

Académie de Montpellier

Université Montpellier II

- Sciences et Techniques du Languedoc -

Habilitation à Diriger des Recherches

Des modèles de capture-recapture pour l'écologie évolutive

Olivier Gimenez

Soutenue le 29 Mars 2010, devant la commission d'examen :

Dominique Pontier	Professeur, Université Claude Bernard, Lyon	Rapporteur
Denis Couvet	Professeur, MNHN, Paris	Rapporteur
James D. Nichols	Directeur de recherche (équivalent), USGS, Etats-Unis	Rapporteur
Isabelle Olivieri	Professeur, UM2, Montpellier	Examineur
Thierry Boulinier	Directeur de recherche, CNRS, Montpellier	Examineur

Table des matières

Curriculum Vitae	1
Introduction	16
1 Sénescence	19
1.1 Sénescence en conditions naturelles	19
1.2 Le problème de l'hétérogénéité individuelle	20
1.3 Intégrer l'hétérogénéité individuelle dans les modèles de CMR	21
1.4 Des cas d'étude	22
1.4.1 Modèle de CMR avec frailty sur la survie	22
1.4.2 Quand l'hétérogénéité de survie n'explique pas tout	23
1.5 Conclusions et perspectives	24
2 Compromis évolutifs	26
2.1 Compromis évolutifs chez des populations sauvages	26
2.2 Modèles de CMR multiétats	27
2.2.1 Tests d'ajustement	28
2.2.2 Redondance en paramètres	29
2.2.3 Intervalles de confiance	29
2.3 Modèles à espace d'états	30
2.3.1 Quels coûts pour les juvéniles saumons ?	31
2.3.2 Comment mettre en évidence ces coûts ?	31
2.3.3 Des résultats compromettants ?	32
2.4 Conclusions et perspectives	33
3 Surfaces de fitness	35
3.1 Sélection naturelle en conditions naturelles	35

3.2	Méthode analytique d'exploration de la fitness	36
3.2.1	Un trait	37
3.2.2	Plusieurs traits	37
3.3	Méthode visuelle d'exploration de la fitness	38
3.3.1	Un trait	38
3.3.2	Plusieurs traits	39
3.4	Conclusions et perspectives	39
4	Héritabilité	41
4.1	Héritabilité des traits de populations sauvages	41
4.2	Brancher le modèle animal sur les modèles de CMR	42
4.3	Application aux données CMR sur la mésange bleue	44
4.4	Conclusions et perspectives	44
	Conclusions et réflexions	46
	Bibliographie	49

Curriculum Vitae

Olivier Gimenez

Né le 25 mars 1975 (Lodève), marié, nationalité française.

Cursus

- 2006 - actuellement : **Chargé de Recherche CNRS (CR2)** - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), Montpellier, France.
- 2005 - 2006 : **Séjour post-doctoral** - Centre for Research into Ecological and Environmental Modelling, University de St Andrews, Ecosse (collaboration : Stephen T. Buckland).
- 2004 - 2005 : **Séjour post-doctoral** - Institute of Mathematics, Statistics and Actuarial Science, Université du Kent, Angleterre (collaboration : Byron J.T. Morgan).
- 2003 - 2004 : **Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche** - Techniques de l'informatique et de la modélisation en biomédecine, Université Joseph Fourier, Grenoble (collaboration : Olivier François).
- 2002 - 2003 : **Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche** - Institut des Sciences de l'Ingénieur de Montpellier, Université Montpellier 2 (UM2).
- 1999 - 2003 : **Thèse de Doctorat en Biostatistique** - UM2, Estimation et Tests d'Adéquation pour les Modèles de Capture-Recapture Multiétats (encadrement : Jean-Dominique Lebreton et Roger Pradel).
- 1998 - 1999 : **DEA BioStatistique** - UM2, Tests Lisses d'Adéquation pour les Modèles de Survie (encadrement G. Ducharme).
- 1995 - 1998 : **Licence de Mathématiques et Maîtrise d'Ingénierie Mathématique** - UM2.

Publications scientifiques

Abbreviations : P = publié ou sous presse, L = livre, CL = chapitre de livre, S = soumis

Le nom des personnes encadrées (Master, Doctorant ou Post-Doctorant) est souligné

Méthodologie

- L0. King, R., Morgan, B.J.T., **Gimenez, O.** and S.P. Brooks (2009). Bayesian Analysis for Population Ecology. CRC Press.
- P1. **Gimenez, O.** and R. Choquet (2010). Individual heterogeneity in studies on marked animals using numerical integration : capture-recapture mixed models. Ecology 91 : 148-154.
- P2. Abadi, F., **Gimenez, O.**, Arlettaz, R. and M. Schaub (in press). A simulation assessment of integrated population models : bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. Ecology.
- S3. McCrea, R.S., Morgan, B.J.T., **Gimenez, O.**, Besbeas, P., Bregnballe, T., Hénau, V. and J.-D. Lebreton (submitted). Multisite integrated population modelling. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics.
- S4. Madon, B., **Gimenez, O.**, McArdle, B., Baker, C.S. and C. Garrigue (submitted). Estimating population size with two sources of data in capture-recapture studies. Environmental and Ecological Statistics.
- P5. **Gimenez, O.** (2008). Discussion : Towards a Bayesian analysis template ? The Canadian Journal of Statistics. 36 : 21-24.
- P6. **Gimenez, O.**, V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.-P. Vila and R. Pradel (2007). State-space modelling of data on marked individuals. Ecological Modelling. 206 : 431-438.
- P7. **Gimenez, O.**, C. Crainiceanu, C. Barbraud, S. Jenouvrier and B.J.T. Morgan. (2006). Semiparametric regression in capture-recapture modelling. Biometrics. 62 : 691-698.
- P8. **Gimenez, O.**, Choquet R., Lamor L., Scofield P., Fletcher D., J.-D. Lebreton and R. Pradel (2005). Efficient Profile-Likelihood Confidence Intervals for Capture-Recapture Models. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics 10 : 184-196.
- P9. Pradel, R., **Gimenez, O.** and J.-D. Lebreton (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. Animal Biodiversity and Conservation 28 : 189-204.

- P10. **Gimenez, O.**, Viallefont A., Choquet R., Catchpole E.A. and B.J.T. Morgan (2004). Methods for investigating parameter redundancy. *Animal Biodiversity and Conservation* 27 : 561-572.
- P11. **Gimenez, O.**, Choquet R. and J.-D. Lebreton (2003). Parameter redundancy in multistate capture-recapture models. *Biometrical Journal* 45 : 704-722.
- P12. Pradel R., Wintrebert C.M.A. and **Gimenez, O.** (2003). A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59 : 43-53.

Biologie de la conservation

- P13. Cubaynes, S., Pradel, R. Choquet, R. Duchamp, C. Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., Maboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A.-M., Poillot, C., Taberlet, P. and **O. Gimenez**. (in press). Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance : the case of French wolves. *Conservation Biology*.
- P14. Mihoub, J.-B., **Gimenez, O.**, Pilard, P. and F. Sarrazin (in press). Challenging conservation of migratory species : Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Biological Conservation*.
- P15. Véran, S., **Gimenez, O.**, Flint, E., Kendall, B., Doherty, P., and J.-D. Lebreton (2007). Quantifying the impact of longline fisheries on adult survival in the Black-footed Albatross. *Journal of Applied Ecology*. 44 : 942–952.
- P16. Schaub, M., **Gimenez, O.**, Sierro, A. and R. Arlettaz (2007). Use of Integrated Modeling to Enhance Estimates of Population Dynamics Obtained from Limited Data. *Conservation Biology*. 21 : 945–955.
- P17. Ancrenaz M., **Gimenez, O.**, Ambu L., Ancrenaz K., Andau P., Goossens B., Payne J., Tuuga A. and I. Lackman- Ancrenaz (2005). Aerial Survey Gives New Estimates for Orang-utans in Sabah, Malaysia. *Plos Biology* 3 : 30-37.
- P18. Ancrenaz M., Goossens B., **Gimenez, O.**, Sawang A. and I. Lackman-Ancrenaz (2004). Determination of ape distribution and population size using ground and aerial surveys : a case study with orang-utans in lower Kinabatangan, Sabah, Malaysia. *Animal Conservation* 7 : 375-385.

Ecologie des populations

- P19. Abadi, F., **Gimenez, O.**, Ullrich, B., Arlettaz, R. and M. Schaub (in press). Estimation of immigration rate using integrated population models. *Journal of Applied Ecology*.

- CL20. Grosbois, V. and **O. Gimenez** (in press). Assessing the impact of climate on demographic parameters.
- S21. Papadatou, E., Ibáñez, C., Pradel, R., Juste, J. and **O. Gimenez** (submitted). Assessing survival in a multi-population system : a case study on bat populations. *Oecologia*.
- S22. Barnagaud, J.-Y., Crochet, P.-A., Magnani, Y., Bernard-Laurent, A., Menoni, E., Novoa, C. and **O. Gimenez** (submitted). Short-term response to NAO but no long-term effects of climate change on the reproductive success of an alpine bird. *Journal of Ornithology*.
- P23. Bischof, R., J. E. Swenson, N. G. Yoccoz, A. Mysterud, and **O. Gimenez** (2009). The demographic pattern of seasonally varying cause-specific vulnerability in hunted brown bears : competing risk survival and multistate mark-recapture analysis. *Journal of Animal Ecology*. 78 : 656-665
- P24. Grosbois, V., Harris, M. P., Anker-Nilssen, T., McCleery, R. H., Shaw, D. N., Morgan, B.J.T. and **O. Gimenez** (2009). Modeling survival at multi-population scales using mark-recapture data. *Ecology*. 90 : 2922-2932
- P25. Grosbois V., **Gimenez, O.**, Gaillard, J.-M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., Møller, A. P. and H. Weimerskirch (2008). Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews*. 83 : 357-399.
- P26. Pradel, R., L. Maurin-Bernier, **Gimenez, O.**, M. Genovart, R. Choquet, and D. Oro. Estimation of sex-specific survival with uncertainty in sex assessment (2008). *The Canadian Journal of Statistics*. 36 : 29-42.
- CL27. Borysiewicz, R.S., B.J.T. Morgan, V. Hénau, T. Bregnballe, J-D. Lebreton, and **O. Gimenez** (2009). An Integrated Analysis of Multisite Recruitment, Mark-Recapture- Recovery and Multisite Census Data. In *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*. Thomson, D. L. ; Cooch, E. G. ; Conroy, M. J. (Eds.). Springer Series : Environmental and Ecological Statistics, Vol. 3, pages 579-591.
- P28. Schaub M., **Gimenez, O.**, Schmidt B.R. and R. Pradel (2004). Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology* 85 : 2107-2113.
- CL29. **Gimenez, O.** and C. Barbraud (2009). The Efficient Semiparametric Regression Modeling of CaptureRecapture Data : Assessing the Impact of Climate on Survival of Two Antarctic Seabird Species. In *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*. Thomson, D. L. ; Cooch, E. G. ; Conroy, M. J. (Eds.). Springer Series : Environmental and Ecological Statistics, Vol. 3, pages 43-58.

Dynamique des populations exploitées

- P30. Besnard, A., Novoa, C. and **O. Gimenez**. (in press). Hunting impact on Pyrenean gray partridge population dynamics. *Wildlife Biology*.
- S31. Servanty, S., Choquet, R., Baubet, E., Brandt, S., Gaillard J.-M., Schaub, M., Toïgo, C., Lebreton, J.-D., Buoro, M. and **O. Gimenez** (submitted). Assessing compensatory vs. additive mortality using marked animals : a Bayesian state-space modeling approach. *Ecology*.
- P32. Ghimire, S., **Gimenez, O.**, Pradel, R., McKey, D., and Y. Aumeeruddy-Thomas (2008). Demographic variation and population viability in a threatened Himalayan medicinal and aromatic herb (*Nardostachys grandiflora*) : matrix modelling of harvesting effects in two contrasting habitats. *Journal of Applied Ecology*. 45 : 41-51.

Ecologie évolutive

- P33. Péron, G., Crochet, P.A.C., Choquet, R., Pradel, R., Lebreton, J.-D. and **O. Gimenez**. (in press) Heterogeneity capture-recapture models to study survival senescence in the wild. *Oikos*.
- P34. Buoro, M., Prévost, E. and **O. Gimenez** (in press). Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) : incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution*
- CL35. Lebreton, J.-D., Klein, E., **Gimenez, O.** et F. Rousset (in press). *Statistique pour la Biologie Evolutive*.
- S36. Péron, G., **Gimenez, O.**, Charmantier, A., Gaillard, J.-M. and P.-A. Crochet (submitted). Age at the onset of senescence in birds and mammals is predicted by early-life performance. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Science*.
- S37. Papaïx, J., S. Cubaynes, A. Charmantier, P. Perret and **O. Gimenez** (submitted). Combining longitudinal data and pedigree information to assess heritability of demographic parameters in the wild : capture-recapture animal models. *Evolution*.
- S38. Marzolin, G., A. Charmantier and **O. Gimenez** (submitted). Senescence in survival of the European dipper. *Journal of Evolutionary Biology*.
- P39. **Gimenez, O.**, Grégoire, A. and T. Lenormand (2009). Estimating and visualizing fitness surfaces using mark-recapture data. *Evolution*. 63 : 3097-3105
- P40. **Gimenez, O.**, A. Viallefont, A. Charmantier, R. Pradel, E. Cam, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. Bomberger Brown, R. Covas, J.-M. Gaillard (2008). The risk of flawed inference

in evolutionary studies when detectability is less than one. *The American Naturalist*. 172 : 441-448.

- P41. **Gimenez, O.**, R. Covas, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. Bomberger Brown and T. Lenormand. (2006). Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution*. 60 : 460-466.
- P42. Besnard A., **Gimenez, O.** et J.-D. Lebreton (2002). A model for the evolution of creching behaviour in gulls. *Evolutionary Ecology* 16 : 489-503.

Logiciels

- P43. Choquet, R. and **O. Gimenez** (in press). Towards capture-recapture mixed models in E-SURGE. *Journal of Ornithology*.
- S44. Guilhaumon, F., Mouillot, D. and **O. Gimenez** (submitted). SAR : R package for inference about species-area relationships. *Ecography*.
- P45. Choquet, R., Lebreton, J.-D., **Gimenez, O.**, Reboulet, A.-M., and R. Pradel. (2009). U-CARE : Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography*. 32 : 1071-1074
- CL46. **Gimenez, O.**, S. Bonner, R. King, R. A. Parker, S.P. Brooks, L. E. Jamieson, V. Grosbois, B. J. T. Morgan, and L. Thomas (2009). WinBUGS for Population Ecologists : Bayesian Modeling Using Markov Chain Monte Carlo Methods. In *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*. Thomson, D. L. ; Cooch, E. G. ; Conroy, M. J. (Eds.). Springer Series : Environmental and Ecological Statistics, Vol. 3, pages 883-915.
- P47. Choquet R., Reboulet A.-M., Pradel R., **Gimenez, O.** and J.-D. Lebreton (2004). M-SURGE : new software specifically designed for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 27 : 207-215.

Divers

- P48. Kazakou, E., Violle, C, Roumet, C., Pintor, C., **Gimenez, O.** and E. Garnier. (2009). Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*. 104 : 1151-1161
- P49. Guilhaumon, F., **Gimenez, O.**, K. J. Gaston, and D. Mouillot (2008). Reply to Bode and Murdoch : A proper integration of species-area relationship uncertainties into return on investment analyses is needed. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106 : E13

- P50. Mennerat, A., P. Perret, P. Bourgault, J. Blondel, **Gimenez, O.**, D. W. Thomas, P. Heeb, M. M. Lambrechts (2009). Aromatic plants in nests of blue tits : positive effects on nestlings. *Animal Behaviour*. 77 : 569-574
- P51. Guilhaumon, F., **Gimenez, O.**, K. J. Gaston, and D. Mouillot (2008). Taxonomic and regional uncertainty in species-area relationships and the identification of richness hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105 : 15458-15463
- P52. Charpentier, M.J.E., F. Prugnolle, **Gimenez, O.** and A. Widdig. Genetic variation and sociality in a primate species (2008). *Behavior Genetics*. 38 : 151-158.
- P53. Kazakou, E., E. Garnier and **O. Gimenez** (2007). Assessing the relative contribution of leaf lifespan and nutrient resorption to mean residence time : an elasticity analysis. *Ecology*. 88 : 1857-1863.
- P54. Pinay, G., B. Gumiero, E. Tabacchi, **Gimenez, O.**, A.M. Tabacchi-Planty, M.M. Hefting, T.P. Burt, V.A. Black, C. Nilsson, V. Iordache, F. Bureau, L. Vought, G.E. Petts and H. Décamps. (2007). Patterns of denitrification rates in European alluvial soils under various hydrological regimes. *Freshwater Biology*. 52 : 252–266.
- P55. Charpentier M., Peignot P., Hossaert-McKey M., **Gimenez, O.**, Setchell J. and E.J. Wickers (2005). Constraints on control : factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Behavioral Ecology*. 16 : 614-623.
- P56. Do F.C., Goudiaby V.A., **Gimenez, O.**, Diagne A.L., Diouf M., Rocheteau A., Akpo L.E. (2005) Environmental influence on canopy phenology in the dry tropics. *Forest Ecology and Management*. 215 : 319-328.
- P57. Charpentier M., Hossaert-McKey M., Peignot P., **Gimenez, O.**, Setchell J.M. and E.J. Wickers (2004). Social factors and male reproductive success in a highly sexually dimorphic primate : Paternity analysis over a 20 year period in a group of mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Folia Primatologica* 75 (supp. 1) : 244-245.

