire sur la démographie. Cela aurait tout d'abord fortement compliqué les analyses en termes de nombres de paramètres par rapport aux données qui elles mêmes auraient été réduites de moitié du fait de l'impossibilité de considérer les paires dont seul un des deux individus a été bagué poussin. Nous sommes conscients que cela peut affecter les conclusions et est déconseillé dans la bibliographie. De plus, chez les albatros, le taux de divorce est de l'ordre de 10% par an et de fait, quantifier les variations âge-dépendantes d'une sélection de traits à l'aide d'effets aléatoires de l'individu (ce qui a été fait dans l'article I) et nichés dans un effet aléatoire du couple serait

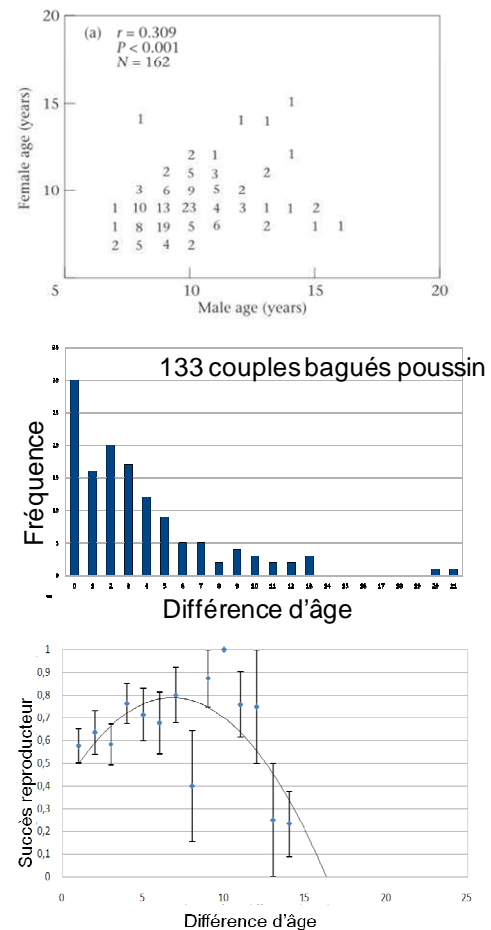


Figure 3-14: Relations entre l'âge des deux partenaires d'un couple chez le grand albatros (haut, source Jouventin et al. 1999) et chez l'albatros à sourcils noirs et son succès reproducteur (milieu et bas, travail issu d'un groupe d'étudiants de master 1).



difficilement faisable, particulièrement dans un cas où la probabilité de capture est inférieure à 1. En effet, la covariance entre les individus d'un couple serait nulle et rendrait les paramètres de l'effet couple non-identifiables. Cela est valable pour les deux espèces même si chez le grand albatros, comme le sexe des individus est connu, une petite partie de cette variabilité a pu être prise en compte.

Dimorphisme sexuel

Nous pouvons remarquer que la plupart des patrons au niveau hormonal et pour la recherche alimentaire sont apparents de manière plus significative chez les mâles que chez les femelles. Dans cette partie, nous allons remettre en contexte toutes les connaissances sur l'investissement parental chez les deux sexes afin de mieux comprendre et interpréter les patrons trouvés dans l'article IV. Cela ne pourra être fait que pour le grand albatros, car malgré les nombre de sexages moléculaires dans la population d'albatros à sourcils noirs reste trop faible pour le moment pour pouvoir faire le même type de recherches sur cette espèce.

Weimerskirch *et al.* (1992, 1995, 1997, 2000, 2005) ont étudié en profondeur les relations entre temps passé en mer et masse corporelle des oiseaux avant et après un voyage alimentaire, durée du jeûne au nid à la fois pendant les périodes d'incubation et d'élevage du poussin et ce chez les deux sexes. Leurs résultats nous permettent de savoir que :

1. Les coûts de l'incubation exprimés en temps passé à l'incubation et perte de masse proportionnelle à la taille des individus sont similaires entre les sexes. Cette période est très coûteuse au niveau énergétique car la plupart des échecs sont pendant l'incubation. Les cycles de jeûne de l'oiseau incubant sur son nid sont en moyenne 10 jours mais peuvent atteindre 30 jours.

2. La masse gagnée en mer est reliée à la durée des voyages d'alimentation en mer ; seules les femelles semblent réguler la durée de leurs voyages pour compenser leur perte de masse lors du jeûne précédent. Les mâles semblent être plus efficaces (Fig. 3-15).

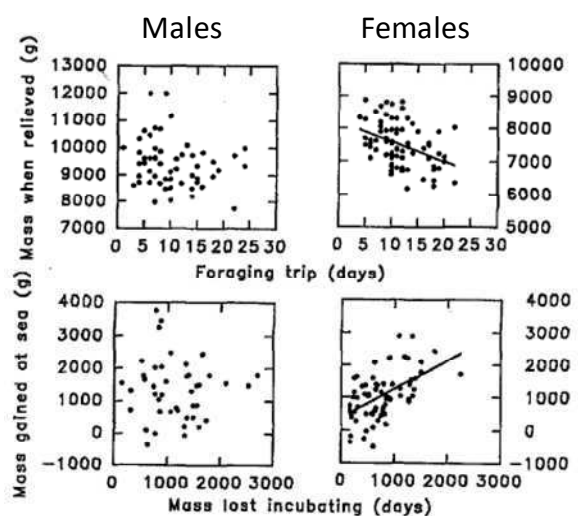
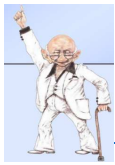


Figure 3-15: Relations entre masse à la fin d'un jeûne et durée du voyage en mer et masse gagnée / masse perdue chez les deux sexes de grand albatros (source Weimerskirch 1995).



3. Dans l'ensemble les grands albatros présentent une marge de sureté importante au niveau de la masse corporelle, qui doit être vraiment à un niveau critique pour qu'un individu décide de désertir le nid au stade œuf.

4. Pendant la période d'élevage du poussin, les grands albatros alternent des voyages courts pour chercher de la nourriture pour le poussin essentiellement, et des voyages longs pour pouvoir récupérer une masse corporelle suffisante.

5. Les mâles délivrent des repas de haute qualité énergétique et plus souvent que les femelles et continuent plus longtemps à nourrir jusqu'à l'envol du poussin, de fait, leur contribution au poussin est beaucoup plus forte \approx deux fois que celle des femelles alors que le dimorphisme sexuel est seulement entre 10 et 20% (Fig. 3-16).

6. Produire un poussin mâle est plus couteux que produire une femelle. En plus d'adapter leur effort de nourrissage (Fig. 3-16), les femelles pourraient adapter le sexe du poussin à leur condition corporelle associée à leur âge. Ainsi produire plus de femelles à des âges avancés pourrait permettre au couple de compenser des coûts d'élevage plus élevés (Fig. 17).

7. La survie des mâles et des femelles est influencée différemment par la production d'un poussin mâle ou femelle et notamment les vieux mâles semblent avoir une mortalité supérieure lorsqu'ils élèvent un poussin mâle.

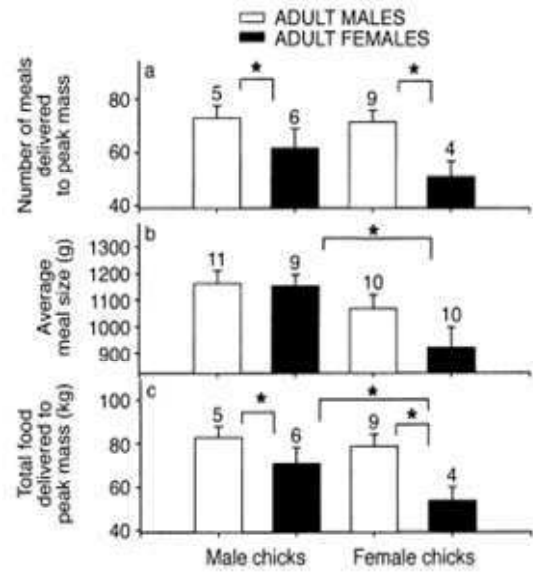


Figure 3-16: Nombre moyen, taille moyenne et taille totale des repas délivrée aux poussins mâles ou femelles par les adultes mâles ou femelles (source Weimerskirch et al. 2000).

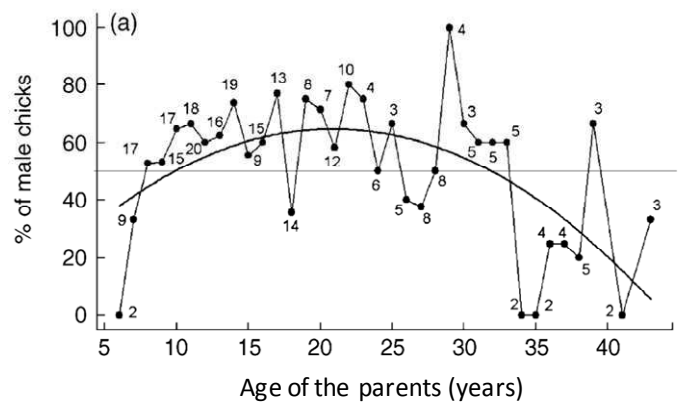
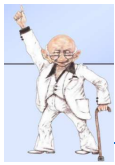


Figure 3-17: Proportion de poussins mâles en fonction de l'âge des parents (source Weimerskirch et al. 2005).



Dans nos résultats (article IV), les femelles semblent mieux faire face au vieillissement que les mâles qui eux, exhibent une sénescence surprenante sur la survie et une forte baisse de la probabilité de reproduction. Il est possible que l'investissement des mâles relatif à leur poids soit plus fort que celui des femelles comme le montre le 5^e point ci-dessus et malgré le 2^e point qui montre que les femelles ont plus de difficultés à reconstituer leurs réserves. Il semblerait que les femelles s'économisent plus que les mâles et à l'échelle d'une vie de 30 ans par exemple, du fait des compromis d'histoire de vie cela pourrait se ressentir de manière plus forte chez les mâles. Ce phénomène peut être accentué d'autant plus que les femelles peuvent « choisir » en fonction de leur propre condition de produire un poussin femelle ou mâle (6^e point) ce qui semble affecter une fois de plus la survie des mâles et pas celle des femelles (7^e point). Tout cela en plus des autres hypothèses discutées dans l'article IV en relation avec un sex-ratio biaisé vers les mâles pourrait expliquer la baisse beaucoup plus intense de la probabilité de reproduction des mâles.

Dans le cas du grand albatros, les soins parentaux sont identiques et partagés entre les deux sexes et le dimorphisme sexuel même s'il est assez unique dans l'ordre des Procellariiformes reste relativement faible par rapport à des espèces polygames. La sélection sexuelle fait que chez la plupart des vertébrés polygames, une compétition intense entre mâles et les adaptations de croissance et de comportement qui y sont associées génèrent des taux

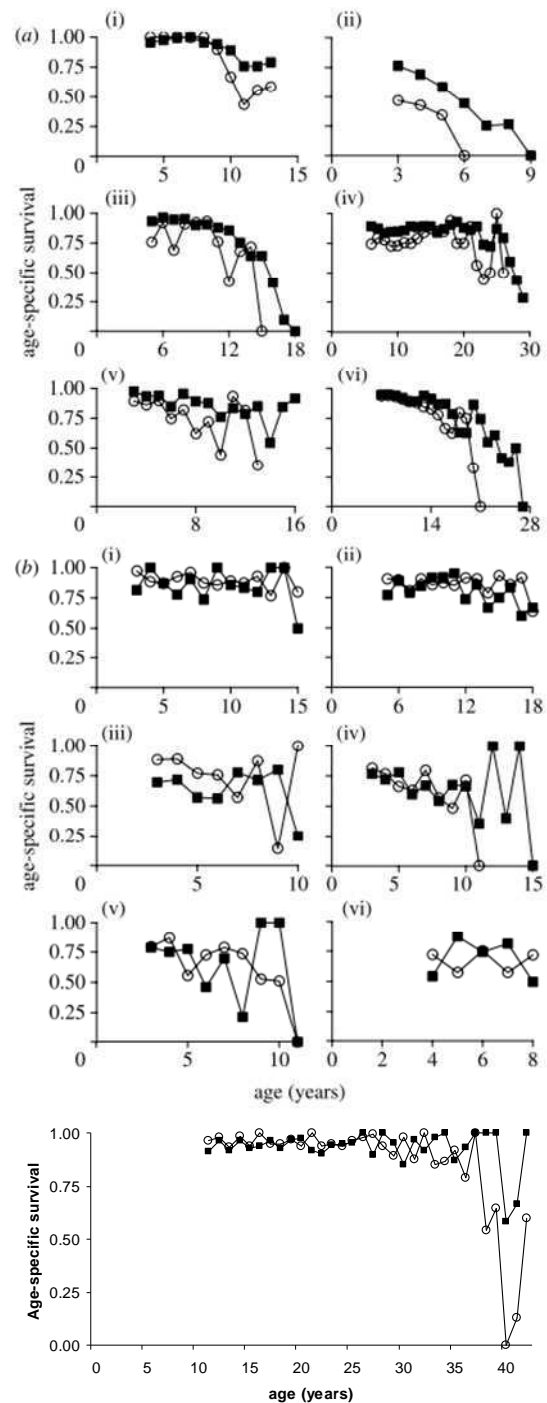
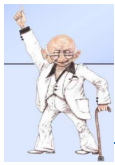


Figure 3-18: Survies âge-dépendantes chez 6 espèces polygames (a) et 6 espèces monogames (b) entre femelles (carrés noirs) et mâles (ronds blancs) à partir du début de l'âge adulte. Liste des espèces de droite à gauche et haut en bas: cerf elaphe, chien de prairie, lion, macaque, chevreuil, babouin et bernache nonette, cygne, cratérope écaillé, mangouste naine, lycaon, castor. Le dernier graphique est le grand albatros (source Clutton-Brock & Isvaran 2007).



de mortalité annuelle supérieur que ceux des femelles tout au long de leur vie (Trivers 1972). De plus, alors que la fin de leur vie approche, les mâles présentent en général un taux de mortalité qui s'accélère par rapport à celui des femelles. Ainsi dans la plupart des populations de mammifères (où la polygamie est très répandue Clutton-Brock 2001), il y a très peu de mâles vivants dans les classes d'âge les plus avancées (Loison *et al.* 1999; Mysterud *et al.* 2002; Toïgo & Gaillard 2003). Clutton-Brock & Isvaran (2007) ont montré dans leur méta-analyse que cela est vrai chez une grande variété de taxa (Fig. 18 a). Cela a également été démontré chez l'Homme dans les sociétés humaines où les ressources sont abondantes, les mâles présentent une sénescence plus précoce et une espérance de vie plus courte (Mealey 2000). En parallèle des différences entre sexes attendues pour la probabilité de survie chez les espèces polygames, on s'attend à une diminution de la reproduction plus tôt chez les mâles que chez les femelles. D'après Clutton-Brock & Isvaran (2007) cela peut se mesurer par la durée effective de reproduction (DEB) calculée par le nombre d'années où le nombre moyen de descendants produits estimé par une courbe quadratique est significatif. Chez les espèces polygames (Fig. 3-18 a), les mâles produisent beaucoup plus de descendants que les femelles, mais leur DEB est au moins 30% plus courte que celle des femelles (Clutton-Brock & Isvaran 2007).

Cependant chez la plupart des espèces monogames de l'étude, les patrons de survie âge-dépendante entre sexes sont très proche voire inférieurs chez les femelles que chez les mâles du fait du coût de la reproduction

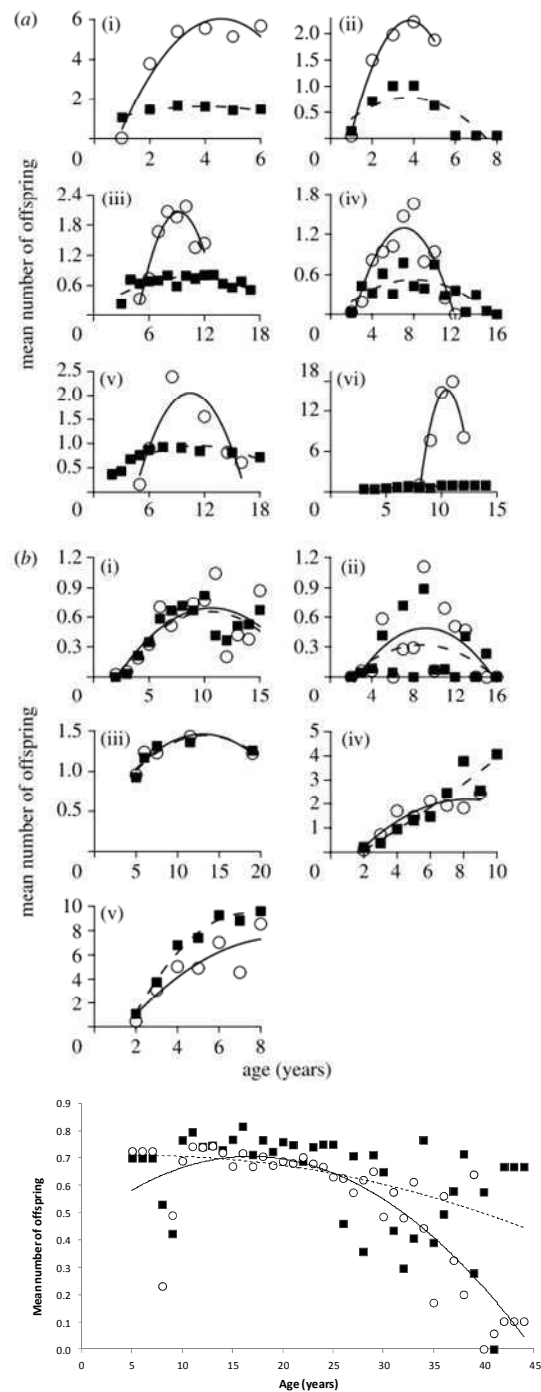


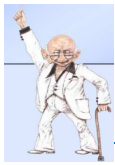
Figure 3-19: Nombre moyen de descendants produits en fonction de l'âge chez les espèces polygames (a) et monogames (b) chez les femelles (carrés noirs et tendance quadratique pointillée) et chez les mâles (ronds blancs et tendance quadratique en trait plein). Liste des espèces de droite à gauche et haut en bas: carouge à épaulettes, chien de prairie, cerf elaphe, lion, cheval, éléphant de mer du nord et cygne, bernache nonette, mouette tridactyle, mangouste naine, suricate (ource Clutton-Brock & Isvaran 2007).



(Fig 3-18 b). Aussi, la DEB a tendance à être égale entre les deux sexes comme on le voit sur la figure 3-19 b et des variations entre sexes du nombre de descendants produits sont identifiées avec l'âge même si elles restent moindres que chez les espèces monogames.

Comme abordé dans la discussion de l'article IV, un fort dimorphisme sexuel entre partenaires d'espèces monogames peut amener à des patrons intermédiaires entre ce qui est attendu chez espèces polygames et monogames monomorphiques et ce même si les rôles parentaux sont identiques. En effet chez le grand albatros, la plus grande taille des mâles leur confère une meilleure performance de vol et donc de recherche alimentaire et de fait ils contribuent à 61,3% des repas des poussins (Weimerskirch *et al.* 1997b). Nos observations de la survie chez cette espèce montrent un patron quasiment similaire à celui des espèces polygames (Fig. 18 bas à comparer par exemple avec le cas du babouin Fig 3-18 a iv). D'ailleurs la mesure de ratio d'espérance de vie mâle/femelle utilisée par Clutton-Brock & Isvaran (2007) montre que le grand albatros se situe dans une position intermédiaire (0.93) entre celles des polygames (0.68 à 0.76) et des monogames (0.99 à 1.12).

Ces auteurs utilisent aussi le ratio mâle/femelle de la DEB. Le nombre moyen de descendants produits en fonction de l'âge est du sexe a été calculé par le produit des probabilités de retour, reproduction, éclosion et envol. Chez les grands albatros le ratio est 1 comme chez toutes les espèces monogames tandis qu'il est de 0.61 en moyenne chez les espèces polygames. Donc les mâles grands albatros ne cessent pas de se reproduire totalement plus tôt que les femelles. En revanche, nous voyons bien que le nombre moyen de descendants qu'ils peuvent produire diminue clairement plus que chez les femelles et cela est expliqué majoritairement par une diminution de la probabilité de reproduction (Fig. 3-19 bas et Figure 3 de l'article IV).



4.3. Albatros à sourcils noirs versus Grand albatros

Alors qu'on a longtemps pensé que des espèces aussi longévives ne pouvaient pas présenter de sénescence en milieu naturel, et en particulier les oiseaux (Ricklefs 2008), nos études ont montré que les deux espèces présentent de manière assez similaire une sénescence sur le succès reproducteur qui semble associée à des capacités réduites de recherche alimentaire. Des différences majeures sont tout de même à noter

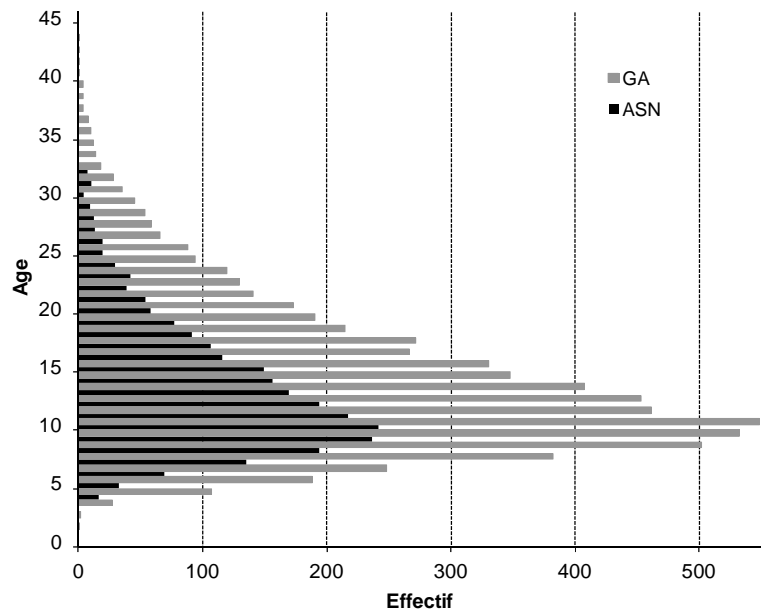
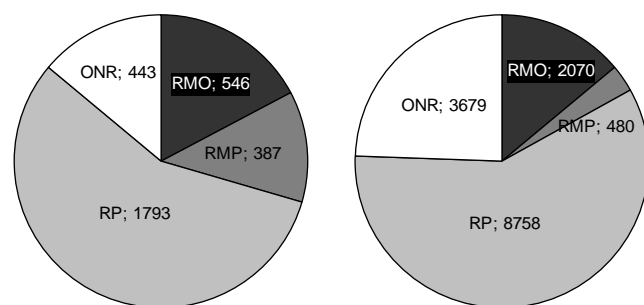


Figure 3-20: Pyramide des âges des albatros à sourcils noirs de Kerguelen et des grands albatros de Crozet.

entre les deux espèces, tout d'abord dues aux données sources. Chez le grand albatros des effectifs beaucoup plus importants de poussins ont été bagués et suivis et ont commencé plus tôt avec 8929 poussins bagués depuis 1966 contre 4259 depuis 1974 pour les albatros à sourcils noirs jusqu'en 2010. De ce fait, les chances d'avoir un suivi des individus les plus vieux possibles sont augmentées chez le grand albatros et cela se voit sur la pyramide des âges entre les deux espèces même si comme ils sont plus grands, on s'attend à ce que les grands albatros vivent plus longtemps (Fig. 3-20).

Bien qu'appartenant à la même famille, albatros à sourcils noirs et grand albatros présentent des différences intrigantes quant aux patrons liées à l'âge et à leurs traits d'histoire de vie. On le retrouve très bien dans la proportion d'observation de chaque statut reproducteur (Fig. 3-21).

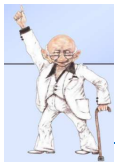


Albatros à sourcils noirs

Grand albatros

Chez le grand albatros, la majorité des échecs de reproduction ont lieu pendant l'incubation (81.2%) tandis que chez l'albatros à sourcils noir les échecs pendant

Figure 3-21: Proportion et effectif des observations dans chacun des statuts (RMO= Reproducteur Malchanceux sur Oeuf, RMP=RM sur Poussin, RP=R sur Poussin, ONR=Non-Reproducteur Observable).



les périodes d'incubation et d'élevage du poussin sont plus équilibrées (58.5% et 41.5% respectivement). Le succès reproducteur global reste cependant plus élevé chez le grand albatros (77.4%) que chez l'albatros à sourcils noirs (65.8%). Aussi, la proportion d'individus non reproducteurs représente quasiment un quart des observations chez le grand albatros (24.5%) et comme nous l'avons vu dans l'article V, les intégrer dans les modèles en ajoutant un état dans les analyses multi-états par exemple peut permettre d'améliorer considérablement les estimations des paramètres vitaux d'une population. Cela est d'autant plus important dans les études sur l'âge. Chez les albatros à sourcils noirs, la proportion d'individus non-reproducteurs observés à la colonie est plus faible (14.0%) mais nous n'avons pas intégré la mesure de probabilité de retour dans nos analyses sur cette espèce au moment de l'article I car nous pensions qu'elle était négligeable. La probabilité de retour a donc été calculée *a posteriori* en utilisant la même méthodologie à seuils que les autres traits reproducteurs estimés chez l'albatros à sourcils noirs afin de pouvoir l'utiliser dans les analyses âge et environnement dépendantes du chapitre suivant (Fig. 3-22). Nous avons ainsi pu voir que la probabilité de retour semble diminuer tout au long de la vie reproductive des individus ce qui laisse penser qu'ils réduisent effectivement leur investissement dans la reproduction aux âges avancés pour potentiellement augmenter leurs chances de survie. Lorsque cette probabilité a été introduite dans les modèles matriciels de l'article VI, nous avons considéré la probabilité de retour constante avec l'âge chez l'albatros à sourcils noirs par souci de simplification.

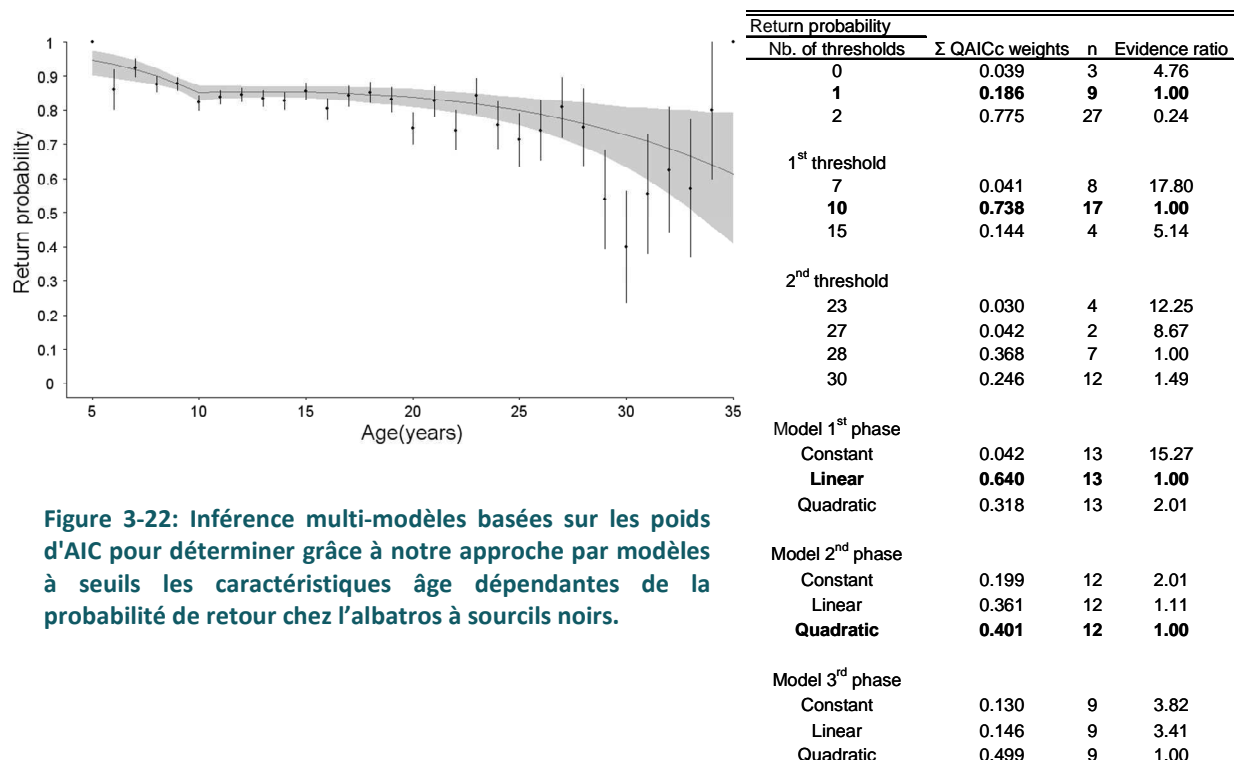


Figure 3-22: Inférence multi-modèles basées sur les poids d'AIC pour déterminer grâce à notre approche par modèles à seuils les caractéristiques âge dépendantes de la probabilité de retour chez l'albatros à sourcils noirs.

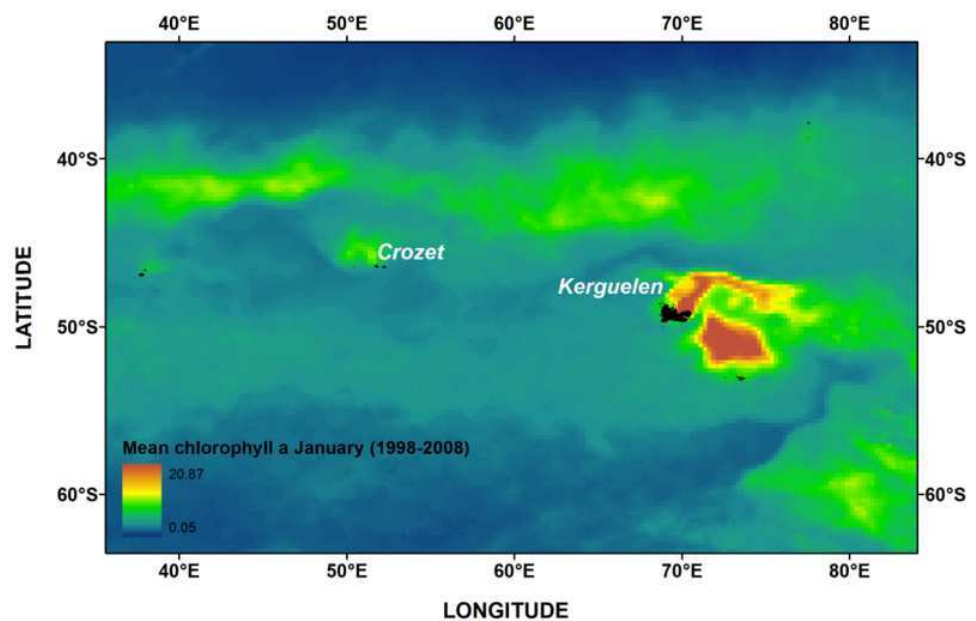


Pourquoi les grands albatros échouent-ils plus pendant l'incubation?

Il est actuellement difficile de répondre à cette question. L'incubation est une période très coûteuse chez tous les albatros du fait de devoir jeuner pendant 10 jours, puis de partir en mer afin à la fois de retrouver sa condition corporelle et d'accumuler des réserves pour le prochain cycle de couvaison. La couvaison en elle-même est coûteuse car l'œuf doit être gardé au chaud constamment, ainsi cette période peut nécessiter 30 à 40 % du taux métabolique de base (Croxall 1982). Il a même été montré que chez les oiseaux, l'incubation est une période plus contraignante énergétiquement que la période d'élevage du poussin (hormis la période où le poussin est très jeune ; Ricklefs 1983). Le fait que les échecs sont plus fréquents pendant l'incubation chez les grands albatros que chez les albatros à sourcils noirs est indépendant de l'âge: en effet nous avons noté une forte baisse du succès à l'éclosion des grands albatros tandis que chez les vieux albatros à sourcils noirs il y a plutôt une augmentation de la probabilité d'échouer au stade poussin. De plus il a été montré que les grands albatros bénéficient d'une marge importante avant d'abandonner au stade œuf (Weimerskirch 1995). Peut-être que la différence entre grand albatros et albatros à sourcils noirs est liée à la durée de la période d'élevage qui est plus de trois fois plus longue chez le grand albatros que chez l'albatros à sourcils noirs et qui ferait que les parents abandonnent au stade œuf s'ils estiment ne pas être en condition suffisante pour assurer la reproduction jusqu'à l'envol du poussin, particulièrement chez les plus vieux individus qui montrent une baisse de performance dans leur recherche

alimentaire.

Aussi, la durée moyenne du jeûne des grands albatros au nid pendant l'incubation est supérieure à celle des albatros à sourcils noirs, ce qui augmente le risque d'échec à ce stade. Une autre hypothèse



3-23: Productivité océanique entre Crozet et Kerguelen modélisée par la concentration en chlorophylle a de l'eau moyennée de janvier 1998 à janvier 2008.



à vérifier serait l'effet de la longue durée de présence des mâles grands albatros au nid avant l'arrivée des femelles (≈ 10 jours). Comme les mâles prennent toujours le premier tour de jeûne après la ponte, étant donné les autres difficultés rencontrées par les mâles, cela pourrait expliquer les plus grandes chances d'abandon à ce stade. Enfin, les albatros à sourcils noirs vont moins loin en mer chercher de la nourriture pendant l'incubation car la zone de Kerguelen est plus riche que la zone de Crozet comme on peut le voir sur la carte de chlorophylle (Fig. 3-23). Ces derniers sont également connus pour avoir un comportement plus néritique que les grands albatros qui eux peuvent aller très loin en milieu pélagique.

Pourquoi les grands albatros semblent présenter un « investissement terminal » et pas les albatros à sourcils noirs ?

Nous avons trouvé que la probabilité de reproduction augmente chez les grands albatros qui se sont reproduits l'année d'avant et avons interprété cela comme quelque chose qui pourrait être associé à un investissement terminal. Cet investissement terminal serait présent seulement chez ces individus qui semblent présenter une tactique de reproduction avec une fréquence plus élevée que la moyenne de la population de cette espèce biennale. Chez les albatros à sourcils noirs, nous n'avons pas identifié de phénomène assimilable à un investissement terminal. D'autant plus que les valeurs de seuils des traits liés à la reproduction se situent autour de l'âge de 27 ans tandis que la survie présente une sénescence à partir de 30 ans, ce qui nous laisse penser que les vieux individus n'essaient pas de favoriser leur reproduction en fin de vie en défaveur de leur survie.

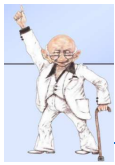
Nous ne parlons pas d'investissement terminal *per se* car nous n'avons pas testé directement celui-ci mais utilisons ce terme pour regrouper les autres phénomènes qui causeraient l'augmentation d'un trait en fin de vie (sélection ou expérience). Nous pensons qu'un phénomène associable à un investissement terminal est plus probable chez une espèce biennale que chez une espèce annuelle du fait de la flexibilité existante dans les choix de reproduction en fonction de l'investissement dans la reproduction précédant chez ces premières (article III). Cette flexibilité pourrait amener à des tactiques différentes en fonction de la qualité ou de la condition individuelle indépendamment de l'âge.