Communications scientifiques

- **Gimenez, O.** (novembre 2003). Les modèles de capture-recapture. Laboratoire TIMB/TIMC - Faculté de Médecine – Grenoble - France.
- **Gimenez, O.** (novembre 2003). Les modèles de capture-recapture. LABSAD – Université Pierre Mendès France – Grenoble - France.
- **Gimenez, O.** and A. Viallefont (novembre 2003). Investigate parameter-redundancy by yourself. EURING conference. Radolfzell, Germany.

- Pradel, R., L. Maurin-Bernier, D. Oro, **Gimenez, O.**, C. Genovart and R. Choquet (novembre 2003). Determination of sex in *Larus audouinii* : a model incorporating possibility of error. EURING conference. Radolfzell, Germany.
- Choquet R., A.-M. Reboulet, R. Pradel, **Gimenez, O.**, J.-D. Lebreton (novembre 2003). M-SURGE - New software for multistate recapture models. EURING conference. Radolfzell, Germany.
- Pradel, R., **Gimenez, O.**, J.-D. Lebreton (novembre 2003). Principles and interest of GOF tests for multistate models. EURING conference. Radolfzell, Germany.
- **Gimenez, O.** (février 2004). Les modèles de capture-recapture : dynamique des populations et inférence statistique. Laboratoire LMC, Université de Grenoble – France.
- **Gimenez, O.** (avril 2004). Les modèles de capture-recapture : dynamique des populations et inférence statistique. Laboratoire LBBE, Université de Lyon – France.
- **Gimenez, O.** et V. Grosbois (mai 2004). Combinaison de données multisites de recaptures et de recensements via une méthode MCMC. Journées de Statistique, Montpellier.
- **Gimenez, O.**, Barbraud C., Crainiceanu C., Jenouvrier S. et B.J.T. Morgan (septembre 2004). Une approche semiparamétrique pour l'estimation de la survie dans les modèles de capture-recapture. Journées des Jeunes Chercheurs en Biométrie. Société Française de Biométrie, Paris.
- **Gimenez, O.** (avril 2005). Integrated Population Modeling. Conservation Biology Department, Zoological Institute, University of Bern – Suisse.
- **Gimenez, O.** (avril 2005). Integrated Population Modeling. Station Ornithologique de Sempach, Sempach – Suisse.
- **Gimenez, O.** (octobre 2005). Nonparametric estimation of survival in the wild : applications in ecology and evolution. CREEM, University of StAndrews – Scotland.
- **Gimenez, O.** (novembre 2007). Assessing population dynamics using WinBUGS. Dunedin, Nouvelle-Zélande.
- **Gimenez, O.** (novembre 2007). Nonlinear modeling of survival. Dunedin, Nouvelle-Zélande.
- **Gimenez, O.** (janvier 2008). Gestion et dynamique des populations : modèles mathématiques et statistiques. RTP M3D Mathématiques et décision pour le développement durable, Paris.
- Gaillard, J.-M. and **Gimenez, O.** (mars 2008) Rencontres Scientifiques Montpellier - Sherbrooke, Montpellier.
- **Gimenez, O.** and S. Servanty (avril 2008). Modélisation pour les ressources naturelles INRA
- **Gimenez, O.** (juillet 2008). International Statistical Ecology Conference, Path analysis and

- structural equation modeling of mark-recapture data. St Andrews, Ecosse
- **Gimenez, O.** (juillet 2008). Nonparametric estimation of survival in the wild : applications in ecology and evolution. XXIVth International Biometric Conference, Dublin, Irlande
 - **Gimenez, O.** (juillet 2008). Multipopulation modeling of survival data. XXIVth International Biometric Conference, Dublin, Irlande
 - **Gimenez, O.** (septembre 2008). Summer School in Conservation Genetics (European Science Foundation). Estimating demographic parameters using non-invasive data. Prague, République Tchèque.
 - **Gimenez, O.** (septembre 2008). GICC Impact du climat sur la démographie des vertébrés. Recent developments in mark-recapture models. Chizé, France.
 - **Gimenez, O.**, J. Papaïx, S. Cubaynes, A. Charmantier, P. Perret (septembre 2009) Heritability of demographic parameters. Pescara, Italie.
 - Cubaynes, S., A. Charmantier, P. Perret and **Gimenez, O.** (septembre 2009). Evolutionary tradeoffs using mark-recapture models. Pescara, Italie.
 - Servanty, S., R. Choquet, M. Schaub, E. Baubet, J.-D. Lebreton, M. Buoro and **Gimenez, O.** (septembre 2009). Compensatory vs. additive mortality using state-space models. Pescara, Italie.
 - Péron, G., Crochet, P.-A. and **Gimenez, O.** (septembre 2009). Survival senescence using mark-recapture models. Pescara, Italie.
 - Choquet, R. and **Gimenez, O.** (septembre 2009). Capture-recapture Mixed Models in E-SURGE. Pescara, Italie.
 - **Gimenez, O.** (septembre 2009). Longitudinal models incorporating individual heterogeneity. Workshop on Biodemography, Stanford, USA.
 - **Gimenez, O.** and S. Cubaynes (septembre 2009). Estimating population size of French wolves. Seminar of the Conservation Biology department of the Berkeley University, Berkeley, USA.

Activités de formation

Post-doctorants (4)

- Sophie Véran (3 mois, 2007) - effet du climat sur la survie juvénile des manchots empereurs : modélisation intégrée
- Sabrina Servanty (2 ans, 2008-2009) - dynamique des population exploitées
- Eleni Papadatou (1 an, 2009) - analyse de la survie de chauves-souris multi-population et multi-espèce : modélisation bayésienne

- Guillaume Péron (6 mois, 2010) - impact de la chasse sur la dynamique des populations de bécasses françaises

Doctorants (4)

- Lucile Marescot (2010-2012) : Modélisation de la dynamique de la recolonisation du loup en France (en co-direction avec Jean-Michel Gaillard du Laboratoire Biométrie et Biologie Evolutive de l'Université de Lyon 1 et Roger Pradel du CEFE).
- Sarah Cubaynes (2009-2011) : Modèles mixtes de capture-recapture, Biostatistique (en co-direction avec Christian Lavergne du Laboratoire de Probabilités et Statistiques de l'Université Montpellier 2).
- Mathieu Buoro (2009-2011) : Ecologie évolutive en conditions naturelles via l'utilisation de données de capture-recapture : le Saumon Atlantique comme cas d'étude (en co-direction avec Etienne Prévost de l'INRA de St Pée-sur-Nivelle et Jean-Dominique Lebreton du CEFE).
- François Guilhaumon (2008-2010) : Analyses des patrons de biodiversité à large échelle et biogéographie de la conservation : apports méthodologiques (en co-direction avec David Mouillot du Laboratoire Ecosystèmes Lagunaires de l'Université Montpellier 2).
- En parallèle des doctorants que j'encadre, je participe ponctuellement à l'encadrement de plusieurs autres doctorants : Jean-Baptiste Mihoub (dirigé par François Sarrazin, Université Paris VI, biologie de la conservation ; P14), Jean-Pierre Moussus (dirigé par Romain Juliard et Frédéric Jiguet, Muséum National d'Histoire Naturelle, écologie des communautés), Rachel McCrea (dirigée par Byron Morgan, Département de statistique de l'Université de Canterbury, modélisation intégrée multisite ; S3 et CL27), Richard Bischof (dirigé par Jon Swenson, Nigel Yoccoz, et Atle Mysterud, Norvège, dynamique des populations exploitées ; P32), Guillaume Péron (dirigé par Pierre-André Crochet et Roger Pradel, Université Montpellier 2, étude de la sénescence en conditions naturelles ; P33 et S36), Bénédicte Madon (dirigée par Brian McArdle, département de statistique de l'Université d'Oakland en Nouvelle-Zélande, estimation de la taille des population à partir de plusieurs sources de données ; S4), Fitsum Gebreselassie (dirigé par Michael Schaub, département de biologie de la conservation de l'Université de Bern en Suisse, modélisation intégrée ; P2 et P19).
- J'ai participé également au comité de thèse de 9 étudiants et à 1 jury de thèse.

Masters (24 : 11 M2 Biostatistique, 6 M2 Ecologie-Evolution, 4 M1 Ecologie-Evolution, 3 ingénieurs Biostatistique)

- 2010 : Conséquences évolutives de l'exploitation chez le sanglier : une approche de modélisation intégrée, Marlène Gamelon (avec Aurélien Besnard), stage M2 Recherche BEE.
- 2010 : Séparer les effets de l'information publique, de l'âge et de l'expérience chez la Mouette tridactyle, Marine Desprez (avec Roger Pradel, Emmanuelle Cam et Thierry Boulinier), stage M2 Recherche BEE.
- 2010 : Analyse hiérarchique des relations traits / environnement, Baptiste Testi (avec Eric Garnier), stage M2 Pro Biostatistique.
- 2009 : Analyse PLS des données de capture-recapture, Soad Bouhazama, stage M2 Recherche Biostatistique.
- 2009 : Prédicteurs des risques d'extinction dans des populations fragmentées, Amel Ber-rima, stage M2 Recherche Conservation de la BioDiversité (avec K. Theodorou).
- 2009 : Dynamique de populations exploitées : le cas de la Perdrix rouge, Marlène Gamelon, stage M1 BEE.
- 2008 : Héritabilité de paramètres démographiques avec données de capture-recapture, Julien Papäix, stage M2 Recherche Biostatistique.
- 2008 : Impact des conditions climatiques sur la reproduction du Tétraz lyre dans les Alpes, Jean-Yves Barnagaud (avec P.-A. Crochet), stage M2 Recherche BEE.
- 2008 : Compromis évolutifs chez le Saumon Atlantique avec prise en compte de la détectabilité, Mathieu Buoro (avec E. Prévost), stage M2 Recherche BEE.
- 2008 : Estimer l'abondance de loups en France, Sarah Cubaynes (avec J.-M. Gaillard), stage M2 Recherche Lyon.
- 2008 : Modélisation spatiale des densités d'oiseaux en Ecosse, Saqlain Raza, stage M2 Recherche Biostatistique.
- 2007 : Analyses des pistes pour données de capture-recapture, Sarah Cubaynes, stage M1 BGAE option BioStat, CEFE (avec C. Doutrelant, V. Grosbois et P. Perret).
- 2007 : Estimation des gradients de sélection sur traits morphologiques chez le Merle noir avec données de capture-recapture, Dounia Saleh, stage M1 BGAE option EBE, CEFE (avec A. Grégoire).
- 2007 : Facteurs écologiques et morphologiques affectant l'olfaction chez les procellariiformes, Paul Bacquet, stage M1 BGAE option EBE, CEFE (avec F. Bonadonna).
- 2007 : Sélection de modèles en bayésien pour la modélisation intégrée des populations, Marie Cheminat, stage M2 Recherche Biostatistique, INRA/CEFE (avec J.-P. Vila).
- 2006 : Incorporer des covariables dans les méthodes d'échantillonnage par la distance via

des méthodes bayésiennes, Jérémie Piffady, stage pré-doctoral en BioStatistique, University of StAndrews (avec S.T. Buckland).

- 2005 : Application du filtrage particulaire pour la modélisation intégrée des populations, Blaise Doris, DEA BioStatistique, Université de Montpellier II (avec V. Rossi).
- 2004 : Chaînes de Markov cachées pour les données de capture-recapture, Lauriane Rouan, DEA BioStatistique, Université de Montpellier II (avec R. Pradel).
- 2004 : Un test d'ajustement pour les mélanges de multinomiales avec application aux données de capture-recapture, Thomas Filleron, DEA BioStatistique, Université de Montpellier II (avec R. Pradel).
- 2004 : Inférence statistique pour les relations aire-espèce, Francois Guilhaumon, DEA BioStatistique, Université de Montpellier II (avec D. Mouillot).
- 2004 : Modélisation intégrée pour les plantes et implémentation logiciel, Grégoire Michau, stage ingénieur École Polytechnique, Université de Grenoble (avec F. Nicole).
- 2004 : Gérer les erreurs de mesures dans les modèles d'échantillonnage par la distance, Bouaynaya Samed and Bouzoubaa Mohamed, stage ingénieur ENSIMAG, Université de Grenoble.
- 2003 : Redondance en paramètres dans les modèles multiévénements de capture-recapture, Lory Maurin, DEA BioStatistique, Université de Montpellier II (avec R. Pradel).
- 2002 : Intervalles de confiance de profil pour les modèles de capture-recapture multiétats, Laurent Amor, DEA BioStatistique, Université de Montpellier II (avec R. Pradel).

Enseignement

- Co-responsable du module Biomathématiques du M2 BEE de l'UM2
- Co-responsable du parcours BioDiv (master franco-grec) du Master BGAE de l'UM2
- 2007 - actuellement : Université Montpellier 2 : M2 BEE/DEPS
 - Introduction à la modélisation statistique : inférences fréquentiste et bayésienne (3h)
 - Dynamique des populations (6h)
- 2007 - actuellement : Université d'Egée (Grèce) et Montpellier 2 : Master BioDiv
 - Dynamique des populations (6h)
- 2005-06 - School of Mathematics and Statistics (StAndrews, Écosse) : MT2004 - Cours / TDs / TP de probabilités / statistiques pour des étudiants en deuxième année (50h).
- 2003-04 - ATER (96h), Institut de Mathématiques Appliquées de Grenoble ENSIMAG (Grenoble, France) : Cours / TDs de probabilités / statistiques pour des étudiants en 3ème et 4ème années (théorie de l'estimation, tests d'hypothèses, inférence, régression linéaire).
- 2002-03 - ATER (96h), Institut des Sciences de l'Ingénieur de Montpellier ISIM (Université

de Montpellier II, France) : Cours / TDs de probabilités / statistiques pour des étudiants en 3ème année (théorie de l'estimation, tests d'hypothèses, inférence, régressions linéaires simple et multiple, analyse de données, Chaînes de Markov).

- 1999-02 - Moniteur (64h), Laboratoire de Probabilités et Statistique (Université de Montpellier II, France) : Cours / TDs de probabilités / statistiques pour des étudiants en 1ère et 2ème années (les bases), 4ème année (simulation de variables aléatoires, méthodes de ré-échantillonnage, estimation à noyau, avec Splus) et 5ème année (inférence, avec Splus).

Ateliers de travail

- Cours et TDs, Workshop CR 2009 – Modelling individual histories with state uncertainty. 16-20 Novembre 2009, Montpellier, France.
- Cours et TDs, Bayesian Methods for Population Ecology. 7-10 Septembre 2009, St Andrews, Ecosse.
- Cours et TDs, Workshop CR 2008 – Modelling individual histories with state uncertainty. 17-21 Novembre 2008, Montpellier, France.
- Cours et TDs, Workshop CR 2007 – Quantitative Methods in Population Dynamics. 11-15 June 2007, Mytilène, Grèce.
- Cours et TDs, Workshop CR 2006 – Analysis of multistate capture-recapture data : modelling incomplete individual histories. 14-17 Novembre 2006, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Etats-Unis.
- Cours et TDs, Bayesian Methods for Population Ecology, 4-8 Septembre 2005, Cambridge, Angleterre.
- TDs Workshop CR 2005 – Analysis of multistate capture-recapture data : modelling incomplete individual histories. 19-23 Septembre 2005, Montpellier, France.
- Cours et TDs, Statistics in practice using SPSS, et, Counting animals with Distance sampling methods using Distance. Kota-Kinabalu (Sabah) Malaisie. Juillet 2003.
- Cours et TDs, Analysis of Multistate Capture-Recapture Data : Modelling Incomplete Individual Histories. Workshop. Montpellier. Mars 2003.
- Cours et TDs, Analysis of Multistate Capture-Recapture Data : Modelling Incomplete Individual Histories". Workshop. Montpellier. Mars 2002.
- TDs, Qualitative statistical data analysis and generalized linear model pour l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). Montpellier. 2001.

Animation de la recherche

- **Editeur associé** pour les revues Wildlife Biology et The Open Journal in Statistics and Probability
- **Evaluation d'articles** pour les journaux suivants : American Naturalist, Behavioral Ecology, Biometrics, Canadian Journal of Statistics, Conservation Biology, Ecological Applications, Ecology, Ecology Letters, Environmental and Ecological Statistics, Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics, Journal of Applied Ecology, Journal of Ornithology, Oikos, Population Ecology, Statistical Modelling

Administration de la recherche

- **Responsable** d'un projet bilatéral CNRS-Royal Society, Statistical inference in capture-recapture models (2010-2011)
- **Responsable** d'une l'ANR Jeunes Chercheurs, Vers les Modèles Mixtes de Capture - Recapture (2009-2011)
- **Responsable** d'un projet bilatéral France-Berkeley (financement Berkeley University), Integrated approach for population viability analyses with limited data (2009)
- **Responsable** d'un projet bilatéral France-Suisse (financement Ministère des Affaires Etrangères), Densité-dépendance dans la démographie des cigognes blanches : de nouvelles méthodes pour un nouveau regard (2008-2009)
- **Responsable** d'un Projets Exploratoires Pluridisciplinaires (PEPS) du Département ST2I du CNRS, CR2M : vers les Modèles Mixtes de Capture - Recapture (2008-2009)
- **Responsable** d'une convention de recherche avec l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Estimation des effectifs de la population de loups en France (2008-2009)
- **Responsable** d'une convention de recherche avec l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Dynamique des populations exploitées de Perdrix rouges (2009)
- **Responsable** d'un projet financé par le Conseil Scientifique de l'Université Montpellier 2, Approche hiérarchique de la réponse évolutive à la sélection (2008)
- **Responsable** d'un projet Marie-Curie (intra), New Statistical Methods for Wildlife Population Assessment (2005-2006)
- **Participant** à l'ANR Jeunes Chercheurs (responsable Anne Charmantier), Potentiel évolutif dans des environnements changeants : une approche en génétique quantitative (2009-2011)
- **Participant** au projet régional BIOSTIC (responsable : Roger Pradel) Université Montpellier 2, Techniques markoviennes avancées en dynamique des populations (2009)

- **Participant** à un GDRI (responsable : Anne Charmantier), Dynamique de la biodiversité et traits d’histoire de vie (2009-2010)
- **Participant** à une ACI CLIMPOP (responsable : Henri Weimerskirch) sur l’étude de l’impact du climat sur la démographie des vertébrés terrestres (2007-2008)
- **Responsable** scientifique de la plate-forme informatique "Informatique" de l’UMR CEFE 5175 (2007-2010)
- **Membre** (élu) du pool d’experts EVAP Université Montpellier 2 (2009 -)

Vulgarisation scientifique

- **Article de vulgarisation** intitulé : De l’analyse génétique à l’estimation des populations de loups pour le Bulletin d’information du réseau loup France (janvier 2008)
- **Table ronde** entre scientifiques et gestionnaires de la biodiversité à l’Université Montpellier 2. Salon des Métiers et des Professionnels de l’Ecologie (février 2009)

Des modèles de capture-recapture pour l'écologie évolutive

En écologie évolutive, la disponibilité croissante de données récoltées dans le temps permet de comprendre les processus évolutifs en conditions naturelles mieux que par le passé. Les biologistes montrent ainsi un intérêt de plus en plus marqué dans les tests empiriques des forces évolutives à l'oeuvre dans des populations sauvages. Bien que ces études soient nécessaires pour mettre à jour des processus en environnement naturel qui ne peuvent être aisément imités en laboratoire, elles posent aussi des problèmes méthodologiques récurrents. En particulier, mesurer la valeur sélective sur le terrain s'avère être une tâche difficile. Idéalement, estimer la fitness¹ requiert un suivi continu de tous les individus d'une population de la naissance à la mort. En pratique toutefois, il est peu réaliste de pouvoir suivre tous les éléments d'une population. Les individus peuvent être vus (ou capturés) ou pas à plusieurs occasions au cours de leur vie, ce qui pose le problème d'une probabilité de détection < 1 .

Alors que ce problème de détectabilité imparfaite a depuis longtemps été intégré en écologie et en biologie de la conservation, il est surprenant de constater qu'il a été négligé en écologie évolutive. Le plus souvent, on suppose que la probabilité de détection vaut 1 pour se ramener commodément à des méthodes statistiques classiques comme des régressions ou des analyses de survie. Or, parce que cette hypothèse forte revient à supposer qu'un individu vu pour la dernière fois avant la fin de l'étude est mort, on sur-estime la mortalité (entre autres) si la probabilité de détection est effectivement < 1 .

Les modèles de Capture-Marquage-Recapture (CMR ; voir Encadré 1) incorporent de manière explicite le processus de détection dans l'estimation des paramètres démographiques (e.g. probabilités de survie, de reproduction ou de dispersion). Toutefois, le potentiel des méthodes de CMR

1. Dans ce document, j'utiliserai valeur sélective ou fitness indifféremment.

Encadré 1. Modèles et données de CMR uniétats

Un protocole de CMR consiste en plusieurs occasions d'échantillonnage au cours desquelles des individus sont capturés ou observés. A chaque occasion, les individus non marqués reçoivent des marques uniques puis sont relâchés. L'identité des individus précédemment marqués est relevée avant leur relâché. Les données se ramènent à un ensemble d'histoires de détection individuelles faites de « 1 » et de « 0 » selon que l'individu a été capturé ou pas (Lebreton et al. 1992). Par exemple, pour 3 occasions de capture, l'individu i avec l'histoire $h_i = (1, 0, 1)$ a été capturé pour la première fois à la première occasion, marqué puis relâché, non capturé à la deuxième occasion, puis capturé à la troisième et dernière occasion.

L'estimation des paramètres démographiques s'appuie sur le modèle probabiliste suivant. Notons $\phi_{i,t}$ la probabilité qu'un individu i vivant à l'occasion t survive jusqu'à l'occasion $t + 1$ et p_t la probabilité de détection à l'occasion t d'un individu vivant. Par simplicité, on suppose que les probabilités de détection ne diffèrent pas entre individus (pas d'indice i) mais varient au cours du temps. La probabilité de l'histoire h_i ci-dessus est alors $\phi_{i,1}(1 - p_2)\phi_{i,2}p_3$.

En pratique, les données de CMR ne permettent pas d'estimer une survie différente pour chaque individu et l'on s'appuiera sur diverses hypothèses d'homogénéité. Le modèle de base (CJS pour Cormack-Jolly-Seber du nom des 3 chercheurs qui ont contribué au développement de ce modèle, voir Lebreton et al. 1992) suppose que la probabilité de survie est identique pour tous les individus et varie au cours du temps. Diverses généralisations et particularisations ont été proposées : effets groupes (mâle vs. femelle par exemple, e.g. P23), âge (jeune vs. adulte, e.g. S31), contraintes sur le temps (survie constante ou variant linéairement avec des covariables environnementales, e.g. P14, P25).

Cette flexibilité conduit à une stratégie de modélisation basée sur un modèle « parapluie » contenant tous les effets biologiquement plausibles, à partir duquel on obtient d'autres modèles plus restrictifs par des contraintes linéaires, de façon analogue aux modèles linéaires généralisés. La qualité d'ajustement du modèle CJS peut être évaluée (voir la revue P9 ; logiciel P45), et la sélection d'un meilleur modèle s'effectue ensuite en général par minimisation d'un critère comme l'AIC (Burnham et Anderson 2002). L'estimation des paramètres, qu'elle soit menée dans un contexte bayésien ou fréquentiste (voir Encadré 2), repose sur la fonction de vraisemblance. Sous l'hypothèse d'indépendance des individus, la vraisemblance d'un jeu de données CMR est proportionnelle au produit $\prod_i h_i$.

Divers logiciels facilitent considérablement la mise en œuvre de ces méthodes pour les biologistes : MARK (White et Burnham 1999), M-SURGE (P47), E-SURGE (Choquet et al. 2009 ; P43) et WinBUGS (CL46).

n'a été que peu exploré en écologie évolutive, et des discussions récurrentes avec des collègues m'ont convaincu qu'un effort pédagogique était d'abord nécessaire pour convaincre de l'intérêt de tenir compte de la probabilité de détection. Quoi de mieux alors que des exemples revisitant avec l'outil CMR des questions bien connues en écologie évolutive (voir P40 et Figure 1) ?

Voilà la boîte de Pandore ouverte ! Alors que les paramètres démographiques peuvent être influencés par plusieurs caractéristiques individuelles comme l'âge, le sexe, le rang social, le phénotype ou le génotype², il faut avouer que ces diverses sources de variabilité ne sont incorporées que de manière imparfaite dans les modèles de CMR, voire complètement ignorées. Plus ennuyeux, l'hétérogénéité entre individus est souvent considérée simplement comme une nuisance susceptible de biaiser les estimateurs ; les efforts pour évaluer et caractériser cette hétérogénéité sont donc essentiellement motivés par la réduction de ce biais et ainsi le fait de statisticiens. Pourtant, l'un des objectifs majeurs en écologie évolutive n'est-il pas justement la détection et la caractérisation des différences entre individus ou groupes d'individus, notamment les différences touchant les composantes de la valeur sélective (et donc les paramètres démographiques) ?

Dans ce document, je plaide pour que la variabilité individuelle soit mise au centre de l'effort d'estimation et d'inférence dans les modèles de CMR, et qu'elle ne soit plus seulement considérée comme une nuisance. Pour illustrer cette idée, je présente comment quatre questions centrales en écologie évolutive (et autant de chapitres) peuvent être abordées grâce aux modèles de CMR.

Cette motivation explique pourquoi j'ai demandé à passer mon HDR dans l'école doctorale SIBAGHE (Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement) et non dans ISS (Information, Structures, Systèmes) dans laquelle j'ai obtenu ma thèse en Biostatistique. Aujourd'hui, mon travail se situe clairement à l'interface de la modélisation, des statistiques appliquées et de la biologie des populations : des cas d'étude génèrent des questions biologiques qui motivent le développement de modèles et méthodes statistiques ; je tiens aussi à assurer le transfert de ces connaissances et techniques par ma participation à l'encadrement d'étudiants, l'enseignement (je n'en fais pas assez à mon goût), à des ateliers de travail et au développement et la popularisation de logiciels. Je souhaitais donc que la pertinence de mes travaux soit évaluée par des biologistes.

2. Les paramètres démographiques peuvent aussi être influencés par des facteurs environnementaux abiotiques (climat, température, précipitations) et biotiques (compétition, prédation, maladies). Etudier l'impact des facteurs abiotiques sur les paramètres démographiques occupe une part importante de mes recherches. Plutôt que d'être exhaustif, j'ai fait le choix d'une présentation orientée sur mes travaux de recherche qui semblent les plus prometteurs.

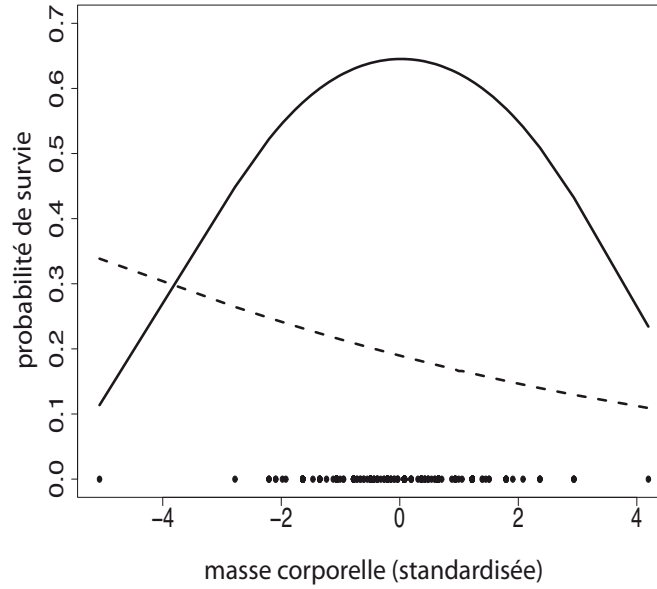


FIGURE 1 – Relation entre survie et masse corporelle chez le tisserin social *Philetairus socius* en Afrique du Sud estimée sur la période 1993-2000 à partir du marquage de 435 jeunes oiseaux (P41). La relation est obtenue par deux approches : une analyse de CMR (trait continu) et une analyse naïve supposant une probabilité de détection des individus = 1 (tirets). Les valeurs observées de la masse sont représentées par des cercles pleins. Comme les probabilités de détection sont < 1 (et varient au cours du temps : entre 0.124 ± 0.045 et 0.829 ± 0.085), l'analyse naïve sous-estime les probabilités de survie. De plus, en comparant les modèles reliant la probabilité de survie de façon respectivement linéaire et quadratique avec la masse corporelle (voir plus bas), on peut discriminer entre sélection directionnelle (relation linéaire) et sélection stabilisante (pic de survie pour des valeurs intermédiaires de la masse : relation quadratique). Alors que l'approche naïve favorise le modèle linéaire et indiquerait donc une sélection directionnelle en faveur des individus les plus légers, l'approche par CMR sélectionne le modèle quadratique et plaide donc pour une sélection stabilisante, avec une survie optimale autour de la masse moyenne (voir chapitre 3). Cet exemple illustre bien les risques d'inférence erronée sur la forme de la sélection quand la détectabilité imparfaite n'est pas prise en compte. Techniquement, en partant de l'Encadré 1, la probabilité de survie peut être exprimée comme fonction d'une ou plusieurs variables explicatives : $\text{logit}(\phi_{i,t}) = f(x_{i,t})$ où $x_{i,t}$ est la valeur de la variable explicative pour l'individu i à l'occasion t . Une fonction, $\text{logit}(\phi(x)) = \log(x/(1-x))$, permet de contenir l'estimateur de la probabilité de survie entre 0 et 1. Le prédicteur $f(x_{i,t})$ peut être linéaire ($f(x) = \beta_0 + \beta_1 x$) ou bien quadratique ($f(x) = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2$), ou basé sur une forme plus souple sans a priori (voir chapitre 3).

Sans rentrer dans l'analyse, je dois avouer qu'il m'a fallu plusieurs années pour comprendre et assumer cette place, ma place. Cela est probablement dû à une tradition française élitiste autour des études en mathématiques dont je suis le produit. Mes séjours post-doctoraux en Grande-Bretagne m'ont aidé à faire « exploser » ce cloisonnement et évacuer un certain complexe. Je dois aussi énormément à mon laboratoire, le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, et aux ingénieurs, techniciens, administratifs, étudiants, chercheurs et enseignants-chercheurs qui le font vivre.

Bonne lecture !

1

Décrire des patrons de sénescence

1.1 Sénescence en conditions naturelles

La sénescence (un déclin des paramètres démographiques avec l'âge) est un paradoxe à première vue difficile à expliquer. C'est en effet un cas où la sélection naturelle favoriserait un déclin de la valeur sélective avec l'âge. On sait néanmoins que la sénescence évolue du fait de la mortalité extrinsèque qui entraîne une diminution de la force de la sélection naturelle avec l'âge. Si les prédictions de la théorie sur l'évolution de la sénescence ont été vérifiées en laboratoire, des études empiriques ont remis en cause leur validité en conditions naturelles (e.g. Reznick et al. 2004, Williams et al. 2006).