4.4. Continuum « lent-rapide » des stratégies d'histoire de vie

Position des albatros dans les études comparatives

Les albatros s'inscrivent vers l'extrémité lente du continuum lent-rapide des stratégies d'histoires de vie avec les Hommes, les tortues et les mammifères marins entre autres. Ils permettent donc d'agrandir le spectre de réponses des différents traits avec l'âge. Des études portant sur les effets de l'âge et de la sénescence ont cherché à comparer différentes espèces selon leur temps de génération (calculé comme l'âge moyen de la population), l'âge auquel la sénescence débute et le taux de sénescence (qui dépend de la pente de la diminution d'un trait avec l'âge) comme dans la méta-analyse de Jones *et al.* (2008), ainsi que le rythme et la forme de la sénescence entre différentes espèces que l'on peut intégrer dans un espace dédié (Baudisch *et al.* 2011). Concernant le premier cas (Fig. 3-24), Jones *et al.* (2008) montrent que le taux de sénescence de ce qu'ils définissent comme la Contribution Individuelle à la Fitness (IFC, un trait qui regroupe survie et succès reproducteur) est en grande partie déterminé par la rapidité de la vie des espèces. Aussi, contrairement à ce que l'on pensait, la sénescence est détectable dans un grand nombre de taxa en milieu naturel. On remarque par exemple que les espèces dites rapides telles que la mésange charbonnière (*Parus major*) présentent les taux de sénescence les plus forts du fait de leur stratégie *r* qui maximise la reproduction au détriment de la survie, à l'opposé des oiseaux marins tels que les grands albatros et les fulmars boréaux (*Fulmarus glacialis*) ou antarctiques (*Fulmarus glacialoides*). De plus cette étude montre qu'oiseaux et mammifères présentent des patrons qui indiquent qu'ils partitionnent leurs ressources à la fois entre survie et reproduction bien que de manière différente car le taux de sénescence est plus fort chez les mammifères que chez les oiseaux à taux métabolique basal identique (Jones *et al.* 2008). La relation positive entre âge de début de la sénescence et temps de génération (Fig. 3-24 b) laisse penser que la sénescence devrait commencer à l'âge de primiparité comme prédit par Hamilton (1966). Mais la pente observée de la relation chez les différentes espèces est plus faible que celle attendue de pente égale à 1 ce qui suggère que les avantages de se reproduire pour la première fois à un âge avancé afin de ralentir la sénescence apparaissent peu chez les espèces à stratégies les plus lentes (Fig. 3-24 b).



On remarque la position décalée des albatros à sourcils noirs sur cette figure. Cela tient au fait que leur âge de début de la sénescence et leur taux de sénescence qui en découle ont été estimés à partir d'un modèle à seuils en trois phases. L'âge de début de la sénescence apparaît donc après une longue phase de stabilisation de la survie et du succès reproducteur jusqu'à approximativement 28 ans, et le taux de sénescence est alors beaucoup plus fort. Chez le grand albatros, on retrouve cette grande différence de taux de sénescence de l'IFC entre sexes avec des mâles à temps de génération égal à celui des femelles qui ont un taux beaucoup plus fort que ces dernières.

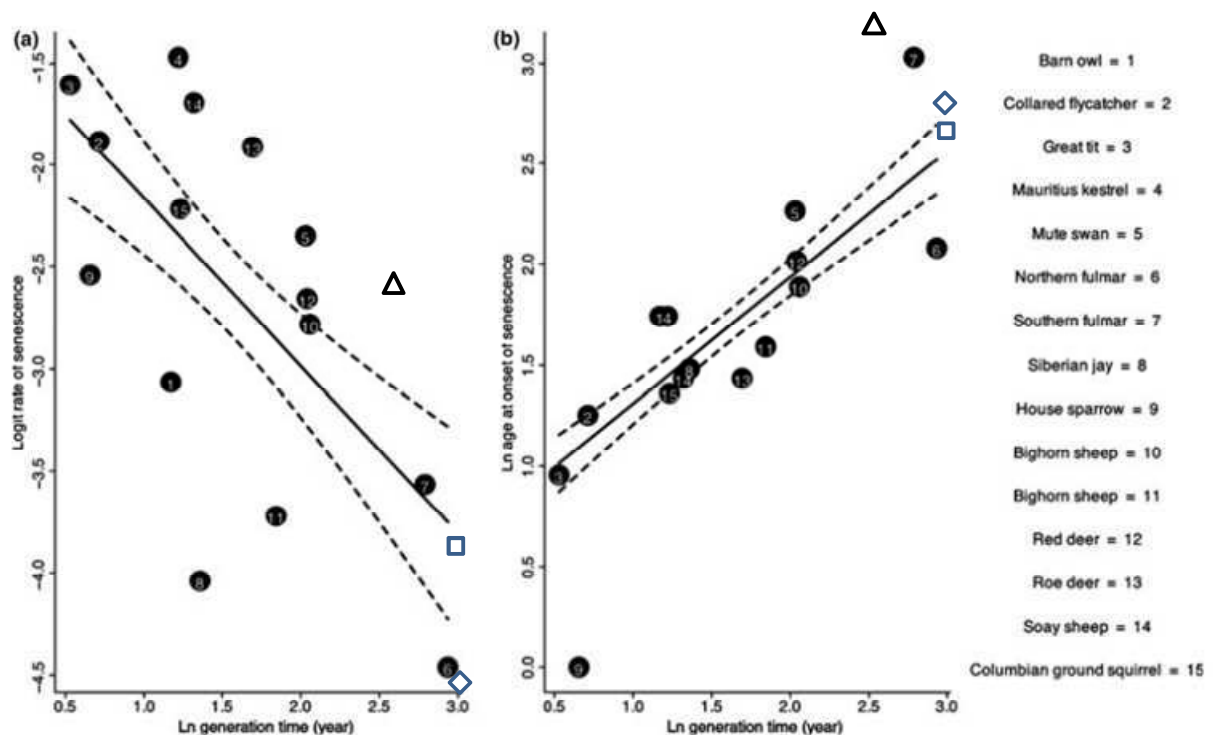


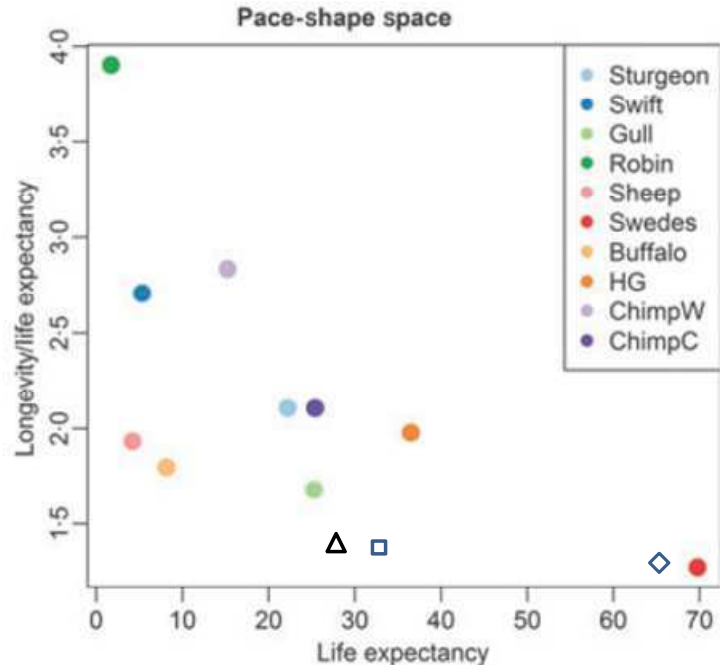
Figure 3-24: Relation entre le logarithme du temps de génération, le logit du taux de sénescence et le logarithme de l'âge de début de sénescence chez différentes espèces. L'albatros à sourcils noirs (triangle) ainsi que le grand albatros femelle (losange) et mâle (carré) ont été ajoutés (source Jones *et al.* 2008).

Nous avons également calculé la longévité et l'espérance de vie de nos deux espèces d'albatros afin de les placer dans le « pace-shape space » défini par Baudisch 2011 où le rythme (pace) est défini par l'espérance de vie et la forme (shape), est calculée comme le ratio de la longévité sur l'espérance de vie. Nous pouvons voir que les albatros arrivent dans la queue de la relation ce qui montre qu'ils bénéficient à l'instar de l'Homme (en rouge sur Figure 3-25) à la fois du rythme et de la forme de sénescence le plus faible. Le calcul pour les femelles grand albatros est à interpréter avec précautions car leur sénescence actuarielle calculée à partir d'un effet quadratique surestime probablement leur espérance de vie. Une modélisation avec une fonction de Weibull serait plus adaptée. Un tel espace permettrait de mettre en évidence des espèces avec des caractéristiques similaires (groupes de



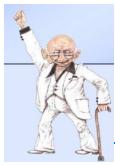
points) ou des espèces qui possèderaient des caractéristiques inattendues telles que des espèces à stratégie rapide (fort rythme sur l'axe des x) avec un faible taux de sénescence (forme sur l'axe des y). Les buffles (*Syncerus caffer*) sont un peu dans ce cas (en orange clair sur la figure 3-25).

Figure 3-25: Espace rythme-forme de la sénescence afin de visualiser la répartition de différentes espèces. L'albatros à sourcils noirs (triangle) ainsi que le grand albatros femelle (losange) et mâle (carré) ont été ajoutés (source Baudisch 2011).



Quel est le secret de la longévité des albatros?

L'hypothèse portant sur une relation négative entre le rythme de vie (métabolisme) et la taille corporelle est longtemps apparue comme une hypothèse favorite pour expliquer la longévité exceptionnelle de certains organismes (Pearl 1928). Mais l'observation que les oiseaux et les chauves-souris vivent plus longtemps que les mammifères terrestres à taille égale a remis en question cette hypothèse (Munshi-South & Wilkinson 2010). En effet, les oiseaux ont un rythme de vie en apparence plus élevé que les mammifères terrestres: taux métabolique relatifs à la masse supérieurs, consommation d'oxygène par gramme de masse corporelle cinq fois supérieur, température supérieure de 6 à 7°C et une concentration de sucre sanguin dix fois supérieure (Wasser & Sherman 2010). D'autres hypothèses ont alors été proposées comme une sélection sur la longévité exercée par une mortalité extrinsèque forte en début de vie (Williams 1957 ; Ricklefs 1998) (Fig. 3-26 droite). En se basant sur des analyses comparatives prenant en compte la phylogénie, la recherche des patrons sous-jacents au vieillissement a progressé. Ainsi des traits d'histoire de vie et morphologiques tels que la période de gestation/incubation, l'âge de recrutement, le taux de croissance post-natale et la masse corporelle ont été testés pour comprendre la ségrégation entre oiseaux et mammifères concernant le taux de sénescence (Ricklefs 2010a; Ricklefs 2010b). Comme on peut le voir sur la figure 3-26 à gauche, à masse corporelle égale les oiseaux présentent un taux de



senescence actuarielle deux fois inférieur à celui des mammifères. On remarque cependant quelques exceptions chez les mammifères (points 1 à 5 sur la figure 3-26) qui correspondent respectivement à 1 : la pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) ; 2 : l'hermine (*Mustela erminea*) ; 3 : le galago du Sénégal (*Galago senegalensis*) ; 4 : le macaque rhesus (*Macaca mulatta*) ; 5 : le chimpanzé (*Pan troglodytes*) ; 6 : le phoque veau marin (*Phoca vitulina*).

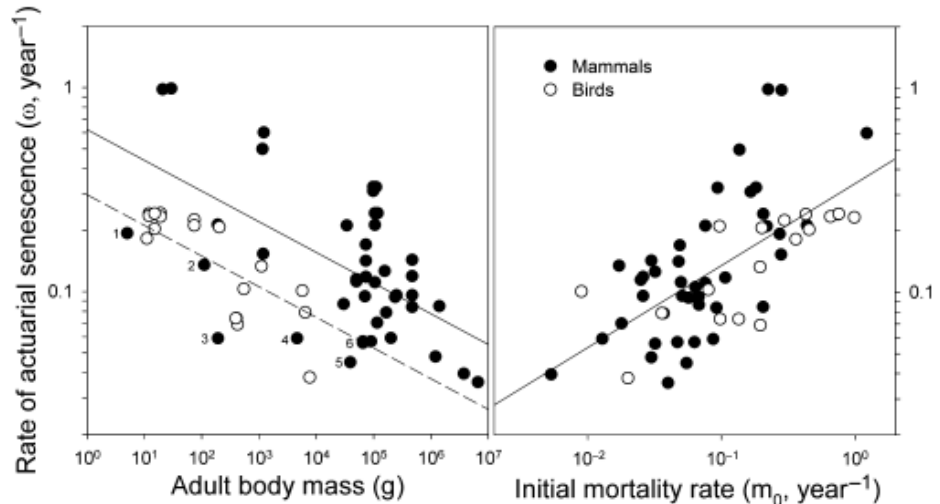


Figure 3-26: Relations entre le taux de sénescence actuarielle et la mass corporelle des adulte ou le taux de mortalité initial chez les oiseaux et les mammifères. Source Ricklefs 2010a.

La dispersion des points en particulier chez les mammifères nous montre que toutes les espèces, y compris au sein de la même famille, ne pas présentent les mêmes relations entre masse corporelle et taux de sénescence et notamment les chauves-souris, les primates et les carnivores. Une étude portant sur 936 espèces d'oiseaux a cherché à identifier les caractéristiques comportementales et des traits d'histoire de vie qui sont reliées à une forte longévité maximale (Wasser & Sherman 2010). On peut voir dans la table 1 que parmi les huit catégories testées, seules 4 ont un effet significatif ou presque. Les oiseaux qui ont la plus grande longévité sont donc de gros oiseaux, qui sont plutôt omnivores, qui ont un mode de vie sociale en coopération ou en colonie et qui vivent en milieu insulaire. Les albatros en particulier parmi les Procellariiformes remplissent presque parfaitement ces caractéristiques et ainsi ils présentent les plus grandes longévités de tous les oiseaux avec les Phoenicopteridae (flamant rose *Phoenicopterus roseus*) et les Psittaciformes (perroquets et perruches).

Tableau 3.2: Résultats d'une méta-analyse multivariée sur 936 espèces d'oiseaux cherchant à expliquer la variabilité sur la longévité maximale observé en milieu naturel. Source Wasser & Sherman 2010.

Source	d.f.	Sum of squares	F ratio	P-value
Log(mass)	1	2.4708013	34.5823	<.0001
Diet	1	0.4971896	6.9589	0.0129
Sociality	1	0.3804883	5.3255	0.0279
Breeding Insularity	1	0.2877063	4.0268	0.0536
Nest location	1	0.1524793	2.1342	0.1541
Breeding latitude	1	0.0327871	0.4589	0.5032
Breeding habitat	1	0.0287599	0.4025	0.5304
Migratory behavior	1	0.0190305	0.2664	0.6094



Enfin l'étude des mécanismes physiologiques sous jacents aux différences de mortalité entre espèces et/ou individus a apporté deux hypothèses importantes mais controversées pour expliquer les différences de longévité interspécifiques. La première porte sur l'importance de la taille des télomères [bout extérieur de chaque chromosome dans le génome eucaryote ; (Prowse & Greider 1995)]. En effet les télomères jouent un rôle important dans protection de l'ADN. Or à chaque division cellulaire, la longueur des télomères diminue du fait de problèmes de réplication. De ce fait on s'attend à ce que

les individus les plus vieux aient les télomères les plus courts. Il a été démontré à la fois chez les oiseaux (Hall *et al.* 2004) et les mammifères (Jennings *et al.* 1999) qu'un taux de croissance élevé entraîne un raccourcissement plus rapide des télomères. Ainsi, il a été suggéré que les changements dans la longueur des télomères pouvaient refléter le lien entre conditions de vie précoce et rythme de détérioration en fin de vie (Monaghan & Haussmann 2006). Le nombre d'études portant sur le lien entre longueur des télomères et vieillissement est actuellement en pleine expansion bien que le sujet reste assez controversé. En effet contrairement à ce qui était attendu au départ, les changements de longueur des télomères ne sont pas constants avec l'âge et on peut même trouver des relations positives entre âge et longueur des télomères (Haussmann & Mauck 2008). En 2003, Haussman *et al.* relie la longévité à la taille des télomères chez différentes espèces d'oiseaux et identifient une relation positive montrant que plus une espèce est longévive, plus les changements de taille de télomères avec l'âge sont faibles (Haussmann *et al.* 2003) (Fig. 3-27). Alors que le raccourcissement des télomères semble être une cause proximale majeure de la sénescence, les oiseaux marins longévifs semblent être une fois de plus les mieux lotis.

La seconde hypothèse se base sur la taille du génome (Monaghan & Metcalfe 2000). Chez les oiseaux on s'attend d'une part à ce que la taille du génome soit plus petite chez les espèces qui ont développé les meilleures capacités de vol et d'autre part à ce que les espèces qui vivent le plus longtemps possèdent un génome plus petit du fait de la réduction du taux de mortalité extrinsèque (Costantini *et al.* 2008). Alors que la première prédiction a pu être vérifiée a plusieurs reprises dans

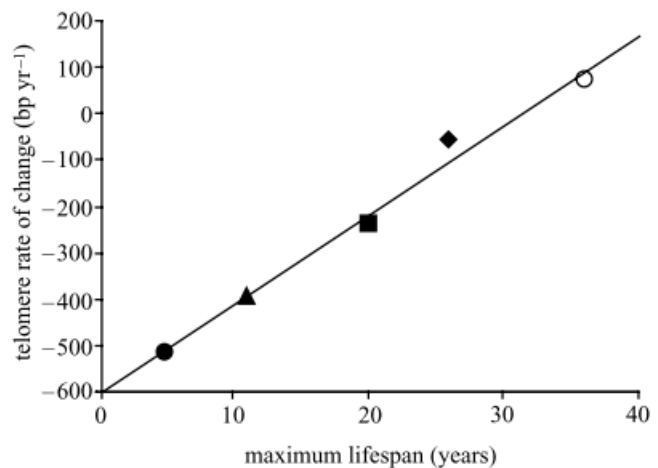
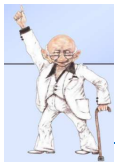


Figure 3-27: Relation entre le taux de changement de longueur des télomères et l'espérance de vie maximale chez 5 espèces d'oiseaux. De gauche à droite zebra finch (*Taeniopygia guttata*), tree swallow (*Tachycineta bicolor*), square, Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*), common tern (*Sterna hirundo*), Leach's storm-petrel (*Oceanodroma leucorhoa*). Source Haussman et al. 2003.



des études comparatives (Costantini *et al.* 2008, Gregory 2002a, Hughes & Hughes 1995), la deuxième est actuellement très controversée. En effet en 2000, Monaghan & Metcalf mettent en évidence une relation positive (contrairement aux attentes) entre taille du génome et longévité maximale chez 67 espèces d'oiseaux indépendamment du taux métabolique, du taux de développement et de la taille (Fig. 3-28). Par la suite, d'autres études ont échoué à retrouver les mêmes patrons, même avec un jeu de données identique à celui de Monaghan & Metcalf (2000) (Gregory 2002b, Morand & Ricklefs 2001, Ricklefs & Scheuerlein 2001). Cependant récemment, une étude a retrouvé une telle relation positive au sein de la famille des perroquets (Costantini *et al.* 2008). Les auteurs l'interprètent comme une relation possible entre taille du génome et stress oxydatif car il a été montré à la fois que les espèces longévives produisent moins de pro-oxydants que celles moins longévives et que les capacités physiologiques de certaines perruches aident également à réduire la production de radicaux libres (Costantini *et al.* 2008, Munshi-South & Wilkinson 2010).

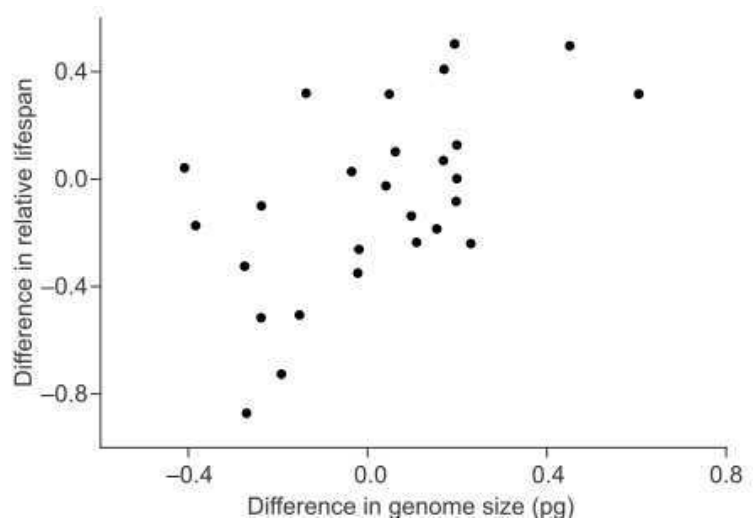


Figure 3-28: Relation entre les différences de taille du génome et les différences d'espérance de vie maximale relative chez 67 espèces d'oiseaux. Source Monaghan & Metclaf 2000.

Effets différentiels de
l'environnement avec l'âge



1. Objectifs et organisation du chapitre

L'objectif de ce chapitre est de **mettre en évidence l'importance de la prise en compte de l'âge dans l'étude de l'influence de l'environnement sur la démographie et la dynamique des populations**. Les variations naturelles et anthropiques de l'environnement sont étudiées à la fois en termes de modification de leur moyenne mais aussi de leur variance dans le temps. Pour cela deux articles sont présentés ici. Ils cherchent à examiner différents aspects de l'influence de l'environnement sur les populations. Ces deux études se basent fortement sur les données âge-dépendantes obtenues dans le chapitre 3 et portent sur l'albatros à sourcils noirs qui est plus sensible aux variations environnementales que le grand albatros.

L'article I (partie environnement) relie des covariables climatiques, océaniques et anthropiques aux différents traits structurés en classe d'âge. Il cherche à répondre aux questions :

- La variance temporelle des différents traits est elle distincte en fonction des classes d'âge ?
- Les covariables environnementales ont-elles un effet différentiel sur les individus en fonction de leur classe d'âge ?

L'article VI, s'est focalisé sur l'étude de l'effet des événements extrêmes sur la dynamique et la structure de la population d'albatros à sourcils noirs, et plus particulièrement l'effet des événements climatiques extrêmes. Cet article a été écrit dans le cadre d'une collaboration avec Stéphanie Jenouvrier (Woods Hole Oceanographic Institution, Massachusetts), avec qui j'ai pu me former aux modèles matriciels et à l'implémentation des effets climatiques. Cet article vise à répondre aux questions :

- Quel est l'impact de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements démographiques extrêmes sur la dynamique de la population lorsque l'on prend en compte sa structure en âge?
- De quelle manière les événements climatiques extrêmes influencent la dynamique et la structure de la population étant donné leur impact différentiel selon les classes d'âge ?



2. Effets de covariables climatiques, océaniques et anthropiques

ARTICLE I (partie environnement)

Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits.

Pardo D., Barbraud C., Authier M. and Weimerskirch H.

Sous presse dans *Ecology*.

Ci dessous est présentée une version modifiée ne présentant que les résultats attraités aux effets de l'environnement, la partie sur les effets de l'âge est présentée dans le chapitre 3, et la de la première page de la version pdf totale (preprint) est en annexe.

Abstract

The current global changes are now acknowledged, a main goal is to predict their ecological consequences. Inter-individual variability observed within populations complicates the understanding of their dynamics and can affect predictions on the impact of environmental variations. Here we investigate the role that age plays, as a major component shaping phenotypes and demographic rates in the wild. In a previous study on a 42 years dataset of individually marked black-browed albatrosses (*Thalassarche melanophris*) we demonstrated significant age-related variations in life history, demographic and morphometric traits. Those results allowed defining meaningful age classes for three main traits: survival probability, breeding success and chick body condition at fledging according to parents' age. We thus compared the responses of young, middle-aged and old albatrosses to the main threats they are facing in their breeding and wintering grounds: climatic variations and fishing effort.

Middle-aged individuals had the lowest temporal variance of demographic traits. Although this is predicted by the theory of environmental canalization, it could also results from a higher susceptibility of young and old birds due to their respective inexperience and senescence. The highest temporal variances were found in old individuals. Survival was significantly influenced by sea surface temperatures in the foraging zone of this albatross population during breeding. During warm events survival of young and old individuals improved, whereas a decrease was observed for middle-



aged individuals. Presumably, during cold years with poor environmental conditions, young and old breeding birds may suffer more from intra-specific competition for resources than middle-aged individuals. This study showed that age, known as a major factor structuring demography in long-lived species can also potentially influence the response of populations to global change.

Introduction

In addition to age effects, environmental variations can affect demographic parameters and ultimately shape population dynamics. In the current context of global changes and increase of the rate of species extinction, the link between demographic traits and environmental covariates is extensively studied in a variety of organisms all around the globe (Parmesan 2006). However, there is evidence that all individuals of a given population may not be impacted similarly by the same environmental variations (Barbraud & Weimerskirch 2005, Borrego *et al.* 2008, Lewis *et al.* 2009). Few studies have investigated how environmental variations can potentially affect differently individuals according to their age (Coulson *et al.* 2001, Gaillard & Yoccoz 2003). From a theoretical point of view, both sources of variability should be accounted for simultaneously in order to get proper estimates of age-related change in life-history traits as a function of environmental conditions. This is particularly relevant for long-lived organisms, where both information on age and environmental change are fundamental for understanding the evolution of their life-history. From an applied point of view, given the unprecedented global biodiversity crisis (Western 1992), understanding how individuals respond to climate change according to their age is crucial to properly model population trajectories and conduct conservation actions.

Two sorts of age-dependent differential responses to environmental variations are expected. Firstly differences in the intensity of the responses. In an age-structured population, the sensitivities of the population growth rate differ between demographic parameters (Saether & Bakke 2000). Previous studies have shown that variability is selectively disadvantageous for long-lived iteroparous species, and that fitness components with high sensitivities are canalized against temporal variability (Gaillard & Yoccoz 2003, Doherty *et al.* 2004, Nevoux *et al.* 2010b). Such canalization can also be observed between age-classes. Since in iteroparous species sensitivities of the population growth rate are generally higher for demographic parameters of middle aged individuals (Caswell 2001), one can predict that young and old individuals should be more influenced by temporal environmental variations than middle-aged individuals. Secondly differences in the direction of the responses are expected. Due to complex mechanisms such as differential spatio-temporal distribution, competition,



inexperience or senescence on foraging capacities, some age-classes might be negatively influenced by changes in climate while others are not, or even manage to take advantage of it.

Here, we address two questions: (i) How is demography influenced by age? (ii) Are young and old individuals more sensitive to environmental variations? We used a 43 year dataset on a long lived seabird, the black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) and focused on seven major life-history traits: adult survival probability, breeding probability, breeding success, stage at reproductive failure, and offspring body condition and body size at independence according to parents' age. Although not considered as a classic life-history trait, we also examine the age-related pattern in detectability since in animals that skip reproduction such as seabirds, this parameter may be considered as a proxy of the probability to reproduce (Viallefont *et al.* 1995). Previous studies on black-browed albatrosses suggested an increase in survival and breeding performance with experience (Nevoux *et al.* 2007), the existence of a senescence in breeding success in relation to past experience and hormonal levels (Angelier *et al.* 2007a), and a sensitivity of demographic parameters to environmental variation (Nevoux *et al.* 2007; 2010b Rolland *et al.* 2008; 2009).

Concerning age-dependent responses to the environment, previous studies found that differences in breeding performance (e.g. Laaksonen *et al.* 2002, Bunce *et al.* 2005) and survival probability (Gaillard *et al.* 1998, Coulson *et al.* 2001, Barbraud & Weimerskirch 2005) between juveniles or first-time breeders and more experienced breeders were particularly marked during poor environmental conditions with low resource availability. This was also found in black-browed albatrosses (Nevoux *et al.* 2007). In addition to environmental variability albatrosses are affected by fisheries being accidentally caught in fishing gear (Weimerskirch *et al.* 2000). It is known that juveniles represent the major part of birds killed by longliners (Gales *et al.* 1998), including in black-browed albatrosses, but the demographic impact of fisheries associated mortality has to our knowledge never been tested as a function of age in these species. We therefore predict that young individuals would be more affected by environmental conditions and fisheries compared to older individuals. Finally, we tested the hypothesis that the oldest albatrosses would be more sensitive to environmental variations than middle-aged individuals (Coulson *et al.* 2001).



Material and methods

Study species and area

Black-browed albatrosses are large seabirds breeding on subantarctic islands during the austral summer. They become mature at an average age of 9 (Nevoux *et al.* 2010a), and lay a single egg per year without replacement clutch. The long term demographic study was carried out at Canyon des Sourcils Noirs (49.4°S–70.1°E), Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. In the colony of more than 1000 pairs, a study plot of approximately 200 nests delimited by natural borders was monitored each breeding season with a constant monitoring effort since 1978/1979 (here after named 1979), with banding starting in 1968. Each nest was checked 3 times: during early incubation in October to identify all pair members, at hatching in late December to note hatching success and before fledging in late March for fledging success. Each year, all unmarked breeding individuals found in the study area were banded and all chicks were measured (culmen and wing length ± 1 mm), weighed (± 5 g), and marked with a stainless steel band between 21st and 30th March. Tracking studies in this colony have been carried out since 1994 (Argos loggers: n=26, GPS loggers: n=65, GLS loggers: n=28) allowing the identification of foraging zones during breeding in summer and wintering (Fig 1). In summer, black-browed albatrosses foraged in northeast and southeast regions of the peri-insular Kerguelen shelf (Pinaud & Weimerskirch 2002, Rolland *et al.* 2008). Their diet is composed mainly of fish (73%), penguins (14%) and squids (10%; Cherel *et al.* 2000). They are known to interact commonly with long-line and trawl fisheries targeting patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) and mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) feeding on discards and baits (Weimerskirch *et al.* 2000). In winter, breeding adults migrate in less than a week towards southeast Australia and north of Tasmania, where they remain until the next breeding season (Fig. 1, Delord *et al.* , unpublished data). It was shown that they attend longliners fishing for southern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and other tuna species in their wintering zone (Gales *et al.* 1998).

Age-classes

The ages selected to be threshold values in the age part of Article I presented in Chapter 3 were used as delimitations of age classes on survival, breeding success and chick body condition.

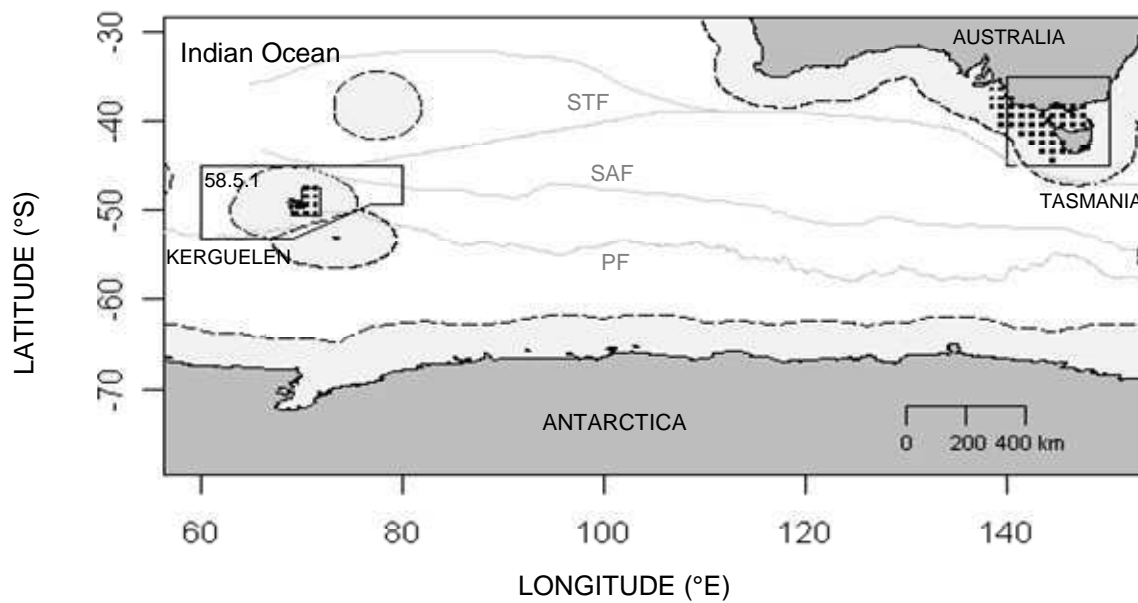


Figure 1: Distribution area of black-browed albatrosses breeding at Canyon des Sourcils Noirs, Kerguelen. Black dots represent the foraging areas based on 50% kernels of the birds in summer around Kerguelen and in winter off southern east Australia. Areas delimited by a strait line represent the zones from which the local covariates data were extracted, except for the illegal long-line fishery effort for which data from the CCMLAR zone 58.5.1 were used. Dotted lines represent the Exclusive Economical Zones (ZEE). STF: Southern & northern sub-tropical fronts, SAF: Sub-Antarctic front, PF: Polar front.

Estimating parameter- and age-specific temporal variance

The temporal variance of the two traits most influential for the population growth rate (survival and success probability) was calculated for each age-class. Temporal variance includes both the sampling variance (that depends on the estimation process linked to sample size and on the fact that detectability is less than one) and the biological process variance. This last component represents the true temporal variation in the parameters of interest which was used to validate our hypotheses of canalization of demographic parameters according to age. The estimated total temporal variance (S^2) was calculated as following Gould & Nichols (1998; see Appendix A).

Testing for a differential impact of environmental variations with age

Age-specific environmental effects were analyzed on three of the seven life-history traits studied above: adult survival, success probability and chick body condition at fledging as they are the traits most tightly linked to fitness. The same datasets were used as for the age effects, but 2010 was excluded since information on environmental covariates were lacking at the time analyses were performed. Seven environmental covariates were selected in order to encompass the potential climatic and fisheries effects in both the breeding and wintering areas of black-browed albatrosses:



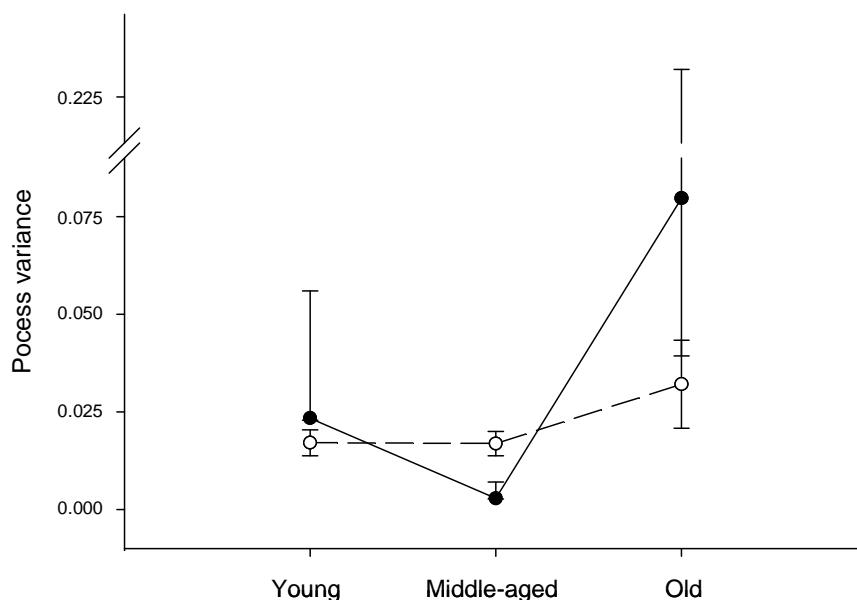
Southern Oscillation Index (SOI_w); Sea Surface Temperature Anomalies (SSTA_s & SSTA_w); LongLine fishing effort in number of hooks deployed (LL_s & LL_w); Illegal, Unreported and Unregulated longline fishing effort (IUU_s); Trawling effort in number of hours (Trawl_s). Subscripts “_s” and “_w” mean summer and winter (see Appendix B for a full description of each covariate). For each trait we used the selected model structure describing best age-dependent variations to which the covariate effect was added. The effects of environmental covariates were tested following Grosbois *et al.* (2008) using Likelihood Ratio tests (LRT), analysis of deviance (ANODEV) and the proportion of variation explained by covariates (R^2).