Jusqu'à récemment, les preuves empiriques d'une sénescence de survie restaient ambiguës. Si chez les populations sauvages de mammifères, on a produit rapidement des preuves de sénescence de survie, on prédisait que la sénescence était rare voire inexistante chez les oiseaux. Pourquoi ? Une partie de l'explication réside dans certains problèmes d'ordre méthodologique. La sénescence peut être masquée par des changements dans les facteurs extrinsèques qui affectent la survie, par un biais dans l'estimation de la survie généré par exemple par un individu qui disperse pour aller se reproduire ailleurs, ou bien parce que la probabilité de détection n'est pas prise en compte. Si les modèles de CMR ont permis de démontrer des phénomènes de sénescence sur la

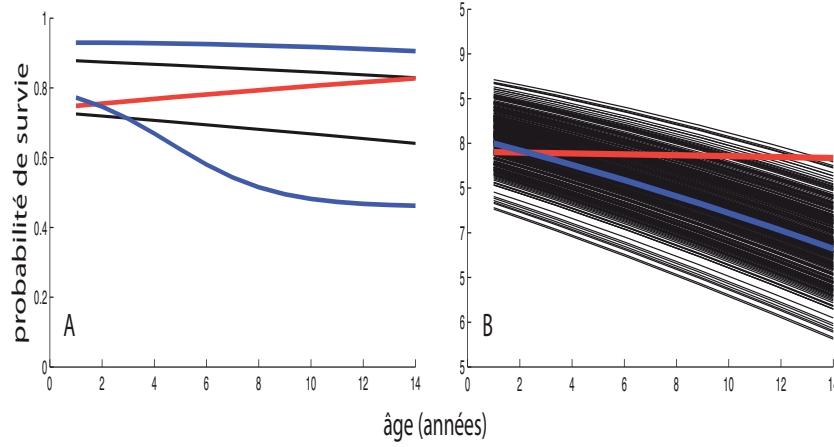


FIGURE 2 – Patrons de sénescence de survie en présence d’hétérogénéité A. *discrète* et B. *continue*. Cas A. On simule des données selon deux classes d’individus : des individus robustes qui ont une forte survie initiale et des individus fragiles qui ont une survie initiale plus faible, les 2 groupes sénescent au même rythme (2 lignes en noir). Cas B. On simule des données avec un total de 300 individus dont la survie en fonction de l’âge pour l’individu i est donnée par $\text{logit}(\phi_{i,t}) = 1.5 - 0.05a_{i,t} + e_i$ où $a_{i,t}$ est l’âge de l’individu i à t et la variable latente $e_i \sim N(0, \sigma = 0.5)$. Certains individus ont une forte survie initiale et d’autres plus faible, et tous sénescent au même rythme (nombreuses lignes en noir). Les individus de survie faible (fragiles) sortent de la population plus rapidement que les individus robustes comme leur chances de survie sont plus faibles. Si la variabilité individuelle ne peut être mesurée (i.e. le caractère robuste ou fragile des individus), la sélection intra-génération masque le vrai patron de sénescence (connu puisque les données ont été simulées) et produit des estimations de la survie âge-spécifique au niveau de la population qui induisent une inférence erronée puisque dans les 2 cas on conclut pas à de la sénescence (la ligne rouge dans les 2 figures). Pour corriger le problème d’hétérogénéité individuelle dans la probabilité de survie, il faut ajuster aux données de CMR des modèles spécifiques (cas A : modèle de mélange à deux classes d’individus, voir Encadré 3 ou cas B : modèle avec un effet aléatoire continu sur la survie, voir Encadré 2) qui permettent d’obtenir des patrons de survie conforme au patron de sénescence attendu (cas A : deux courbes bleues ou cas B : ligne bleue). Dans les 2 cas, la probabilité de détection est fixée à 0.7. Ces 2 exemples miment les résultats obtenus par Vaupel and Yashin (1985) dans le cas d’une probabilité de détection égale à 1.

survie en conditions naturelles en tenant compte de ces différents problèmes, il restait néanmoins une difficulté à lever.

1.2 Le problème de l'hétérogénéité individuelle

Un des problèmes pour mettre en évidence la sénescence est l'existence d'hétérogénéité individuelle. Par hétérogénéité individuelle, j'entends une variation systématique entre individus dans les paramètres démographiques (par exemple des individus avec une meilleure probabilité de survie que les autres).

Si l'on néglige l'hétérogénéité sur le processus de détection générée par exemple par des différences comportementales entre individus (P13) ou bien par des spécificités du protocole d'échantillonnage, alors un biais dans l'estimation des variations de la survie avec l'âge peut apparaître. Je ne m'étendrai pas sur l'hétérogénéité de détection ici. Certainement plus connue (mais pas forcément plus répandue¹ que l'hétérogénéité dans la détection), l'hétérogénéité individuelle dans la probabilité de survie peut être générée par des différences génétiques (voir chapitre 4) ou non-génétiques comme des différences dans l'allocation des ressources (voir chapitre 2). Ce phénomène bien géré dans l'analyse de données de survie chez l'humain (Vaupel et Yashin 1985) est à l'origine des mêmes biais dans l'analyse des données de CMR. L'hétérogénéité individuelle dans la probabilité de survie peut mener à des patrons à l'échelle de la population (courbes en rouge dans les Figure 2A et 2B) qui ne sont pas toujours représentatifs de la vraie relation survie vs. âge à l'échelle individuelle (courbes en noir dans les Figure 2A et 2B).

L'explication est assez simple et tient à un changement dans la composition de la population avec l'âge. Comme la proportion d'individus avec une forte probabilité de survie a tendance à augmenter avec l'âge (sélection phénotypique intra-génération), la probabilité moyenne de survie de la population, utilisée dans la plupart des études sur la sénescence, peut ne pas décroître et même augmenter avec l'âge. Une telle hétérogénéité dans le risque de mortalité pourrait expliquer l'apparente contradiction entre les prédictions de la théorie de l'évolution de la sénescence et les observations. Les analyses de CMR ne font pas exception, et l'impossibilité jusqu'à récemment de pouvoir intégrer l'hétérogénéité individuelle dans la probabilité de survie pourrait expliquer certains échecs pour détecter la sénescence (e.g. Nichols et al. 1997).

1. L'hétérogénéité individuelle est aussi prise en compte depuis récemment dans l'étude de la sénescence de reproduction (van de Pol et Verhulst 2006).

Encadré 2. Hétérogénéité sous forme d'un effet aléatoire

Pour prendre en compte l'hétérogénéité individuelle, nous utilisons un effet aléatoire individuel sur les paramètres qui permet d'estimer une moyenne pour ce paramètre ainsi qu'une variabilité individuelle autour de cette valeur.

Dans un papier récent, Royle (2008) développe une approche bayésienne pour ajuster ce modèle. En bref, l'approche bayésienne suppose qu'aux paramètres sont associées des distributions plutôt que des valeurs ponctuelles comme dans l'approche fréquentiste classique (voir plus bas). On part alors d'une distribution a priori non-informative pour les paramètres (une loi uniforme entre 0 et 1 pour la probabilité de détection par exemple) que l'on met à jour via l'information contenue dans les données de CMR pour obtenir la distribution a posteriori des paramètres. L'a posteriori est proportionnel au produit de la vraisemblance par l'a priori : c'est une application directe de la formule de Bayes $\Pr(A \text{ sachant } B) \propto \Pr(B \text{ sachant } A) \Pr(B)$ où A est le vecteur des paramètres et B les données. En pratique, on génère des observations de la distribution des paramètres que l'on obtient via des algorithmes de Monte Carlo par chaîne de Markov (MCMC) : on accepte ou rejette selon certaines règles des valeurs générées via une chaîne de Markov dont la distribution stationnaire est précisément la distribution a posteriori des paramètres. La distribution d'un ou plusieurs paramètres peut être résumée par la moyenne a posteriori (la moyenne empirique des valeurs générées par une approximation de Monte Carlo) et un intervalle de confiance bayésien dit de crédibilité (voir McCarthy 2007 pour une introduction, ainsi que L0 et CL46).

Pour des modèles complexes et / ou des jeux de données conséquents, les algorithmes sont gourmands en temps de calcul et leur utilisation peut donc limiter l'ajustement et la comparaison de plusieurs modèles (P5).

Dans le cas particulier des modèles CMR avec un effet aléatoire individuel, le problème se gère dans le cadre fréquentiste classique. On cherche les valeurs des paramètres qui maximisent la probabilité d'occurrence des données, i.e. la vraisemblance : c'est l'estimation par maximum de vraisemblance. Le problème de l'estimation des paramètres dans un modèle avec effets aléatoires est qu'il faut intégrer la vraisemblance par rapport à la distribution de ces effets aléatoires pour obtenir la fonction à maximiser. Dans un travail récent (P1), nous avons proposé une méthode pour approcher cette intégrale, comme il est fait dans les logiciels statistiques de référence comme SAS ou R. En temps de calculs, notre approche est toujours plus rapide que les algorithmes MCMC et repose sur un cadre bien connu des biologistes. L'approche est disponible dans le logiciel E-SURGE (P43).

1.3 Intégrer l'hétérogénéité individuelle dans les modèles de CMR

Pour étudier la sénescence dans les populations sauvages, il faut donc utiliser des modèles statistiques (CMR ou pas) prenant l'hétérogénéité individuelle des paramètres démographiques en compte.

Dans le cas où des caractéristiques individuelles peuvent être mesurées sur le terrain, elles peuvent être utilisées pour rendre compte de l'hétérogénéité individuelle dans les modèles via des covariables individuelles (des mesures morphologiques par exemple, voir Figure 1 et chapitre 3). Cependant, les covariables mesurables ne sont pas toujours suffisantes pour rendre compte de l'hétérogénéité individuelle, précisément puisque la cause exacte de cette hétérogénéité est souvent non identifiée ou non mesurée. Parfois même, on ne peut mesurer ces caractéristiques individuelles (P13).

Si les modèles d'analyse de la sénescence chez les humains ont très tôt intégré une variation individuelle non-expliquée (Vaupel et Yashin 1985), ce n'est que récemment qu'elle a pu être incorporée dans les modèles de CMR. Deux approches existent. Une approche consiste à utiliser un effet aléatoire individuel (P1, P41, Royle 2008 ; voir Encadré 2), une variable aléatoire qui n'est pas directement observée (on parle de variable latente) mais dont la variance permet de quantifier l'écart entre la réponse d'un individu et la réponse moyenne de la population. Dans le contexte de la sénescence, cette réponse est la survie, et chaque individu a son propre risque de mortalité, qu'on appelle souvent « frailty » pour fragilité, une réalisation de la variable latente (Cam et al. 2002). L'autre approche est basée sur des modèles dits de mélange qui considèrent des classes discrètes d'hétérogénéité (Pledger et al. 2003). Comme les modèles avec effets aléatoires, ce sont aussi des modèles à structure cachée (Pradel 2005 ; voir Encadré 3) où l'indicateur d'appartenance d'un individu à l'une des classes est une variable latente (Pradel 2009)². Ces deux approches permettent de détecter de la sénescence de survie en présence d'hétérogénéité, qu'elle soit discrète (courbes bleues dans la Figure 2A) ou continue (courbe bleue dans la Figure 2B).

Dans la section suivante, je m'attarde sur deux cas d'étude qui montrent comment les modèles de CMR récemment proposés pour prendre en compte l'hétérogénéité individuelle non-observée permettent de décrire de manière fiable des patrons de sénescence de survie.

2. Nous avons aussi développé de tels modèles pour une utilisation en biologie de la conservation. Dans une étude sur la recolonisation par le loup des Alpes, nous nous intéressons à l'estimation des effectifs et du taux de croissance de la population. Une difficulté qui surgit dans l'utilisation des modèles de CMR est la présence d'hétérogénéité individuelle dans le processus de détection des loups. On pense qu'elle vient de la structure sociale de l'espèce (les individus dominants seraient plus détectables que les individus dominés). Ce travail a commencé avec le M2 Biométrie et Biologie Evolutive de Sarah Cubaynes (voir P13), et se continue actuellement au travers de la thèse de Lucile Marescot.

Encadré 3. Hétérogénéité sous forme d'un mélange discret d'individus

Pour prendre en compte l'hétérogénéité individuelle, nous utilisons des modèles dits de mélange (Pledger 2000, Pledger et al. 2003) qui incorporent des groupes cachés d'individus. Autrement dit, on suppose qu'il existe plusieurs classes d'individus, mais on ne sait pas à quelle classe un individu appartient.

Ces modèles de mélange pour données de CMR sont un cas particulier (Pradel 2009) de modèles CMR à structure cachée qui permettent de prendre en compte l'incertitude sur l'assignation d'un état à un individu (HMMs pour hidden Markov models ; Pradel 2005). Ces modèles incluent à la fois des états et des observations générées à partir de l'état sous-jacent des individus (voir Encadré 4 pour plus de détails).

Par exemple, supposons que l'hétérogénéité individuelle puisse s'expliquer par deux groupes d'individus aux caractéristiques spécifiques, et que cette hétérogénéité n'affecte que la probabilité de survie. Alors, si l'on distingue les individus de la classe 1 ($C1$) en proportion π des individus de la classe 2 ($C2$) en proportion $1 - \pi$, la probabilité de l'histoire $h_i = (1, 0, 1)$ de l'individu i s'écrit :

$$\pi \phi_1^{C1} (1 - p_2) \phi_2^{C1} p_3 + (1 - \pi) \phi_1^{C2} (1 - p_2) \phi_2^{C2} p_3$$

où ϕ_t^{C1} (respectivement ϕ_t^{C2}) est la probabilité qu'un individu de la classe $C1$ (respectivement $C2$) vivant à l'occasion t survive jusqu'à l'occasion $t + 1$.

Si l'on suppose que tous les individus ont la même probabilité de survie (modèle homogène), on retombe sur le modèle CJS (voir Encadré 1). A l'inverse, on peut construire des modèles dans lesquels l'hétérogénéité agit sur d'autres paramètres en plus de la survie (la probabilité de détection par exemple ; voir P13 et P33).

1.4 Des cas d'étude

1.4.1 Modèle de CMR avec frailty sur la survie

Quelques études seulement ont été menées sur la sénescence chez des oiseaux à courte durée de vie montrant que la variation avec l'âge de la survie des adultes ne peut être négligée. Toutefois, ces résultats ont été obtenus en supposant une probabilité de détection égale à 1. Nous avons étudié les patrons de sénescence de survie chez le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) (S38). A ma connaissance, c'est la première fois que des modèles de CMR incorporant une frailty sur la survie sont proposés pour étudier la sénescence de survie.

Le jeu de données s'étale sur 29 années et la longévité maximale observée chez cette espèce est de 10 ans. Les individus sont marqués à la naissance et on ne considère que les femelles. Pour tenir compte du passage des individus de l'état non-reproducteur à l'état reproducteur, nous utilisons une extension des modèles CMR unietats à plusieurs états (voir chapitre 2). Concernant le processus de détection, les individus non-reproducteurs ne sont pas observables comme ils errent en dehors de l'aire d'étude et n'ont pas un territoire établi alors que les reproducteurs peuvent être revus, mais avec probabilité < 1 .

On se concentre maintenant sur la probabilité de survie annuelle des individus reproducteurs ($\phi(R)$). Nous avons testé plusieurs modèles dont certains sans l'effet de l'âge et d'autres stipulant différentes formes pour la relation survie vs. âge, dont le modèle quadratique :

$$\text{logit}(\phi_{i,t}(R)) = \beta_1 + \beta_2 a_{i,t} + \beta_3 a_{i,t}^2 + b_t + e_i$$

où $a_{i,t}$ est l'âge de l'individu i l'année t . Le terme $b_t \sim N(0, \sigma_b^2)$ est un effet aléatoire temporel pour prendre en compte la variabilité environnementale interannuelle et $e_i \sim N(0, \sigma_e^2)$ est un effet aléatoire individuel pour prendre en compte l'hétérogénéité (voir Encadré 2). Les coefficients de régression β ainsi que les variances des effets aléatoires sont des paramètres à estimer.

Ce modèle quadratique domine les autres modèles, suggérant une sénescence de survie chez le cincle. Ignorer l'hétérogénéité individuelle ne masque pas la sénescence qui est forte ici (Figure 3), mais conduit à une sur-estimation de l'âge de début de sénescence (2.45 [1.07, 2.70] sans contre 2.11 [0.51, 2.83] avec). Le pic dans la probabilité de survie annuelle est atteint pour un âge approximativement de 2 ans, ce qui coïncide avec l'âge de première reproduction dans cette population et correspond à la prédiction que la sénescence devrait commencer peu de temps après le déclenchement de la reproduction, et donc affecter un nombre non-négligeable d'individus, même en conditions naturelles.

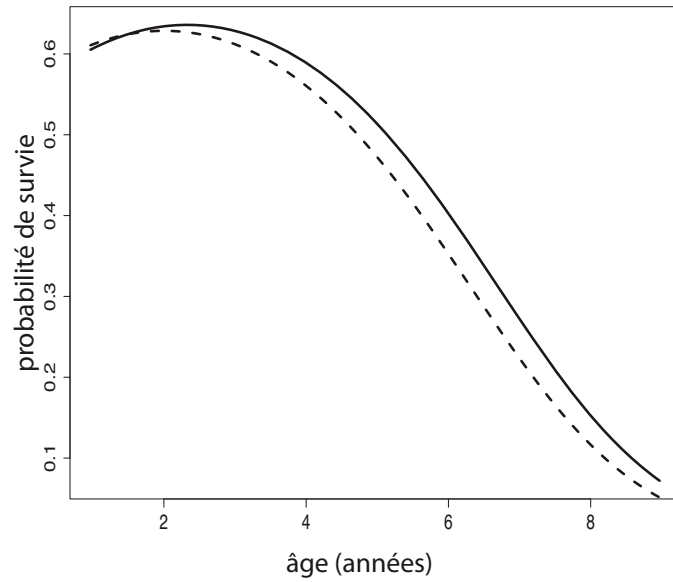


FIGURE 3 – Probabilité de survie en fonction de l'âge dans une population de cingles (femelles reproductrices). Un modèle quadratique est considéré, incluant une hétérogénéité individuelle (tirets) ou pas (trait continu).