Results

Parameter- and age-specific temporal variance

As expected, temporal variances were higher in young and old individuals than in middle-aged individuals (Fig. 4). The lowest temporal variance was observed for middle-aged individuals' survival. The highest temporal variance was observed for old individuals' survival. For young individuals, the lowest temporal variance was for success probability. For survival and success probabilities the largest temporal variance was observed for old individuals, and temporal variance was the smallest for survival in middle-aged individuals whereas it was the opposite for young and old individuals.

Figure 2: Temporal variance and 95% confidence intervals of two demographic parameters for young, middle-aged and old black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2010). Adult survival probability (black dots, solid line) for young (5 to 8), middle-aged (9 to 29) and old individuals (30 to 35), and breeding success (open dots, dashed lines) for young (5 to 10), middle-aged (11 to 25) and old individuals (26 to 34).





Age dependent sensitivity to environmental conditions

For survival, the best age-dependent model selected above was used to test the effects of environmental covariates on three age-classes (Table 1): young individuals from 5 to 8 with a linear age-effect (number of observations N_{obs} = 509, number of individuals N_{ind} = 355), middle-aged individuals from 9 to 29 (N_{obs} = 2599, N_{ind} = 571) with no age effect, and old individuals from 30 to 35 with a linear age-effect (N_{obs} = 35, N_{ind} = 16). Whatever the covariate considered, residual unexplained variation in survival was detected by $LRT_{cov/t}$ tests (Table 3). Among the seven covariates only sea surface temperature anomalies in the breeding zone in summer had a significant effect (SSTA_s, ANODEV: $F_{3,90} = 4.649$, $P_{Bonf} = 0.035$). This climatic covariate explained only 12% of the variability in survival over time once age was accounted for. When sea surface temperatures were warmer young and old individuals survived better, whereas middle-aged individuals survived less (Figure 5; Table 3). Two particularly warm events that occurred in 1997 and 2002 are visible on figure 5. No environmental covariate had a significant effect on breeding success (Appendix C) or offspring body condition at fledging (Appendix D) of young, middle-aged or old individuals.

Tableau 1: Effects of climatic and fisheries covariates on adult survival probability. From black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2009). The seven climatic and fisheries covariates used are: SOI_w = Southern Oscillation Index in winter; SSTA_s & SSTA_w = Sea Surface Temperature Anomalies in summer and in winter; LL_s & LL_w = LongLine fishing effort (in number of hooks deployed) in summer and in winter; IUU_s = Illegal, Unreported and Unregulated longline fishing effort (in number of hooks deployed) in summer; Trawl_s = Trawling effort (in number of hours) in summer. TIME and CST respectively correspond to models where survival is time dependent and constant. Age classes were obtained from the modeling of the effect of age on survival (young 5 to 8, middle-aged 9 to 29 and old 30 to 35 years old). All models had a linear age-effect except in the middle-age class. LRT tests and ANODEV were computed to test the effects of environmental covariates following Grosbois et al. (2008). “*” indicates significant p_{Bonf} (<0.05); “NS” indicates non significance; “_” indicates that the test was not or could not be calculated. R^2 indicates the proportion of variance explained by the covariate. Slopes are given on the logit scale.

Model	np	Deviance	p_{Bonf} LRT cov/t	p_{Bonf} LRT cst/cov	p_{Bonf} ANODEV	R^2	Slope youngs (\pm SE)	Slope mid (\pm SE)	Slope olds (\pm SE)
General models									
TIME	99	5935.17							
CST	10	6119.21							
CST_SSTA_S	30	6098.38							
CST_SSTA_W	32	6095.27							
CST_Trawl_s	26	6105.63							
Covariate models									
SOI_w	13	6100.57	*	—	0.183	—	-0.282 (0.013)	-0.411 (0.017)	-2.433 (no estim.)
SSTA_S	33	6075.61	*	—	0.032	0.124	+0.146 (0.003)	-0.353 (0.009)	+0.873 (0.161)
SSTA_W	35	6085.84	*	—	1.000	—	-0.194 (0.015)	-0.151 (0.032)	-0.020 (1.135)
LL_s	13	6112.12	*	—	1.000	—	-0.046 (0.005)	+0.041 (0.008)	+6.522 (no estim.)
IUU_s	13	6106.49	*	—	0.715	—	+0.110 (0.007)	-0.166 (0.007)	+0.416 (0.145)
Trawl_s	29	6088.77	*	—	0.202	—	-0.226 (0.033)	+0.219 (0.078)	+0.844 (0.118)
LL_w	13	6104.60	*	—	0.404	—	+0.196 (0.033)	-0.206 (0.021)	+3.900 (0.207)

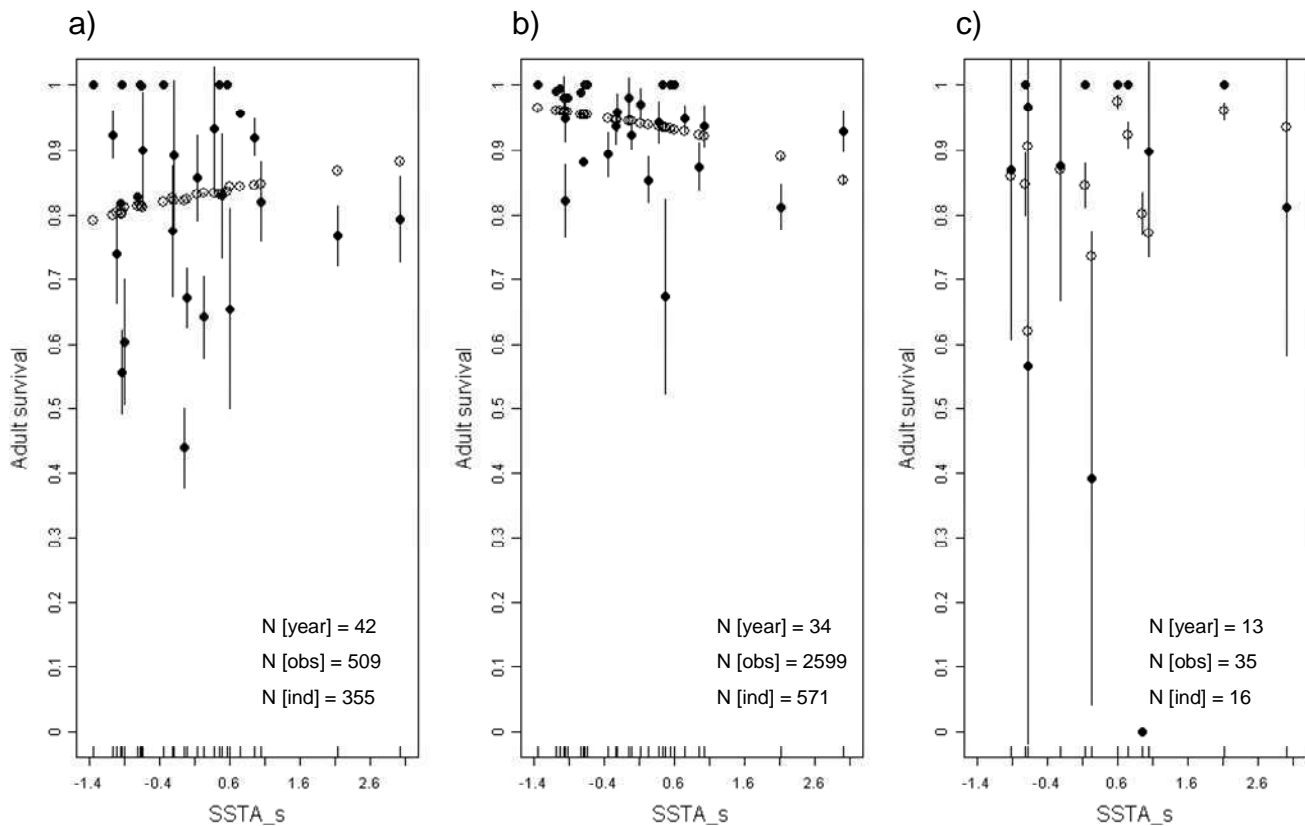


Figure 3: Relationship between sea surface temperature anomaly in summer and adult survival. From black-browed albatrosses at Kerguelen (1982-2009) for a) young (5 to 8), b) middle-aged (9 to 29) and c) old (30 to 35) breeding individuals. Solid circles correspond to parameter estimates from models with survival as a function of time with a linear age-effect in young and old age-classes. Empty circles correspond to parameter estimates from models with survival as a function of Sea Surface Temperature in summer (SSTA_s) with a linear age-effect in young and old age-classes. The slopes of the relationship between survival and SSTA_s were significant in each age-class (Table 5). Age-classes and linear trends were determined following multi model inference (see Results). Error bars indicate ± 1 se. N [year], N [obs] and N [ind] give respectively the number of years, observations and individuals considered in each age class.

Discussion

We found evidence for age-related changes in five reproductive traits and in survival in a population of black-browed albatrosses. In addition to expected increases with age in most traits at younger ages, there was evidence for reproductive and actuarial senescence. Importantly, environmental variability differentially affected age classes. There was a lower temporal variance of demographic traits in middle-aged individuals, while young and old birds presented higher temporal variance, particularly in survival for old individuals. Furthermore, the survival of birds was differently affected by local climatic conditions during breeding according to their age; the effect being larger for senescent individuals.



Age-dependent temporal variance in life-history traits

As expected, the lowest temporal variability was observed in middle-aged individuals, who had the highest survival and breeding success, thus appearing as the least influenced part of the population by environmental factors. Similarly to the findings of Gaillard and Yoccoz (2003) for juvenile ungulates, we found that the variance in survival in young breeding birds was consistently higher than the variance in adult survival. This result suggests that adult survival is canalized against environmental variations or alternatively that juveniles and/or young breeders might just be more sensitive to environmental “insults” (Goodman 1979), given their potentially immature immune system, poorer foraging skills, lack of experience and energy allocation pattern giving priority to growth over maintenance.

For survival and breeding success, the highest temporal variance was observed for old individuals. These results are coherent with theoretical and empirical findings of declining sensitivities of the population growth rate to survival and fertility with age for stable or increasing populations of long lived species (Caswell 2001, p.211-213) and may be linked to senescence or accumulated damage over time. Indeed our results suggest that old individuals suffer from actuarial and reproductive senescence possibly linked to declining foraging capacities. This might enhance their susceptibility to poor environmental conditions, and/or competitiveness during inter or intra-specific competition events for resources. Also coherent with the findings of Caswell (2001) and the canalization hypothesis, in old individuals the temporal variance in survival was much higher than the temporal variance in breeding success. This is also in accordance with what McNamara *et al.* (2009) pointed out in the case of senescent long-lived individuals, for which favoring reproduction over survival in late life becomes more valuable for the remaining fitness. Nevertheless given the small sample sizes of old-age classes, a positive bias is expected on temporal variance estimates (results not shown), and variance estimates are imprecise as shown by the large confidence intervals in particular for survival (Fig. 4). Thus these results for old aged individuals should be interpreted with caution.



Age-related differential impact of environmental covariates

As previously found in this species sea surface temperature anomalies in the summer foraging zones affected some demographic parameters (Pinaud & Weimerskirch 2002, Nevoux *et al.* 2007, Rolland *et al.* 2008). During warm events, both young and old individuals survived better whereas middle-aged individuals survived less, although their survival remained higher than for young or old individuals. Additionally, the magnitude of the response of old birds was respectively 6 and 2.5 times greater than that of young and middle aged ones, as indicated by the slopes between survival and SSTA_s. A potential explanation could be that foraging zones of young and old birds differ from those of middle-aged birds. An alternative explanation could be that in years of low SSTA_s the amount of food in the usual foraging zones is reduced, as suggested by the positive relationship between SSTA_s and breeding success (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux *et al.* 2007, Rolland *et al.* 2008), and that during these years middle-aged individuals outcompete young and old ones *via* interference and/or exploitation competition. This was demonstrated in the Soay sheep (*Ovis aries*) by Coulson *et al.* (2001) who highlighted the particular sensitivity of old individuals to poor weather condition at high densities compared to other more competitive age-classes.

Contrarily to previous studies on this population (Pinaud & Weimerskirch 2002, Nevoux *et al.* 2007, Rolland *et al.* 2008), we did not find a significant relationship between SSTA_s and breeding success, although the slopes of the relationships between breeding success and SSTA_s followed exactly the same trends as for survival, supporting our previous explanation. Coherent with our findings on temporal variance, older individuals were more intensively affected by variations in SSTA_s than younger ones. Diverse reasons could explain this lack of significance. First, by considering the age effects we built more complex models with an inevitable associated loss of statistical power. Second, we used a dataset with a much longer time period than previous studies. Third, the geographical zone selected around Kerguelen in summer was different as well, due to a better knowledge of the foraging zones used by albatrosses and to a displacement of foraging zones towards more southern waters observed in the past five years (Weimerskirch unpublished data). Finally we used the Bonferroni correction which is very conservative, therefore only very strong relationships remained be significant. Again, these results and conclusions for old individuals must be taken carefully given the small sample size of old individuals from which the regressions were done, although this is inherent to all studies on senescence in wild population



Acknowledgments

We are very grateful to all the field workers involved in the monitoring program over the past 40 years, on the black-browed albatross at Canyon des Sourcils Noirs, Kerguelen Islands (a part of the program n°109 supported by the Institut Paul Emile Victor and by the Terres Australes et Antarctiques Françaises). Many thanks to D. Besson and K. Delord for the data management, Matthieu Authier, Virginie Rolland for fruitful statistical and bibliographical help and .

Appendix

Appendix A: Details on the estimation of temporal variance

The estimated total temporal variance (S^2) was calculated as follows (Gould & Nichols 1998):

$$S^2 = \frac{1}{n-1} \sum_1^n (\hat{\vartheta} - \bar{\hat{\vartheta}})^2$$

where n is the number of years, $\hat{\vartheta}$ the point estimate of the given demographic trait and $\bar{\hat{\vartheta}}$ the mean of the point estimates over time.

The estimated process variance (τ^2) can thus be estimated as:

$$\tau^2 = S^2 - \frac{1}{n} \sum_1^n \hat{E}[\text{Var}(\hat{\vartheta}|F)] + \frac{2}{n(n-1)} \sum_{i < j} \hat{E}[\text{Cov}(\hat{\vartheta}_i, \hat{\vartheta}_j|F)]$$

where the second term is the average of the time specific sampling variance estimates, and

the third term is the average of the time specific sampling covariance estimates. We chose to ignore this last term for the breeding and success probabilities since as the number of years (n) in the data is high the term becomes negligible. The process variances were calculated with the Mark software for survival and with the R software for breeding and success probabilities.

Appendix B: Full description of the seven climatic and fisheries covariates

Seven environmental covariates were selected in order to encompass the potential climatic and fisheries effects in both the breeding and wintering areas of black-browed albatrosses (Figure B1, Table B). For that we split the year in two, summer from October to March when birds are breeding in Kerguelen, and winter from April to September when birds are wintering. All climatic variables were averaged over these two periods whereas fishing efforts were summed following Véran *et al.* (2007). To compare the slope estimates of the relationships between covariates and demographic parameters all environmental variables were standardized. Covariates that were not normally distributed were square-root transformed.



Climatic variables were used here as proxies of how environmental variability affects the ecosystems frequented by black-browed albatrosses through bottom up processes, affecting primary production and then the whole trophic web (Stenseth *et al.* 2002). Food availability is often thought as the main factor regulating seabird population dynamics, but this resource is generally very difficult to quantify in marine ecosystems. Three climatic covariates were considered. The Southern Oscillation Index (SOI), which accounts for the major variations in weather and climate around Australia. It was shown to affect diverse marine and terrestrial organisms (Stenseth *et al.* 2003). The data were obtained from the Australian Bureau of Meteorology (<http://www.bom.gov.au/climate/enso/>) and extracted for the winter period (SOI_w) from 1968 onward. We chose not to consider the SOI in summer because around Kerguelen climatic and oceanographic conditions are very specific, making a potential effect of the SOI in summer very hard to interpret. Sea Surface Temperature Anomalies (SSTA) were used in order to inform about the local oceanographic conditions where albatrosses forage. Based on the zones obtained with telemetry, we extracted on a 1° scale the SSTA in summer (SSTA_s from 1982 onward) and winter (SSTA_w from 1983 onward) from the International Research Institute for climate and Society (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/>), (Fig. 1).

As black-browed albatrosses are known to heavily interact with fishing vessels (Weimerskirch *et al.* 2000), we also integrated four variables representing the fishing effort in both breeding and wintering zones. The summer longline effort (in number of hooks deployed, LL_s) targeting Patagonian toothfish in the French Exclusive Economic Zone (EEZ) since 1990 was considered in some of the sub-sections of the EEZ (Muséum National d'Histoire Naturelle, unpublished data; Fig. 1). Similarly the trawling effort (in number of hours fishing, Trawl_s) also targeting Patagonian toothfish

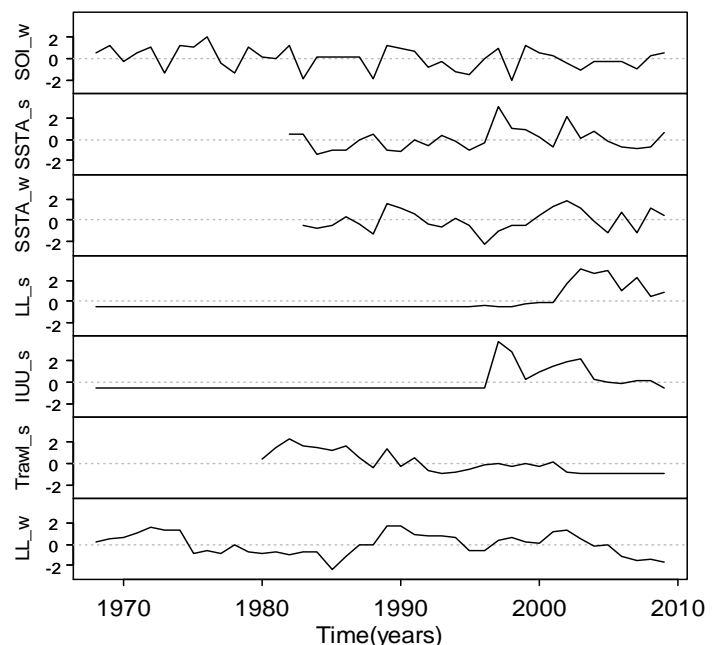


Figure B1: Annual variations of the 7 standardized climatic and fisheries covariates. SOI_w is the Southern Oscillation Index in winter; SSTA_s and SSTA_w are the sea surface temperature anomalies in summer and winter; IUU_s is the Illegal Unregulated and Unreported longline effort (in number of hooks set) in summer; LL_s, LL_w are the legal longline efforts (in number of hooks set) respectively in summer and winter obtained from the CCSBT (Commission for the Conservation of the Southern Bluefin Tuna); Trawl_s is the trawling effort (in number of hours) in summer.



was extracted from 1980 until its end in 2002. Furthermore in summer the Illegal Unreported and Unregulated longline effort (IUU_s) was substantial from 1997 till 2009 so it was added as a covariate. Estimated IUU was calculated in the CCAMLR (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) area 58.5.1, which is much less restrictive than the sub-sections of the EEZ used for the other fishing effort summer variables (Fig. 1). In the wintering zones we considered the CCSBT (Commission for the Conservation of the Southern Bluefin Tuna) longline effort (LL_w, in number of hooks deployed). It was extracted from the wintering zones of the birds on a 5° scale and describes the fishing efforts developed to target only the southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* from 1968 onward (Fig. 1).

Tableau B: Linear and quadratic trends over time of the 7 climatic and fisheries covariates. “+” and “-” respectively indicate the positive and negative slope of the relationship over time. For quadratic trends they represents the sign of the slope of the linear parameter to indicate if the curve is concave “+” or convex “-”.

Covariate	Linear trend			Quadratic trend		
	Slope	R ²	p	Slope ²	R ²	p
SOI_w	-	0.059	0.122	+	0.077	0.208
SSTA_s	+	0.034	0.346	-	0.073	0.386
SSTA_w	+	0.038	0.329	+	0.040	0.612
LL_s	+	0.393	0.000	+	0.578	0.000
IUU_s	+	0.224	0.002	+	0.226	0.007
Trawl_s	-	0.652	0.000	+	0.683	0.000
LL_w	-	0.031	0.261	-	0.034	0.505

Concerning survival and detection probabilities estimated in the CMR framework, it was possible to model simultaneously an effect of age (constant, linear, quadratic, Gompertz or Weibull) and a covariate effect in a same model using Mark. However this was not possible using the GLMMs in R, so individuals were split in different age-classes according to the selected model following the modeling of age-specific variations in reproductive traits, and the effects of covariates were tested in separated models.

A principal component analysis (PCA) was used to try generating a small number of uncorrelated synthetic variables and protect against collinearity (Véran *et al.* 2007). These principal components are uncorrelated linear combinations of the original variables explaining most of the variation in the covariates. A Bonferroni correction was applied and all *P* values were multiplied by the number of covariates tested. The first three principal components of the PCA explained 67% of the variation (Figure B2), but none of them was easily interpretable. We thus kept all seven covariates separately and applied the Bonferroni correction. Some covariates were correlated (SSTA_s with IUU_s: Pearson



$r = 0.656$, $P_{\text{Bonf}} < 0.001$; LL_s with Trawl_s : Pearson $r = -0.547$, $P_{\text{Bonf}} = 0.014$) but were not used simultaneously in the same model.

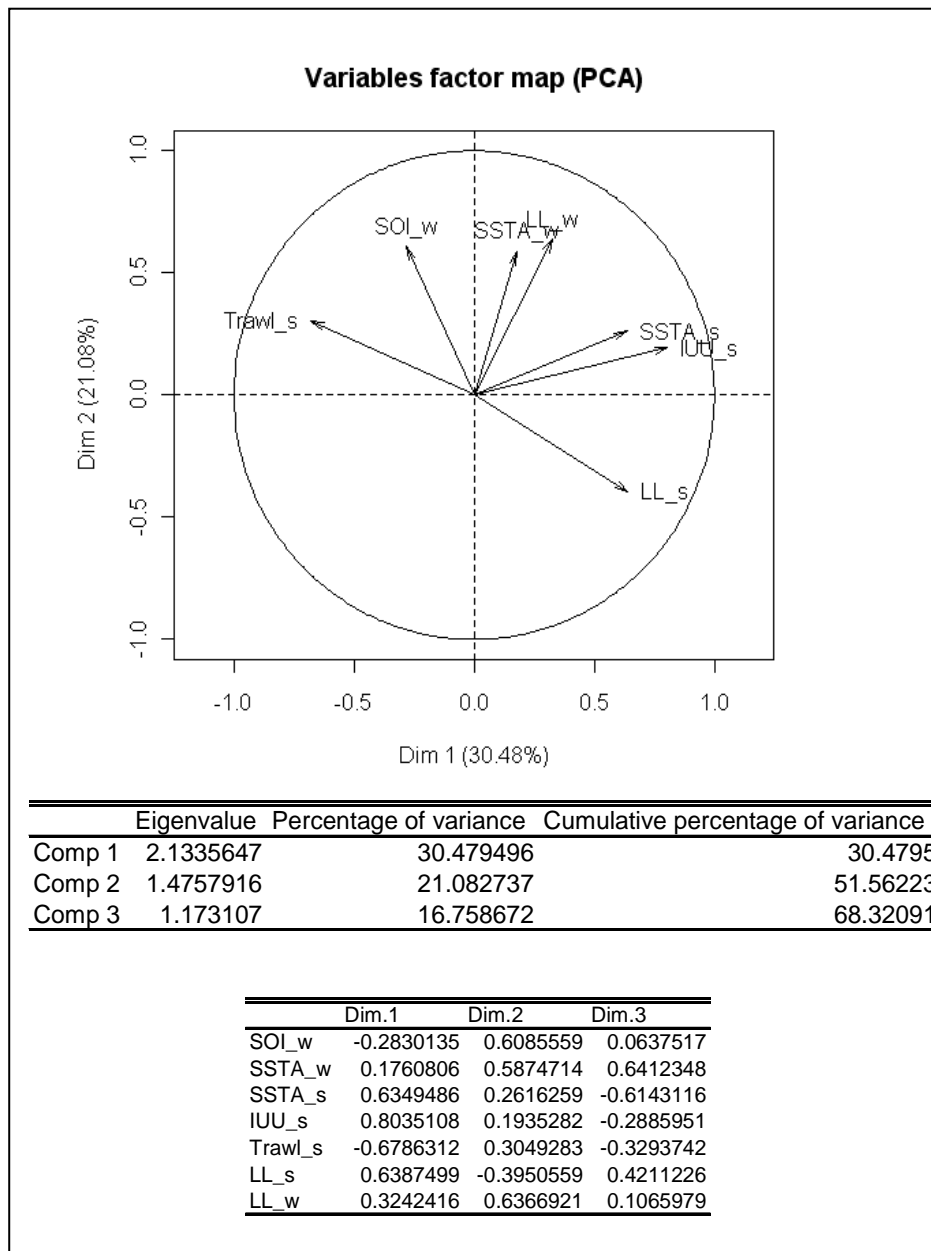


Figure B2: PCA and contributions of all climatic and fisheries covariates



Appendices C-D: Testing for the effects of climatic and fisheries covariates on traits of black-browed albatrosses at Kerguelen (1968-2009).

TIME and CST respectively correspond to models where breeding success is time dependent and constant. Age classes were obtained from the modeling of the effect of age on :

- Breeding success (young 5 to 10 [$N_{\text{obs}} = 736$, $N_{\text{ind}} = 379$, $N_{\text{year}} = 24$], middle-aged 11 to 25 [$N_{\text{obs}} = 1616$, $N_{\text{ind}} = 380$, $N_{\text{year}} = 25$] and old 26 to 34 years old [$N_{\text{obs}} = 80$, $N_{\text{ind}} = 28$, $N_{\text{year}} = 14$]). All models have a linear age-effect.
- Chick body condition at fledging (young/middle-aged 5 to 26 [$N_{\text{obs}} = 1535$, $N_{\text{ind}} = 441$, $N_{\text{year}} = 22$] and old 27 to 34 years old [$N_{\text{obs}} = 37$, $N_{\text{ind}} = 14$, $N_{\text{year}} = 12$]; Table 1). All models had a linear age-effect in the young/middle-aged and the old age-classes.

LRT tests and ANODEV were computed to test the effects of environmental covariates following Grosbois *et al.* (2008). “*” indicates significant $p_{\text{Bonf}} (<0.05)$; “NS” indicates non significance; “_” indicates that the test was not or could not be calculated. R^2 indicates the proportion of variance explained by the covariate. Slopes are given on the logit scale. Grosbois *et al.* (2008) demonstrated in a simulation study that information-theoretic and hypothesis testing approaches performed equally for detecting potentially influential climatic factors in situations where the unexplained process variance is low, but that hypothesis testing approaches performed better with a relatively large estimate of the unexplained process variance.



Tableau C: Effects of climatic and fisheries covariates on adult breeding success.

Model	np	Deviance	p _{Bonf} LRT cov/t	p _{Bonf} LRT cst/cov	p _{Bonf} ANODEV	R ²	Slope
Young							
General models							
CST	3	956.70					
TIME	26	918.20					
Covariate models							
SOI_W	4	955.80	NS	NS	–	–	0.084
SSTA_S	4	953.70	NS	NS	–	–	0.133
SSTA_W	4	955.10	NS	NS	–	–	-0.104
LL_s	4	952.00	NS	NS	–	–	-0.148
IUU_s	4	956.10	NS	NS	–	–	0.038
Trawl_s	4	956.20	NS	NS	–	–	-0.110
LL_w	4	955.60	NS	NS	–	–	-0.094
Middle-aged							
General models							
CST	3	1904.00					
TIME	27	1825.00					
Covariate models							
SOI_W	4	1902.00	*	–	1.000	–	0.098
SSTA_S	4	1904.00	*	–	–	–	-0.045
SSTA_W	4	1903.00	*	–	1.000	–	-0.069
LL_s	4	1892.00	*	–	0.343	–	-0.177
IUU_s	4	1904.00	*	–	–	–	-0.005
Trawl_s	4	1904.00	*	–	–	–	0.077
LL_w	4	1900.00	*	–	1.000	–	-0.122
Old							
General models							
CST	3	92.51					
TIME	16	77.77					
Covariate models							
SOI_W	4	90.45	NS	NS	–	–	0.731
SSTA_S	4	85.93	NS	NS	–	–	0.954
SSTA_W	4	90.48	NS	NS	–	–	0.460
LL_s	4	90.17	NS	NS	–	–	-0.483
IUU_s	4	92.18	NS	NS	–	–	0.156
Trawl_s	4	87.00	NS	NS	–	–	-1.918
LL_w	4	90.37	NS	NS	–	–	0.535

Tableau D: Effects of climatic and fisheries covariates on adult chick body condition.

Model	np	Deviance	p _{Bonf} LRT cov/t	p _{Bonf} LRT cst/cov	p _{Bonf} ANODEV	R ²	Slope
Young							
General models							
CST	4	4332.00					
TIME	25	3485.00					
Covariate models							
SSTA_S	4	4329.00	*	–	–	–	0.044
LL_s	4	4278.00	*	–	0.234	–	-0.157
IUU_s	4	4204.00	*	–	0.067	–	0.184
Trawl_s	4	4262.00	*	–	0.202	–	-0.420
Middle-aged							
General models							
CST	4	98.60					
TIME	17	73.49					
Covariate models							
SSTA_S	4	95.00	*	–	0.180	–	-0.365
LL_s	4	98.00	*	–	0.597	–	-0.075
IUU_s	4	97.00	*	–	0.384	–	0.155
Trawl_s	4	95.00	*	–	0.182	–	-1.761



3. Effets des évènements extrêmes

ARTICLE VI

Extreme demographic and extreme climatic events: an albatross' perspective using an age-structured life-cycle.

Pardo D., Jenouvrier, S., Weimerskirch H., and Barbraud C.

En preparation pour *Global Change Biology* (avancée 90%)

Summary

The existence and impact of climate change on ecosystems are now well documented. Climate model predict changes in the mean and variance of environmental factors, with a corresponding increase in the frequency and intensity of extreme climatic events. However, the effects of such extreme events on wild populations remain poorly known and challenging to model.

In this work we investigate effects of extreme demographic events and extreme climatic events in the long-lived Black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) over a 50 years period. Demographic extremes were defined from negative peaks in the population growth rate. Climatic extremes were associated to sea surface temperature (SST), a specific covariate linked to the demography of the studied species that is predicted to increase both in mean and in the frequency and intensity of extreme values by the IPCC. Long-lived species life-cycles are age-structured so age-dependent relationships between vital rates and SST were included in the models.

Our results show that extreme demographic events affected mainly the stochastic population growth rate that decreased strongly when the frequency and intensity of extreme demographic events increased. The ecological causes of these extreme demographic events include climatic and anthropogenic factors. Extreme SST events as they influenced differentially young, middle-aged and old individuals affected simultaneously the population stochastic growth rate and structure. The former varied non-linearly with increasing frequency and intensity of extremely hot waves, and the population tended to get older.



The effects of extremes events on population dynamics and structure can be investigated in several ways that all have their pros and cons and can lead to quite different conclusions. Therefore one should adapt the approach used in order to answer specific questions as here on the effects of either demographic of climatic extremes.

Introduction

The International Panel on Climate Change (IPCC) research group stated in their last report in 2007 that, apart from the predicted increase in temperature worldwide, a special concern should be put on the impact of extreme climatic events on human societies and ecosystems (IPCC, 2007; Easterling *et al.* 2000). Indeed even if by the past extreme climatic events were mostly caused by natural phenomena, nowadays and in the future, due to the effects of anthropogenic activities on climate, increases in the frequency, intensity, and changes in the timing, duration and spatial area of extreme climatic events are expected (Field *et al.* 2012).

In ecology, the effects of climate change have been extensively studied (Parmesan *et al.* 1999; Crick *et al.* 1997) but the influence of extreme climatic or other catastrophic events on wild populations remains poorly known. In recent years the number of studies investigating the effects of extreme climatic events on wild populations has been increasing (Parmesan *et al.* 2000; Jentsch *et al.* 2007). There is now empirical evidence that extreme events can lead to local extinction of populations (Jiguet *et al.* 2007), changes in population structure in species where sex ratio is temperature-dependant (Bull and Vogt, 1979) or disease proliferation associated to chain reactions in trophic webs (Glass *et al.* 2000). Extreme climatic events have even been shown to reset community composition (Thibault and Brown, 2008).

In recent years some studies started to focus on the influence of extreme events on vital rates [juvenile survival (Garel *et al.* 2004), adult survival (Frederiksen *et al.* 2008a; Altwegg *et al.* 2006), clutch size (Tryjanowski *et al.* 2009)]. Given the potentially strong influence of extreme events on demographic rates and a potential interaction between changes in mean and variance of environmental factors, there is a need to quantify and predict how increases in frequency and intensity of extreme events will affect species life-history traits and persistence. Although predictions on the effects of increased temporal variance due to extreme events on demography and population dynamics are available from theoretical models (Lande, 1993; Hanson and Tuckwell, 1981), few empirical quantitative and mechanistic studies exist (Chan *et al.* 2005; Van de Pol *et al.* 2010). Nevertheless, we can distinguish two kinds of approaches to model the effects of extreme events on



wild populations. Some studies using long term time series investigated the effects of demographic extremes on population dynamics and structure (Frederiksen *et al.* 2008a, Altwegg *et al.* 2006). Other studies focused on the effects of climatic extremes on specific demographic traits and its consequences on population dynamics (Chan *et al.* 2005; Aberg *et al.* 2009; Van de Pol *et al.* 2010).

In this study we attempt to model the effects of both extreme demographic and climatic events on a population of Black-browed albatrosses (*Thalassarche melanophris*). In addition we had a special interest in modelling simultaneously temporal and age variations in demographic parameters. Indeed in such long-lived species, populations are strongly age-structured and individuals may respond differentially to the same extreme climatic events according to their age (Coulson *et al.* 2001) with potential consequences on population dynamics and structure. First we studied the effects of extreme demographic events on the dynamics of this species using an age-structured time-dependant matrix population model. Second we modelled the effects of extreme climatic events on the age-dependent black-browed albatross population dynamics. Previous studies have shown that the fitness of individual black-browed albatrosses (survival, fecundity) is differentially affected by variations in sea surface temperatures (SST) in their foraging zones during the breeding season according to their age (Pardo *et al.* in press). Climate models and observations showed that SST has already increased in the Southern Ocean and this increase is projected to continue in the future, with expected increases in the frequency and intensity of extreme climatic events associated to warmer temperatures (IPCC, 2007). We thus investigated the effects of extreme SST events on the age-dependent black-browed albatross population dynamics.