1.4.2 Quand l'hétérogénéité de survie n'explique pas tout

La thèse de Guillaume Péron (co-dirigée par P.-A. Crochet et R. Pradel), dans laquelle je me suis investi, nous a permis d'explorer des patrons de sénescence de survie chez la Mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*) (P33). Deux différences importantes par rapport à l'étude précédente sur les cincles méritent d'être soulignées. D'abord, nous montrons ici qu'ignorer l'hétérogénéité individuelle sur un autre compartiment que la survie peut aussi masquer la sénescence de survie. Ensuite, nous nous inspirons de notre connaissance du système pour utiliser, plutôt qu'un effet aléatoire continu, un mélange de deux classes d'individus pour modéliser cette hétérogénéité. Les données viennent d'un suivi à long terme sur l'étang de La Ronze, une colonie de reproduction suivie par notre équipe et située dans le centre de la France. Le jeu de données s'étale sur 28 années et la longévité maximale observée chez cette espèce est de 30 ans.

Dans cette population, la probabilité de détection varie entre individus car ils construisent leur nid à l'intérieur de la végétation ou à la lisière. Comme une grande proportion des réobservations est faite sur les nids, on s'attend à une hétérogénéité dans la probabilité de détection. D'autre part, il y a de l'émigration temporaire des individus vers d'autres sites qui ne sont pas suivis, de telle sorte que des individus ratés à plusieurs reprises sur La Ronze peuvent en fait être vivants ailleurs. Ignorer ce phénomène a un impact sur l'estimation de la « vraie » survie par opposition à la survie « locale ». Cette probabilité est modélisée dans un cadre multiétat qui généralise les modèles CMR uniétats (voir chapitre 2) en considérant un état vivant sur La Ronze et un supplémentaire « vivant ailleurs » de détection nulle sous lequel on regroupe les colonies non-suivies (P28). Des analyses préliminaires montrent que cette dispersion varie individuellement, en particulier entre mâles et femelles. On s'attend donc à une hétérogénéité individuelle dans la probabilité d'émigration temporaire. Dans les deux cas, il est difficile d'avoir des indicateurs fiables de ces sources d'hétérogénéité sous la forme de covariables : la détectabilité est difficilement estimable pour des nids qui ne sont pas visibles et l'espèce présente un faible dimorphisme sexuel. Cette hétérogénéité est prise en compte grâce à un mélange de 2 classes d'individus (voir Encadré 3).

Le meilleur modèle montre une sénescence de survie chez la mouette (Figure 4). La comparaison de plusieurs modèles (voir Tableau 2 dans P33) montre une forte probabilité d'hétérogénéité à la fois sur la probabilité de détection et la probabilité d'émigration temporaire (mais pas sur la probabilité de survie). Le deuxième meilleur modèle (« très loin » du premier en AIC) n'incorpore pas d'hétérogénéité individuelle sur la probabilité d'émigration temporaire, et surtout, n'inclut pas de variation de la probabilité de survie avec l'âge³. Ce résultat suggère que, dans

3. Dans l'analyse des données de CMR, l'âge d'un individu correspond au temps écoulé depuis sa capture initiale (TFC pour Time Since First Capture). Les mouettes sont marquées poussins et sont donc d'âge connu, mais elles rentrent dans l'étude comme adultes à un âge variable. Le TFC ne correspond donc pas à l'âge véritable. Pour modéliser cet âge réel, il faut en pratique contraindre la survie à varier avec le temps via autant de groupes qu'il y

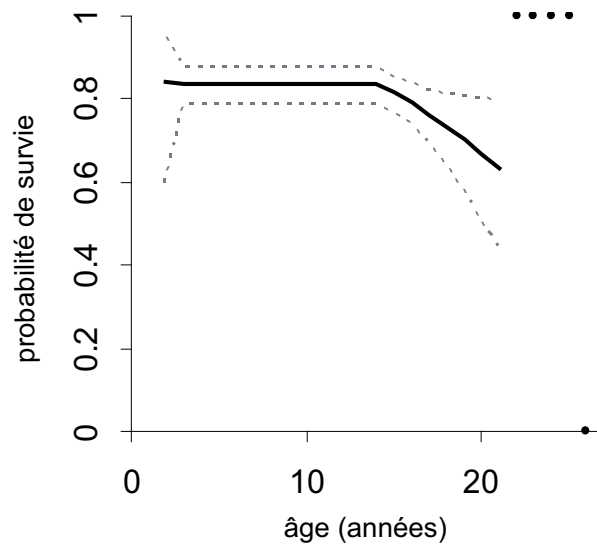


FIGURE 4 – Probabilité de survie chez la Mouette rieuse en fonction de l'âge. Les paramètres estimés sont ceux d'un modèle incluant une hétérogénéité individuelle (mélange de 2 classes d'individus) sur les probabilités de détection et d'émigration temporaire, et une relation contrainte par morceaux de la probabilité de survie en fonction de l'âge. Les lignes en pointillés correspondent aux limites de l'intervalle de confiance à 95%, et les points noirs à des estimations aux borne qui viennent sans erreur standard (voir chapitre 2). La fonction par morceaux reliant la probabilité de survie et l'âge est construite comme suit : on considère une probabilité de survie à 1 an distincte, puis un plateau qui s'étend jusqu'à 14 ans (cette valeur est espèce spécifique et peut s'obtenir grâce à un modèle développé par Guillaume Péron qui prédit le déclenchement de la sénescence en fonction de traits de début d'histoire de vie, S36) puis une décroissance linéaire au-delà.

cette étude, la sénescence de survie est masquée par l'hétérogénéité individuelle dans l'émigration temporaire.

On pouvait s'attendre à un tel résultat puisqu'un événement d'émigration temporaire se produisant à la fin de la vie d'un individu, s'il n'est pas suivi d'une détection, peut passer pour une mort précoce. Ainsi, l'hétérogénéité dans la probabilité d'émigration temporaire peut créer des patrons similaires à ceux générés par l'hétérogénéité dans la probabilité de survie (voir Figures 2A et 2B) et masquer la sénescence. Néanmoins, il semble que ce résultat soit en fait plus dû à un défaut d'ajustement du modèle affectant le processus de sélection de modèles (P33).

1.5 Conclusions et perspectives

Grâce à l'incorporation de l'hétérogénéité individuelle, les modèles de CMR rattrapent un certain retard sur les modèles de sénescence utilisés en démographie humaine. Intégrer un effet aléatoire continu revient à considérer qu'il y a autant de classes de mélange que d'individus. Si l'on n'a aucune hypothèse a priori sur le nombre de classes, un exercice de sélection de modèles peut permettre de déterminer la structure d'hétérogénéité la mieux adaptée (P1). Si la présence d'hétérogénéité non expliquée dans les données fournies du travail intéresse le statisticien, il me semble que le recours à de tels modèles fait toutefois perdre en clarté du point de vue du biologiste. A quoi peut-on attribuer cette hétérogénéité ? Que représente-t-elle ? Au risque d'enfoncer une porte ouverte, on ne saurait trop encourager à utiliser si possible des covariables individuelles pour réduire cette hétérogénéité, voire à réfléchir en amont aux indicateurs à mesurer sur le terrain pour la prendre en compte.

Influence de l'environnement sur la sénescence de survie. Si les développements de méthodes statistiques permettent de documenter de plus en plus la sénescence de survie dans des populations naturelles, rares sont les études qui ont identifié les facteurs abiotiques et biotiques impliqués dans la sénescence. En particulier, une forte densité a un impact négatif sur la survie et la croissance des jeunes d'une population. Pourtant, chez les espèces à longue durée de vie, beaucoup d'individus survivent à cette période stressante de leur développement, et les effets de ces

a d'âges d'entrée dans l'étude. Cette procédure est très gourmande en temps de calcul (pour un même modèle, 24h avec l'âge réel vs. 1h avec le TFC !) et peu réaliste si l'on veut ajuster plusieurs modèles. Nous utilisons donc le TFC comme un proxy de l'âge réel. Cet argument pratique est appuyé par un argument statistique. Une analyse de puissance a montré que c'est la taille d'échantillon plutôt que le fait d'utiliser le TFC vs. l'âge réel qui est le facteur critique dans la détection de la sénescence de survie (Crespin et al. 2006). Le problème est qu'en utilisant le TFC, on mélange des individus d'âge réel différent, ce qui crée du bruit et augmente l'erreur standard associée à l'effet de l'âge sur la survie. Ici, nous considérons que la sélection de modèles est conservative vis-à-vis de la détection de la sénescence de survie. Par acquis de conscience, nous avons vérifié que, pour le meilleur modèle, utiliser l'âge réel ou le TFC produisait des résultats similaires.

conditions sur leur survie plus tard au cours de leur vie restent peu explorés. Grâce à un suivi sur 40 ans d'une population d'Oies des neiges (*Chen caerulescens*) en croissance rapide, nous proposons d'étudier comment, dans une population dont la densité croît dans le temps et l'espace, la sénescence de survie est affectée. Ce projet fait l'objet d'une demande de financement NSF pilotée par Dave Koons (Université de l'Utah) dont je suis co-responsable.

Tester la pléiotropie antagoniste en conditions naturelles. La sénescence évoluerait comme résultat de deux mécanismes génétiques non mutuellement exclusifs⁴. En particulier, la théorie de la pléiotropie antagoniste prédit un compromis génétique entre investissement précoce dans la reproduction et performance tard dans la vie. Les expériences menées en laboratoire ont montré l'existence de tels compromis, mais on sait peu de choses sur l'importance de ces processus dans les populations naturelles. Pour tester cette théorie, il faudrait par exemple pouvoir étudier une covariation entre l'âge de première reproduction, l'âge de début de sénescence, et le rythme du déclin de la survie avec l'âge (e.g. Nussey et al. 2008). En pratique, il s'agit de modéliser conjointement plusieurs paramètres démographiques et d'estimer la covariation entre ces paramètres au niveau individuel. Cette idée est un volet du projet de délégation CNRS que nous avons construit avec Emmanuelle Cam (Université de Toulouse) et sur lequel nous travaillerons lors de son séjour dans notre équipe (à partir de la rentrée 2010 si la délégation est, je l'espère, acceptée). Ce projet est directement relié au chapitre suivant.

4. La sénescence évolue comme la conséquence a) de la pléiotropie antagoniste selon laquelle des gènes pléiotropiques avantageux en début de vie ont des effets délétères à des âges avancés (Williams 1957), ou b) de l'accumulation de mutations qui exercent des effets négatifs aux âges avancés (Medawar 1952, Hamilton 1966).

2

Mettre en évidence des compromis évolutifs

2.1 Compromis évolutifs chez des populations sauvages

L'évolution des traits d'histoire de vie est une question fondamentale de la théorie de l'évolution. Si ces traits étaient indépendants, les individus optimiseraient chaque trait de manière à maximiser leur valeur sélective. Or, comme les ressources sont limitées, les individus doivent décider de comment allouer ces ressources aux différentes fonctions qui assurent leur survie et leur reproduction (Van Noordwijk et De Jong 1986). Si deux traits dépendent positivement d'une même ressource, alors ils sont reliés négativement l'un à l'autre : on parle d'un compromis évolutif (Roff 1992 ; Stearns 1992). Des compromis souvent étudiés sont ceux liant reproduction et survie ainsi que reproduction et reproduction. L'on peut ainsi se demander : la survie dépend-elle ou non du statut reproducteur et, sachant qu'un individu est vivant, son statut reproducteur à la date t a-t-il une influence sur son statut reproducteur à la date $t + 1$?

L'étude et la mise en évidence de compromis en conditions naturelles sont difficiles. D'abord, le suivi exhaustif des individus est impossible en conditions naturelles, survie et reproduction ne sont donc que partiellement observées : si un individu n'est pas détecté, est-il vivant ou mort ? S'il est vivant, est-il reproducteur ou pas ? De plus, prendre en compte l'hétérogénéité individuelle dans les analyses de compromis est importante du fait d'inégalités possibles entre les individus

dans l'acquisition des ressources. Cette variabilité dans la qualité individuelle peut interférer dans la détection de compromis, les individus de meilleure qualité ayant par exemple des fortes probabilités de survie et de reproduction contrairement à la prédiction d'un coût de la reproduction sur la survie.

Dans ce chapitre, j'introduis deux approches qui permettent d'étudier des compromis évolutifs en conditions naturelles via l'utilisation de données de CMR. D'abord, je présente des modèles dits multiétats qui ont fait l'objet de ma thèse et qui généralisent les modèles uniétats (Encadré 1). Mon travail de l'époque a plutôt porté sur le développement de méthodes statistiques pour ces modèles et présente un intérêt limité pour le biologiste (traduction : le lecteur pourra passer rapidement sur cette partie sans conséquence sur la lecture du reste du document). Je présente dans une seconde partie un cadre de modélisation dit à espace d'états que j'ai proposé récemment et dont les applications occupent une part de mes recherches actuelles. Dans la thèse de Mathieu Buoro en particulier, nous cherchons à mettre en évidence des compromis chez le Saumon Atlantique en tenant compte de la qualité individuelle.

2.2 Modèles de CMR multiétats

Nichols et al. (1994) proposent les modèles de CMR multiétats comme un outil pour l'étude des compromis évolutifs entre paramètres démographiques. Dans les modèles multiétats, les individus peuvent non seulement survivre au cours du temps comme dans les modèles uniétats (Encadré 1), mais aussi se déplacer entre différents sites ou états (Hestbeck et al. 1991). Si l'on considère 2 états A et B, l'histoire d'un individu est constituée de 0 (non-détection), A (détection dans l'état A) et B (détection dans l'état B). En termes de paramètres, les probabilités de survie ou de détection peuvent dépendre de l'état et du temps. On introduit en plus les probabilités de transition, $\psi_t(p \rightarrow q)$, qu'un individu vivant à l'occasion t dans l'état $p = A$ ou $p = B$ se « déplace » vers l'état $q = A$ ou $q = B$ entre les occasions t et $t + 1$. Les états peuvent être des sites géographiques mais aussi des états définis au niveau individuel comme un état reproducteur ou non-reproducteur. Ces modèles permettent d'aborder une grande variété de questions en écologie évolutive (Nichols et Kendall 1995 ; Lebreton et al. 2009) comme l'évolution de la dispersion, la sélection de l'habitat ou l'accession à la reproduction. Malgré leur potentiel, ces modèles sont gourmands en paramètres et sont à l'origine de problèmes statistiques qui n'existent pas ou plus pour les modèles uniétats. Comment évaluer la qualité de l'ajustement d'un modèle multiétat aux données ? Quels sont les paramètres estimables ? Comment estimer ces paramètres et avoir une idée de la précision de ces estimations ? Dans cette section, je prends le prétexte de l'étude des compromis évolutifs pour illustrer ces problèmes. Si l'état reproducteur est noté R et l'état

non-reproducteur NR, un coût de la reproduction l'année t sur la survie jusqu'à l'année $t + 1$ est mis en évidence par $\phi_t(R) < \phi_t(NR)$, alors qu'un coût de la reproduction l'année t sur une reproduction future est démontrée si $\psi_t(R \rightarrow R) < \psi_t(NR \rightarrow R)$ (e.g. Townsend et Anderson 2009 pour une application récente).

2.2.1 Tests d'ajustement

Dans toute analyse de données, la construction d'un modèle qui ajuste les données¹ est une étape cruciale puisque c'est sur lui que reposent l'estimation et l'inférence. Le choix d'un modèle erroné est la cause d'un biais dans l'estimation des paramètres ou la source d'erreurs dans les procédures de sélection de modèles².

Pour les modèles de CMR uniétat, l'approche classique d'un test du χ^2 entre observés et attendus est impossible du fait d'un grand nombre d'histoires dont la probabilité est faible, voire nulle. L'alternative repose sur des caractéristiques propres des modèles de CMR qui ont une signification biologique. Un partitionnement astucieux de la statistique de test en composantes spécialisées permet de tester ces hypothèses (un mélange d'individus de passage et d'individus résidents qui peut biaiser la survie ou bien une hétérogénéité dans la détection générée par un effet du piégeage par exemple) en gagnant du même coup en puissance³. S'il y a un défaut d'ajustement, on peut alors proposer une modélisation plus fine (voir P9 pour une revue).