When studying the effects of extreme demographic and climatic events on population dynamics, the following metrics were examined : i) the population growth rate and stable age distribution to detect potential changes in the dynamics and structure of populations caused by extreme events, ii) the reproductive value, as it may inform on the evolutionary context of the influence of extreme events given the link between both current and residual reproduction and natural selection. We also performed perturbation analyses to understand how the elasticities of the population growth rate to survival and fecundity varied according to scenarios of increase in the frequency and intensity of extreme events and in interaction with increases in mean SST.



Material & Methods

Species and monitoring

Black-browed albatrosses are large Procellariiforms (3-4 kg, 2-2.5 m wingspan) that breed on Subantarctic islands during the austral summer. Individuals have been monitored by capture-mark-recapture at Canyon des Sourcils Noirs (49.4°S–70.1°E), Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean since 1968 but a constant monitoring started in 1978/1979 (here after named 1979). In a colony of more than 1000 pairs, a study plot of approximately 200 nests is delimited by natural borders and followed each breeding season. Birds arrive in September, lay a single egg in October that will hatch in December. Both parents alternate at the nest during incubation and chick rearing, and the chick fledges in late March at its adult size. Each year, all pair members are identified, all chicks about to fledge are ringed with a stainless steel band as well as all unringed breeding individuals and some non-breeding individuals attending the colony. The average age at first breeding is 9.7 and can range from 5 to 15 years old (Weimerskirch and Jouventin, 1998).

Tracking studies in this colony have been carried out since 1994 (Argos loggers: n=26, GPS loggers: n=65, GLS loggers: n=28) allowing the identification of foraging zones during breeding. In summer, black-browed albatrosses foraged in northeast and southeast regions of the peri-insular Kerguelen shelf (Pinaud and Weimerskirch, 2002; Rolland *et al.* 2008). Their diet at that period is composed by fish (73%), penguins (14%) and squids [10%; (Cherel *et al.* 2000)]. They are known to strongly interact with long-line and trawl fisheries targeting patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) and mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) to feed on discards and baits (Weimerskirch *et al.* 2000). We know these interactions can affect black-browed albatrosses demography and dynamics but we decided to focus here on extreme SST events.

Life-cycle and population modelling

We constructed an age-structured life-cycle for black-browed albatrosses following a pre-breeding census (Caswell 2001). This cycle had 34 age-classes with oldest individuals allowed staying in age class 34 as long as their survival probability was greater than zero (Fig. 1).

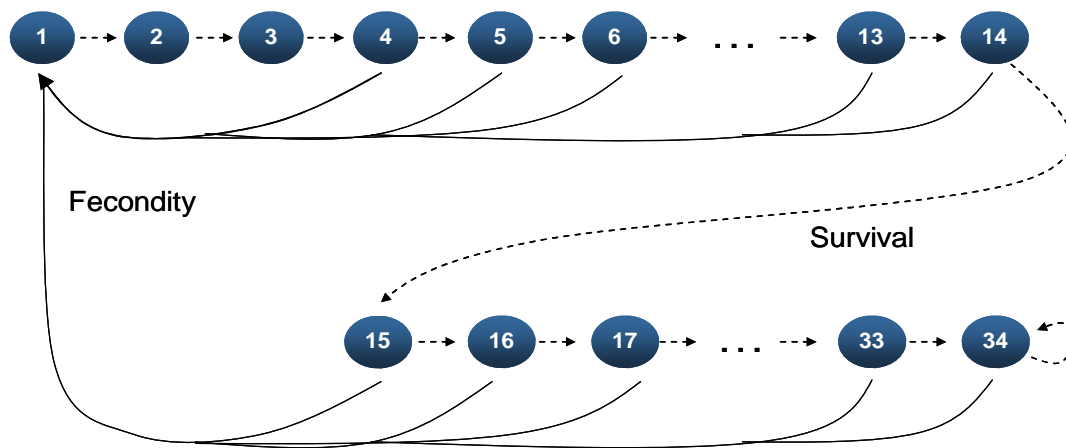


Figure 1: Age-dependent life-cycle graph for Black-browed albatrosses following a pre-breeding census. Dotted lines stand for transitions depending on survival from one age to the next. Solid lines represent fecundities depending on age-dependent recruitment * return probability * breeding probability * hatching success * fledging success * survival from age 0 to 1 * sex ratio (supposed even). From age 15, recruitment is set equal to one. Given difficulties to estimate age-dependent immigration, we chose to ignore it.

Vital rates entering the model were fecundity traits and survival. Fecundity was defined as the product of juvenile survival, sex-ratio, recruitment probability, return probability to the breeding grounds, breeding probability knowing return and breeding success knowing breeding. To calculate juvenile survival probabilities, we used the estimate of juvenile survival probability over the first 5 years of life modelled by Nevoux *et al.* (2010). This estimate was 0.281 ± 0.021 . For the sake of simplicity and knowing that the elasticity of population growth rate to this trait is small (Rolland *et al.* 2009), we assumed that juvenile survival (S_j) was constant over the first 5 years and thus $S_{j_{0-5}} = S_{j_0} \cdot S_{j_{1-2}} \cdot S_{j_{2-3}} \cdot S_{j_{3-4}} \cdot S_{j_{4-5}} = 0.281$. Annual juvenile survival before recruitment was therefore 0.776 (Table 2). The sex ratio at birth was supposed to be 0.5. As this species is monomorphic, we currently do not have information on potential sex-differences in demographic traits. Age-dependent recruitment probabilities were taken from Rolland *et al.* (2009) obtained with a specific age-dependent multi-state model from ages 5 to 15. Before age 5 recruitment was set to zero, and after age 15 recruitment was set to 1 (Table 1). Age-dependence in other traits (probabilities of return, breeding, success and survival) was taken from Pardo *et al.* (in press). Briefly, Pardo *et al.* (in press) used a threshold methodology to identify age-classes for which a given demographic parameter was similar. Thus, for each age-class and vital rate identified in Pardo *et al.* (in press), time-dependent estimates were used from 1987 to 2009 (Table 2). In the earliest years the oldest age-class had a very low sample size so when an estimate of survival or success was at a boundary, we replaced it by the mean value across all estimated years (Table 2). To model the effects of extreme SST on the dynamics of black-browed albatrosses, the vital rates were obtained by using previously calculated relationships (intercepts and slopes) between SST and each age-class-structured vital rate by Pardo *et*



al. (in press) in order to reconstruct the functional relationships in the observed range of SST values (Table 2). Return and breeding probabilities were constant across ages at 0.861 ± 0.007 and 0.964 ± 0.004 respectively whereas survival and breeding success varied according to thresholds at certain ages determined using the methodology in Pardo *et al.* (in press).

Age	0-4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16-34+
Recruitment probability	0.000	0.014	0.043	0.102	0.188	0.273	0.332	0.344	0.308	0.233	0.184	0.129	1.000

Table 1: Age-dependent recruitment probabilities used to calculate fecundity in the life-cycle graph and Leslie matrices.

The resulting matrix population models were linear, environment-dependent. The model projects the population between time t and $t+1$ using equation : $\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}_t * \mathbf{n}_{(t)}$ where $\mathbf{n}_{(t)}$ is a vector with the numbers in each class and \mathbf{A} is the population projection matrix based on vital rates and depending on the specific environment in year (t) as described below. The effects of extreme demographic events were examined using vital rates in Table 2, and the effects of extreme climatic events using those in Table 3. The stochastic population growth rate was calculated as: $\log \lambda_s = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|A_{t-1} \dots A_0 n_0\|$ where $\mathbf{n}(0)$ is the number of breeding pairs at the stable age distribution. The stable age distribution (\mathbf{w}) and reproductive value (\mathbf{v}) were given by the right and left eigenvector of \mathbf{A} at the asymptote. \mathbf{w} was scaled so that the frequency of individuals in each age class sums to 1 for the total population, and \mathbf{v} such that reproductive values are scaled on the reference age of one year old. The elasticities (\mathbf{E}) were calculated as: $\mathbf{E} = \frac{1}{T} \sum_{t=0}^{T-1} \frac{(\mathbf{v}(t+1) \mathbf{w}^T(t)) \circ \mathbf{A}_t}{R_t \mathbf{v}^T(t+1) \mathbf{w}(t+1)}$ where T is the asymptotic time, R_t is the time-specific growth rate, \mathbf{w}^T et \mathbf{v}^T are respectively the transpose of time-specific \mathbf{w} and \mathbf{v} and “ \circ ” denotes the Hadamard product of two matrices for element by element multiplication.

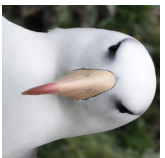


Table 2: Age and time-dependent estimates of demographic traits used as input for modelling the effects of extreme demographic events on the population growth rate. Extreme years are highlighted. Vital rates in bold belong to the 10% lower percentile of the distribution of the trait of concern (in each line).

Trait	Age-class	Ages	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Survival	Juveniles	[0;5[0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776	0.776
	Young	[5;8]	0.592	0.471	1.000	0.998	0.825	0.694	0.979	0.891	0.799	0.777	0.969	0.768	0.812	0.978	0.643	0.959	0.720	0.846	0.910	0.784	0.839	0.609	0.808
	Middle-aged]8;30[0.965	0.980	0.936	0.950	0.936	0.929	0.936	0.947	0.962	0.936	0.897	0.935	0.941	0.881	0.864	0.936	0.825	0.973	0.952	0.943	0.988	0.983	0.881
	Old	[30;35]	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.582	0.188	0.424	0.582	0.582	0.582	0.871	0.582	0.864	0.564
Return	Juveniles	[0;5[0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	Middle-aged	[5;35]	0.591	0.840	0.889	0.805	0.844	0.820	0.803	0.750	0.833	0.780	0.889	0.872	0.856	0.836	0.640	0.822	0.740	0.868	0.830	0.801	0.788	0.895	0.731
Breeding	Juveniles	[0;5[0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	Middle-aged	[5;35]	1.000	1.000	0.969	0.970	0.974	1.000	0.918	0.917	0.881	0.986	0.943	0.966	0.949	0.993	0.943	0.966	0.922	0.934	0.913	0.970	0.935	0.976	0.974
Success	Juveniles	[0;5[0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	Young	[5;10]	0.577	0.556	0.143	0.364	0.667	0.733	0.600	0.818	0.333	0.565	0.714	0.648	0.690	0.462	0.639	0.548	0.472	0.432	0.568	0.638	0.623	0.756	0.707
	Middle-aged]10;26[0.846	0.200	0.583	0.476	0.821	0.679	0.808	0.889	0.763	0.750	0.807	0.855	0.738	0.696	0.797	0.591	0.581	0.629	0.714	0.717	0.714	0.766	0.765
	Old	[26;35]	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.656	0.917	0.500	0.857	0.625	0.750	0.286	0.636	0.714

Table 3: Intercepts and slopes (on the logit scale) of the functional relationships between SST and the four demographic traits used as input for modelling the effects of extreme climatic events on population growth rate. Return and breeding probabilities were constant across age-classes y=young, m=middle-aged, o=old birds.

	Intercept			Slope		
	y	m	o	y	m	o
Survival	-0.23	7.01	-10.66	0.43	-1.04	2.60
Return	-0.85	-	-	0.68	-	-
Breeding	2.53	-	-	0.19	-	-
Success	-1.15	1.55	-10.43	0.39	-0.13	2.80



Modelling the effects of extreme event

Extreme demographic events

Based on the life-cycle graph and the corresponding matrix entries (Table 1, 2), we created 23 age-structured matrices (one for each year between 1987 and 2009) and calculated the deterministic growth rate for each year (Fig. 2a) as the maximum eigenvalue of \mathbf{A} independently of t . We found that three years belonged to the 10% lower percentile of the growth rates and remained under a threshold of 0.9. There was no strong increase in λ thus there was apparently no positive extreme demographic event. Note that extreme positive demographic events are bounded by the maximum population growth rate, which depends on the life history traits of the species [≈ 1.06 for black-browed albatrosses, (Dillingham and Fletcher, 2011)]. We thus focused on negative extreme demographic events and defined these three years (namely 1988, 2001 and 2003) as “extreme years” and the 20 other as “normal years” with their specific vital rates (Fig. 2a, Table 2). We then built an environment dependent age-structured matrix population model with two environmental states: extreme and normal. At each time step a matrix constructed with either extreme or normal vital rates was drawn with probability q : the frequency of extreme events defined as the number of extreme years divided by the total number of years. In order to keep inter-annual variability, in extreme years (q) the vital rates were randomly selected from one of the three extreme years and in normal years ($1-q$) from one of the remaining 20 years. In our time series q was approximately equal to 0.1. In order to simulate more extreme events we increased it up to 0.5. Finally we used the parameter i which represents the intensity of extreme events. When $i=0$, the demographic parameters corresponding to extreme years are the ones observed in our time series. When $i=20$ for instance, the demographic parameters of extreme years were all reduced by 20% compared to their observed values. Scenarios based on q and i were used in order to measure the effects of extreme demographic events on population dynamics.

Extreme climatic events

Based on each age-class related functional relationships with the climatic covariate SST (Table 3), we built a stochastic model where at each time step the value of the climatic covariate was taken randomly from a generalized extreme event distribution fitted on the observed values. This distribution is characterized by three parameters: a mean (μ), a standard deviation (σ) and a shape parameter (κ). As for modelling the effects of extreme demographic events, we created extreme climatic events scenarios based on variations in μ and σ of the generalized extreme event distribution of the climatic covariate, from which matrix \mathbf{A} was constructed based on functional



relationships with the climatic covariate. In our case the climatic covariate was SST (Fig. 2b) and extreme climatic events were years of particularly high SST. Our choices of scenarios were based 1) on the IPCC predictions of the increase in mean SST in the foraging zone of black-browed albatrosses during breeding of 1°C (scenario A1B) or 2°C (scenario A2) in the horizon of 2100 (IPCC 2007) and, 2) on an increase in SST standard deviation of two or three folds. As no detailed prediction on the increase in frequency of extreme climatic events is available from IPCC we chose those arbitrary folds to remain as simple as possible. Figure 3 shows that current average SST observed in the foraging area of black-browed albatross during breeding is $\approx 4^\circ\text{C}$ with extremes going up to 6°C . We created a first scenario where μ was increased by 1°C and σ was multiplied by 2 compared to the current situation. This led to extreme years where SST was up to 2°C above the mean. We built a more extreme scenario where μ was increased by 2°C and σ was multiplied by 3. This led to an increase of SST up to 3°C above the mean. These scenarios based on μ and σ were used in order to model the effects of extreme climatic events on population dynamics. All analyses were performed in program MATLAB (2010).

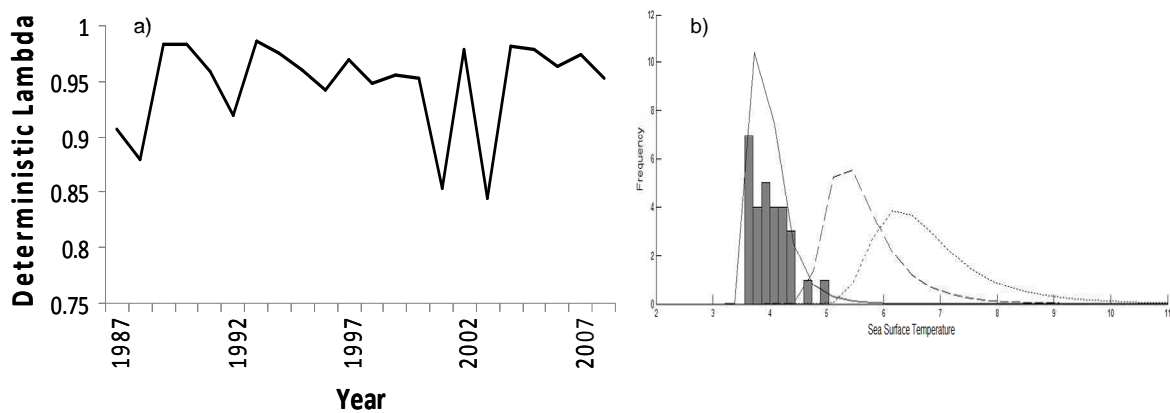


Figure 2: Defining extreme events. Deterministic lambda over time based on annual counts of the number of breeding pairs from 1987 to 2009 (Fig. 2a). It shows three “extreme” years with particularly low population growth rate (1988, 2001 and 2003). Generalized extreme event distributions of the observed sea surface temperature between 1982 and 2010 (solid line; Fig. 2b). The dashed and dotted lines correspond to scenarios where there is an increase of 1°C and 2°C in the mean of the distribution and its standard deviation multiplied by 2 and 3, respectively.



Results

Effects of extreme demographic events

Extreme demographic events had a rather strong influence on the stochastic population growth rate, with up to 5 % annual decrease in the number of breeding pairs under the current frequency of extreme years when demographic parameters were 30 % lower than those currently observed during extreme years (Fig. 3a), corresponding to an increase in the intensity of extreme demographic events. When the frequency of extreme events increased (but not their intensity), this leads to a 5 % annual decrease. However, the annual decrease reached 20 % when the frequency of extreme years increased to 0.5 and demographic parameters during those extreme events were lowered by 30 %.

The increase in frequency and intensity of extreme years did not affect the stable age distribution. In all cases there was a higher proportion of juveniles and young breeders than middle-aged birds. Old individuals were less numerous than middle-aged (Fig. 4a).

The reproductive value of young breeders increased slightly from 3.17 to 3.86 when scenarios became harsher (Fig. 4c). Concerning elasticities, they did not vary at all between scenarios. The elasticity of the population growth rate to survival was the highest in juveniles and decreased with age (Fig. 4e) whereas for fecundity it was highest in middle-aged birds (Fig. 4g).

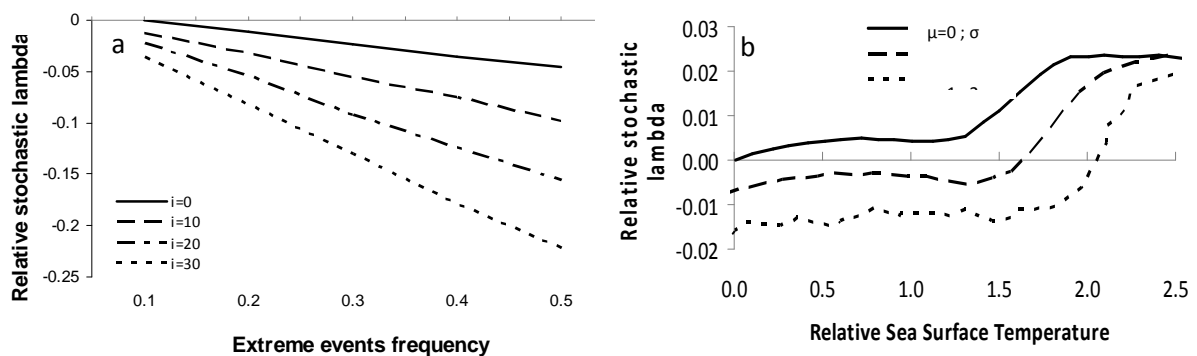


Figure 3: Relative stochastic growth rates. For the effects of extreme demographic events (Fig. 3a), four scenarios are presented according to the intensity of extreme events (i) and the frequency of extreme years compared to normal years (q). For the effects of extreme climatic events (Fig. 3b), three scenarios are presented according to the mean (μ) and standard deviations (σ) of the sea surface temperature distribution.



Effects of extreme climatic events

In relation with increases in mean and standard deviation of SST, the population growth rate exhibited milder and non-linear variations. In case of an increase in 1°C of the mean SST and whatever the frequency of extreme events, no variation in lambda was detected. However in case of an increase of 2°C, there was a positive effect on the population growth rate up to almost 3% increase per year (Fig. 3b).

In the current conditions of SST frequency, the stable age distribution was the same as with the one obtain previously when modelling the effects of extreme demographic events (Fig. 4b). However the scenarios of increase in temperature and frequency of extremes led to differences in the population stable age distribution. The proportion of young increased with the harshness of the scenarios at the expense of middle-aged individuals, up to the point where in the worst scenario most individuals accumulate in the oldest (34+) age-class (Fig. 4b).

The reproductive value under the current SST conditions peaked at 10 years old and decreased almost to zero in old breeders (Fig. 4d). In the scenario of an increase in 1°C of the mean and two fold of the standard deviation, the reproductive value of young breeders decreased and the one of older birds increased. Finally, in the case of an increase in 2°C of the mean and three fold of the standard deviation, the same pattern happened but the value of middle-aged (older than 15) and old birds became exponential (up to 69.52 times more than the one of age 1; not represented on the y-axis of Fig. 4d for graphical concerns).

The elasticity of lambda to survival was highest for young individuals. This pattern was accentuated with the scenario ($\mu=1, 2\sigma$). However with the third scenario ($\mu=2, 3\sigma$), as 15% of individuals accumulated in the oldest age class (Fig. 4b) and their reproductive value increased exponentially (Fig. 4d), the elasticity of lambda to survival was the strongest in the oldest individuals and reached 0.92 (not represented on the y-axis of Fig. 4f for graphical concerns). The elasticity of lambda to fecundity although with very low values as expected in such long-lived species was highest in young breeders, particularly with the intermediate scenario (Fig. 4h). With the most extreme scenario, the elasticity of lambda to fecundity became null whatever the age.

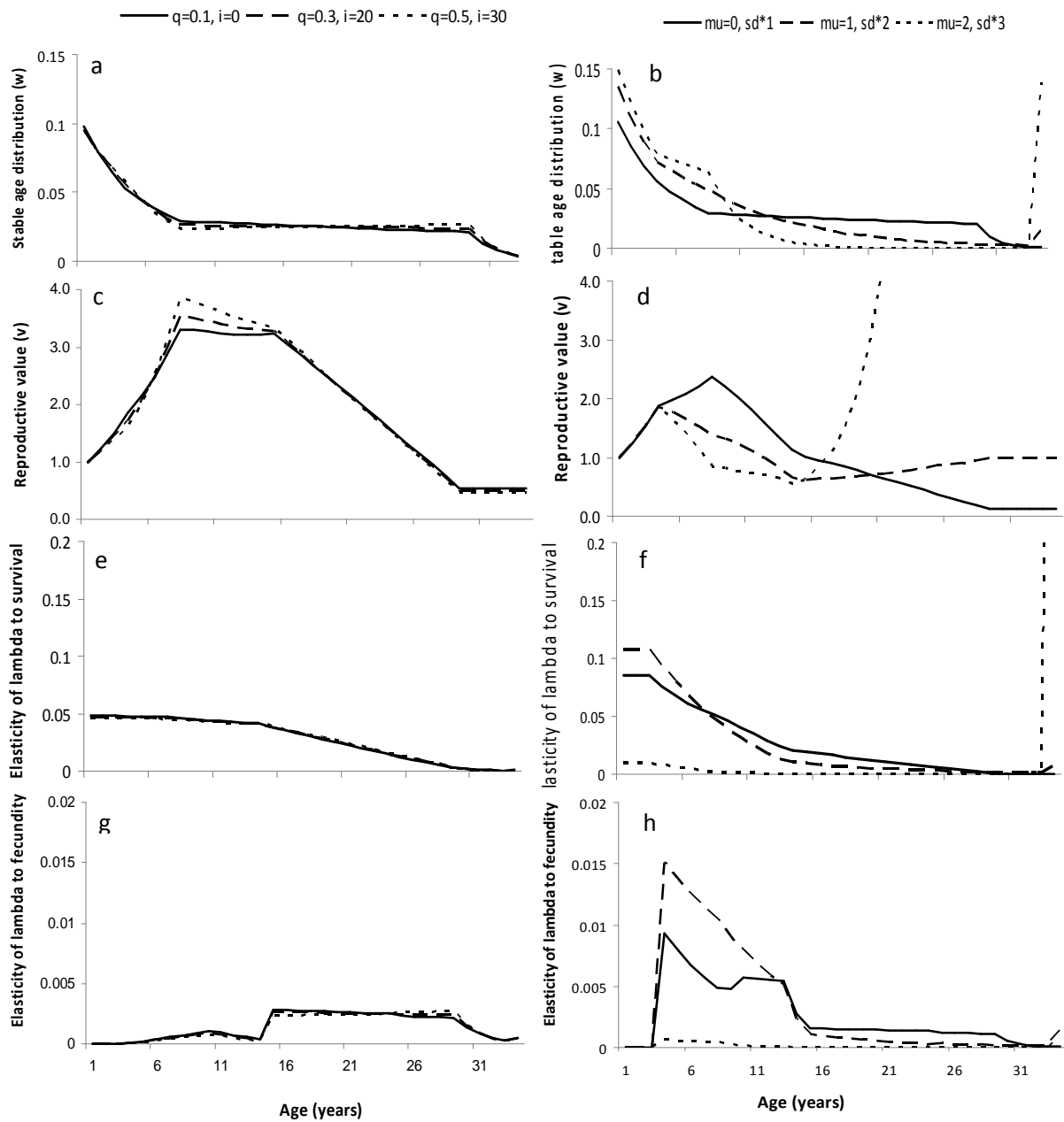


Figure 4: Stable age distribution (a-b), reproductive value (c-d), elasticity of the population growth rate to survival (e-f) and fecundity (g-h) for the effects of extreme demographic and climatic events according to three different scenarios. For the effects of extreme demographic events, the solid line represents the current frequency and intensity of extreme events ($q=0.1$, $i=0$); the dashed line has $q=0.3$ and $i=20$ to represent a 20% decrease in all demographic rates in extreme years that occur 30% of the time on average; and the dotted line has $q=0.5$ meaning that there is the same proportion of normal and extreme years; and $i=30$ corresponding to a 30% decrease in all demographic rates in extreme years. For the effects of extreme climatic events, the dotted line represents the current mean μ and standard deviation σ of sea surface temperature; the dashed line stands for an increase in 1°C in the mean according to scenario A1B of IPCC and two fold of σ ($\mu=1$, 2σ); and the dotted line stands for $\mu=2$ according to scenario A2 of IPCC and 3σ .



Discussion

This study demonstrated that extreme events (either demographic or climatic) can have a strong influence on population growth rate and structure. The approach used to model the effects of an increase in the frequency and intensity of extreme events on population dynamics depends on the question being addressed, and as we saw it will influence the outcome. We found that incorporating age-dependent relationships with climate in matrix population models revealed interesting demographic patterns.

To model the effects of extreme demographic events on the dynamics of black-browed albatrosses we used a methodology based on the definition of extreme years compared to normal years. Such a discrete approach has been previously used in other species to model the effects of sea ice conditions on their dynamics [emperor penguins *Aptenodytes forsteri* (Jenouvrier *et al.* 2009a); polar bears *Ursus maritimus* (Hunter *et al.* 2010)], where the authors opposed cold and hot years based on an arbitrary threshold. The discrete approach can also be used for years with flooding or fire versus normal years (Aberg *et al.* 2009). It assumes discrete relationships between demography and the environment and it allows estimating the population response to extreme demographic events essentially in terms of growth. Indeed in our case, since extreme events were defined by demographic extremes in the deterministic growth rate of the black-browed albatross population, any increase in their frequency and intensity lead to a straightforward decrease in the stochastic growth rate. An advantage of using this discrete approach instead of defining extremes on a single vital rate is that the autocorrelation between vital rates could be preserved and the potential life-history trade-offs surrounding them as well.

We found that neither the stable age distribution nor the reproductive value were substantially affected. Since these values are used to calculate elasticities, they did not respond to changes in extreme events scenarios either. This can be interpreted in the light of the differences between extreme and normal years. First the underlying age-class-structure in extreme years was not associated to specific age-dependent variations in time affecting more intensively one age-class than the other. Second, extreme years in 1988, 2001 and 2003 were not correlated to climatic and oceanographic conditions in summer, though in winter there was a small correlation between the deterministic growth rate and the Southern Oscillation Index (SOI) in the wintering zones of black-browed albatrosses in Southern-East Australia. This relationship was essentially driven by one El Niño (negative SOI) year in 1988 leading to altered wintering conditions. El Niño is a periodic climatic phenomenon that strongly affects ecosystems worldwide (Jaksic 2004). When winter conditions are



harsh, the population growth rate of seabirds might be altered either due death of juveniles and adults caused by these extreme conditions (storms, food unavailability) (Harris *et al.* 2005, Jenouvrier *et al.* 2009b) or because they may not acquire sufficient body condition for the next breeding season and probably skip breeding (Jenouvrier *et al.* 2005b). In the input data of the model investigating the effects of extreme demographic events (Table 2), we can see that in 1988 the survival of young breeders and the breeding success of middle-aged birds was the lowest in 23 years. However, these specific relationships with El Niño are mainly true for 1988 and slightly for 2003 whereas in 2001 there was no effect of SOI.

Alternatively, it is known that black-bowed albatrosses interact with longline fisheries and in 2001 and 2003, the illegal fisheries activities inside the Kerguelen Exclusive Economical Zone (which strongly overlap with the feeding zones of black-browed albatrosses during breeding) were at their paroxysm. Interestingly these years (as well as 2002) were characterized by the lowest survival probabilities in middle-aged and old birds (Table 2), the vital rates mostly important for the population growth rate in such long-lived species (Saether and Bakke, 2000). Thus, the frequency and intensity of extreme demographic events affected the population growth rate of black-browed albatrosses, but the environmental factors causing these demographic extremes remain to be clearly disentangled.

Functional relationships between demographic parameters and environmental covariates are a good tool to indentify the effects of extremes values in a specific climatic covariate on population dynamics. Extreme climatic events can be chosen using specific extreme value distributions widely used in risk management, economics, or hydrology derived from extreme value theory (Coles 2001). Using this approach together with age-specific relationships between vital rates and SST we found that the change in the relative stochastic growth rate was higher in case of an increase in mean temperature of more than 2°C and 3 folds standard deviation compared to the current frequency of extreme climatic events. This strongly suggest that the relationship between the stochastic growth rate and changes in the frequency and intensity of extreme climatic events appeared non linear, as found for demographic parameters and average climatic covariates in other species (Ellis & Post 2004, Stenseth *et al.* 2004, Nevoux *et al.* 2008).

We detected changes in the stable age distribution associated to differences in vital rates of young and old birds compared to middle-aged linked to their higher susceptibility and more specifically to their positive relationship with SST. For our climatic scenarios, when the mean and standard deviation of SST increased, the vital rates (survival and breeding success in particular) of



young and old birds reached very high values, and birds tended to accumulate in the oldest age-class and presented the highest reproductive values. Such a change in population structure associated to climate change has rarely been demonstrated in the wild and it can have strong implications in evolution or conservation. This is a surprising result that is directly linked to the age-specific functional relationships between vital rates and SST. However, although we constrained vital rates to be <0.98 , results must be interpreted with caution. First IPCC has not yet made predictions about the increase in frequency of heat waves in the marine ecosystems. Second the climatic covariate only partly explained the variability of demographic rates ($\approx 16\%$; Rolland *et al.* 2008, Pardo *et al.* in press). Finally we assumed that the functional relationships between vital rates and demographic parameters remained the same outside of the observed range of the climatic covariate which might not be necessarily the case. Regarding this last point the approach based on discrete environments needs no such extrapolation. Nevertheless, when trying answering our second question, we based our methodology on variations in the environmental covariate that triggers variations in demographic rates instead of modelling variations in demographic rates themselves. Such models were rarely used before (Jenouvrier *et al.* 2012) but reveal promising in particular in conjunction with the work of IPCC to integrate climatic projections in our models of population demography and dynamics (Jenouvrier *et al.* 2009c).

The next step in studying how species answer to changes in mean and extremes in climate would be to make predictive models on the future of a population (Barbraud *et al.* 2011) while incorporating at the same time the age-dependent functional relationships between demographic parameters and environmental covariates including fisheries (Rolland *et al.* 2009). Ideally quantitative information on the changes in the frequency and intensity of extreme events would be necessary, although by definition such predictions will be difficult to obtain due to the specific nature and mechanisms triggering extreme climatic event. Predictive models although still far from reality can prove of major importance to estimate the long term trends of such endangered and charismatic populations and their viability in an unstable environment.



Acknowledgments

We are very grateful to all field workers involved in the monitoring program for 50 years. We thank Dominique Besson and Karine Delord for data management, Hal Caswell and Lorelei Guéry for fruitful discussions and Woods Hole Oceanographic Institution's guest student program. Work carried out at Canyon des Sourcils Noirs was supported by Institut Paul Emile Victor (program n°109), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique (CNRS-INEE), and was approved by the ethic committee of IPEV and by the Comité de l'Environnement Polaire.



4. Synthèse et discussion des résultats

4.1. Les relations fonctionnelles avec des covariables environnementales

Le contexte des pêcheries dans l'océan austral

Pendant les années 80, une prise de conscience a eu lieu concernant les déclin majeurs des populations de grands procellariiformes de l'océan austral, en particulier les albatros (cf. Fig. 2-9). La cause majeure de ces déclin a été identifiée comme due aux mortalités accidentelles d'oiseaux dans les pêcheries à la palangre, essentiellement celles qui ciblent le Thon rouge du Sud (*Thunnus maccoyii*). Les oiseaux sont noyés alors qu'ils essaient d'attraper les appâts sur les hameçons. Comme on peut le voir sur la figure 4-1, ce phénomène a fortement affecté les grands albatros étudiés sur divers sites de reproduction autour du

globe et a été relié à la fois à une mortalité juvénile et adulte importante (Weimerskirch *et al.* 1997a). Le nombre d'oiseaux marins tués est difficile à comptabiliser car les bateaux de pêche légaux ou illégaux ne comptabilisent pas en général les oiseaux tués, mais on a estimé les pertes à plusieurs dizaines de milliers d'albatros par an dans les années 1980 (Brothers *et al.* 1999). Les pêcheries devraient donc influencer fortement la démographie des oiseaux marins et cela tout autour du globe, comme mis en évidence chez des albatros nichant dans les îles Hawaïennes tels que les albatros à pieds noirs (*Phoebastria nigripes*) (Veran *et al.* 2007).

Afin de répondre à ces problèmes de mortalité accidentelle, les scientifiques ont proposé des mesures de mitigation pour les bateaux de pêche, telles que pêcher de nuit, utiliser des banderoles d'effarouchement des oiseaux, lester les hameçons ou encore éviter de pêcher pendant les périodes principales de reproduction des oiseaux (Robertson *et al.* 2006; Brothers *et al.* 1999). Ces mesures ont fait leurs preuves et les effectifs d'oiseaux tués ont fortement diminué, tout au moins dans certains secteurs comme la zone antarctique. Le problème reste entier dans les eaux subtropicales où opèrent les pêcheries océaniques au thon.

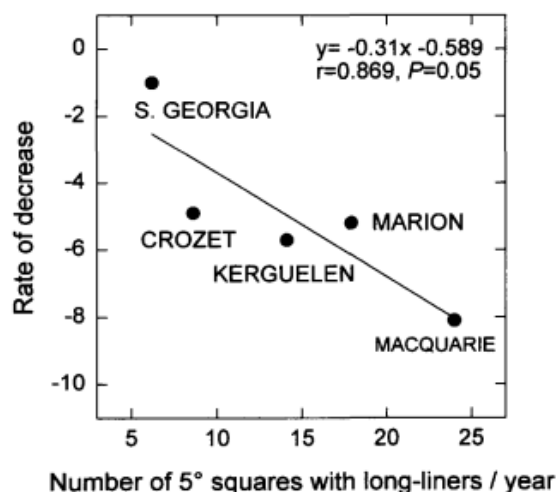


Figure 4-1: Relations entre le taux de déclin de 5 populations de grand albatros et le nombre cumulé d'hameçons mis en place dans les zones de recherche alimentaire respectives. Source Weimerskirch *et al.* 1997.



Il est donc d'une importance majeure de quantifier l'impact des pêcheries sur les oiseaux marins et les albatros en particulier. En 2010, Rolland *et al.* font une analyse quantitative de l'influence relative du climat et des pêcheries sur quatre espèces d'albatros des Terres Australes et Antarctiques Françaises, incluant nos deux espèces d'intérêt (Tableau 4-1). On peut voir que les réponses de chacune des espèces sont différentes, étant donné leurs zones de distribution pendant la reproduction et en hivernage ainsi que leurs cycles de reproduction différents (biennal pour les deux premières et annuel pour les deux autres). En revanche, il apparaît clairement que la pêche palangrière au thon a un effet fortement négatif sur la survie chez trois des quatre espèces, alors que l'effort de pêche au chalut a un effet positif sur le succès reproducteur des albatros à sourcils noirs uniquement. La pêche au chalut rejette beaucoup de déchets de poissons à la mer qui permettent aux oiseaux de ramener facilement de la nourriture à leur poussin et ainsi améliorer leur succès reproducteur. Les albatros à sourcils noirs sont connus pour interagir largement avec les pêcheries au chalut et à la palangre à la fois dans leurs zones de reproduction (Weimerskirch *et al.* 2000) et d'hivernage (Gales *et al.* 1998). Nous ne possédons pas d'estimation claire de la taille de leur populations avant les années 1980, cependant, comme nous l'avons vu sur la figure 2-2, le nombre de couples reproducteurs est en baisse constante depuis le milieu des années 1980 et il est également connu que les albatros à sourcils noirs sont l'espèce la plus tuée dans les palangres de l'Océan austral (< 30°S ; Brothers *et al.* 1999).

Tableau 4.1: Paramètres de succès reproducteur et de survie et influence des pêcheries (efforts chalutiers ou palangriers) et de climat (SST & SOI pendant l'incubation, l'élevage du poussin ou l'hiver) chez 4 espèces d'albatros. Source Rolland *et al.* 2010.

	Wandering Albatross	Sooty Albatross	Yellow-nosed* Albatross	Black-browed Albatross
<i>Breeding success</i>				
Mean	0.728 ± 0.039	0.689 ± 0.099	0.139 ± 0.149	0.659 ± 0.103
Period	86–06	86–06	87–05	86–04
V/V _{max}	0.007	0.031	0.378	0.061
Effort _{trawl}	–	–	–	0.390 ± 0.053
SSTA _{inc}	ns	ns	ns	0.119 ± 0.035
SSTA _{rear}	ns	ns	–	0.133 ± 0.039
SSTA _{wint}	–	0.197 ± 0.068	ns	–0.228 ± 0.036
SOI _s	ns	–0.181 ± 0.078	–	–
SOI _{w†}	–	–	0.186 ± 0.049	0.09 ± 0.041
<i>Adult survival</i>				
Mean	0.938 ± 0.002	0.884 ± 0.006	0.874 ± 0.005	0.918 ± 0.004
Period	85–06	85–06	82–05	81–05
V/V _{max}	0.005	0.033	0.013	0.003
Effort _{tuna}	–0.241 ± 0.070	–0.248 ± 0.075	ns	–0.222 ± 0.064
Effort _{tooth}	ns	–	–	ns
SSTA _{inc}	ns	ns	ns	0.252 ± 0.071
SSTA _{rear}	ns	ns	ns	ns
SSTA _{wint}	–	ns	ns	ns
SOI _s	ns	ns	–	–
SOI _{w†}	–	–	ns	ns



Comme nous pouvons le voir dans le tableau 4-1, divers effets de variations environnementales peuvent agir simultanément sur la démographie des espèces et donc sur la dynamique de leurs populations. Cela est particulièrement flagrant chez l'albatros à sourcils noirs, où diverses covariables climatiques et de pêche influencent à la fois son succès reproducteur et sa survie. De plus, au vu des menaces pesant sur de telles espèces, une modélisation conjointe de la réponse au climat et aux pêcheries est nécessaire afin de mieux comprendre leur dynamique pour mieux pouvoir les conserver (Barbraud *et al.* 2008).

Rolland *et al.* (2009) ont montré que l'équilibre

de la population d'albatros à sourcils noirs de Kerguelen est précaire étant donné leur sensibilité aux variations du climat (température de surface de la mer) et des pêcheries qui tendent à se stabiliser mais qui influencent toujours fortement leur démographie (Fig. 4-2). En effet, en 2003 (étoile sur Fig. 4-2) le taux de croissance de la population était de 1.003 : si par exemple l'effort de pêche augmente sensiblement dans les années à venir, le taux de croissance de la population deviendra négatif à conditions climatiques égales (Rolland *et al.* 2009).

Le cas des grands albatros est un peu particulier car tandis que les mâles recherchent leur nourriture au sud de Crozet, les femelles vont plutôt au nord (Fig. 3-9) où la pêche palangrière est plus intense. Dès les années 1980, Weimerskirch *et al.* ont identifié une survie annuelle plus faible chez les femelles que chez les mâles due à une mortalité biaisée dans les pêcheries et cela amenait à un sex-ratio biaisé vers les mâles au niveau de la population (Weimerskirch & Jouventin 1987; Weimerskirch *et al.* 1997a; Weimerskirch *et al.* 2005). Un manque de femelles à l'échelle de la population peut avoir des effets importants sur le nombre de couples reproducteurs en particulier chez une espèce biennale. De plus comme les grands albatros sont monogames, la mort d'un des deux partenaires entraîne une baisse du succès reproducteur présent mais aussi futur car il est particulièrement coûteux de retrouver un partenaire d'âge équivalent et de se synchroniser de sorte à amener le poussin jusqu'à l'envol (Bried *et al.* 2003). A partir des années 2000 il semblerait que le sex-ratio se

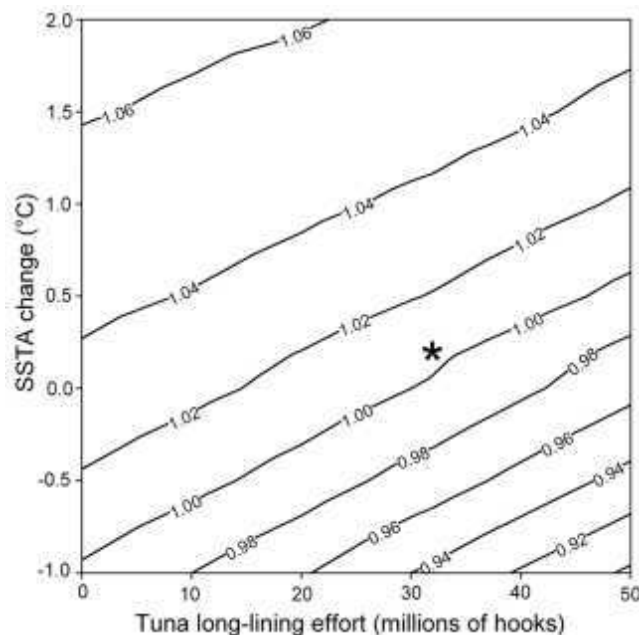


Figure 4-2: Isoclines du taux de croissance de la population d'albatros à sourcils noirs de 1992 à 2003 pour différentes conditions de température de surface de la mer et d'effort de pêche au thon. L'étoile note les conditions en 2003. Source Rolland *et al.* 2009.



des relations entre paramètres physiques et démographiques car il est très difficile de mesurer la disponibilité en proies directement dans ce milieu.

Chez les albatros à sourcils noirs, hormis les effets de pêcheries, on remarque qu'au niveau du climat ce sont essentiellement les variations des températures de surfaces de la mer qui influencent leur démographie : effet positif sur le succès reproducteur pendant l'incubation et l'élevage du poussin tandis qu'en période d'hivernage la température a une influence fortement négative ; et effet positif pendant l'incubation sur la survie (Tableau 4-1, Rolland *et al.* 2008, 2010).

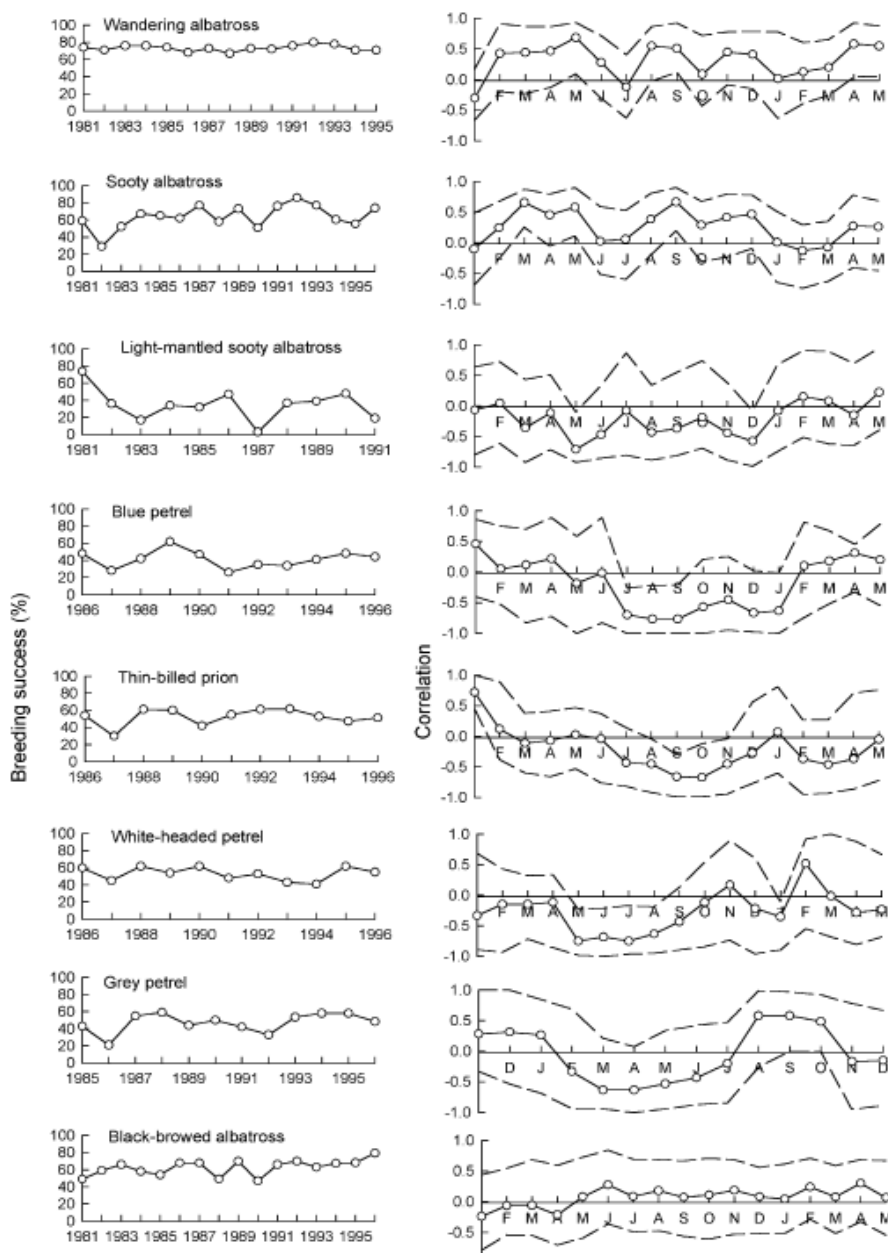


Figure 4-4: Variations du succès reproducteur dans le temps et coefficient de corrélation entre succès reproducteur et SST moyennée mensuellement chez huit espèces d'oiseaux marins des Terres australes et antarctiques françaises. Source Inchausti *et al.* 2003.

En 2003, Inchausti *et al.* ont publié une méta-analyse sur l'effet des variations de SST sur le succès reproducteur de huit espèces d'oiseaux marins subantarctiques. Ils montrent que l'effet des variations de SST sur le succès reproducteur est dépendant de la zone où l'espèce va se nourrir pendant les périodes clés de son cycle de reproduction (Fig 4-4). Ainsi on peut distinguer les albatros fuligineux à dos clair (Light-mantled sooty albatros - *Phoebetria palpebrata*), les pétrels bleus (Blue



petrel – *Halobanea caerulea*), le prion de Belcher (Thin-billed prion - *Pachyptilla belcheri*) et le pétrel à tête blanche (White-headed petrel – *Pterodroma lessonii*) qui se nourrissent tous au sud du front polaire (voir figures 3-23 ou 1 de l'article I partie env. pour la position des fronts). Ces 4 espèces présentent une influence négative sur leur succès reproducteur des anomalies positives de SST au printemps et pendant l'hiver qui précèdent la reproduction. Les grands albatros et les albatros fuligineux à dos sombre (Sooty albatros – *Phoebetria fusca*) recherchent leur nourriture plutôt au nord du front polaire et présentent une réponse inverse et un effet positif des fortes SST sur leur succès reproducteur. Enfin, les albatros à sourcils noirs et les pétrels gris (Grey petrel - *Procellaria cinerea*) n'ont pas montré de relations significatives avec la SST. Les auteurs expliquent cela du fait de la reproduction atypique des pétrels gris qui est la seule espèce de cette étude à se reproduire en hiver et qui, avec l'albatros à sourcils noirs, sont les seules espèces à se nourrir au dessus du plateau continental avec un comportement plus néritique que les autres (Inchausti *et al.* 2003).

Alors que l'étude de Inchausti *et al.* (2003) n'identifie pas de relation entre démographie et SST chez l'albatros à sourcils noirs, des effets de la température de surface de la mer ont été démontrés à plusieurs reprises. Rolland *et al.* (2008) trouvent que 16% de la variabilité temporelle de la survie des albatros à sourcils noirs est expliquée par la SST avec une relation linéaire. Barbraud *et al.* (2011) est le premier à mettre en évidence que les relations ne sont pas forcément linéaires (Fig. 4-5), même si pour la probabilité de survie adulte (Fig. 4-5 haut) on retrouve un effet négatif pour de basses températures pendant la reproduction. La forme quadratique de la courbe pour de fortes températures va être déterminante pour les prédictions de la dynamique de la population dans les années à venir (partie 4.4). La probabilité de se reproduire a également pu être reliée à la SST l'hiver précédant (Fig. 4-5 bas).

En effet, en 2002 (Pinaud & Weimerskirch) et 2007 (Nevoux *et al.*) il a été mis en évidence une relation positive entre le succès reproducteur des albatros à sourcils noirs et la température ou les anomalies de température de la surface de la mer dans la zone de recherche alimentaire pendant la reproduction (Fig. 4-6). Pour les mêmes valeurs de SST, le succès reproducteur des individus plus expérimentés est

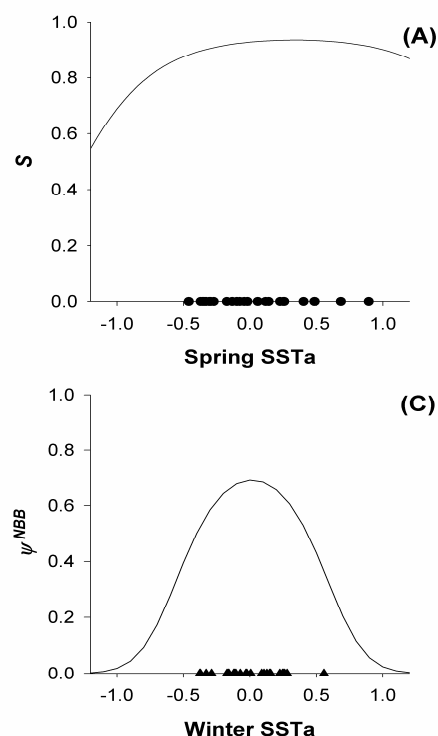


Figure 4-5: Relations quadratiques entre survie (haut) et probabilité de reproduction (bas) en fonction des anomalies de température de surface au printemps et en hiver. Source Barbraud *et al.* 2011.



toujours supérieur à celui de primo reproducteurs (Pinaud et Weimerskirch 2002 ; Nevoux *et al.* 2007). Aussi ces derniers semblent plus affectés en période de faible SST (pente plus forte dans la partie gauche de la figure 4-6 partie gauche). Ainsi notre étude s'intègre bien dans la logique des variations liées à l'expérience qui ont été démontrées dans des études antérieures et qui sont sous jacentes aux patrons populationnels. Ces études antérieures ont d'ailleurs été le point de départ de notre réflexion sur les potentiels effets différentiels de l'environnement sur les traits démographiques des espèces en fonction de l'âge.

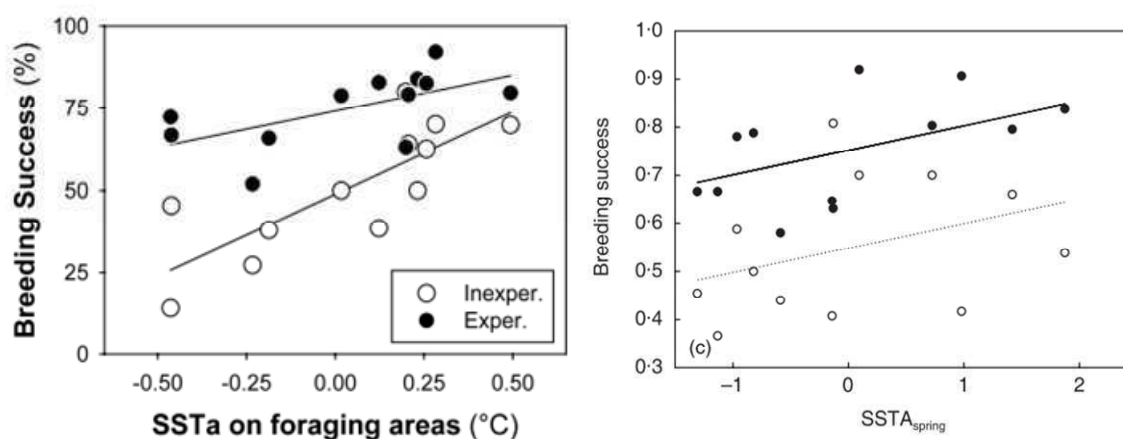


Figure 4-6: Relations entre SST et succès reproducteur chez l'albatros à sourcils noirs en fonction de l'expérience. Sources Pinaud & Weimerskirch 2002 (gauche ; 1988-1999); Nevoux *et al.* 2007 (droite ; 1992-2004).

*Plasticité phénotypique liée à l'âge*

La plasticité phénotypique est définie comme la propriété pour un génotype donné de produire différents phénotypes en réponse à des conditions environnementales différentes (Pigliucci 2001). La capacité d'un organisme à altérer l'expression d'un trait labile (tel que des traits reproducteurs ou morphologiques) en réponse aux conditions environnementales est une forme de plasticité phénotypique (Nussey *et al.* 2007). Cette notion est basée sur les différences inter-individuelles mais elle peut-être applicable à des niveaux supérieurs tels que des classes d'âge. Comme nous l'avons montré dans la partie environnement de l'article I, les reproducteurs jeunes, d'âge moyen ou avancé ne répondent pas nécessairement de la même façon aux mêmes variations environnementales. Cela est dû aux modifications intrinsèques généralisables aux individus d'une classe d'âge donnée. Les

individus d'âge moyen sont ceux qui présentent les paramètres démographiques les plus forts, ils sont à leurs capacités maximales. En revanche, les jeunes individus reproducteurs présentent souvent en milieu naturel une amélioration progressive des compétences tandis que les vieux individus souffrent souvent d'une diminution de leurs capacités liée à une sénescence. On s'attend donc à une plus grande vulnérabilité des jeunes et des vieux reproducteurs à des conditions environnementales défavorables.

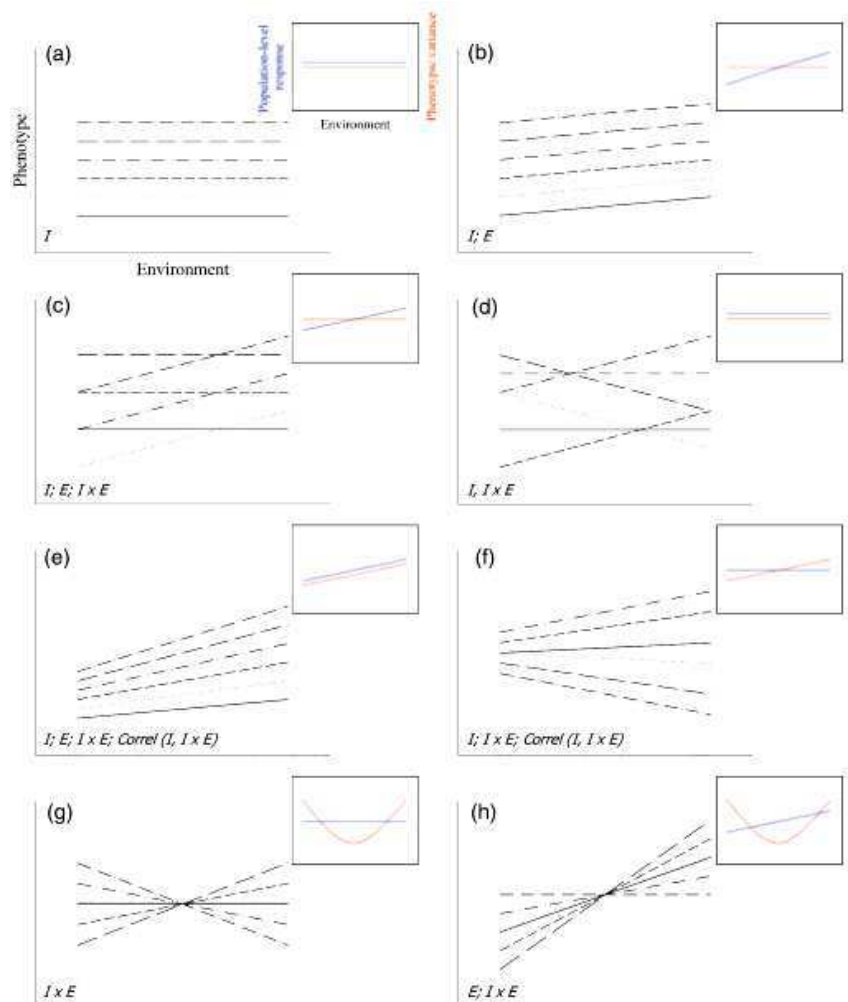


Figure 4-7: Exemple de huit normes de réactions basées sur six individus hypothétiques. Dans l'encadré en bleu figure la réponse moyenne de la population et en rouge la variabilité individuelle selon l'environnement. Source Nussey et al. 2007.



En 2007, Nussey *et al.* discutent des différentes formes de plasticité phénotypique observables en milieu naturel car les réponses à l'environnement d'un trait phénotypique à l'échelle de la population dépendent de la plasticité au niveau individuel (ou au niveau d'une classe d'âge dans notre cas). La nature des normes de réaction individuelles ne peut pas être inférée à partir d'analyses au niveau de la population. Une norme de réaction est une relation (le plus souvent supposée linéaire) entre le phénotype et l'environnement pour plusieurs individus. Il peut en exister de multiples comme sur la figure 4-7. La pente des normes de réaction, les variations entre individus (symbolisées en rouge dans les encadrés) et la covariation entre individus et environnement (I^*E) vont influencer la réponse moyenne à l'échelle de la population (symbolisée en bleu dans l'encadré). On distingue ainsi des normes de réaction où il y a une réponse moyenne de la population à l'environnement entre individus (E ; Fig. 4-7 b, c, e, & h) ; des normes de réaction où on observe des variations dans l'élévation de la réponse des individus à l'environnement (I ; Fig. 4-7 a-f) et/ou dans la pente de la réponse entre individus (I^*E ; Fig. 4-7 c-h) ; ou encore des normes de réaction où il y a une covariation entre l'élévation et la pente de la réponse des individus à l'environnement (Correl (I, I^*E) ; Fig. 4-7 e & f). Sur ces exemples on voit bien que malgré une absence de réponse d'un trait à l'environnement, des réponses plastiques entre individus peuvent être sous-jacentes (Fig. 4-7 d, f, g).

Dans le cas de l'albatros à sourcils noirs, plusieurs études ont montré une influence négative des faibles SST en été sur leur démographie à l'échelle de la population avec un effet plus important chez les primo-reproducteurs (cf partie précédente). En utilisant les classes d'âge jeunes, intermédiaire et vieux, nous trouvons des patrons complexes. En effet alors que Rolland *et al.* (2010) trouvaient un effet fortement positif de la SST pendant l'incubation sur la survie des albatros à sourcils noirs, nous trouvons une relation moyenne significativement négative (E ; en bleu dans l'encadré de la figure 4-8 gauche) tirée par la relation avec l'environnement des individus d'âge moyen majoritaires. Comme présenté dans la partie environnement de l'article 1, les jeunes et les vieux individus présentent des relations positives avec des élévations (I) et des pentes différentes (I^*E) plus une interaction entre les deux (Correl (I, I^*E)) car la classe d'âge des vieux a la pente la plus forte et l'élévation la plus faible (Fig. 4-8). Nous sommes donc en présence d'une réponse proche de celle présentée dans le cas (e) de la figure 4-6, hormis le sens de la variabilité (en rouge dans l'encadré de la figure 4-8 gauche) et de la pente entre classes d'âge qui sont plus fortes dans les années où la SST est faible. Ces différences avec les résultats de Rolland *et al.* (Tableau 4-1) peuvent s'expliquer par le nombre d'années qui est beaucoup plus important dans notre cas. Notamment dans les six années que notre étude possède en plus de celle de Rolland *et al.*, la SST dans la zone de recherche alimentaire pendant la période de reproduction des albatros à sourcils noirs a été majoritairement négative ce qui peut donner plus de poids à la relation car les années où la SST est fortement positive restent rares. De plus, la relation



trouvée par Rolland *et al.* (2009) portait seulement sur la période d'incubation, alors que dans notre cas toute la période de reproduction est considérée.

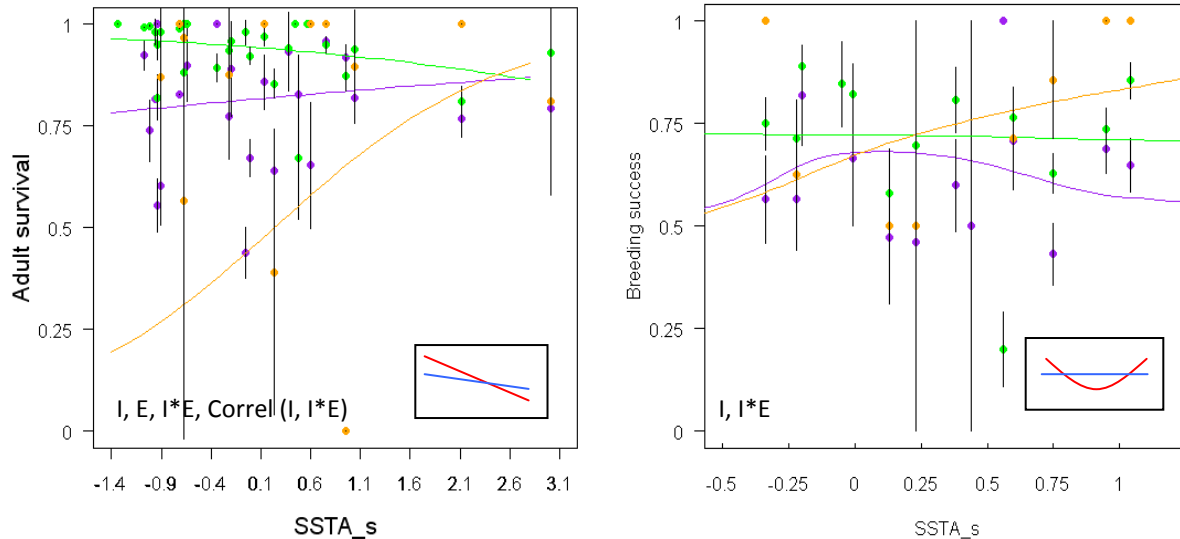


Figure 4-8: Normes de réaction de la survie et du succès reproducteur des albatros à sourcils noirs en fonction des anomalies de la température de surface de la mer pour les classes d'âge jeune (violet), intermédiaire (vert) et vieux (orange).

Pour le succès reproducteur, il n'y a pas de réponse moyenne de la population à l'environnement (en bleu dans l'encadré de la figure 4-7 droite), les normes de réaction montrent des élévations (I) et des pentes différentes (I*E) mais sans corrélation entre les deux car bien que la classe d'âge des vieux ait la pente la plus forte avec l'élévation la plus faible, la réponse moyennée sur la gamme de variations de la SST est située au niveau de celle des jeunes et des individus d'âge moyen (Fig. 4-8). Contrairement aux études de Pinaud et Weimerskirch (2002) et Nevoux *et al.* (2007), nous ne trouvons pas d'augmentation moyenne du succès reproducteur avec la SST en découpant en trois classes d'âge, ni en découpant entre jeunes reproducteurs et reproducteurs d'âge moyen/vieux. En revanche nous retrouvons cette moins bonne performance des reproducteurs moins expérimentés, donc jeunes, qui semblent plus sensibles aux variations de la covariable environnementale car ils présentent un succès reproducteur inférieur aux valeurs extrêmes de SST (Fig. 4-8). En parallèle, les vieux individus montrent une forte relation mais qui n'influence que peu le patron à l'échelle de la population, en raison du faible nombre d'individus présents dans cette classe d'âge. Il est également intéressant de remarquer que la variation entre les normes de réaction des trois classes d'âge est minimale aux valeurs de SST légèrement supérieures à zéro (en rouge dans l'encadré de la figure 4-8 droite). Nous sommes donc en présence d'une réponse proche de celle présentée dans les cas (d) et (g) de la figure 4-7.



Des études de ce genre sur la plasticité phénotypique en milieu naturel sont importantes car elles permettent de mieux comprendre comment les individus (groupés en classes d'âge ici) répondent aux variations et aux changements de l'environnement qui vont augmenter dans le futur. L'âge comme nous le disions dans l'introduction est un facteur majeur de variabilité inter-individuelle qui va influencer la réponse des individus à l'environnement. De plus, même si depuis quelques années les jeux de données d'espèces longévives itéropares en milieu naturel atteignent une taille suffisante pour pouvoir tester des effets individuels, de telles études restent relativement rares. Ainsi grouper en classes d'âge permet d'économiser des paramètres tout en montrant des patrons intéressants qui ne sont pas forcément détectés à l'échelle de la population (Coulson *et al.* 2001).

4.2. Les effets de la variabilité temporelle de l'environnement

Alors que les 3 sous-parties précédentes discutent majoritairement des effets fonctionnels de covariables environnementales moyennes sur les populations, nous allons aborder ici en particulier l'influence de la variabilité temporelle de l'environnement avec en particulier les événements extrêmes.

La canalisation environnementale des traits démographiques

Etant donné les relations majeures entre les populations et leur environnement, une variabilité accrue de l'environnement peut entraîner une variabilité accrue des paramètres démographiques. Il a été montré que cette augmentation de la variabilité est désavantageuse pour la démographie

des espèces longévives itéropares et donc pour le taux de croissance de leurs populations (chapitre 1 de l'introduction). Il a été démontré à

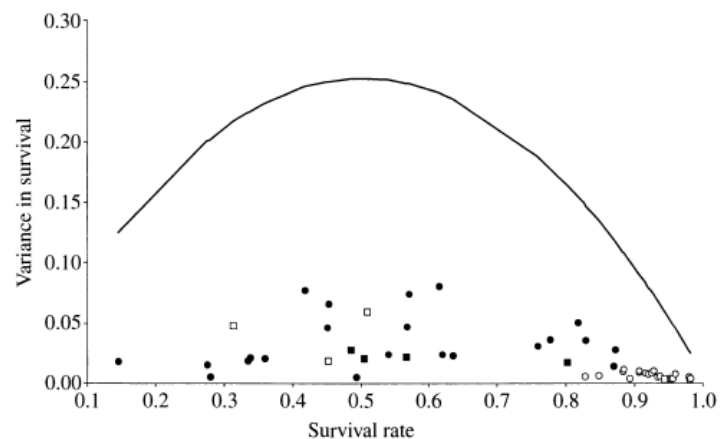


Figure 4-9: Variance de la survie juvénile (symboles pleins) et de la survie adulte (symboles vides) observée chez 22 populations d'ongulés (cercles) et 4 populations de petits mammifères en fonction de la moyenne des estimations de survie. La courbe en trait plein représente la valeur de variance maximale possible des estimations de survie. Source Gaillard & Yoccoz 2003.

plusieurs reprises que les traits démographiques auxquels l'élasticité du taux de croissance de la population est la plus forte devraient être les plus tamponnés face à la variabilité environnementale (Pfister 1998, Saether & Bakke 2000, Gaillard & Yoccoz 2003). Ainsi Gaillard et Yoccoz (2003)



définissent la notion de **canalisation environnementale**. Celle-ci devrait être plus forte sur les taux vitaux adultes que juvéniles chez les espèces longévives telles que les ongulés et plus faible chez les espèces de petits mammifères qui devraient montrer des patrons démographiques opposés (cf Fig. 1.2). Comparer ces deux taxa permet de valider ou d'invalider l'hypothèse de canalisation environnementale par rapport à une simple sélection des juvéniles les moins performants en début de vie laissant place à des adultes ayant une variance phénotypique plus faible. Sur la figure 4-9 on observe que la variance des estimations de survie juvénile est plus forte que celle des adultes chez les ongulés alors que c'est le patron opposé chez les petits mammifères. Cela valide donc l'existence d'un phénomène de canalisation environnementale sur le taux vital le plus influent (Fig. 4-9).

En 2000, Saether et Bakke analysent conjointement la dynamique des populations de 49 espèces d'oiseaux. Ils cherchent à montrer la contribution au taux de croissance populationnel des paramètres de fécondité et de survie en fonction des caractéristiques d'histoire de vie des espèces. Ils estiment ainsi l'élasticité et la sensibilité du taux de croissance aux paramètres démographiques.

La sensibilité est la pente du taux de croissance en fonction d'un paramètre démographique, alors que l'élasticité est la pente du logarithme du taux de croissance en fonction du logarithme du paramètre. Ils cherchent également à montrer s'il y a une relation entre la variance d'un taux vital et la sensibilité du taux de croissance à ce taux vital chez chaque espèce. Sur la figure 4-10 on peut voir qu'au sein des 49 espèces, l'élasticité moyenne du taux de croissance à la survie adulte est beaucoup plus élevée que celle de la fécondité. On peut voir que la distribution des élasticités du taux de croissance à la fécondité est plus grande et moins symétrique que celle de la survie, et qu'elle augmente significativement avec la taille de la nichée. Les auteurs montrent aussi qu'au sein des espèces, plus la survie adulte augmente, plus la sensibilité du taux de croissance à la survie adulte augmente.