Nous avons proposé une généralisation de cette approche au cas des modèles multiétats (P12). Une particularité de cette procédure est qu'elle met en lumière le rôle du phénomène dit de mémoire comme une alternative plus plausible au modèle multiétat standard. Je pense ici à un modèle qui spécifie que les transitions à partir du site occupé à une date t dépendent aussi du site occupé à la date $t - 1$. Ces modèles permettent d'explorer l'hypothèse d'une fidélité d'oiseaux à leur site d'hivernage (Hestbeck et al. 1991). Si l'on remplace les sites par des états reproducteur et non-reproducteur, cette approche permettrait de tester formellement l'existence d'une qualité individuelle.

1. Par qualité de l'ajustement d'un modèle aux données, j'entends que la distance entre les valeurs prédites par ce modèle et les données observées est faible ; cette notion est à distinguer de l'étape de sélection d'un meilleur modèle par AIC par exemple, qui, si l'étape du test d'ajustement est ignorée, peut conduire à sélectionner un moins mauvais modèle parmi un ensemble de modèles tous mauvais.

2. La problématique des tests d'ajustement fait aussi l'objet d'un chapitre de la thèse de François Guilhaumon que je co-encadre avec David Mouillot. Il s'agit de proposer une démarche pour tester la qualité de l'ajustement des modèles aires-espèces très utilisés en écologie (voir S44, P49 et P51).

3. On parle de test directionnel, par opposition à un test d'hypothèses omnibus dont l'hypothèse alternative n'est pas spécifiée dans une direction particulière. On peut penser à un test de moyenne unilatéral vs. un test bilatéral par exemple.

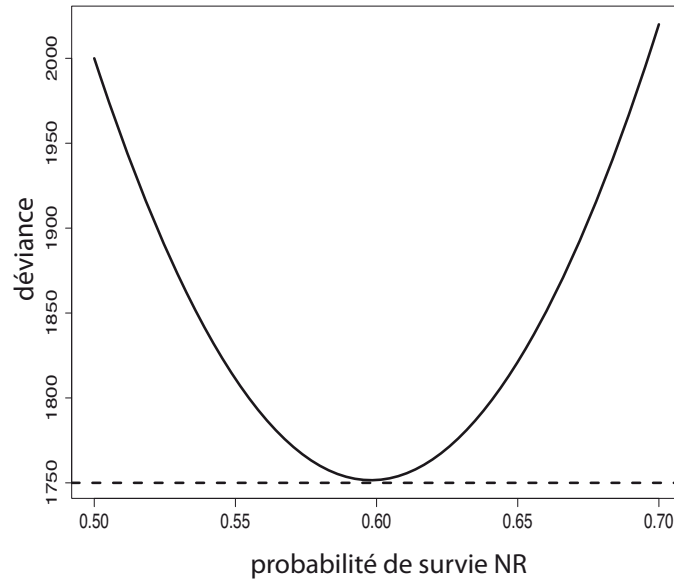


FIGURE 5 – Redondance en paramètres pour un modèle à 2 états reproducteur (R) vs. non-reproducteur (NR) sur des données simulées. L'état non-reproducteur n'est pas observable (la probabilité de détection dans l'état NR est nulle), et les probabilités de survie et de transition entre les états dépendent de l'âge. Le graphique montre la déviante de profil comme une fonction de la probabilité de survie des individus adultes non-reproducteurs. Modèle non-identifiable (tirets) : les survies des adultes reproducteurs sont différentes des adultes non-reproducteurs. La déviante ne change pas avec la survie des adultes non-reproducteurs. Il y a une infinité de minima ce qui signifie que la survie des adultes non-reproducteurs est non-identifiable. Modèle identifiable (trait continu) : les survies des adultes reproducteurs et non-reproducteurs sont contraintes à être égales. La survie des adultes devient estimable. Ce diagnostic peut être fait de manière automatique en utilisant une approche formelle (P11, voir revue dans P10). En appliquant cette démarche, on trouve que pour le modèle identifiable (trait continu), tous les paramètres sont estimables. En revanche, dans le modèle non-identifiable (tirets), seuls les paramètres survie adulte des reproducteurs et probabilité de détection sont estimables. Les autres paramètres (survie des jeunes, survie adulte des non-reproducteurs et paramètres de transition) ne sont pas séparément estimables mais participent à l'estimation dans les fonctions identifiables non montrées ici. Ce diagnostic peut se faire pour un petit nombre d'occasions de détection à l'aide de logiciels de calcul formel type Maple ou Mathematica. Pour généraliser à un nombre quelconque d'occasions, on a recours à un raisonnement par récurrence (P11).

2.2.2 Redondance en paramètres

On dit qu'un modèle est redondant en paramètres si sa vraisemblance peut s'exprimer comme une fonction de moins de paramètres que le nombre original (Catchpole et al. 1996), sinon on dit qu'il est de plein rang (Figure 5). Il est fréquent que des modèles biologiquement pertinents soient surparamétrés et par conséquent, que certains paramètres ne puissent être estimés séparément⁴. Or, identifier quels paramètres (ou fonctions de paramètres) et combien sont séparément estimables est crucial (1) pour une sélection de modèles fiable basée sur l'AIC par exemple (puisque le nombre de paramètres intervient dans le calcul de ce critère) et (2) tout simplement pour l'interprétation des estimations obtenues.

Il existe des méthodes numériques pour diagnostiquer la redondance en paramètres, mais elles sont peu fiables et ne permettent pas de déterminer quels les paramètres ou fonctions de paramètres sont estimables dans les modèles redondants (voir revue dans P10).

Nous avons montré comment vérifier si tous les paramètres d'un modèle multiétat sont estimables (P11 ; voir aussi P28 pour une application). Le cas échéant, nous avons proposé une procédure permettant de réécrire le modèle comme une fonction de paramètres possédant un unique estimateur.

2.2.3 Intervalles de confiance

Généralement, on associe aux paramètres estimés un intervalle de confiance qui reflète l'incertitude d'échantillonnage. Les bornes de l'intervalle de confiance à 95% du paramètre θ sont obtenues comme $\hat{\theta} \pm 1.96 \times SE(\hat{\theta})$. Construire un tel intervalle (1) repose sur le comportement asymptotique selon une loi normale (le terme ± 1.96 où 1.96 est le quantile à 5% d'une loi normale) de l'estimateur du maximum de vraisemblance $\hat{\theta}$, et (2) nécessite de pouvoir estimer la variance (le terme $SE(\hat{\theta})$ qui est l'écart-type de l'estimateur).

Bien utile pour le statisticien, la notion d'asymptotique est toute relative pour le biologiste. Pour des données récoltées sur le terrain, la taille d'échantillon est limitée. Le biais dans l'estimation est alors important et l'utilisation de la normalité asymptotique douteuse. De plus, quand l'estimateur d'un paramètre est près de ou sur la frontière de son domaine de définition, sa va-

4. Dans le modèle de CJS par exemple (Encadré 1), la survie au dernier pas de temps et la détection à la dernière occasion ne sont pas identifiables autrement que sous la forme de leur produit. Il faudrait une session de recapture supplémentaire pour pouvoir les estimer séparément.

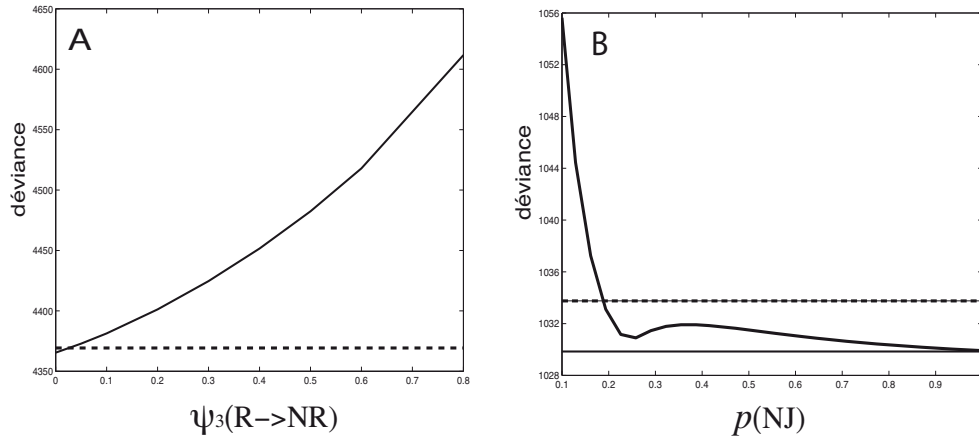


FIGURE 6 – Construction d’un intervalle de confiance basé sur la déviance de profil (P8) pour un paramètre A/ estimé aux bornes et B/ en présence d’un minimum local. Cas A. On considère un modèle multiétat où les probabilités de survie et de recapture ont été contraintes à ne dépendre que de l’état (reproducteur R ou non-reproducteur NR), alors que les probabilités de transition dépendent de l’état et du temps. Ce modèle est ajusté à des données sur la reproduction des Puffins fuligineux (Paul Scofield, comm. pers.). Le paramètre $\psi_3(R \rightarrow NR)$ est estimé à 0 par maximum de vraisemblance, sa variance est nulle. L’intervalle de confiance à 95% basé sur la déviance de profil est $[0; 0.0266]$; les bornes de celui-ci sont calculées comme les valeurs de $\psi_3(R \rightarrow NR)$ telle que la déviance (courbe en trait plein) soit égale à son minimum augmenté de 3.84 (ligne en trait pointillé). Cas B. La déviance de profil (courbe en trait plein) est représentée pour un modèle multiétat où les probabilités de survie, de recapture et de transition ont été contraintes à ne dépendre que de l’état et pas du temps (en trait plein). Ce modèle est ajusté à des données de femelles chevreuils (Jean-Michel Gaillard, comm. pers.), avec 3 états considérés sont vivant sans jeunes (SJ), avec un jeune et avec plus d’un jeune. La ligne en tirets est la déviance évaluée en l’estimateur du maximum de vraisemblance (le minimum) qui vaut 1029.9, celle en trait continu est ce minimum augmenté de 3.84. La probabilité $p(SJ)$ de détection dans l’état vivant sans jeunes est estimée à 1 (le minimum global). Il y a un minimum local dans la déviance pour $p(SJ) \approx 0.25$. L’intervalle de confiance à 95% basé sur la déviance de profil est $[0.1870; 1]$.

riance est quasi voire nulle⁵. Enfin, la présence avérée de maxima locaux⁶ dans la vraisemblance de certains modèles multiétats posent problème dans le calcul de l'estimateur du maximum de vraisemblance, affectant l'estimation par intervalle de confiance.

Nous avons considéré la construction d'intervalle de confiance par la vraisemblance (ou déviance) de profil (P8). Les extrémités de l'intervalle de confiance sont calculées en se basant sur la distribution du χ^2 asymptotique de la déviance. On cherche les valeurs du paramètres pour lesquelles, après optimisation par rapport à tous les autres paramètres, la déviance a augmenté de 3.84 (le seuil à 5% de la distribution du χ^2 à 1 degré de liberté). Pour déterminer ces valeurs, on imagine bien combien une procédure manuelle du type essai-erreur pour approcher la valeur 3.84 peut être fastidieuse. En s'inspirant d'un algorithme existant (Venzon and Moolgavkar 1988), nous avons proposé une approche automatisée dont, comme nous l'avons montré dans des simulations, les performances se sont révélées au moins comparables voire meilleures à celles de l'approche classique. De plus, nous avons montré que cette approche fournit un intervalle de confiance dans le cas d'un paramètre estimé aux bornes (Figure 6A) ou de la présence de maxima locaux (Figure 6B).

2.3 Modèles à espace d'états

Dans la section précédente, nous avons vu qu'il est possible d'étudier des compromis malgré une probabilité de détection < 1 et plusieurs problèmes statistiques liés aux données CMR et à la structure des modèles multiétats. Récemment, nous avons développé un cadre de travail général pour mettre en évidence des compromis en conditions naturelles en prenant en compte à la fois le problème de détectabilité mais aussi celui d'hétérogénéité individuelle évoqué plus haut. Ce cadre repose sur une nouvelle formulation des modèles CMR (voir Encadré 4) qui permet, en bref, de séparer les processus démographiques qui nous intéressent (l'évolution des traits d'histoire de vie ainsi que des corrélations entre ces traits) et les processus d'observation (la détection des individus). C'est au cours de mon post-doc à StAndrews en Ecosse que j'ai commencé à

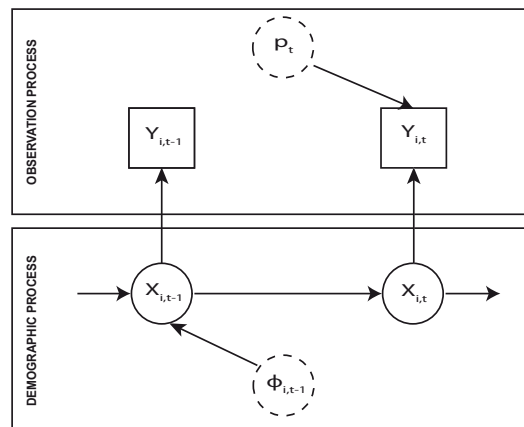
5. On imagine un lancé de pièces à 10 reprises qui se solde par l'obtention de pile à chaque coup. Il n'y a pas de variabilité sur l'issue de l'expérience, même si l'on sait que la variance de l'estimateur de la probabilité d'obtenir pile n'est pas nulle. Ce cas se produit dans des données CMR quand par exemple tous les animaux à risque à une occasion survivent jusqu'à l'occasion d'après. La probabilité de survie sur cet intervalle est estimée à 1 et on ne peut y associer une variance.

6. Pour obtenir les estimations des paramètres par la méthode du maximum de vraisemblance (voir Encadré 2), il faut maximiser la vraisemblance (ou minimiser la déviance qui vaut $-2 \log(\text{vraisemblance})$). Cette optimisation peut se faire de manière explicite dans quelques cas rares. Généralement, on fait appel à des algorithmes itératifs d'optimisation (type Quasi-Newton). Si la déviance présente plusieurs minima, il arrive que l'algorithme reste piégé dans un de ces minima locaux, alors que l'estimateur du maximum de vraisemblance est atteint pour le minimum global.

Encadré 4. Modélisation à espace d'état des CMR

Tout comme les HMMs (Encadré 3), les modèles à espace d'états (SSMs pour state-space models) stipulent deux séries temporelles qui évoluent en parallèle : l'une pour les états qui évoluent selon une chaîne de Markov, et l'autre pour les observations générées par ces états. Les SSMs sont une généralisation des HMMs à un espace infini d'états, même si en pratique cela fait peu de différence comme le choix se fait sur la base de l'approche pour estimer les paramètres, fréquentiste pour HMM et bayésien pour SSM (voir Encadré 2).

Une représentation graphique des modèles à structure cachée (SSMs ou HMMs) est donnée. Le *modèle d'état* est un processus démographique caractérisé par une succession d'états cachés (cercles en trait continu) dans lesquels l'individu évolue selon des probabilités de transition (cercles en tirets). L'état de l'individu i au temps t est vivant ($X_{i,t} = 1$) ou mort ($X_{i,t} = 0$) avec probabilité $\phi_{i,t-1}$ ou $1 - \phi_{i,t-1}$. Le *modèle d'observation* précise que les observations (carrés en trait continu) sont obtenues conditionnellement aux états cachés et aux paramètres associés (cercles en tirets). Si un individu est vivant au temps t , il est observé ($Y_{i,t} = 1$) ou pas ($Y_{i,t} = 0$) avec probabilité p_t ou $1 - p_t$. Le processus démographique (la survie ici) est bien caché (au moins partiellement) puisque quand un individu n'est pas vu, impossible de dire s'il est vivant ou pas.



Ces modèles (Pradel 2005, P6) font une distinction entre les paramètres d'observation souvent considérés comme une nuisance (la détection) et les paramètres d'intérêt (la survie) impliqués exclusivement dans le modèle d'état. Cela permet une description aisée de la dynamique et permet de construire des modèles complexes. En particulier, nous utilisons les SSMs à plusieurs reprises dans ce document (compromis évolutifs P34 et ce chapitre ; hérabilité S37 et chapitre 4 ; sénescence S38 et chapitre 1, surface de fitness P39, P41 et chapitre 3).

m'intéresser à cette approche. Dans la thèse de Mathieu Buoro, nous proposons une application de ce cadre pour mettre en évidence des compromis évolutifs chez le Saumon Atlantique (*Salmo salar*) sur la base des données récoltées sur le Scorff en Bretagne (P34).