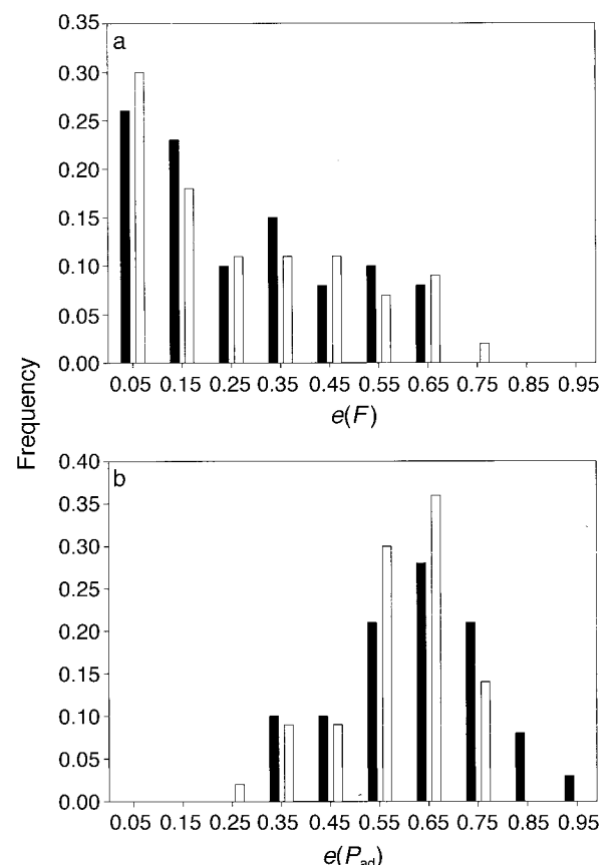


Figure 4-10: Distribution entre espèces des élasticités de la fécondité $e(F)$ et de la survie adulte $e(P_{ad})$ calculées de deux façons différentes (barres noires et blanches). Source Saether & Bakke 2000.

*La canalisation environnementale intra-populationnelle*

De la même manière qu'une canalisation environnementale existe entre traits démographiques il est possible qu'au sein d'un même trait démographique une canalisation existe également en fonction de l'importance de certaines classes d'âge pour la population. Si cela est vrai, une façon rapide de le savoir est de mesurer les variances temporelles (process variance) des paramètres de survie et de fécondité en fonction des classes d'âge. Pour une espèce longévive comme l'albatros à sourcils noirs, nous nous attendions à trouver un patron de variances temporelles approximativement similaire à celui présenté sur la figure 4-11 gauche :

- ✓ une variance temporelle plus forte chez les jeunes et les vieux que chez les individus d'âge moyen (sans prédiction sur l'ampleur de ces différences) car ces derniers pourraient présenter une canalisation environnementale
- ✓ chez les jeunes, une variance inférieure pour la survie comparée au succès reproducteur car ils souffrent encore d'une inexpérience pour la reproduction
- ✓ chez les vieux une inversion, avec la variance du succès reproducteur plus faible que celle de la survie du fait d'une sénescence inexorable sur la survie.

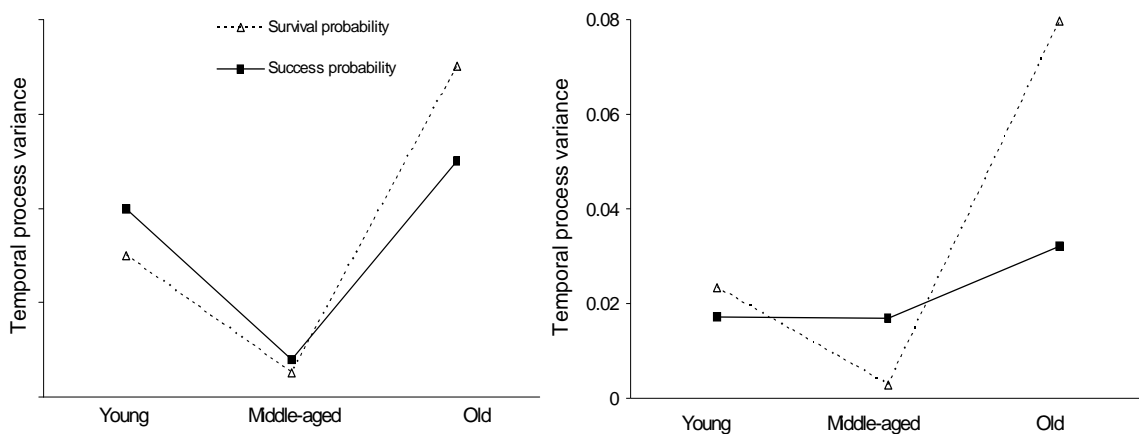


Figure 4-11: Patrons de variabilité temporelle des traits d'histoire de vie attendus (droite) et observés (gauche) chez l'albatros à sourcils noirs de 1968 à 2009 en fonction des classes d'âge.



Nos résultats (Fig. 4-11 droite) ne valident pas tout à fait ces hypothèses. On observe bien une variance temporelle inférieure chez les individus d'âge moyen à la fois pour le succès reproducteur et la survie (excepté pour le succès des jeunes). L'inversion attendue en fin de vie concernant une plus grande variance de la survie est validée. Elle peut s'expliquer par la présence d'une sénescence sur le comportement de recherche alimentaire, et/ou par une modification des enjeux des individus en fin de vie par rapport à leur condition (investissement terminal dans la reproduction versus diminution de l'effort de reproduction pour maintenir la survie). Chez les jeunes reproducteurs, l'observation d'une variance similaire entre survie et succès reproducteur suggère d'une part l'importance de la reproduction et de la survie résiduelle (comme on peut le voir sur la figure 4-11), et d'autre part la possibilité d'une sélection des individus les plus performants entraînant une variance phénotypique réduite et une variance temporelle proche de celle des individus d'âge moyen. Enfin l'infériorité de la variance temporelle de la survie des individus d'âge moyen n'exclue pas la possibilité d'une canalisation environnementale.

Ces patrons de variance temporelle sont corroborés par les analyses de sensibilité (Fig. 4-12 droite) et d'élasticité (Fig. 4 de l'article VI) des paramètres de survie et de fécondité âge-dépendants (Caswell 2001) qui ont été conduites a posteriori chez l'albatros à sourcils noirs. Sur les courbes issues de

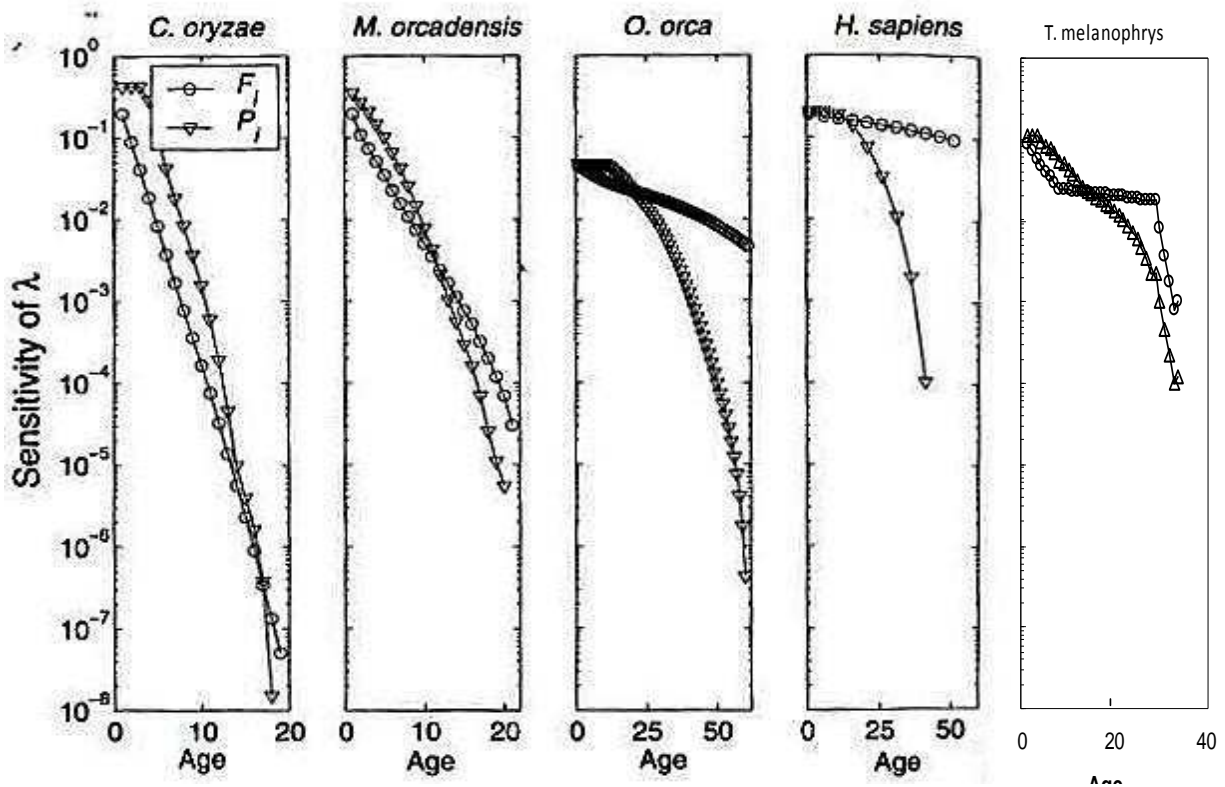


Figure 4-12: Sensibilité du taux de croissance (λ ; échelle logarithmique) à la survie (P_i) et la fécondité (F_i) en fonction de l'âge chez, de gauche à droite: une population de laboratoire de calandre des céréales (un scarabée), d'une population de laboratoire de campagnol, une population d'orques et la population humaine des Etats-Unis en 1965. Source Caswell 2001. Nous avons rajouté notre population d'albatros à sourcils noirs.



Caswell (2001), on peut voir qu'en réalité, la sensibilité du taux de croissance à la fois à la survie et à la fécondité est la plus forte chez les jeunes du fait de leur forte valeur reproductive résiduelle. Les deux sensibilités diminuent avec l'âge et alors qu'en début de vie la sensibilité du taux de croissance est plus forte à la survie, une inversion s'effectue autour de l'âge moyen de recrutement de la population et la sensibilité du taux de croissance à la fécondité devient plus forte que celle de la survie (Fig. 4-12). Selon ces patrons, celui de l'albatros à sourcils noirs semble très proche de celui observé chez l'orque ou même chez l'Homme, même si, par rapport à ce dernier, la courbe de fécondité décroît beaucoup plus vite.

Variabilité et extrêmes

L'environnement présente une variabilité temporelle car les paramètres environnementaux ne sont jamais constants suivant l'échelle temporelle considérée. La variabilité temporelle de l'environnement peut être plus ou moins forte du fait notamment d'évènements extrêmes. La variabilité climatique naturelle est une source importante d'évènements extrêmes du fait de la dynamique et des interactions entre processus océaniques et atmosphériques entre autres. Cependant, les changements globaux dus aux activités anthropiques amènent à des changements dans le fonctionnement du système climatique et donc dans la fréquence, l'intensité, l'étendue spatiale, la durée et la période d'occurrence des évènements climatiques extrêmes (Field *et al.* 2012). Sur la figure 4-13 haut on peut voir qu'une modification de la moyenne des températures liée à un réchauffement entraîne une plus grande fréquence d'évènements extrêmement chauds. De plus si en parallèle la variabilité de ce paramètre augmente, la courbe de probabilité d'occurrence va s'aplatir laissant plus de place aux évènements extrêmes à la fois chauds et froids (Fig. 4-13 bas). Dans le futur, il est prédit par le GIEC (cf Fig. 4-16) à la fois une augmentation au niveau global des températures et une augmentation de la fréquence des évènements climatiques extrêmes. De ce fait si on combine les deux courbes en tirets de la

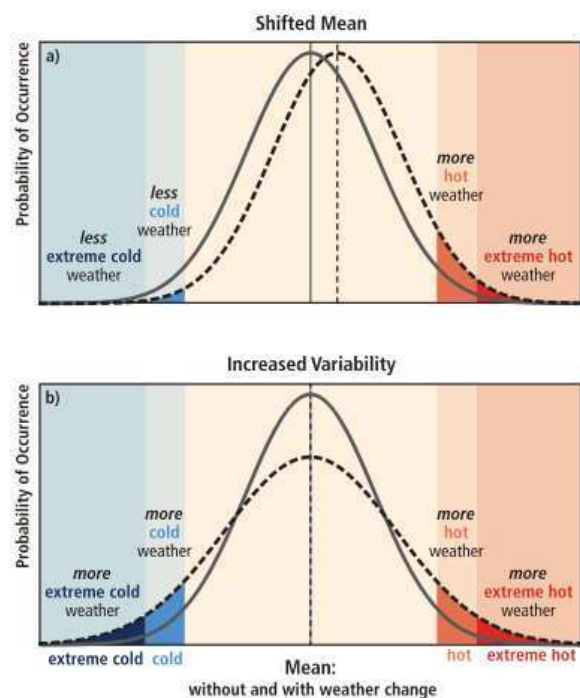


Figure 4-13 : Influence des changements de moyenne et de variance de la température sur l'occurrence d'évènements extrêmes. Source Field *et al.* 2012.



figure 4-13, la fréquence et l'intensité des événements climatiques extrêmement chauds va être fortement augmentée. C'est l'effet de ce type de changement sur la dynamique et la structure de population de l'albatros à sourcils noirs que nous avons testé dans l'article VI Fig. 2b. Le seuil à partir duquel un événement est défini comme extrême sur une période donnée peut correspondre par exemple aux percentiles 1%, 5% ou 10% bas ou hauts de la distribution des fréquences d'une variable. Dans le cadre de l'étude des événements démographiques extrêmes de l'article VI nous avons choisi les percentiles inférieurs correspondant à 10% de la fréquence de distribution des taux de croissances déterministes de 1987 à 2009. Concernant l'étude des événements climatiques extrêmes, la théorie des valeurs extrêmes Coles (2001) permet de modéliser la distribution de probabilités d'événements normaux et extrêmes. Il existe plusieurs distributions extrêmes qui se différencient de la loi Normale (Fig. 4-13) car elles ne sont pas symétriques et laissent la place à des événements extrêmes dans une seule direction. La plus connue est la loi de Gumbel, et c'est celle que nous avons choisie pour modéliser l'effet des événements climatiques extrêmes (Figure 2 de l'article VI).

Effets des événements extrêmes à différentes échelles

La variabilité temporelle de l'environnement et les événements extrêmes en particulier peuvent avoir des effets complexes sur les populations : des baisses de productivité (Tryjanowski *et al.* 2009), des modifications de composition des populations en âge ou en sexe [en particulier chez les reptiles où la température détermine le sexe (Bull & Vogt 1979)], des pullulations de maladies (Glass *et al.* 2000), voire des extinctions locales (Jiguet *et al.* 2007) ou encore des modifications de la dynamique et de la structure en âge des populations (Article VI). L'exemple de la canicule de l'été 2003 en France montre que même chez l'Homme, de tels événements extrêmes affectent plus fortement la survie des enfants, des personnes malades ou des

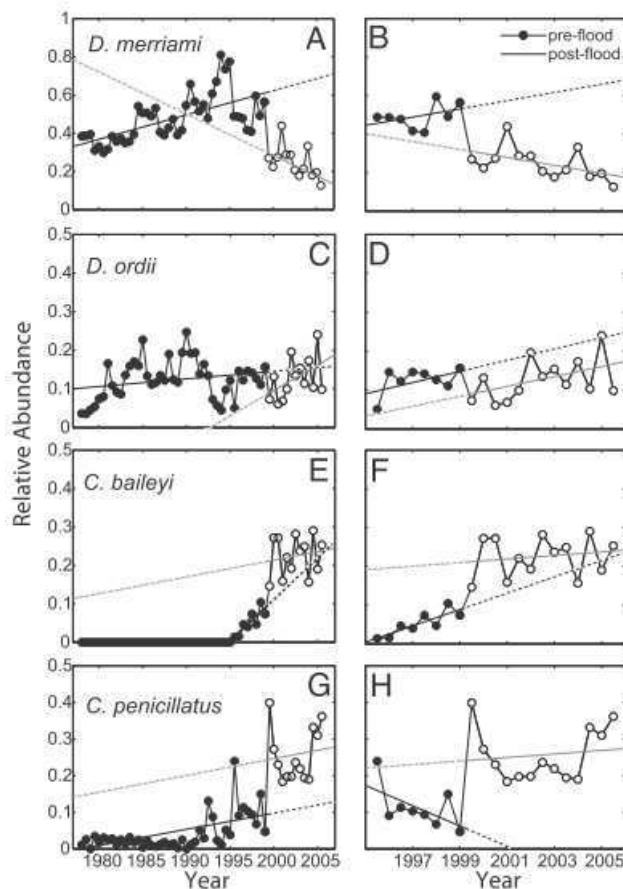


Figure 4-14: Changements d'abondance dans le temps de 8 espèces de rongeurs du désert ouest américain à la suite d'un événement climatique extrême en 1999. Source Thibault & Brown 2008.



personnes âgées que celle des gens d'âge moyen (Stafoggia *et al.* 2006).

Au-delà des populations, il a déjà été démontré des effets d'évènements extrêmes au sein de communautés entières. Comme on peut le voir sur la figure 4-14, les abondances relatives d'un assemblage d'espèces de rongeurs de l'ouest américain ont été totalement bouleversées par des précipitations entraînant une inondation exceptionnelle en 1999. De tels effets peuvent potentiellement s'appliquer à d'autres systèmes. Dans la communauté des prédateurs marins supérieurs, les aires de recherche alimentaire couvertes sont en général vastes et peuvent limiter la compétition et la densité dépendance. De plus les différentes espèces présentent souvent des niches trophiques différentes pendant la reproduction (alimentation benthique chez les cormorants, plutôt néritique chez les albatros à sourcils noirs et pélagique chez les grands albatros) mais les zones de recherche alimentaire et les types de proies recherchées peuvent parfois se chevaucher. Additionnellement, tous ces animaux présentent une reproduction dite à place centrale avec un système de reproduction colonial. Ils sont donc soumis à la fois à une compétition à terre pour obtenir une place de qualité dans les colonies de reproduction puis à une compétition en mer pour les ressources alimentaires les plus proches. En effet pendant la reproduction, les contraintes alimentaires (jeûne, nourrissage du poussin) sont telles qu'il a été mis en évidence une déplétion des stocks de poissons disponibles à proximité des colonies d'oiseaux marins : c'est le halo d'Ashmole (Birt 1987). Ce phénomène peut entraîner une compétition accrue pour les ressources alimentaires. Dans le cas d'années défavorables à grande échelle (océan), comme dans les années El-Niño, les ressources sont tellement réduites qu'elles amènent à de forts effets sur la plupart des écosystèmes mondiaux en termes de reproduction et de mortalité (Jaksic 2004, Cubaynes *et al.* 2011). Durant ces années exceptionnelles, il n'est pas impossible que des modifications d'abondance entre espèces de la même communauté aient lieu.



4.3. Les changements climatiques seraient-ils bénéfiques ?

Le cas du grand albatros

Alors que la taille des populations de grand albatros a fortement diminué dans les années 70-80 et s'est stabilisée de nos jours, Weimerskirch *et al.* (1997, 2012) notent des modifications majeures dans la dynamique de la population. Tout d'abord, dans l'ensemble le succès reproducteur des individus s'est amélioré dans le temps, passant d'environ 65% de chances d'amener son poussin jusqu'à l'envol dans les années 1970 à plus de 70% de nos jours (Fig. 4-15). Deuxièmement, la survie juvénile a diminué et de fait, l'âge de première reproduction a avancé (nous discuterons cela dans la partie suivante). Enfin, la masse des adultes des deux sexes a augmenté de presque 1kg en 20 ans (Fig. 4-15). Cela laisse penser que tout va bien pour les grands albatros, d'autant plus que les modifications attendues de régime de vent, un paramètre climatique majeur pour cette espèce compte tenu de sa stratégie d'alimentation fortement dépendante du vent, semblent prédire un effet positif sur l'efficacité de recherche alimentaire des oiseaux et leur démographie (Weimerskirch *et al.* 2012). De fait, bien que des modèles prédictifs couplant démographie et forçages climatiques n'aient pas encore été développés sur la dynamique de population de cette espèce, tout laisse présager que le déclin de la population des années 70-80 dû aux pêcheries est achevé et que le taux de croissance de la population devrait continuer à rester stable voire augmenter. Et pourtant ce n'est pas le cas, elle diminue actuellement, probablement dû au développement d'une nouvelle pêcherie Taïwanaise.

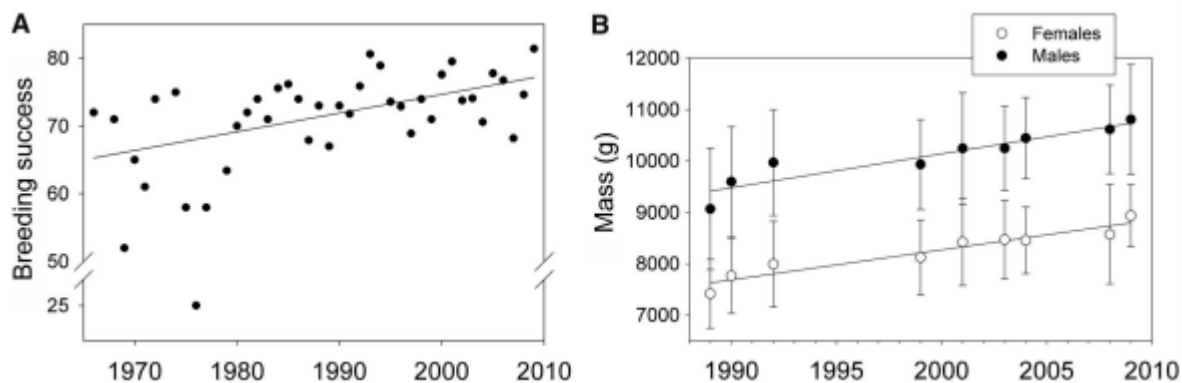


Figure 4-15: Succès reproducteur et masse corporelle des adultes grands albatros en fonction du temps. Source Weimerskirch *et al.* 2012.



Le cas de l'albatros à sourcils noirs

En 2009, basé sur des données allant jusqu'à 2003, Rolland *et al.* estiment le taux de croissance de la population d'albatros à sourcils noirs observé (calculé à partir des comptages de nombre de couples reproducteurs) à 1.003 et stochastique (modélisé en prenant en compte un environnement variable) à 1.009. En se basant sur des données jusqu'à 2009, nous avons recalculé le taux de croissance observé à 0.985 et stochastique à 0.962 ce qui implique une extinction à venir de cette population due à une diminution de près de 4% par an. La différence entre nos taux de croissance observé et stochastique est probablement due au fait que nous n'avons pas pris en compte l'immigration au sein de la population qui même si elle reste faible peut affecter ces résultats, mais nous ne possédons pas d'estimations âge-dépendantes. En revanche, la différence entre ce que nous trouvons jusqu'en 2010 et les résultats trouvés par Rolland *et al.* (2009) en 2003 montrent que des modifications sont intervenues et ont influencé négativement le taux de croissance des albatros à sourcils noirs de Kerguelen. Les relations positives mises en évidence avec la température de surface de la mer et les prédictions du GIEC sur le réchauffement global suggèrent que la population puisse se maintenir voire même augmenter. Surtout que d'après notre étude de l'article VI, les prédictions d'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmement chauds au niveau des températures de la mer auraient plutôt un effet positif sur la dynamique de cette population. Cependant tout au long de cette étude nous parlons de taux de croissance relatif, or dans le « meilleur » des cas, celui-ci est prédit d'augmenter seulement de 0.023 (Fig. 3b de l'article VI) ce qui permet à peine au taux de croissance observé de la population de repasser au dessus de 1 ($0.985 + 0.023 = 1.008$). A moins, comme nous l'avons vu dans la figure 4-2, que l'influence négative des

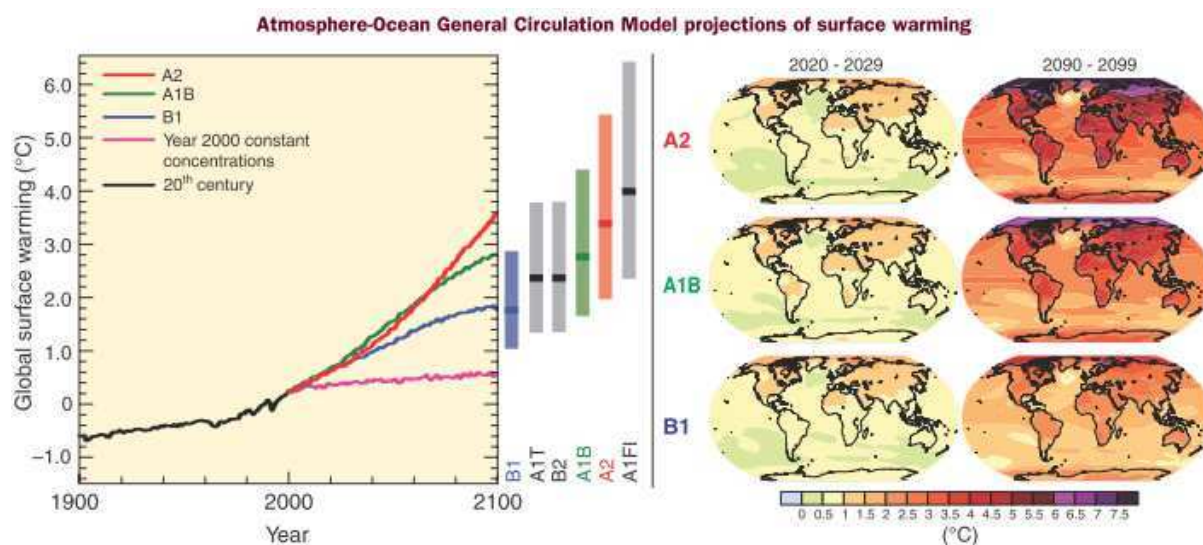


Figure 4-16: Courbes du réchauffement mondial actuel et prédit jusqu'à 2100 en fonction de différents scénarios socio-économiques (gauche) et prédictions à l'échelle du globe pour deux périodes données. Source IPCC 2007.



pêcheries soit réduite dans les années à venir.

En 2011, Barbraud *et al.* publient une étude de projection de la taille des population dans le futur de trois espèces d'oiseaux marins austraux aux contraintes différentes : l'albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*) qui vit en milieu subtropical et est actuellement en train de se remettre d'une chute de sa population à seulement 5 couples reproducteurs (Weimerskirch *et al.* 1997a), le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) qui ne fait que 80 cm d'envergure et niche en milieu antarctique et est inféodé à la glace de mer et l'albatros à sourcils noirs qui est associé à un milieu sub-polaire. Cette étude se base sur les relations de différents traits démographiques (probabilité de survie juvénile et adulte, de reproduction et de succès) avec des covariables climatiques (la pêche n'ayant pas été incluse) et différents scénarios socio-économiques impliquant la modification de ces covariables climatiques dans le futur. Sur la figure 4-16, nous pouvons voir qu'en termes de réchauffement global sur le long terme, le scénario A2 est plus pessimiste que l'A1B que le B1. On peut y voir que tandis que les albatros d'Amsterdam pourraient continuer à augmenter et que les pétrels des neiges resteraient stables malgré le réchauffement climatique qui affecte particulièrement le milieu antarctique, la situation semble plus défavorable pour l'albatros à sourcils noirs (Fig. 4-17). Si on se base sur un modèle purement stochastique, le taux de croissance de leur population devrait augmenter dans les années à venir à un taux proche de ce que nous avons trouvé : 1.006. Cependant les prédictions issues du modèle climatique incluant les relations entre démographie et SST sont très différentes et consistantes entre les trois scénarios socio-économiques (Fig. 4-17). Toutes amènent à une probabilité de quasi-extinction de 100% plus ou moins tôt car les taux de croissance estimés sont de $\lambda_{A2} = 0.906$, $\lambda_{A1B} = 0.917$, $\lambda_{B1} = 0.934$. La baisse des taux de croissance (Fig. 4-4) est majoritairement expliquée par une diminution de la survie en dessous d'un seuil critique de 0.850. Finalement, l'avenir des albatros à sourcils noirs n'apparaît pas très favorable mais comme le précisent Barbraud *et al.* (2011), les prédictions sur les 20 prochaines années sont les plus probables or à ce stage la population d'albatros à sourcils noirs n'aura pas encore commencé son potentiel déclin.

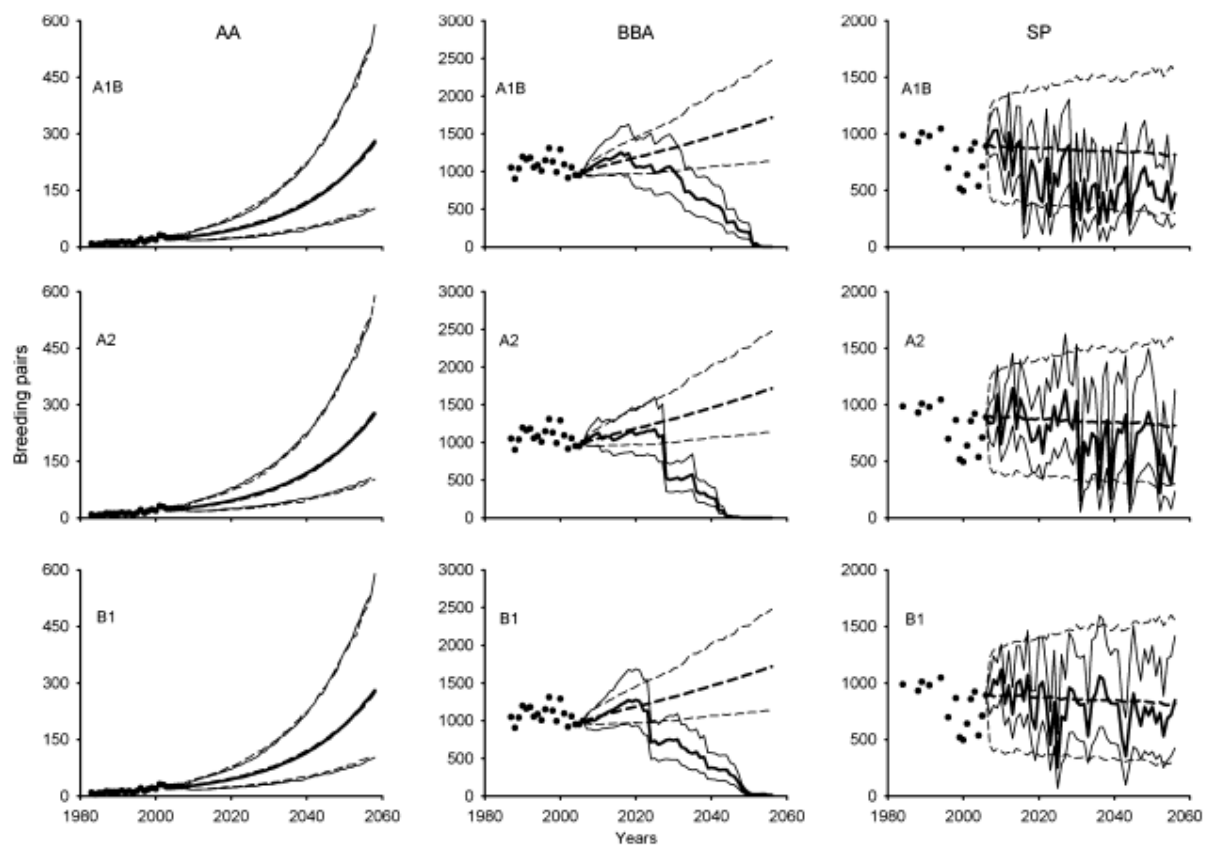


Figure 4-17: Nombre de couples reproducteurs observés (points) et prédits pour respectivement l'albatros d'amsterdam, l'albatros à sourcils noirs et le pétrel des neiges jusqu'à 2060. Les prédictions issues des modèles climatiques selon 3 scénarios socio-économiques sont représentées par la ligne en gras avec ses intervalles de confiance et diffèrent parfois des prédictions purement stochastiques en pointillés. Source Barbraud *et al.* 2011.

Conclusions et Perspectives



1. Conclusions

Synthèse de la réponse des populations aux variations environnementales

Dans ce travail de thèse nous avons analysé et discuté les **réponses des populations face à différentes formes de variations de l'environnement** (Fig. 5-1) en utilisant plusieurs covariables environnementales pertinentes pour les organismes étudiés. Les modifications dans le temps de la moyenne et/ou de la variance de ces covariables peuvent-être d'origine naturelle, purement anthropique (pêche) ou les deux (covariables océanographiques ou climatiques telles que les températures de surface des océans ou le régime des vents) via une modification du climat global lié aux émissions de gaz à effet de serre. Nous avons pu ainsi mettre en évidence des effets sur la démographie, la structure et ultimement la dynamique des populations. Jusqu'à il y a quelques années et la prise de conscience de l'influence capitale des événements extrêmes sur les populations, communautés et écosystèmes, la majeure partie des études cherchant à mettre en évidence les effets des changements globaux se concentraient sur les modifications de la moyenne. Or il apparaît de plus en plus qu'il est tout aussi important de prendre en compte la modification des événements démographiques et climatiques extrêmes.

Ces réponses des populations aux variations environnementales découlent à tout moment du **comportement individuel qui va être fortement dépendant de l'âge** et de contraintes évolutives complexes liées à la valeur sélective des individus. Ce comportement est de manière générale influencé par la condition de l'organisme à un temps donné et par les compromis d'allocation d'énergie entre les traits d'histoire de vie qui régissent ce qui est optimal pour l'individu en termes de valeur sélective. Nous nous sommes focalisés sur les effets de l'âge sur les traits d'histoire de vie et sur la variabilité des réponses des traits d'histoire de vie aux variations environnementales selon l'âge des individus.