2.3.1 Quels coûts pour les juvéniles saumons ?

Le saumon Atlantique effectue son cycle de vie en eau douce et dans l'océan. La phase juvénile se passe en eau douce et dure 1 à 2 ans. Il y a ensuite migration vers l'océan puis retour après 1 ou 2 ans vers le cours d'eau natal pour se reproduire. On se concentre sur la phase juvénile durant laquelle les saumons peuvent adopter différentes tactiques. D'abord, ils doivent décider s'ils vont migrer vers l'océan après leur première année de vie ou bien s'ils vont résider en eau douce une année supplémentaire. La migration vers l'océan s'accompagne d'un processus dit de smoltification qui prépare les individus à la vie en eau salée. Ensuite, pour les mâles qui sont en eau douce depuis 2 ans, ils doivent décider de maturer ou pas avant de migrer vers l'océan. Smoltification (migration vers l'océan), maturation (reproduction) et survie sont trois traits qui dépendent des mêmes ressources, les réserves énergétiques accumulées, d'où la prédiction de l'existence de compromis.

2.3.2 Comment mettre en évidence ces coûts ?

Grâce à la distinction que l'on peut faire entre processus démographiques et processus d'observation dans les modèles à espace d'états (voir Encadré 4), il devient aisé de modéliser et tester des coûts. Pour un coût de la migration, on relie la probabilité de survivre au premier hiver $\phi_{1,i}$ pour un individu i à la décision de smoltification $smolt_i$:

$$\text{logit}(\phi_{1,i}) = \alpha_1 + \alpha_2 smolt_i + e_i.$$

Pour un coût de la reproduction, on relie la probabilité de survivre au second hiver $\phi_{2,i}$ pour un mâle i à la décision de maturation mat_i :

$$\text{logit}(\phi_{2,i}) = \delta_1 + \delta_2 mat_i + e_i.$$

Le terme e_i est un effet aléatoire individuel, distribué selon une $N(0, \sigma_e^2)$ qui capture une variabilité individuelle de survie⁷ non expliquée par la décision de smoltifier ou de maturer. Les

7. On suppose qu'avoir une survie forte au premier hiver est signe d'un individu en bonnes conditions (fort potentiel de survie) qui se transmet aux autres événements de survie (en particulier la survie au second hiver) via l'effet aléatoire individuel qui a une variance commune entre ces probabilités de survie.

variables binaires $smolt_i$ et mat_i prennent la valeur 1 s'il y a smoltification ou maturation, et 0 sinon. Les paramètres α_2 et δ_2 reflètent donc l'influence des décisions de smoltifier et maturer : si l'un d'eux est différent de 0, alors il existe un compromis.

Comment une possible hétérogénéité individuelle est-elle prise en compte dans la détection des compromis ? De deux manières, selon que cette hétérogénéité est observable ou pas. Pour la migration, on sait que l'âge à la smoltification dépend positivement de la croissance au cours des premiers mois de vie en eau douce. On peut donc représenter cette hétérogénéité via une norme de réaction en écrivant que la probabilité de smoltifier κ_i pour l'individu i est une fonction de sa longueur L_i :

$$\text{logit}(\text{Pr}(smolt_i = 1)) = \text{logit}(\kappa_i) = \beta_1 + \beta_2 L_i.$$

Quant à la reproduction, nous n'avons aucun indicateur mesurable sur le terrain. On écrit donc que la probabilité de maturer ψ_i pour un individu mâle i a une certaine moyenne γ et une variabilité individuelle σ^2 capturée par l'effet aléatoire e_i :

$$\text{logit}(\text{Pr}(mat_i = 1)) = \text{logit}(\psi_i) = \gamma + e_i.$$

L'effet aléatoire dans cette relation entraîne une corrélation positive entre les probabilités de maturer ψ_i et de survie au second hiver $\phi_{2,i}$: un mâle qui a une survie forte est de bonne qualité (il stocke beaucoup d'énergie) et aura donc une forte probabilité de maturer⁸. En incorporant une variabilité individuelle observée ou non-observée, on peut ainsi estimer les compromis au travers d'un différentiel de survie (α_2 et δ_2) en corrigeant pour une éventuelle hétérogénéité.

2.3.3 Des résultats compromettants ?

Le paramètre α_2 est estimé positif avec une probabilité > 0.99 (1.44 [0.66 ; 3.53]), ce qui suggère une meilleure survie en faveur des individus qui décide de smoltifier : cette différence de survie hivernale entre futurs migrants et futurs résidents est estimée positive (0.35 [0.09 ; 0.68]) (Figure 7A)⁹. Ce résultat est contraire à notre prédiction d'un coût de la migration sur la survie, mais pourrait s'expliquer par la variabilité dans l'acquisition des ressources au cours du premier hiver. Les futurs migrants continuent d'acquérir des ressources et maintiennent une croissance ce qui leur permet d'assurer la smoltification et la survie. L'énergie ainsi accumulée en période hivernale permet d'assurer à la fois smoltification et survie. A contrario, les résidents

8. Dans un volet du post-doctorat de Sabrina Servanty, nous avons proposé une méthode qui permet de modéliser explicitement la corrélation entre deux paramètres démographiques, voir S31.

9. La survie hivernale des futurs migrants est plus élevée (0.53 [0.32 ; 0.83]) que celles des futurs résidents (0.19 [0.07 ; 0.33]).

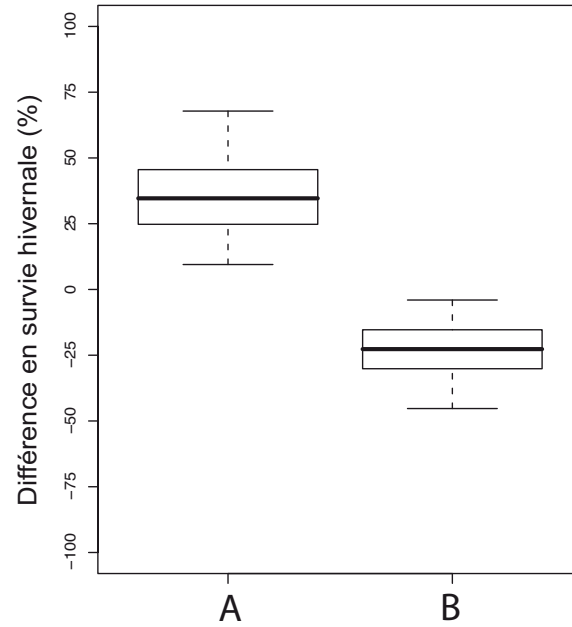


FIGURE 7 – Différentiels de probabilités de survie pour (A) futurs migrants vs. futurs résidents durant le premier hiver (avantage de la migration sur la survie ?) et (B) individus matures vs. immatures durant le second hiver (coût de la reproduction sur la survie ?). Le différentiel de survie est obtenu de la manière suivante : pour la relation entre probabilités de smoltifier et de survivre au premier hiver, on a $\text{logit}(\phi_{1,i}) = \alpha_1 + \alpha_2 \text{smolt}_i + \epsilon_i$, d'où la survie des individus futurs résidents ($\text{smolt}_i = 0$) donnée par $\text{logit}^{-1}(\alpha_1)$ et celle des futurs migrants ($\text{smolt}_i = 1$) donnée par $\text{logit}^{-1}(\alpha_1 + \alpha_2)$. Le différentiel s'obtient alors comme la différence entre survie des futurs migrants et survie des futurs résidents. Idem pour le différentiel de survie au second hiver entre individus matures et immatures. Les diagrammes à moustache sont délimités par les percentiles 2.5 (extrémité inférieure de l'intervalle de crédibilité à 95%), 25, 50 (médiane), 75, 97.5 (extrémité supérieure de l'intervalle de crédibilité à 95%).

réduisent leur activité, deviennent anorexiques et doivent puiser dans leurs réserves énergétiques pour assurer leur survie.

Le paramètre δ_2 est estimé négatif avec une probabilité > 0.97 (-1.41 [-2.92 ; -0.20]), ce qui suggère une survie sélective en fonction du statut de maturation sexuelle, i.e. un coût de la reproduction sur la survie au second hiver : cette différence de survie est estimée négative (-0.23 [-0.04 ; -0.45]) (Figure 7B) ¹⁰.

2.4 Conclusions et perspectives

Les modèles multiétats permettent d'étudier les compromis évolutifs entre traits d'histoire de vie en conditions naturelles, en tenant compte d'une détectabilité imparfaite. La reformulation des modèles de CMR comme modèles à espace d'états fiabilise l'étude de ces compromis en facilitant la prise en compte d'une éventuelle hétérogénéité individuelle non-observée ¹¹.

Cette qualité des modèles à espace d'états est toutefois plus le produit de la méthode adoptée pour estimer les paramètres que des modèles. Les modèles multiétats sont traditionnellement ajustés dans un cadre fréquentiste via des approches d'optimisation, les modèles à espace d'états dans un cadre bayésien via des approches MCMC (voir Encadrés 2 et 4). Ces dernières permettent d'incorporer facilement des effets aléatoires, d'où une préférence pour ces modèles lorsqu'on souhaite intégrer une possible hétérogénéité individuelle. Néanmoins, cet avantage n'est plus l'apanage de l'approche bayésienne puisqu'on sait gérer de mieux en mieux des effets aléatoires individuels dans les modèles de CMR dans un cadre fréquentiste (P1, voir aussi Encadré 2).

Une question pratique se pose alors : pourrions-nous modéliser les coûts sur la survie des saumons par une approche multiétat via la méthode du maximum de vraisemblance ? Probablement, mais au prix de gros efforts de programmation vu la complexité du cycle de vie de l'espèce. En comparaison, on peut construire un modèle à espace d'états dans un contexte bayésien assez aisément grâce aux logiciels disponibles ¹² sans trop se focaliser sur l'implémentation des méthodes d'estimation des paramètres. Quel intérêt cela aurait-il alors ? Peut-être celui d'avoir des outils disponibles pour faire de la sélection de modèles où chaque modèle correspond à un scénario biologique ? Dans le travail de thèse de Mathieu, nous avons en effet adopté une approche basée sur

10. La survie hivernale d'un mâle mature (0.14 [0.02 ; 0.35]) est plus faible que celle d'un immature (0.39 [0.12 ; 0.62]).

11. L'hétérogénéité observée capturable par des covariables individuelles mesurées sur le terrain est relativement facile à prendre en compte dans les modèles à espace d'états (la longueur dans l'exemple saumon par exemple) et dans les modèles multiétats. Relativement car se pose le problème des valeurs manquantes dans le cas de covariables individuelles dont les valeurs changent au cours du temps : quelle est la valeur de cette covariable quand un individu n'est pas détecté ?

12. Voir par exemple le code écrit par Mathieu pour les saumons www.cefe.cnrs.fr/biom/salmonOpenBUGS.txt ou bien les codes associés à CL46.

un modèle intégrant toutes nos connaissances biologiques sur le système plutôt que l'approche sélection de modèles. Les critères d'information comme l'AIC ne font malgré tout pas consensus quand il s'agit de modèles avec effets aléatoires¹³. L'approche pragmatique s'impose alors.

Certains problèmes statistiques des modèles multiétats que j'ai attaqués pendant ma thèse sont à ma connaissance peu abordés pour les modèles à espace d'états. Comment tester l'ajustement de tels modèles ? Comment déterminer quels sont les paramètres estimables quand la tentation est forte d'ajuster des modèles de plus en plus complexes avec les mêmes données ? Qu'on adopte une démarche fréquentiste ou bayésienne, peu importe puisque ces problèmes ont souvent à voir avec la structure du modèle. Comme les modèles multiétats sont des cas particuliers de modèles à espace d'états (P6 et S31), on peut s'aider des méthodes existantes que j'ai exposées pour les modèles multiétats pour fournir des éléments de réponse pour les modèles à espace d'états (e.g. P13, S31).

Hétérogénéité fixe vs. dynamique. L'articulation entre modèles multiétats et à espace d'états permet d'envisager des applications excitantes. Dans un papier récent, Tuljapurkar et al. (2008) introduisent l'hétérogénéité dynamique définie comme des différences d'histoires de vie entre individus générées par le processus stochastique qui décrit les changements d'états observés dans un modèle multiétat (e.g. chez les saumons : migrant, résident, immature, mature non-reproducteur, mature reproducteur, ...). Les auteurs distinguent hétérogénéité dynamique et hétérogénéité fixe définie comme des différences d'histoires de vie entre individus générées par des différences non-observées entre individus et fixées à la naissance (e.g. le génotype ou des effets maternels). On reconnaît par hétérogénéité fixe la notion de frailty introduite au chapitre 1. Sur plusieurs espèces, les auteurs montrent que l'hétérogénéité dynamique suffit à générer la variabilité observée dans les trajectoires de vie. Ils proposent ce modèle pour explorer le rôle des différences de qualité individuelle non-observée. Les populations naturelles sont probablement soumises aux deux types de variabilité individuelle, et un modèle qui incluerait hétérogénéités fixe (via des effets aléatoires) et dynamique (via des transitions entre états) permettrait de quantifier la part relative de chacune. C'est un projet en cours avec Shripad Tuljapurkar, Uli Steiner et Emmanuelle Cam.

13. Si l'on reprend l'exemple chez les juvéniles de saumon d'un possible coût de la reproduction sur la survie au second hiver, $\text{logit}(\phi_{2,i}) = \delta_1 + \delta_2 \text{mat}_i + e_i$, quel est le nombre de paramètres à compter dans la formule de l'AIC en plus des 2 paramètres de régression δ_1 et δ_2 ? Doit-on considérer juste 1 paramètre en plus pour la variance de l'effet aléatoire e_i ou bien autant de paramètres que d'individus pour refléter les réalisations i de cet effet aléatoire ? Il n'existe pas de réponse définitive à cette question à ma connaissance.

3

Explorer des surfaces de valeur sélective

3.1 Sélection naturelle en conditions naturelles

Comprendre comment la sélection naturelle agit sur un ensemble de traits phénotypiques est central en écologie évolutive. Quantifier l'action de la sélection sur des traits phénotypiques dans des populations naturelles permet, si ces traits sont héritable, de prédire leur réponse à l'évolution (Kingsolver et al. 2001). Il existe deux approches utilisées en routine pour estimer et visualiser la relation entre la valeur sélective (caractérisée par la survie, le succès reproducteur ou d'autres combinaisons de traits) et un ensemble de traits phénotypiques (surface de fitness).

Premièrement, la méthode proposée par Lande and Arnold (1983) permet d'estimer des gradients de sélection. Techniquement, il s'agit d'une régression multiple dont les termes linéaires, quadratiques et croisés (interactions) - on parle de régression polynomiale du second ordre - correspondent respectivement aux gradients de sélection directionnels, stabilisants ou disruptifs et corrélationnels.

Deuxièmement, même si la méthode de Lande et Arnold fournit une approximation (quadratique) de la surface de fitness, des méthodes non-paramétriques¹ sont aussi utilisés car elles permettent plus de flexibilité dans la visualisation des surfaces. En effet, elles ne requièrent pas

1. Par non-paramétrique, j'entends ici une approche qui n'implique pas une fonction paramétrique connue des paramètres. Rien à voir avec les tests du même nom.

de modèle a priori (linéaire ou quadratique par exemple) pour la relation entre valeur sélective et traits. Schluter (1998) puis Schluter et Nychka (1994) ont introduit l'utilisation de telles méthodes pour visualiser en 2 ou 3 dimensions l'action de la sélection sur des traits phénotypiques.

Pour mettre en oeuvre ces deux approches, il faut évidemment pouvoir estimer la valeur sélective et donc utiliser les modèles de CMR. Par ailleurs, quand les modèles de CMR sont utilisés pour étudier la sélection, on focalise généralement sur des gradients linéaires ou quadratiques. On ne considère que très rarement plusieurs traits, et jamais à ma connaissance on n'a envisagé l'analyse de termes croisés (ou sélection corrélacionnelle). Enfin, les outils pour visualiser la sélection n'existent pas. C'est au cours de mon post-doctorat à l'Université du Kent à Canterbury que j'ai commencé à m'intéresser au sujet.

3.2 Méthode analytique d'exploration de la fitness

L'idée qui consiste à étudier l'effet de la sélection sur des traits via une approche CMR a d'abord été proposée par Kingsolver et Smith (1995). Malgré tout, elle n'a été que peu utilisée et presque uniquement appliquée à un seul trait phénotypique. Nous avons proposé récemment l'intégration de l'approche de Lande et Arnold à des modèles CMR (P39). On écrit la survie comme la variable réponse d'une régression multiple sur les traits (Brodie et al. 1995) :

$$\text{logit}(\phi_{i,t}) = \beta_0 + \sum_{p=1}^P \beta_p x_i^p + 1/2 \sum_{p=1}^P \sum_{q=1}^P \gamma_{pq} x_i^p x_i^q + e_i + \delta_t$$

où P est le nombre de traits, x_i^p est la valeur du p -ème trait pour l'individu i , les δ_t sont des effets temps fixes et e_i un effet aléatoire individuel. On utilise les effets fixes b_t pour prendre en compte les variations temporelles dans la survie, et l'effet aléatoire e_i pour incorporer une possible variation individuelle (résiduelle) en plus de celle captée par les traits. La signification des paramètres de régression est illustrée dans ce qui suit.