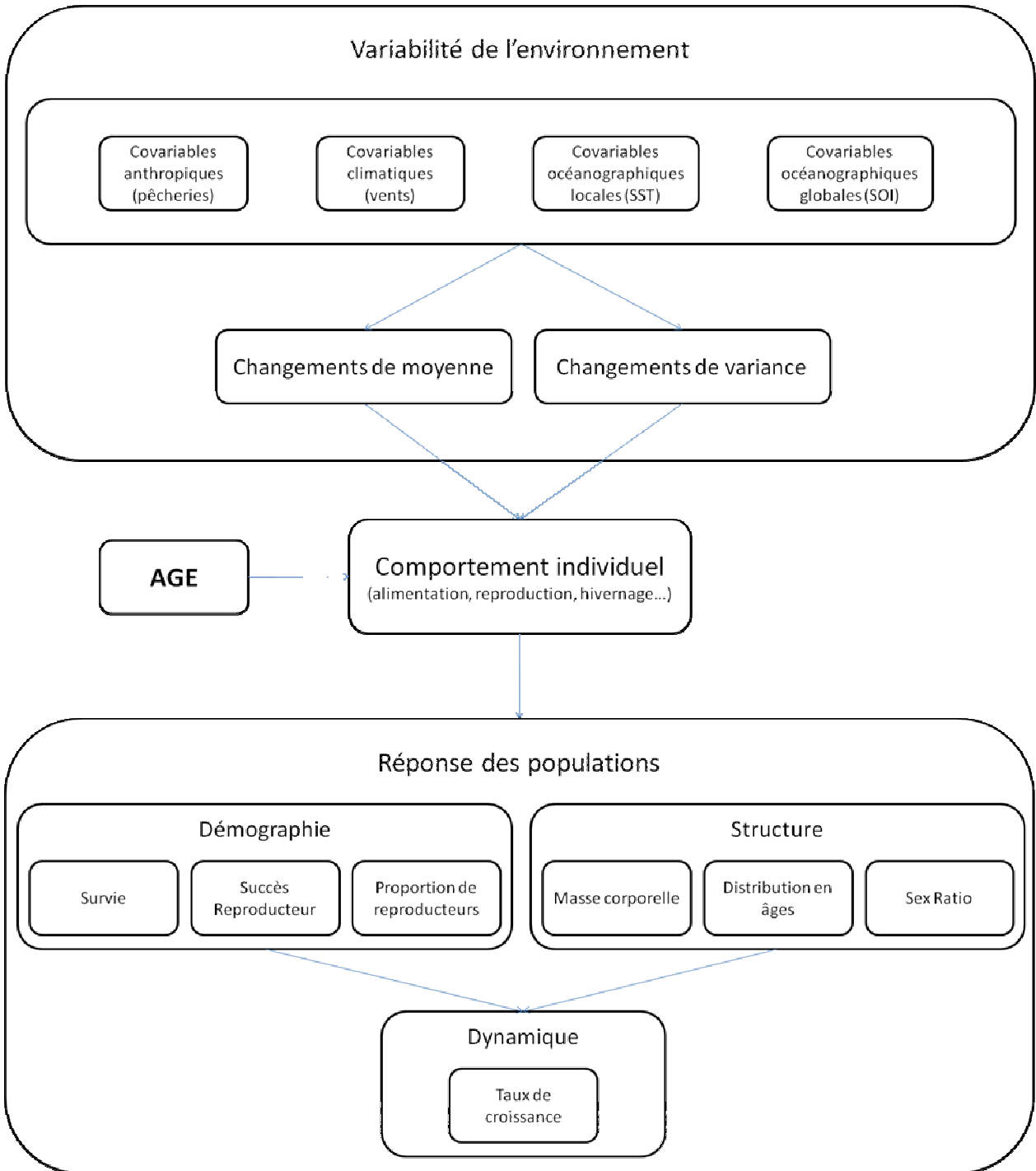


Figure 5-1: Schéma de synthèse sur l'effet du temps et de l'âge sur la réponse des populations aux variations environnementales.

Ce travail de thèse a montré l'existence d'une sénescence en milieu naturel chez deux espèces d'oiseaux très longévifs, grâce aux suivis à long terme de population. La durée du suivi doit évidemment être très longue chez de telles espèces. Les deux espèces d'albatros étudiées présentent une diminution de leur survie et de leur performance de reproduction qui peut être associée à une sénescence. Les résultats obtenus concernant l'influence de l'âge sur la démographie ont pu être reliés à diverses études réalisées sur ces espèces en termes d'énergétique, de physiologie, de comportement en mer et de comportement de reproduction, et le tout forme un ensemble cohérent. Nous avons pu montrer ainsi, et discuter dans un contexte d'écologie évolutive que les individus semblent s'adapter en fonction des contraintes associées à leur âge. Ainsi à un âge avancé, ils essaient de maximiser leur fitness soit en favorisant leur survie comme on a pu le voir chez l'albatros à sourcils noirs chez qui l'âge de début de la sénescence est clairement de 26-27 ans pour la reproduction tandis que leur survie commence à décliner quelques années plus tard en moyenne. Chez le grand albatros nous avons détecté un phénomène d'augmentation de la fréquence de reproduction en fin de vie qui laisse pressentir un investissement terminal chez une partie des individus. Nos résultats montrent que les variations de stratégies d'histoire de vie associées aux compromis évolutifs peuvent varier fortement en fonction des individus, et l'âge semble expliquer une bonne partie de ces variations. Chez le grand albatros les informations concernant le sexe nous ont permis de montrer que les contraintes différentes rencontrées par les deux sexes tout au long de leur vie, amènent à des taux de sénescence différents suivant les traits démographiques considérés. Nous avons réalisé qu'une proportion importante d'individus non-reproducteurs est présente sur les sites de reproduction et avons pris en compte l'information apportée par ces individus en estimant une probabilité de retour dans les analyses. Nous avons montré que le fait de considérer ces individus parfois difficiles à détecter peut améliorer considérablement la performance des estimations de paramètres démographiques au sein de la population alors que dans une majorité d'études ils sont tout simplement ignorés.

Une amélioration des performances chez les jeunes recrues a également été mise en évidence chez les deux espèces. Ce résultat était depuis longtemps suggéré par les études analysant le succès reproducteur chez les primo-reproducteurs et les reproducteurs expérimentés. De ce fait nous avons pu distinguer trois classes d'âge principales parmi les adultes : les jeunes, les intermédiaires et les vieux avec des caractéristiques démographiques (et physiologiques sous-jacentes) différentes. Ces différences laissent présager que dans le contexte actuel de changement global, les individus de classes d'âge distinctes soient plus ou moins sensibles. Un tel phénomène a déjà été identifié chez les immatures par rapport aux adultes mais rarement chez les jeunes reproducteurs et à notre connaissance qu'une seule fois chez les plus vieux individu chez le mouton de Soay. Contrairement à

nos attentes, peu d'effets liés aux pêcheries se sont avérés significatifs. Cependant une covariable, la température de surface de la mer, s'est montrée affecter différenciellement les individus en fonction de leur classe d'âge. Nous discutons cette question en termes de plasticité phénotypique et avons suggéré que les réponses des classes d'âges face aux changements de températures moyennes de surface de la mer seraient des adaptations liées aux contraintes respectives de chaque classe d'âge (inexpérience, sénescence). De plus les effets de la variance temporelle accentuée par les événements extrêmes ont été discutés. Nous avons pu voir qu'une canalisation (potentiellement couplée à une sélection) est attendue sur les traits démographiques ainsi que les classes d'âge qui sont les plus importants pour le taux de croissance de la population. Des études considérant à la fois l'âge et le temps dans la réponse des populations à l'environnement sont cruciales, surtout chez des espèces extrêmement longévives telles que les albatros pour lesquelles les individus intègrent tout au long de leur vie de fortes variations temporelles de l'environnement.

Implications écologiques et évolutives

Bien que nos travaux restent purement empiriques, ils représentent une avancée en écologie évolutive dans le sens où ils permettent de mettre en évidence une sénescence en milieu naturel sur quasiment une dizaine de traits démographiques et morphologiques différents, et ce chez des espèces très longévives. C'est pour cela que nous avons tenu à replacer nos résultats dans un cadre plus vaste et les situer dans le contexte de différentes études comparatives telles que celles de Jones *et al.* (2008) démontrant une relation négative entre le temps de génération et le taux de sénescence et une relation positive entre le temps de génération et l'âge de début de la sénescence. Les deux espèces d'albatros que nous avons étudié se positionnent près des autres oiseaux marins de l'étude de Jones *et al.* . Ces espèces à fort temps de génération présentent donc à la fois la sénescence la plus tardive et la plus faible par rapport à des espèces plus petites et avec un rythme de vie plus rapide telles que les mésanges ou les rongeurs. En conséquence la position des albatros dans l'espace rythme-forme décrit par Baudisch *et al.* (2011) se situe dans la queue de la distribution, proche de celle des Hommes en terme de démographie. Notre étude permet donc de combler un vide dans le panel des études sur la démographie âge-dépendante. La proximité de la démographie des albatros avec celle des Hommes pourrait permettre de mieux comprendre le phénomène de vieillissement humain, en particulier au niveau physiologique. Le fort dimorphisme sexuel chez le grand albatros nous a amené à considérer les effets des différences entre sexes dans le vieillissement, ainsi nous avons trouvé important de replacer notre étude dans celle de Clutton-Brock & Isvaran (2007). Nous avons ainsi pu voir que même si cette espèce est clairement monogame, elle présente des patrons de sénescence différentielle entre sexe qui sont assez importants comparé à ce

qui a été observé en moyenne chez les monogames par rapport aux polygames. Notre étude permet donc d'éclairer un peu plus les relations existantes entre coût de la reproduction et vieillissement entre les mâles et les femelles. Enfin, afin d'essayer de mieux comprendre la manière dont les populations d'albatros pourraient s'adapter aux changements globaux passés et à venir, notamment en fonction des contraintes associées à chaque classe d'âge, nous avons replacé notre étude dans celle de Nussey *et al.* (2007) et montré qu'en fonction des classes d'âge il existe une plasticité de réponse à l'environnement qui peut permettre à la population de mieux s'adapter aux changements globaux.

Implications pour la conservation des albatros

Les Diomedidae sont un des taxa les plus menacés du monde. Nous avons la chance de posséder des informations sur un suivi longitudinal à long terme chez nos deux espèces d'étude qui nous permettent d'appréhender leurs réponses aux menaces dues au changement global. Pour cela il est important tout d'abord de bien comprendre la démographie de leur population et d'identifier les particularités qui vont faire que la démographie de la population est altérée afin de pouvoir prédire le devenir de la population et conseiller les gestionnaires. Les outils de démographie et de dynamique des populations sont fondamentaux pour cela. De par le passé ils ont déjà permis de répondre à des questions telles que : sur quelle partie de la population se concentrer pour une réintroduction ? Est-il plus grave si un prédateur introduit s'attaque aux jeunes ou aux adultes ? Dans le cadre de la conservation des albatros, notre étude permet de voir que de considérer la réponse moyenne des populations n'est pas forcément le plus juste car suivant les classes d'âge l'influence de la variabilité environnementale est différente. Nous n'avons pas pu montrer que la survie des jeunes reproducteurs d'albatros à sourcils noirs qui ont l'élasticité au taux de croissance la plus forte ne sont particulièrement affectés par les pêcheries, en revanche ils le sont particulièrement en cas de faible SST. Comme les projections climatiques indiquent une augmentation des SST, nos analyses tenant compte de la structure en âge de la population suggèrent donc un effet bénéfique pour cette population alors que la réponse moyenne de la survie adulte aux variations de SST à l'échelle de la population est négative. Le fait de prendre en compte la structure en âge et l'influence différentielle de l'environnement avec l'âge nous permet de voir que les patrons populationnels ne sont pas forcément des indicateurs représentatifs de la réponse des populations aux variations environnementales. En effet comme nous l'avons vu, les individus ne répondent pas tous de la même façon et notamment en fonction de leur âge. Nous pensons donc qu'utiliser des taux vitaux structurés en âge dans les modèles de dynamique de populations d'espèces longévives peut apporter des informations importantes.

2. Perspectives

Nous sommes conscients que ce travail de thèse laisse place à de nombreuses nouvelles questions et aurait nécessité l'approfondissement d'un certain nombre de points :

Dynamique de la population de grands albatros

Jusqu'à présent, les études de dynamique des populations où le taux de croissance de la population est calculé en fonction des liens entre paramètres démographiques et facteurs environnementaux ont été faites sur d'autres espèces que le grand albatros. Pourtant une série de phénomènes laissent penser que des modèles de dynamique de populations s'avèreraient très intéressants chez le grand albatros et notamment associés aux changements d'âge de recrutement dans le temps.

En effet comme on peut le voir sur la figure 5-2, dans les années 1960 l'âge moyen de première reproduction était presque de 13 ans alors que de nos jours il est de l'ordre de 9.5 ans. Ceci est d'autant plus paradoxal que le succès reproducteur moyen de la population qui a augmenté depuis les années 60 et que l'on s'attendait plutôt à un succès moyen diminué lorsque l'âge de première reproduction avance.

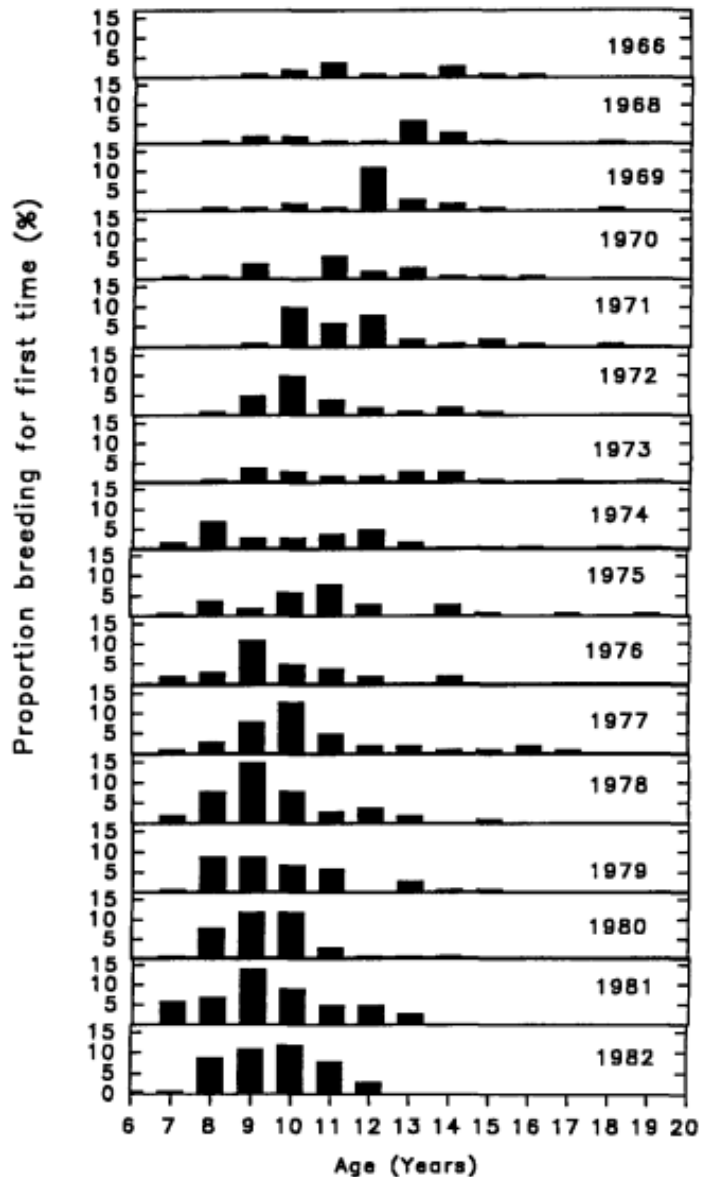


Figure 5-2: Variations de l'âge de recrutement en fonction des années. Source Weimerskirch et al. 1997a.

Dans le chapitre 3 nous avons vu qu'il existe des compromis évolutifs liés à l'âge de recrutement : un recrutement tardif serait le gage d'un meilleur succès reproducteur (grâce à l'acquisition d'une plus grande expérience avant le recrutement) et d'une sénescence plus tardive et moins intense du fait d'un investissement dans la reproduction plus tardif et plus faible en début de vie (Fig. 5-3). Une perspective intéressante serait donc de tenter de mettre en évidence de tels compromis avec le jeu de données sur les grands albatros, puis de modéliser l'influence de l'avancée de l'âge de reproduction sur la dynamique de la population.

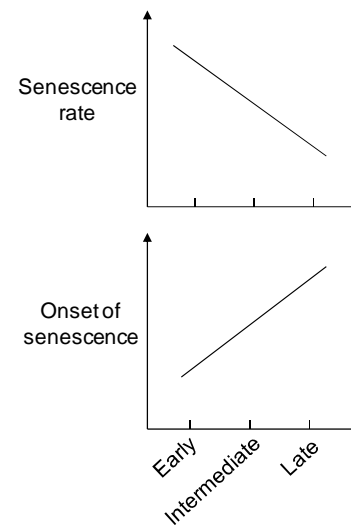
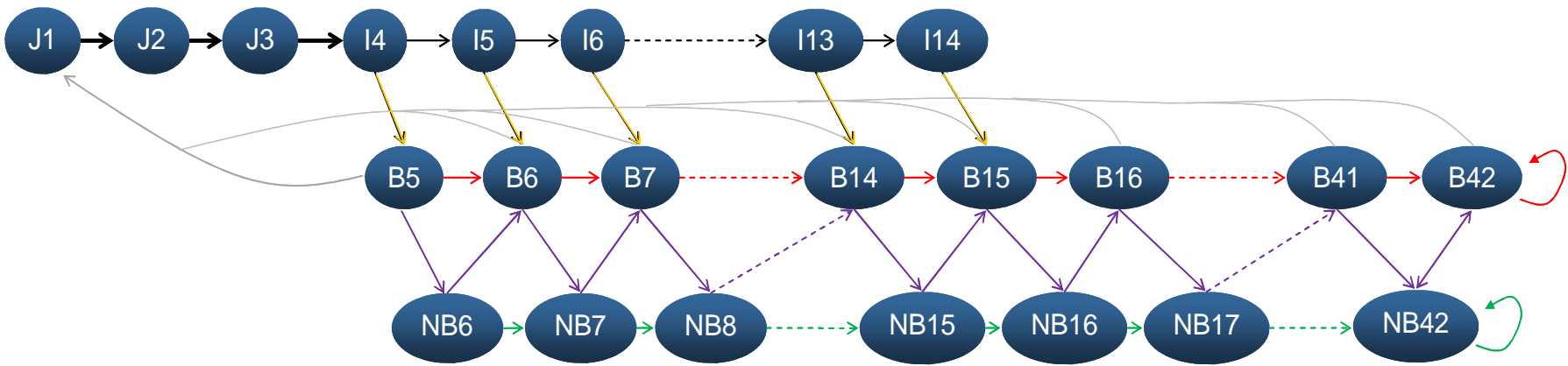


Figure 5-3: Prédications concernant le lien entre âge de recrutement (précoce, intermédiaire ou tardif) et l'âge de début et le taux de sénescence.

D'un point de vue analytique cela nécessiterait d'ajouter des covariables individuelles dans le modèle multi-état défini pour le grand albatros pour par exemple les reproducteurs précoces (âge de recrutement de 5 à 7 ans), les reproducteurs intermédiaires (entre 8 et 11 ans) et les reproducteurs tardifs (12 à 15 ans). Les informations des taux vitaux relatifs à chaque classe d'âge de recrutement ainsi que la proportion d'individus dans chacune pourraient être intégrées dans un modèle de Leslie. Nous pourrions ainsi quantifier les effets potentiels sur le taux de croissance de la population, la distribution d'âge stable, la valeur reproductive des individus et les élasticités des paramètres vitaux. Cette étude reste encore au stade de projet, mais nous avons déjà construit le cycle de vie complexe du grand albatros nécessaire pour répondre à ces questions (Fig. 5-4). Grâce au modèle multi-état des articles III, IV et V, nous possédons déjà beaucoup d'informations sur les survies, les probabilités de succès reproducteur et les transitions âge-dépendantes entre statut non-reproducteur et reproducteur. Nous possédons également une estimation de la survie juvénile (0.448, Rolland *et al.* 2008) que l'on peut considérer similaire entre les âges 1 et 4 et de la survie immature que l'on peut également considérer similaire entre les âges 5 et 14 (0.938, Rolland *et al.* 2008). En revanche nous devons recalculer les probabilités de recrutement âge-dépendantes de 5 à 15 ans à partir du modèle multi-états déjà construit.



Survie Juvénile_a = SJ_a Survie Immature = SI_a Probabilité de Recrutement_a = R_a * SA_a Fécondité_a = Probabilité de succès_a * 0.5 * SJ₁

Probabilité de reproduction après une reproduction = $\Psi_{B-B_a} * SA_a$

Probabilité de reproduction après une non-reproduction et vice versa = $\Psi_{B-NB_a} * SA_a$ & $\Psi_{NB-B_a} * SA_a$

Probabilité de rester non-reproducteur = $\Psi_{NB-NB_a} * SA_a$

Figure 5-4: Cycle de vie âge-dépendant (a) du grand albatros. J=Juvénile, I=Immature, A=Adulte. La biennalité est prise en compte par la présence d'états reproducteurs (B) et non-reproducteurs (NB). Les taux vitaux correspondants à chaque flèche de couleur sont expliqués dans la figure.

Hétérogénéité fixe ou dynamique ?

A différents moments de mon travail de thèse j'ai supposé l'existence d'un effet, pouvant être relativement fort, de la qualité individuelle sur les variations âge-dépendantes des traits d'histoire de vie. La qualité individuelle est un sujet qui a toujours suscité de nombreux débats scientifiques, tout d'abord pour la définir (Wilson & Nussey 2010), pour savoir comment la mesurer (Lailvaux & Kasumovic 2011, Moyes *et al.* 2009), puis pour quantifier son effet dans les populations naturelles (Vaupel & Yashin 1985, Cam *et al.* 2002). Alors que les différences entre individus d'une population étaient jusqu'à récemment majoritairement attribuées à des causes fixées à la naissance telles que le génotype ou l'environnement maternel, une théorie récente vient remettre cela en question : l'hétérogénéité dynamique (Tuljapurkar *et al.* 2009, Steiner *et al.* 2012). Cette théorie se base sur la quantification des changements d'états reproducteurs tout au long de la vie des individus en utilisant des modèles de CMR multi-états, et ses résultats sont contrastés par rapport à ceux de la théorie de l'hétérogénéité inter-individuelle fixe. Steiner *et al.* (2012) suggèrent en effet que l'hétérogénéité dynamique modélisée par les transitions stochastiques entre états reproducteurs conduise à des différences de valeur sélective entre individus qui sont évolutivement neutres, c'est-à-dire non différenciables de différences issues processus neutres. Dans le cas des albatros à sourcils noirs et des grands albatros il serait particulièrement intéressant de mesurer la part de variabilité inter- et intra-individuelle dans les changements des traits d'histoire de vie en fonction de l'âge en utilisant des modèles à effets aléatoires sur un trait mettant en valeur les différences de qualité tel que le « Lifetime Reproductive Success », et de quantifier la part d'hétérogénéité fixe par rapport à l'hétérogénéité dynamique. De cette manière, la compréhension des forces qui modèlent et maintiennent les variations des traits d'histoire de vie dans les populations naturelles pourront être améliorées.

Comparaison des patrons chez deux populations d'albatros à sourcils noirs

Chez les grands vertébrés, les effets observés des changements climatiques ont été majoritairement attribués aux changements de l'abondance, la qualité ou la prédictabilité des proies plutôt qu'à un effet direct des températures ou précipitations. Une plus grande variabilité environnementale signifie pour les individus une plus grande probabilité de rencontrer des conditions défavorables une année donnée résultant en une probabilité de reproduction et de succès reproducteur réduite et une survie plus faible. De plus, l'effet de la variabilité environnementale a, comme nous l'avons vu dans la population d'albatros à sourcils noirs de Kerguelen, une influence différente selon les traits démographiques et selon l'âge des individus. Il existe une autre population d'albatros à sourcils noirs

en Géorgie du Sud (océan Atlantique sud) qui est étudiée et suivie sur le long terme par des équipes de recherche du Royaume-Uni. L'environnement océanique dans lequel évolue cette autre population est totalement différent de celui de Kerguelen : les oiseaux se nourrissent essentiellement de krill dont la capture est beaucoup plus imprévisible que celle de la communauté de poissons ciblée par les oiseaux de Kerguelen, et la température de surface de la mer y est presque trois fois plus variable qu'à Kerguelen. En 2010, une étude comparative entre ces deux populations (Nevoux *et al.* 2010b) a cherché à valider que suivant l'hypothèse de « bet-hedging » une forte variabilité environnementale entraînerait une tendance à diminuer la probabilité d'investir trop dans la reproduction lors d'années défavorables. Les résultats vont dans ce sens : en Géorgie du Sud, la survie adulte est supérieure à celle des oiseaux de Kerguelen mais leur succès reproducteur est beaucoup plus faible. De plus, les auteurs ont trouvé une influence du climat plus importante sur les primo-reproducteurs que sur les reproducteurs expérimentés. Cela laisse penser qu'en plus des effets environnementaux identifiés entre les deux populations, une réponse à l'environnement dépendante de l'âge des individus est fortement suspectée. De plus il est possible que la structure d'âge de la population de Géorgie du Sud soit différente de celle de Kerguelen car les conditions environnementales sont telles que les jeunes qui recrutent en Géorgie du Sud semblent avoir subi une sélection et/ou une amélioration des performances plus forte, et que la propension à sauter une ou plusieurs reproductions est beaucoup plus élevée en Géorgie du Sud qu'à Kerguelen. Il serait donc vraiment intéressant de pouvoir tout d'abord comparer les patrons de vieillissement entre les deux populations, puis de voir si l'effet différentiel que nous avons trouvé pour Kerguelen avec des individus jeunes et vieux plus sensibles à la variabilité environnementale est aussi applicable à la Géorgie du Sud ou si certaines adaptations à la forte variabilité environnementale locale sont apparues. Ainsi nous pourrions aller un peu plus loin dans la compréhension des mécanismes adaptatifs liés à l'âge dans le contexte actuel de changements climatiques.

To be continued ...

ANNEXE



ECOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA

Ecology/Ecological Monographs/Ecological Applications

ECOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA

1 *Title:*

2 Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's
3 life-history traits

4

5 *Authors:*

6 Deborah Pardo, CEBC-CNRS UPR 1934, F 79360 Villiers-en-Bois, France.

7

8 Christophe Barbraud, CEBC-CNRS UPR 1934, F 79360 Villiers-en-Bois, France.

9

10 Matthieu Authier, CEBC-CNRS UPR 1934, F 79360 Villiers-en-Bois, France.

11

12 Henri Weimerskirch, CEBC-CNRS UPR 1934, F 79360 Villiers-en-Bois, France.

13

14

15 Correspondence to pardo@cebc.cnrs.fr, Tel: 0033 549 099 611, 0033 686 015 323.

16

17

REFERENCES

- Aberg, P., C. J. Svensson, H. Caswell, and H. Pavia. (2009). Environment-specific elasticity and sensitivity analysis of the stochastic growth rate. *Ecological Modelling* **220**, 605-610.
- Altwegg, R., A. Roulin, M. Kestenholz, and L. Jenni. (2006). Demographic effects of extreme winter weather in the barn owl. *Oecologia* **149**, 44-51.
- Anderson, D.W., Gress, F., Mais, K.F. & Kelly, P.R. (1980) Brown pelicans as anchovy stock indicators and their relationships to commercial fishing. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, **21**, 54-61.
- 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., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., Trouvé, C. & Chastel, O. (2007a) Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiological and Biochemical Zoology*, **80**, 283-292.
- 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.
- Angelier, F., Wingfield, J.C., Weimerskirch, H. & Chastel, O. (2010) Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the 'corticosterone–fitness hypothesis'. *Biology Letters*, **6**, 846-849.
- Aubry, L.M., Koons, D.N., Monnat, J.Y. & Cam, E. (2009) Consequences of recruitment decisions and heterogeneity on age-specific breeding success in a long-lived seabird. *Ecology*, **90**, 2491-2502.
- Aubry, L.M., Cam, E., Koons, D.N., Monnat, J.Y. & Pavard, S. (2011) Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 375-383.
- Bailey, L.L., Converse, S.J. & Kendall, W.L. (2010) Bias, precision, and parameter redundancy in complex multistate models with unobservable states. *Ecology*, **91**, 1598-1604.
- Balbontin, J., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M., De Lope, F. & 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., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K. & Weimerskirch, H. (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1460-1467.

- Barbraud,C., Rivalan,P., Inchausti,P., Nevoux,M., Rolland,V. & Weimerskirch,H. (2011) Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 89-100.
- Barbraud,C. & Weimerskirch,H. (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology*, **86**, 682-692.
- Barbraud,C. & Weimerskirch,H. (2012) Estimating survival and reproduction in a quasi-biennially breeding seabird with uncertain and unobservable states. *Journal of Ornithology*, **152**, 605-615.
- Baudisch,A. (2011) The pace and shape of ageing. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 375-382.
- Beauplet,G., Barbraud,C., Dabin,W., Küssener,C. & Guinet,C. (2006) Age specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos*, **112**, 430-441.
- Bell, G. (1980) The costs of reproduction and their consequences. *The American naturalist*, **116**, 45-76.
- Bergeron,P., Baeta,R., Pelletier,F., Réale,D. & Garant,D. (2011) Individual quality: tautology or biological reality? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 361-364.
- Berman,M., Gaillard,J.M. & Weimerskirch,H. (2009) Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**, 375-382.
- Bielby,J., Mace,G.M., Bininda-Emonds,O.R.P., Cardillo,M., Gittleman,J.L., Jones,K.E., Orme,C.D.L. & Purvis,A. (2007) The Fast-Slow Continuum in Mammalian Life History: An Empirical Reevaluation. *The American naturalist*, **169**, 748-757.
- Birt, V. L., T. P. Birt, D. Goulet, D. K. Cairns, and W. A. Montevecchi. (1987). Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series*, **40**, 205-208.
- Black,J.M. (2006) Introduction: pair bonds and partnerships. In: Partnerships in Birds: the study of monogamy. (ed J.M.Black), pp. 3-19.
- Bolker,B.M., Brooks,M.E., Clark,C.J., Geange,S.W., Poulsen,J.R., Stevens,M.H.H. & White,J.S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 127-135.
- Bonduriansky,R. & Brassil,C.E. (2002) Rapid and costly ageing in wild male flies. *Nature*, **420**, 377.
- Bonduriansky, R., A. Maklakov, F. Zajitschek, and R. Brooks. (2008). Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology*, **22**, 443-453.
- Bonsall,M.B. & Mangel,M. (2004) Life-history trade-offs and ecological dynamics in the evolution of longevity. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 1143-1150.
- Boonstra,R., Krebs,C.J. & Stenseth,N.C. (1998) Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. *Ecology*, **79**, 1479-1488.
- Borrego,N., Ozgul,A., Armitage,K.B., Blumstein,D.T. & Oli,M.K. (2008) Spatiotemporal variation in survival of male yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy*, **89**, 365-373.

- Bowen, W.D., Iverson, S.J., McMillan, J.I. & 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.
- Bried, J., Pontier, D. & Jouventin, P. (2003) Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour*, **65**, 235-246.
- Brothers, N.P., Cooper, J. & Lokkeborg, S. (1999) *The incidental catch of seabirds by longline fisheries: worldwide review and technical guidelines for mitigation*. FAO, Fisheries Circular 937: pp. 100.
- Bull, J. J., and R. C. Vogt. (1979) Temperature-dependent sex determination in turtles. *Science*, **206**, 1186-1188.
- Bunce, A., Ward, S.J. & Norman, F.I. (2005) Are age related variations in breeding performance greatest when food availability is limited? *Journal of Zoology*, **266**, 163-169.
- Burger, J.M.S. & Promislow, D.E.L. (2006) Are functional and demographic senescence genetically independent? *Experimental Gerontology*, **41**, 1108-1116.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2nd edition, Springer Verlag, New-York.
- Calder, W.A. (1984) *Size, function and life history*. Harvard University Press, Cambridge.
- 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.
- Cam, E., Link, W.A., Cooch, E.G., Monnat, J.Y. & Danchin, E. (2002) Individual covariation in life history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist*, **159**, 96-105.
- Cam, E. & Monnat, J.Y. (2000) Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 380-394.
- Cam, E., Monnat, J.Y. & Hines, J.E. (2003) Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 411-424.
- Carey J. R. (2003). *Longevity: the biology and demography of life span*. Princeton Univ. Press.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. 2nd edition. Sinauer Associates
- Catry, P., Phillips, R.A., Hamer, K.C., Ratcliffe, N. & Furness, R.W. (1998) The incidence of nonbreeding by adult Great Skuas and Parasitic Jaegers from Foula, Shetland. *Condor*, **100**, 448-455.
- Catry, P., Phillips, R.A., Phalan, B. & 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.
- Catry, P., Granadeiro, J., Ramos, J., Phillips, R. & Oliveira, P. (2010) Either taking it easy or feeling too tired: old Corys Shearwaters display reduced activity levels while at sea. *Journal of Ornithology*, 1-7.

- Chambert,T., Pardo,D., Choquet,R., Staszewski,V., McCoy,K.D., Tveraa,T. & Boulinier,T. (2011) Heterogeneity in detection probability along the breeding season in Black-legged Kittiwakes: implications for sampling design. *Journal of Ornithology*, **152**, 371-380.
- Charlesworth,B. (1980) *The evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Charnov ,E.L. (1990) On evolution of age of maturity and the adult lifespan. *Journal of Evolutionary Bioogy*, **3**, 139-144.
- Chastel,O. (1995) Influence of reproductive success on breeding frequency in four southern petrels. *Ibis*, **137**, 360-363.
- Chastel,O., Weimerskirch,H. & Jouventin,P. (1995) Influence of body condition on the reproductive decision and reproductive success in the Blue petrel. *Auk*, **112**, 964-972.
- Chan, K. S., A. Mysterud, N. A. Øritsland, T. Severinsen, and N. C. Stenseth. (2005). Continuous and discrete extreme climatic events affecting the dynamics of a high-arctic reindeer population. *Oecologia*, **145**, 556-563.
- Cherel,Y. & Klages,N.T.M. (1998) A review of the food of albatrosses. *Albatrosse Biology and Conservation* (eds G. Robertson & R. Gales), pp. 113-136. Chipping Norton. Surrey Beatty and Sons, Australia.
- Cherel,Y., Weimerskirch,H. & Trouvé,C. (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series*, **207**, 183-199.
- Choquet, R. (2008).Automatic generation of multistate capture-recapture models. *Canadian Journal of Statistics*, **36**, 43-57.
- Choquet,R., Lebreton,J.D., Gimenez,O., Reboulet,A.M. & Pradel,R. (2009) U CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography*, **32**, 1071-1074.
- Choquet,R., Rouan,L. & Pradel,R. (2008) Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 845-866.
- Clobert,J. (1995) Capture recapture and evolutionary ecology: a difficult wedding? *Journal of Applied Statistics*, **22**, 989-1008.
- Clutton-Brock ,T.H. (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American naturalist*, **123**, 212-229.
- Clutton-Brock T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock,T. & Sheldon,B.C. (2010) Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 562-573.
- Clutton-Brock,T.H. & Isvaran,K. (2007) Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 3097-3104.

- Cole, L.C. (1954) The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, **29**, 103-137.
- Congdon, J.D., Nagle, R.D., Kinney, O.M., Loben Sels, R.C., Quinter, T. & Tinkle, D.W. (2003) Testing hypotheses of aging in long-lived painted turtles (*Chrysemys picta*). *Experimental Gerontology*, **38**, 765-772.
- Costantini, D., L. Racheli, D. Cavallo, and G. Dell'Omo. 2008. Genome size variation in parrots: longevity and flying ability. *Journal of Avian Biology* 39:453-459.
- Coulson (1984) The population dynamics of the Eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non breeding by adult ducks. *Ibis*, **126**, 525-543.
- Coulson, T., Catchpole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Crawley, M.J. & Grenfell, B.T. (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, **292**, 1528-1531.
- Crespin, L., Harris, M.P., Lebreton, J.D., Frederiksen, M. & Wanless, S. (2006a) Recruitment to a seabird population depends on environmental factors and on population size. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 228-238.
- Crespin, L., Harris, M.P., Lebreton, J.D. & Wanless, S. (2006b) Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *Journal of Avian Biology*, **37**, 273-282.
- Crick, H. Q. P., C. Dudley, D. E. Glue, and D. L. Thomson. (1997). UK birds are laying eggs earlier. *Nature* **388**, 526.
- Croxall, J.P., Prince, P.A. & Reid, K. (1997) Dietary segregation of krill-eating South Georgia seabirds. *Journal of Zoology*, **242**, 531-556.
- Croxall, J.P. (1982) Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 177-194.
- Cubaynes, S., Doherty Jr, P.F., Schreiber, E.A. & Gimenez, O. (2011) To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letters*, **7**, 303-306.
- Curio, E. (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, **125**, 400-404.
- Dann, P. & Cullen, J.M. (1990) *Survival, patterns of reproduction, and lifetime reproductive output in little blue penguins (Eudyptula minor) on Phillip Island, Victoria, Australia*. Penguin biology, Academic Press San Diego.
- Daunt, F., Wanless, S., Harris, M.P. & Monaghan, P. (1999) Experimental evidence that age-specific reproductive success is independent of environmental effects. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **266**, 1489-1493.
- Dillingham, P. W., and D. Fletcher. (2011). Potential biological removal of albatrosses and petrels with minimal demographic information. *Biological Conservation*, **144**, 1885-1894.
- Dobzhansky, T. (1950) Evolution in the tropics. *The American Scientist*, **38**, 209-221.

- Doherty Jr, P.F., Schreiber, E.A., Nichols, J.D., Hines, J.E., Link, W.A., Schenk, G.A. & Schreiber, R.W. (2004) Testing life history predictions in a long lived seabird: a population matrix approach with improved parameter estimation. *Oikos*, **105**, 606-618.
- Dorazio, R.M. & Andrew Royle, J. (2003) Mixture models for estimating the size of a closed population when capture rates vary among individuals. *Biometrics*, **59**, 351-364.
- Easterling, D. R., G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, and L. O. Mearns. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* **289**, 2068-2074.
- Edwards, E. (2008) Large-scale variation in flight feather molt as a mechanism enabling biennial breeding in albatrosses. *Journal of Avian Biology*, **39**, 144-151.
- Ellis, A. M., and E. Post. (2004). Population response to climate change: linear vs. non-linear modeling approaches. *BMC ecology*, **4**, 1-9.
- Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J.P. & Broberg, M. (2001) Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology*, **82**, 1613-1620.
- Estep, P.W. (2010) Declining asexual reproduction is suggestive of senescence in hydra: comment on Martinez, D., " Mortality patterns suggest lack of senescence in hydra." *Experimental Gerontology*, **33**, 217-25. *Experimental Gerontology*, **45**, 645-646.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M. & Jorgenson, J.T. (1998) Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *The American naturalist*, **152**, 367-379.
- Field, C. B., V. Barros, and T. F. Stocker. (2012). Managing the risks of extreme events disasters to advance climate change adaptation. Special Report of the IPCC.
- Fisher, R. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Forslund, P. & Pärt, T. (1995) Age and reproduction in birds hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374-378.
- Fox, G.A., Kendall, B.E., Fitzpatrick, J.W. & Woolfenden, G.E. (2006) Consequences of heterogeneity in survival probability in a population of Florida scrub-jays. *Ecology*, **75**, 921-927.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H. & Pagel, M. (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American naturalist*, **160**, 712-726.
- Frederiksen, M., F. Daunt, M. P. Harris, and S. Wanless. (2008a). The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* **77**, 1020-1029.
- Frederiksen, M., Jensen, H., Daunt, F., Mavor, R.A. & Wanless, S. (2008b) Differential effects of a local industrial sand lance fishery on seabird breeding performance. *Ecological Applications*, **18**, 701-710.
- Frederiksen, M., Wanless, S., Rothery, P. & Wilson, L.J. (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 1129-1139.
- Gaillard, J.M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, **56**, 59-76.

- Gaillard, J., Viallefont, A., Loison, A. & Festa-Bianchet, M. (2004) Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**, 47-58.
- Gaillard, J.M., Allainé, D., Pontier, D., Yoccoz, N.G. & Promislow, D.E.L. (1994) Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. *Evolution*, **48**, 509-516.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N.G. (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 58-63.
- Gaillard, J.M., Loison, A., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G. & Solberg, E. (2003) Ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals. *Population and Development Review*, **29**, 39-56.
- Gaillard, J.M. & Yoccoz, N.G. (2003) Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology*, **84**, 3294-3306.
- Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Lebreton, J.D., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pontier, D. & Allainé, D. (2005) Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *The American naturalist*, **166**, 119-123.
- Gales, R., Brothers, N. & Reid, T. (1998) Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988-1995. *Biological Conservation*, **86**, 37-56.
- Garel, M., A. Loison, J. M. Gaillard, J. M. Cugnasse, and D. Maillard. (2004). The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **271**, 471-473.
- Gauthier, G., E. Milot, and H. Weimerskirch. (2010). Small-scale dispersal and survival in a long-lived seabird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 879-887.
- Gillooly, J.F., Charnov, E.L., West, G.B., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2002) Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, **417**, 70-73.
- Gimenez, O. & Choquet, R. (2010) Individual heterogeneity in studies on marked animals using numerical integration: capture-recapture mixed models. *Ecology*, **91**, 951-957.
- Gimenez, O., Viallefont, A., Charmantier, A., Pradel, R., Cam, E., Brown, C.R., Anderson, M.D., Brown, M.B., Covas, R. & Gaillard, J.M. (2008) The risk of flawed inference in evolutionary studies when detectability is less than one. *The American Naturalist*, **172**, 441-448.
- Glass, G. E., J. E. Cheek, J. A. Patz, T. M. Shields, T. J. Doyle, D. A. Thoroughman, D. K. Hunt, R. E. Ensore, K. L. Gage, and C. Ireland. (2000). Anticipating risk areas for hantavirus pulmonary syndrome with remotely sensed data: re-examination of the 1993 outbreak. *Emerging Infectious Diseases*, **6**, 238-247.
- Gould, W. R., and J. D. Nichols. (1998). Estimation of temporal variability of survival in animal populations. *Ecology*, **79**, 2531-2538.
- Goutte, A., Kriloff, M., Weimerskirch, H. & Chastel, O. (2011) Why do some adult birds skip breeding? A hormonal investigation in a long-lived bird. *Biology Letters*, **7**, 790-792.
- Gregory, T. R. (2002a). A bird's eye view of the C-value enigma: genome size, cell size and metabolic rates in the class Aves. *Evolution*, **56**, 121-130.

- Gregory, T. R. (2002b). Genome size and developmental parameters in the homeothermic vertebrates. *Genome*, **45**, 833-838.
- Greig ,S.A., Coulson ,J.C. & Monaghan ,P. (1983) Age-related differences in foraging success in the Herring gull (*Larus argentatus*). *Animal Behavior*, **31**, 1237-1243.
- Grosbois,V. & Tavecchia,G. (2003) Modeling dispersal with capture-recapture data: disentangling decisions of leaving and settlement. *Ecology*, **84**, 1225-1236.
- Haldane,J.B.S. (1941) *New paths in genetics*. Allen & Unwin, London.
- Hall, M. E., L. Nasir, F. Daunt, E. A. Gault, J. P. Croxall, S. Wanless, and P. Monaghan. (2004). Telomere loss in relation to age and early environment in long-lived birds. *Proceedings of the Royal Society of London.Series B: Biological Sciences*, **271**, 1571-1576.
- Hamilton,W.D. (1966) The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology*, **12**, 12-45.
- Hanson, F. B., and H. C. Tuckwell. (1981). Logistic growth with random density independent disasters. *Theoretical Population Biology*, **19**, 1-18.
- Harding,A.M.A., Piatt,J.F. & Sydeman,W.J. (2006) Bibliography of literature on seabirds as indicators of the marine environment. *Science*, **231**, 373-376.
- Harris, M. P., T. Anker-Nilssen, R. H. McCleery, K. E. Erikstad, D. N. Shaw, and V. Grosbois. (2005). Effect of wintering area and climate on the survival of adult Atlantic puffins *Fratercula arctica* in the eastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **297**, 283-296.
- Harper,J.L. & White,J. (1974) The demography of plants. *Annual review of ecology and systematics*, **5**, 419-463.
- Harvey,P.H. & Pagel,M.D. (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press.
- Hausmann, M. F., and R. A. Mauck. (2008). Telomeres and longevity: testing an evolutionary hypothesis. *Molecular biology and evolution*, **25**, 220-228.
- Hausmann, M. F., D. W. Winkler, K. M. O'Reilly, C. E. Huntington, I. C. T. Nisbet, and C. M. Vleck. (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.
- Hughes,G.R. (1982) Nesting cycles in sea turtles—typical or atypical. *Biology and conservation of sea turtles*.Smithsonian institut press, Washington DC.
- Hughes, A. L., and M. K. Hughes. (1995). Small genomes for better flyers. *Nature* **377**:391.
- Hunter,C.M. & Caswell,H. (2009) Rank and redundancy of multistate mark-recapture models for seabird populations with unobservable states. *Modeling demographic processes in marked populations*, 797-825, Springer.
- Hunter, C. M., H. Caswell, M. C. Runge, E. V. Regehr, S. C. Amstrup, and I. Stirling. (2010). Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology*, **91**, 2883-2897.

- Husting, E.L. (1965) Survival and breeding structure in a population of *Ambystoma maculatum*. *Copeia*, 352-362.
- Inchausti, P., Guinet, C., Koudil, M., Durbec, J.P., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Cherel, Y. & Jouventin, P. (2003) Inter annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology*, **34**, 170-176.
- Inchausti, P. & Weimerskirch, H. (2002) Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 765-770.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change., 446 edition.
- Isaac, J.L. & Johnson, C.N. (2005) Terminal reproductive effort in a marsupial. *Biology Letters*, **1**, 271-275.
- Jaksic, F. M. (2004). El Niño effects on avian ecology: lessons learned from the southeastern Pacific. *Ornitologia Neotropical*, **15**, 61-72.
- Jennings, B. J., S. E. Ozanne, M. W. Dorling, and C. N. Hales. (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., M. Holland, J. Stroeve, C. Barbraud, H. Weimerskirch, M. Serreze, and H. Caswell. (2012). Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. *Global Change Biology*, **18**, 5756-2770.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2005a) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, **86**, 2889-2903.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, B. Cazelles, and H. Weimerskirch. (2005b). Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos*, **108**, 511-522.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, H. Weimerskirch, and H. Caswell. (2009a). Limitation of population recovery: a stochastic approach to the case of the emperor penguin. *Oikos*, **118**, 1292-1298.
- Jenouvrier, S., J. C. Thibault, A. Viallefont, P. Vidal, D. Ristow, J. L. Mougín, P. Brichetti, J. J. Borg, and V. Bretagnolle. (2009). Global climate patterns explain range-wide synchronicity in survival of a migratory seabird. *Global Change Biology*, **15**, 268-279.
- Jenouvrier, S., H. Caswell, C. Barbraud, M. Holland, J. Stroeve, and H. Weimerskirch. (2009b). Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 1844-1847.
- Jentsch, A., J. Kreyling, and C. Beierkuhnlein. (2007). A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 365-374.

Jiguet, F., A. Robert, T. Micol, and C. Barbraud. (2007). Quantifying stochastic and deterministic threats to island seabirds: last endemic prions face extinction from falcon peregrinations. *Animal Conservation*, **10**, 245-253.

Jones, O.R., Gaillard, J.M., Tuljapurkar, S., Alho, J.S., Armitage, K.B., Becker, P.H., Bize, P., Brommer, J., Charmantier, A., Charpentier, M., Clutton-Brock, T., DOBSON, F.S., Festa-Bianchet, M., Gustafsson, L., Jensen, H., Jones, C.G., Lillandt, B.G., McCleery, R., Merila, J., Neuhaus, P., Nicoll, M.A.C., Norris, K., Oli, M.K., Pemberton, J., Pietiainen, H., Ringsby, T.H., Roulin, A., Saether, B.E., Setchell, J.M., Sheldon, B.C., Thompson, P.M., Weimerskirch, H., Wickings, E.J. & Coulson, T. (2008) Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, **11**, 664-673.

Jouventin, P., and B. Lequette. (1990). The Dance of the wandering Albatross *Diomedea exulans*. *Emu*, **90**, 122-131.

Jouventin, P. & Dobson, F.S. (2002) Why breed every other year? The case of albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **269**, 1955-1961.

Jouventin, P., Lequette, B. & Dobson, F.S. (1999) Age-related mate choice in the wandering albatross. *Animal Behaviour*, **57**, 1099-1106.

Jouventin, P. & Weimerskirch, H. (1988) Demographic strategies of southern albatrosses. *Proceedings of the XIXth International Ornithological Congress*. 857-865, Ottawa.

Kendall, W.L., Converse, S.J., Doherty, P.F., Naughton, M.B., Anders, A., Hines, J.E. & Flint, E. (2009) Sampling design considerations for demographic studies: a case of colonial seabirds. *Ecological Applications*, **19**, 55-68.

Kirkwood, T.B.L. (2002) Evolution of ageing. *Mechanisms of Ageing and Development*, **123**, 737-745.

Kirkwood, T.B.L. & Austad, S.N. (2000) Why do we age? *Nature*, **408**, 233-238.

Kirkwood, T.B.L. & Holliday, R. (1979) The evolution of ageing and longevity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **205**, 531-546.

Kraus, C., Thomson, D.L., Künkele, J. & Trillmich, F. (2005) Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 171-180.

Laaksonen, T., Korpimäki, E. & 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.

Lack, D. (1954) *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.

Lailvaux, S. P., and M. M. Kasumovic. (2011). Defining individual quality over lifetimes and selective contexts. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**, 321-328.

Lande, R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, **142**, 911-927.

Leakey, R. & Lewin, R. (1995) *The sixth extinction*. Science Masters New-York.

Lebreton ,J.D., Burnham ,K.P., Clobert ,J. & Anderson ,D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67-118.

Lecomte V. (2010) *La sénescence en milieu naturel: une étude pluridisciplinaire chez deux oiseaux marins longévifs, le Grand Albatros et le Pétrel des Neiges*. Thèse de Doctorat de l'Université de Poitiers.

Lecomte,V.J., Sorci,G., Cornet,S., Jaeger,A., Faivre,B., Arnoux,E., Gaillard,M., Trouvé,C.B.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.

Levins,R. (1968) *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press.

Lewis,S., Elston,D.A., Daunt,F., Cheney,B. & Thompson,P.M. (2009) Effects of extrinsic and intrinsic factors on breeding success in a long lived seabird. *Oikos*, **118**, 521-528.

Lindstedt,S.L. & Calder III,W.A. (1981) Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals. *Quarterly Review of Biology*, **56**, 1-16.

Loison,A., Festa-Bianchet,M., Gaillard,J.M., Jorgenson,J.T. & Jullien,J.M. (1999) Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology*, **80**, 2539-2554.

Loison,A., Gaillard,J.M. & Jullien,J.M. (1996) Demographic patterns after an epizootic of keratoconjunctivitis in a chamois population. *Journal of Wildlife Management*, **60**, 517-527.

MacArthur,R.H. & Wilson,E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Martinez,D.E. (1998) Mortality patterns suggest lack of senescence in hydra. *Experimental Gerontology*, **33**, 217-225.

Marzolin,G., Charmantier,A. & Gimenez,O. (2011) Frailty in state-space models: application to actuarial senescence in the Dipper. *Ecology*, **92**, 562-567.

McCleery,R.H., Perrins,C.M., Sheldon,B.C. & 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. & 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.

McNamara,J.M. & Houston,A.I. (1996) State dependent life histories. *Nature*, **380**, 215-221.

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.

Mealey,L. (2000) *Sex differences: Development and evolutionary strategies*. Academic Press, USA.

Medawar,P.B. (1952) *An unsolved problem of biology*. Lewis, London.

- Metcalf, C.J.E. & Pavard, S. (2007) Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 205-212.
- Mills, J.A., Yarrall, J.W., Bradford-Grieve, J.M., Uddstrom, M.J., Renwick, J.A. & Merilä. (2008) The impact of climate fluctuation on food availability and reproductive performance of the planktivorous red-billed gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1129-1142.
- Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D.H. & Ricklefs, R.E. (2008) The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, **22**, 371-378.
- Monaghan, P., and M. F. Haussmann. (2006). Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 47-53.
- Monaghan, P., and N. B. Metcalfe. (2000). Genome size and longevity. *Trends in Genetics*, **16**, 331-332.
- Morand, S. & Ricklefs, R. E. (2001). Comparison of aging-related mortality among birds and mammals. *Experimental Gerontology*, **36**, 845-857.
- Morrow, E.H., Arnqvist, G. & Pitnick, S. (2003) Adaptation versus pleiotropy: why do males harm their mates? *Behavioral Ecology*, **14**, 802-806.
- Moyes, K., Morgan, B.J.T., Morris, A., Morris, S.J., Clutton-Brock, T. & Coulson, T. (2009) Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 406-413.
- Munshi-South, J., and G. S. Wilkinson. (2010). Bats and birds: Exceptional longevity despite high metabolic rates. *Ageing research reviews*, **9**, 12-19.
- Mysterud, A., Steinheim, G., Yoccoz, N.G., Holand, Ø. & Stenseth, N.C. (2002) Early onset of reproductive senescence in domestic sheep *Ovis aries*. *Oikos*, **97**, 177-183.
- Naef-Daenzer, B., Widmer, F. & Nuber, M. (2001) Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 730-738.
- Naulleau, G. & Bonnet, X. (1996) Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia*, **107**, 301-306.
- Neff, B.D. & Pitcher, T.E. (2005) Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, **14**, 19-38.
- Nevoux, M., Weimerskirch, H. & Barbraud, C. (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 159-167.
- Nevoux, M., Weimerskirch, H. & Barbraud, C. (2010a) Long- and short-term influence of environment on recruitment in a species with highly delayed maturity. *Oecologia*, **162**, 383-392.
- Nevoux, M., Forcada, J., Barbraud, C., Croxall, J. & Weimerskirch, H. (2010b) Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology*, **91**, 2416-2427.
- Nevoux, M., J. C. Barbraud, and C. Barbraud. 2008. Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology* **77**:1143-1152.

- Nisbet, I.C.T. & Dann, P. (2009) Reproductive performance of little penguins *Eudyptula minor* in relation to year, age, pair bond duration, breeding date and individual quality. *Journal of Avian Biology*, **40**, 296-308.
- Nur, N. (1984) Increased reproductive success with age in the California gull: due to increased effort or improvement of skill? *Oikos*, **43**, 407-408.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M. & 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. & 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., Morris, A., Clements, M.N., Pemberton, J.M. & Clutton-Brock, T.H. (2009) 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., Wilson, A.J. & Brommer, J.E. (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 831-844.
- Orell, M. & Belda, E.J. (2002) Delayed cost of reproduction and senescence in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 55-64.
- Orzack, S. H., U. K. Steiner, S. Tuljapurkar, and P. Thompson. 2011. Static and dynamic expression of life history traits in the northern fulmar *Fulmarus glacialis*. *Oikos* 120:369-380.
- Pardo, D., C. Barbraud, M. Authier, and H. Weimerskirch. 2012. Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology* in press.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, and T. Tammaru. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.
- Pearl, R. (1928) *The rate of living*. University Press.
- Peron, G., Crochet, P.A., Choquet, R., Pradel, R., Lebreton, J.D. & Gimenez, O. (2010) Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos*, **119**, 524-532.
- Péron, G., Gimenez, O., Charmantier, A., Gaillard, J.M. & 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*, **277**, 2849-2856.
- Petry, M.V., Fonseca, V.S.S. & Scherer, A.L. (2007) Analysis of stomach contents from the black-browed albatross, *Thalassarche melanophris*, on the Coast of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Polar Biology*, **30**, 321-325.
- Pfister, C.A. (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 213-218.
- Pianka, E.R. (1970) On r- and K-selection. *The American naturalist*, **104**, 592-597.
- Pianka, E.R. & Parker, W.S. (1975) Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist*, 453-464.

- Pinaud,D. & Weimerskirch,H. (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos*, **99**, 141-150.
- Pinheiro,J., Bates,D., DebRoy,S. & Sarkar,D. the R Development Core Team (2011): nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R package version*, **3**, 1-102.
- Pledger,S., Pollock,K.H. & Norris,J.L. (2003) Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics*, **59**, 786-794.
- Pollock, K. H. (1982). A Capture-Recapture Design Robust To Unequal Probability of Capture. *Journal of Wildlife Management*, **46**, 752-757.
- Pontier,D., Gaillard,J.M. & Allainé,D. (1993) Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. *Oikos*, **66**, 424-430.
- Pradel,R. (1993) Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. Pages 29-37 in J. D. Lebreton, and P. M. North, eds. *Marked individuals in the study of bird population*, BirkhäuserVerlag, Basel, Switzerland.
- Pradel,R. (2005) Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442-447.
- Pradel, R., L. Maurin Bernier, O. Gimenez, M. Genovart, R. Choquet, and D. Oro. (2008). Estimation of sex specific survival with uncertainty in sex assessment. *Canadian Journal of Statistics*, **36**, 29-42.
- Pradel,R. (2009) The stakes of capture-recapture models with state uncertainty. *Modeling demographic processes in marked populations*, 781-795, Sinauer.
- Pradel,R., Hines,J.E., Lebreton,J.D. & Nichols,J.D. (1997) Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, **53**, 60-72.
- Pradel,R., Wintrebert,C.M.A. & Gimenez,O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, **59**, 43-53.
- Preston, B. T., M. S. Jalme, Y. Hingrat, F. d. r. Lacroix, and G. Sorci. (2011). Sexually extravagant males age more rapidly. *Ecology Letters*, **14**, 1017-1024.
- 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.
- Prowse, K. R., and C. W. Greider. (1995). Developmental and tissue-specific regulation of mouse telomerase and telomere length. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**, 4818.
- R Development Core Team. (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienne, Austria.
- Rebke,M., Coulson,T., Becker,P.H. & 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. & 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 ,W.V. (1988) Age-specific patterns of reproduction in the Glaucous-winged gull: increased effort with age ? *Ecology*, **69**, 1454-1465.
- Reid,J.M., Bignal,E.M., Bignal,S., McCracken,D.I. & Monaghan,P. (2003) Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrhacorax pyrrhacorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*, 765-776.
- Reznick ,D. (1992) Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 42-45.
- Reznick,D., Ghalambor,C. & Nunney,L. (2002) The evolution of senescence in fish. *Mechanisms of Ageing and Development*, **123**, 773-789.
- Richards,C.L., Bossdorf,O. & Pigliucci,M. (2010) What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution? *BioScience*, **60**, 232-237.
- 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. (2008) The evolution of senescence from a comparative perspective. *Functional Ecology*, **22**, 379-392.
- Ricklefs,R.E. (2010a) Insights from comparative analyses of aging in birds and mammals. *Aging cell*, **9**, 273-284.
- Ricklefs,R.E. (2010b) Life-history connections to rates of aging in terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 10314.
- Ricklefs, R. E., and A. Scheuerlein. (2001). Comparison of aging-related mortality among birds and mammals. *Experimental Gerontology*, **36**, 845-857.
- Robertson,G., McNeill,M., Smith,N., Wienecke,B., Candy,S. & Olivier,F. (2006) Fast sinking (integrated weight) longlines reduce mortality of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* and sooty shearwaters *Puffinus griseus* in demersal longline fisheries. *Biological Conservation*, **132**, 458-471.
- Rockwell,R.F., Cooch,E.G., Thompson,C.B. & Cooke,F. (1993) Age and reproductive success in female lesser snow geese: experience, senescence and the cost of philopatry. *Journal of Animal Ecology*, 323-333.
- Roff,D.A. (1992) *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman and Hall, New-York, USA.
- Roff,D.A. (2002) *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Rohwer,S., Viggiano,A. & Marzluff,J.M. (2011) Reciprocal tradeoffs between molt and breeding in albatrosses. *The Condor*, **113**, 61-70.
- Rolland,V., Barbraud,C. & Weimerskirch,H. (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 4-13.

- Rolland,V., Nevoux,M., Barbraud,C. & Weimerskirch,H. (2009) Respective impact of climate and fisheries on the growth of an albatross population. *Ecological Applications*, **19**, 1336-1346.
- Rolland,V., Weimerskirch,H. & Barbraud,C. (2010) Relative influence of fisheries and climate on the demography of four albatross species. *Global Change Biology*, **16**, 1910-1922.
- Rolland, V. (2008). Influence des changements climatiques et des pêcheries industrielles sur la dynamique des populations d'albatros de l'océan austral. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie.
- Rose,M.R. (1991) *Evolutionary biology of aging*. Oxford University Press.
- Royle,J.A. (2008) Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model: a state-space formulation. *Biometrics*, **64**, 364-370.
- Sallée, J. B., K. G. Speer, and S. R. Rintoul. 2010. Zonally asymmetric response of the Southern Ocean mixed-layer depth to the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience* 3:273-279.
- Saether,B.E. & Bakke,O. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81**, 642-653.
- Sandvik,H., Coulson,T. & Saether,B.E. (2008) A latitudinal gradient in climate effects on seabird demography: results from interspecific analyses. *Global Change Biology*, **14**, 703-713.
- Schaub,M., Ullrich,B., Knötzsch,G., Albrecht,P. & Meisser,C. (2006) Local population dynamics and the impact of scale and isolation: a study on different little owl populations. *Oikos*, **115**, 389-400.
- Schaub,M. & von Hirschheydt,J. (2009) Effect of current reproduction on apparent survival, breeding dispersal, and future reproduction in barn swallows assessed by multistate capture-recapture models. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 625-635.
- Shaffer, S. A., D. P. Costa, and H. Weimerskirch. (2001). Behavioural factors affecting foraging effort of breeding wandering albatrosses. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 864-874.
- Shaw,F.H., Promislow,D.E.L., Tatar,M., Hughes,K.A. & Geyer,C.J. (1999) Toward reconciling inferences concerning genetic variation in senescence in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **152**, 553-566.
- Stearns ,S.C. (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quartely Review of Biology*, **51**, 3-47.
- Stearns ,S.C. (1977) The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **8**, 145-171.
- Stearns ,S.C. (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos*, **41**, 173-187.
- Stearns,S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stearns,S.C. & Kawecki,T.J. (1994) Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. *Evolution*, **48**, 1438-1450.

- Stafoggia, M., F. Forastiere, D. Agostini, A. Biggeri, L. Bisanti, E. Cadum, N. Caranci, F. de' Donato, S. De Lisio, and M. De Maria. (2006). Vulnerability to heat-related mortality: a multicity, population-based, case-crossover analysis. *Epidemiology*, **17**, 315-323.
- Steiner, U. K., S. Tuljapurkar, and S. H. Orzack. 2010. Dynamic heterogeneity and life history variability in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 436-444.
- Steiner, U. K., and S. Tuljapurkar. (2012). Neutral theory for life histories and individual variability in fitness components. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 4684-4689.
- Stenseth, N. C., G. Ottersen, J. W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K. S. Chan, N. G. Yoccoz, and B. Adlandsvik. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**, 2087-2096.
- Stenseth, N. C., K. S. Chan, G. Tavecchia, T. Coulson, A. Mysterud, T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. 2004. Modelling non-additive and nonlinear signals from climatic noise in ecological time series: Soay sheep as an example. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **271**, 1985-1993.
- Tavecchia, G., R. Pradel, V. Boy, A. R. Johnson, and F. Cézilly. (2001). Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology*, **82**, 165-174.
- Thomas, C.S. & Coulson, J.C. (1988) Reproductive success of kittiwake gulls, *Rissa tridactyla*. *Reproductive Success*, University of Chicago Press.
- Thibault, K. M., and J. H. Brown. (2008). Impact of an extreme climatic event on community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 3410-3415.
- Tickell, W.L.N. & Pinder, R. (1975) Breeding biology of the black-browed albatross *Diomedea melanophris* and grey-headed albatross *D. chrysostoma* at Bird island, South Georgia. *Ibis*, **117**, 433-451.
- Toigo, C. & Gaillard, J.M. (2003) Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*, **101**, 376-384.
- Trivers, R.L. (1972) Parental Investment and Sexual Selection. Sexual selection and the descent of man. Campbell Edition.
- Tryjanowski, P., T. H. Sparks, and P. Profus. (2009). Severe flooding causes a crash in production of white stork (*Ciconia ciconia*) chicks across Central and Eastern Europe. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 387-392.
- Tuljapurkar, S., U. K. Steiner, and S. H. Orzack. (2009). Dynamic heterogeneity in life histories. *Ecology Letters* **12**:93-106.
- Ulm, K. (1989) On the estimation of threshold values. *Biometrics*, **45**, 1324-1328.
- Van de Pol, M. & Verhulst, S. (2006) Age dependent traits: a new statistical model to separate within and between individual effects. *The American Naturalist*, **167**, 766-773.
- Van De Pol, M., B. J. Ens, D. Heg, L. Brouwer, J. Krol, M. Maier, K. M. Exo, K. Oosterbeek, T. Lok, and C. M. Eising. (2010). Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *Journal of Applied Ecology*, **47**, 720-730.

- VanNoordwijk ,A.J. & DeJong ,G. (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American naturalist*, **128**, 137-142.
- Vaupel,J.W., Baudisch,A., Dolling,M., Roach,D.A. & Gampe,J. (2004) The case for negative senescence. *Theoretical population biology*, **65**, 339-351.
- Vaupel,J.W. & Yashin,A.I. (1985) Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *American statistician*, **39**, 176-185.
- Velando,A., Drummond,H. & 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.
- Veran,S., Gimenez,O., Flint,E., Kendall,W.L., Doherty,P.F. & Lebreton,J.D. (2007) Quantifying the impact of longline fisheries on adult survival in the black-footed albatross. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 942-952.
- Viallefont,A., Cooch,E.G. & Cooke,F. (1995) Estimation of trade-offs with capture-recapture models: A case study on the lesser snow goose. *Journal of Applied Statistics*, **22**, 847-861.
- Vinogradov, A. E. (1998) Male reproductive strategy and decreased longevity. *Acta biotheoretica*, **46**, 157-160.
- Vitousek,M.N., Mitchell,M.A., Romero,L.M., Awerman,J. & Wikelski,M. (2010) To breed or not to breed: physiological correlates of reproductive status in a facultatively biennial iguanid. *Hormones and behavior*, **57**, 140-146.
- Votier,S.C., Hatchwell,B.J., Beckerman,A., McCleery,R.H., Hunter,F.M., Pellatt,J., Trinder,M. & Birkhead,T.R. (2005) Oil pollution and climate have wide-scale impacts on seabird demographics. *Ecology Letters*, **8**, 1157-1164.
- Walther,B.A. & Moore,J.L. (2005) The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, **28**, 815-829.
- Warham J. (1990). *The petrels. Their ecology and breeding systems*. Academic Press, London.
- Wasser,D.E. & Sherman,P.W. (2010) Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence. *Journal of Zoology*, **280**, 103-155.
- Weimerskirch ,H. (1991) Sex-specific differences in molt strategy in relation to breeding in the wandering albatross. *Condor*, **93**, 731-737.
- 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. (1998) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 99-109.

- Weimerskirch,H. (1999) The role of body condition in breeding and foraging decision in albatrosses and petrels. Adams, N. and Slotow, R. Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban, Afrique du Sud. 1178-1189.
- Weimerskirch,H., Barbraud,C. & Lys,P. (2000) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, **81**, 309-318.
- Weimerskirch,H., Brothers,N. & Jouventin,P. (1997a) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation*, **79**, 257-270.
- Weimerskirch,H., Cherel,Y., Cuenot-Chaillet,F. & Ridoux,V. (1997b) Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*, **78**, 2051-2063.
- Weimerskirch,H. & Jouventin,P. (1987) Population dynamics of the Wandering Albatross (*Diomedea exulans*) of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos*, **49**, 315-322.
- Weimerskirch,H., Jouventin,P. & Stahl,J.C. (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis*, **128**, 195-213.
- Weimerskirch,H., Lallemand,J. & Martin,J. (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 285-291.
- Weimerskirch,H., Louzao,M., De Grissac,S. & Delord,K. (2012) Changes in Wind Pattern Alter Albatross Distribution and Life-History Traits. *Science*, **335**, 211-214.
- Weimerskirch,H. & Lys,P. (2000) Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. *Polar Biology*, **23**, 733-744.
- Weimerskirch,H. & Wilson,R.P. (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. Birds taking time off from breeding head for their favourite long-haul destinations. *Nature*, **406**, 955-956.
- Weladji,R.B., Mysterud,A., Holand,Ø. & Lenvik,D. (2002) Age-related reproductive effort in reindeer (*Rangifer tarandus*): evidence of senescence. *Oecologia*, **131**, 79-82.
- Weladji,R.B., Holand,Ø., Gaillard,J.M., Yoccoz,N.G., Mysterud,A., Nieminen,M. & Stenseth,N.C. (2010) Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence? *Oecologia*, **162**, 261-271.
- White,G.C. & Burnham,K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46**, 120-139.
- Whitehead,H. & Wimmer,T. (2005) Heterogeneity and the mark recapture assessment of the Scotian Shelf population of northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*). *Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences*, **62**, 2573-2585.
- 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**, 687-690.

Williams,G.C. & West,D.A. (1992) *Natural selection: domains, levels, and challenges*. Oxford University Press New York.

Wilson,A.J. & Nussey,D.H. (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 207-214.

Wooller,R.D., Bradley,J.S. & Croxall,J.P. (1992) Long-term population studies of seabirds. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 111-114

Démographie, sénescence et changements globaux chez deux espèces extrêmement longévives.

Cette thèse étudie les effets liés à l'âge et plus particulièrement liés à la sénescence chez deux espèces extrêmement longévives: l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*) et le grand albatros (*Diomedea exulans*). Dans un premier temps nous cherchons à déterminer quelles sont les variations de différents traits d'histoire de vie, démographiques et morphologiques en fonction de l'âge. Une approche multi-traits et multi-états nous permet de modéliser les variations des traits avec l'âge en prenant en compte les effets liés au sexe ou au statut reproducteur de l'année précédente dans des modèles de capture-recapture. Dans un second temps, nous relierons ces patrons âge-dépendants aux variations de l'environnement en terme de fluctuations climatiques, océanographiques et d'activités anthropiques (pêche industrielle), afin de déterminer si en fonction de leur âge, les individus sont influencés de manière différentielle. Enfin les variations différentielles identifiées des traits démographiques dues aux fluctuations environnementales selon l'âge sont intégrées dans des modèles matriciels de populations afin de déterminer si et comment les événements extrêmes peuvent altérer la dynamique et la structure des populations. Ce travail basé sur des données longitudinales et transversales collectées depuis plus de 50 ans dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises apporte des éléments nouveaux sur l'écologie évolutive de la sénescence en milieu naturel et comment l'âge peut influencer la réponse des populations aux changements globaux chez ces espèces fortement menacées d'extinction.

Demography, global change and senescence in two extremely long-lived species.

This thesis investigates the effects of age-related in particular associated with senescence in two extremely long-lived species: the black-browed albatross (*Thalassarche melanophrys*) and the wandering albatrosses (*Diomedea exulans*). Initially we seek to determine the variations of different life-history traits, demographic and morphological age. A multi-trait and multi-state approach allows us to model changes in traits with age, taking into account the effects of sex or reproductive status of the previous year in capture-recapture models. In a second step, we relate these patterns to age-dependent changes in the environment in terms of climatic fluctuations, oceanographic and anthropogenic activities (industrial fishing), to determine whether based on their age individuals are influenced differentially. Finally the differential variations identified in demographic traits due to environmental fluctuations according to age are incorporated into population matrix models to determine if and how extreme events can alter the dynamics and structure of populations. This work based on data collected from longitudinal and transversal for 50 years in the French Southern Territories brings new elements on the evolutionary ecology of senescence in the wild and how age can affect the population response to global changes in these highly endangered species.