Pour déterminer les combinaisons pertinentes des gradients de sélection, nous voyons le problème comme un exercice de sélection de variables. Nous utilisons une extension des algorithmes MCMC standards (voir Encadré 2 et L0) - MCMC à sauts réversibles (RJMCMC ; Green 1995, CL46, L0) - pour chercher parmi le grand nombre de combinaisons possibles et ainsi trouver le meilleur modèle.

paramètre	modèle linéaire	modèle quadratique	modèle cubique
β_0	0.333 (0.109)	0.473 (0.115)	0.509 (0.117)
β_1	0.180 (0.094)	0.189 (0.096)	0.016 (0.131)
β_2	-	-0.200 (0.072)	-0.268 (0.088)
β_3	-	-	0.081 (0.044)
σ_ϕ	0.861 (0.161)	0.831 (0.163)	0.823 (0.163)
p	0.428 (0.023)	0.428 (0.023)	0.428 (0.023)
AIC (np)	2399.6 (4)	2392.9 (5)	2390.8 (6)

TABLE 1 – Paramètres estimés de 3 modèles décrivant la relation survie vs. masse corporelle chez le Tisserin social. Les β sont les paramètres de régression, σ_ϕ est l'écart-type de l'effet aléatoire individuel sur la survie, p est la probabilité de détection et np le nombre de paramètres.

3.2.1 Un trait

Covas et al. (2002) étudient l'effet de la sélection sur la masse corporelle du Tisserin social (*Philetairus socius*) en Afrique du Sud de 1993-2000 à partir du marquage de 435 jeunes oiseaux. Les auteurs relient la probabilité de survie annuelle de façon respectivement linéaire et quadratique avec la masse (Encadré 1) pour discriminer entre sélection directionnelle (relation linéaire ; $\text{logit}(\phi_{i,t}) = \beta_0 + \beta_1 x_i$) et sélection stabilisante (pic de survie pour des valeurs intermédiaires de la masse : relation quadratique ; $\text{logit}(\phi_{i,t}) = \beta_0 + \beta_1 x_i + \beta_2 x_i^2$). On se ramène à la méthode de Lande et Arnold (1983) si l'on suppose que la détectabilité est parfaite. L'approche par CMR sélectionne le modèle quadratique et plaide donc pour une sélection stabilisante, avec une survie optimale autour de la masse moyenne (Tableau 1). Il s'agit du modèle décrit plus haut avec 1 trait ($P = 1$). On verra néanmoins dans la section suivante que l'analyse est incomplète et qu'une approche non-paramétrique suggère un autre scénario.

3.2.2 Plusieurs traits

Plus récemment, nous avons étudié l'action de la sélection sur un ensemble de traits phénotypiques du merle commun (*Turdus merula*) à Dijon de 1998-2002 à partir du marquage de 199 oiseaux (P39 ; voir Grégoire et al. 2004 pour plus de détails sur l'étude). Nous avons considéré les traits suivants : longueur du tarse, longueur du phalanx, hauteur du bec, longueur de l'aile et longueur de la rectrice. Plusieurs de ces traits étant fortement corrélés, nous avons d'abord effectué une analyse en composantes principales (Tableau 2).

L'interprétation des composantes principales ne pose pas de problème particulier. Par exemple, la composante PC3 est expliquée par une contribution forte et positive de la hauteur du bec et sera interprétée comme telle. Ou encore, la composante principale PC4 oppose la longueur de l'aile et la longueur de la rectrice, deux traits fortement reliés aux performances de vol ; on l'interprète comme la composante « agilité » (plus la rectrice est longue et les ailes courtes, plus grande est l'agilité).

On applique le modèle décrit plus haut avec $P = 5$. Les résultats montrent qu'il n'y a pas de sélection directionnelle ni quadratique, mais une interaction entre PC3 et PC4 (Tableau 3). En d'autres termes, nous détectons un gradient de corrélation entre PC3 et PC4. Cette corrélation entre la hauteur du bec et l'agilité est négative, ce qui suggère que les merles partagent une combinaison particulière de ces deux composantes, telles qu'une augmentation de l'agilité (correspondant à une augmentation de la longueur de rectrice et une diminution dans la longueur de l'aile, i.e. une diminution des valeurs de PC4) est toujours associée à une augmentation de la taille du bec (i.e. augmentation des valeurs de PC3).

Principal component	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Bec	0.37	0.50	0.78	0.04	0.08
Tarsus	0.75	-0.55	0.06	-0.15	0.34
Phalanx	0.77	-0.47	0.17	0.27	-0.30
Aile	0.66	0.48	-0.45	0.34	0.15
Rectrice	0.80	0.34	-0.20	-0.41	-0.19

TABLE 2 – Analyse en composantes principales des traits phénotypiques du Merle noir. Les contributions des différents traits aux axes principaux sont données. En particulier, PC3 représente la taille du bec et PC4 l’agilité.

	β	γ				
		PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
PC1	-0.00 (0.07)	0.05 (0.16)				
PC2	0.002 (0.11)	-0.00 (0.05)	0.12 (0.39)			
PC3	0.02 (0.15)	0.01 (0.07)	0.04 (0.22)	0.00 (0.08)		
PC4	-0.19 (0.65)	-0.01 (0.16)	0.07 (0.46)	-1.67* (0.48)	-0.22 (0.65)	
PC5	0.01 (0.29)	-0.01 (0.18)	0.01 (0.23)	0.12 (0.58)	0.19 (0.90)	-0.01 (0.42)

TABLE 3 – Tableau regroupant le vecteur des gradients de sélection directionnels (β) et la matrice des gradients de sélection quadratiques et corrélationnels (γ) - sur l’échelle logit. On reporte les médianes a posteriori ainsi que l’écart-type entre parenthèses. Une covariable sélectionnée par l’algorithme RJMCMC est affublée d’un signe *.

3.3 Méthode visuelle d'exploration de la fitness

Plutôt que de passer par une approche paramétrique comme dans la section précédente, l'exploration des surfaces de fitness peut se faire via une approche non-paramétrique.

3.3.1 Un trait

Idéalement, on aimerait pouvoir écrire que

$$\text{logit}(\phi_{i,t}) = f(x_i) + e_i + \delta_t$$

où x_i est toujours la valeur du trait x pour l'individu i , e_i est un effet aléatoire individuel et δ_t sont des effets fixes temporels. La nouveauté ici est la fonction f qui n'est pas forcément linéaire ou quadratique, mais dont la forme est guidée par les données. Dans nos travaux (P39, P41 ; voir aussi P7 et P24 pour des applications à des covariables environnementales), nous avons opté pour une famille particulière de fonctions appelées fonctions splines. Une spline est une fonction construite à partir de morceaux de fonctions linéaires ou quadratiques qui sont mises bout à bout. Les points de jonction sont appelés des noeuds, et le coeur du problème de l'ajustement non-paramétrique revient à déterminer leur nombre et leur position (voir Ruppert et al. 2003 pour une introduction).

Reprenons l'exemple des tisserins. Covas et al. (2002) ont trouvé qu'une relation quadratique expliquait le mieux la relation entre survie et masse corporelle (points, Figure 8). Si l'on ajuste le modèle spline proposé (trait continu, Figure 8), on trouve certaines ressemblances mais aussi des différences marquantes entre les deux modèles (P41). D'abord, en accord avec les résultats de Covas et al. (2002), les individus plus légers présentent une forte mortalité. Ensuite, alors que le modèle quadratique est symétrique, les individus aux extrêmes ont des survies faibles similaires, le modèle spline est très asymétrique, les individus plus lourds survivant mieux que les individus plus légers².

Cette réanalyse remet en question la conclusion de sélection stabilisante et montre qu'il est difficile de la distinguer d'une sélection directionnelle en faveur des individus les plus lourds. Malgré tout, l'utilisation des fonctions splines peut permettre d'aller un cran plus loin dans la modélisation paramétrique de la section précédente en suggérant un modèle alternatif. Dans le cas des tisserins, l'ajustement de la spline suggère qu'un modèle cubique pourrait être plus approprié qu'un modèle quadratique (tirets, Figure 8), ce qui est confirmé par la sélection de modèles (Table 1).

2. Ces conclusions sont basées sur un petit nombre d'observations aux extrêmes du phénotype et sont donc à prendre avec précaution.

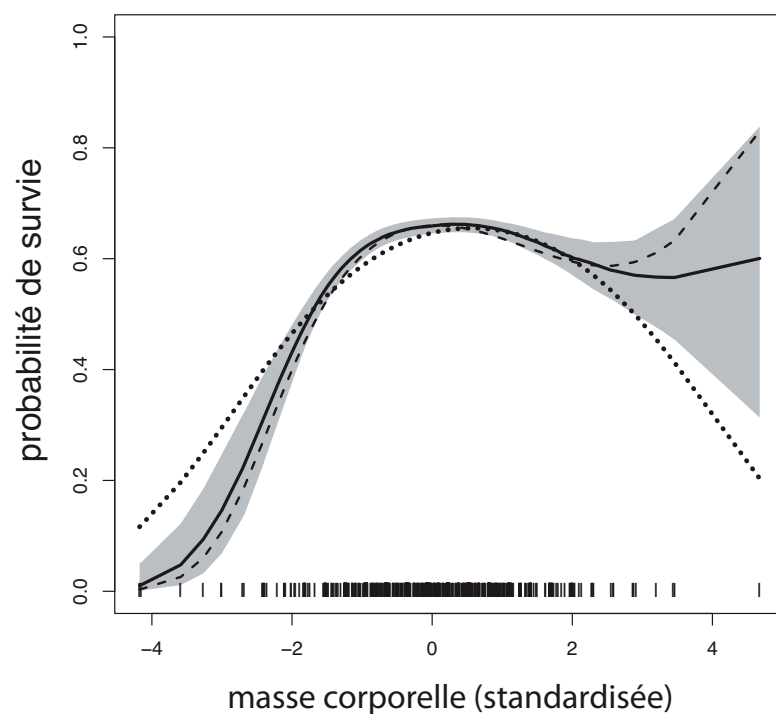


FIGURE 8 – Relation entre survie et masse corporelle chez le Tisserin social. On reporte les médianes a posteriori (trait continu) et l'intervalle de crédibilité à 95% (aire grisée) pour le modèle spline, ainsi que les médianes pour les modèles quadratique (points) et cubique (tirets). Les valeurs de la masse sont aussi reportées sur l'axe des abscisses.

3.3.2 Plusieurs traits

Pour étendre le modèle spline à deux traits, nous adaptons des outils développés en géostatistique pour la construction de carte d'abondance d'espèces par exemple (P41 ; voir aussi CL29 pour une application à des covariables environnementales). Notre objectif ici est de détecter des patrons intéressants qui ne sont pas juste dus à de la variabilité échantillonnale. On considère un modèle dit semi-paramétrique (voir P7) dans lequel deux traits p et q entrent dans le modèle sous forme d'une interaction non-paramétrique, et les traits restants entrent dans le modèle dans une composante linéaire :

$$\text{logit}(\phi_{i,t}) = f(x_i^p, x_i^q) + \sum_{s=1, s \neq p, q}^P \beta_s x_i^s + e_i + \delta_t$$

où x_i^p et x_i^q sont les valeurs des deux traits considérés pour l'individu i , et f est une fonction spline à 2 dimensions.

Appliquons ce modèle à l'étude du Merle noir, en particulier sur les deux composantes principales PC3 (taille du bec) et PC4 (agilité). La représentation graphique de la surface de survie (Figure 9) confirme la sélection corrélationnelle détectée dans la section précédente. La surface présente une crête de survie forte (d'en haut à gauche à en bas à droite), ce qui est cohérent avec la corrélation négative trouvée dans l'analyse paramétrique (voir aussi le contour en tirets rouges illustrant cette corrélation estimées par le modèle paramétrique).

3.4 Conclusions et perspectives

Dans ce chapitre, nous proposons un cadre pour l'étude de la sélection sur des traits phénotypiques via l'utilisation de données CMR. Il s'agit d'outils généraux, flexibles et complémentaires qui permettent de quantifier la force de la sélection sur une combinaison de traits (extension de la méthode de Lande et Arnold pour les données CMR) et de visualiser la forme de la sélection (extension de la méthode de Schluter pour les données CMR).

La méthode paramétrique permet d'étudier les gradients de sélection de manière formelle, comme cela se fait avec des données classiques pour lesquelles on n'a pas le problème de détectabilité, et elle permet ainsi de mettre en évidence des patrons de sélection non-linéaires, comme dans l'exemple merles. La méthode d'ajustement par splines permet de capturer des patrons dans la surface de fitness qui ne sont pas capturés par l'approche paramétrique, comme dans l'exemple des tisserins.

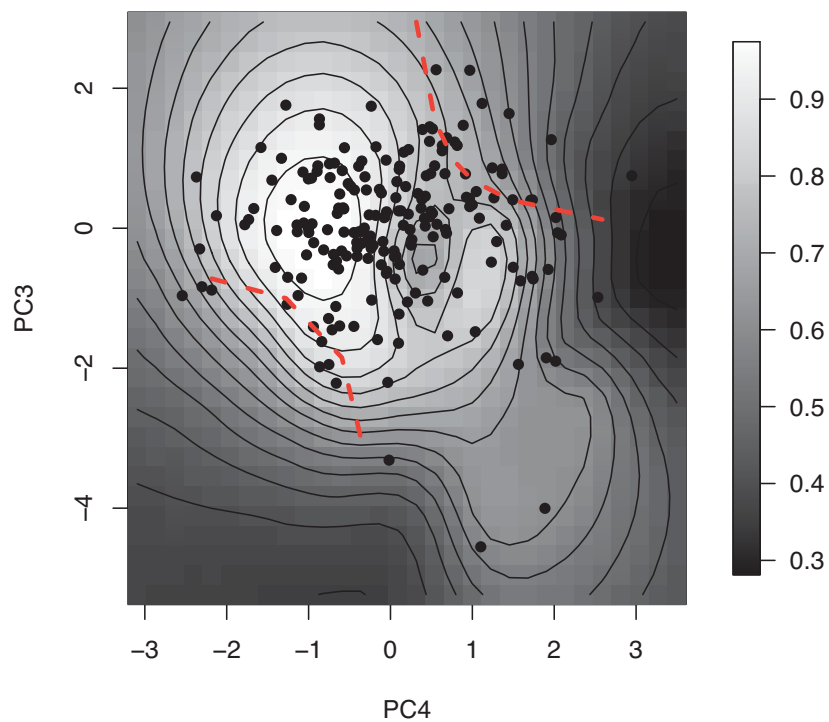


FIGURE 9 – Visualisation de la surface de survie comme une fonction de PC4 (axe des abscisses ; agilité) et PC3 (axe des ordonnées ; taille du bec) pour le Merle noir. Un contour bi-dimensionnel des médianes a posteriori est utilisé. Pour comparaison, le modèle paramétrique (basé sur notre méthode analytique) est illustrée par le contour correspondant à une survie égale à 0.8 (tirets rouges).

Une approche analytique-visuelle unifiée ? J'insiste sur le fait que l'approche analytique fait l'hypothèse, comme l'approche de Lande et Arnold (1983), que la forme sous-jacente de la surface de fitness est effectivement quadratique, alors qu'elle pourrait avoir une toute autre forme (avec un ou plusieurs pics par exemple). Pour relâcher cette hypothèse, Schluter et Nychka (1994) proposent une méthode - la régression par poursuite de projection - qui réduit le nombre de dimensions à la manière de l'analyse en composantes principales, mais utilise aussi des splines pour relier ces nouvelles variables synthétiques à la valeur sélective. Avec une stagiaire M2 Biostatistique (Soad Bouhazama), nous avons obtenu des résultats encourageants pour l'adaptation d'une méthode équivalente pour les CMR.

Comment comparer des gradients de sélection ? La méthode visuelle ne fournit pas des gradients de sélection facilement interprétables et comparables à d'autres études. Elle permet néanmoins de suggérer des modèles analytiques alternatifs aux formes classiques. Dans ce cas, les gradients sont obtenus sur l'échelle logit et sont donc difficilement comparables avec d'autres valeurs obtenues dans d'autres études. Une linéarisation de la fonction logit par développement de Taylor résout le problème pour des valeurs de survie autour de 0.5, mais pour les espèces à longue durée de vie par exemple, il faut aller plus loin.

Le problème des valeurs manquantes. Dans les approches évoquées dans ce chapitre, on a considéré des covariables individuelles (les traits phénotypiques) qui ne varient pas au cours du temps. Même si nos modèles permettent une dépendance vis-à-vis du temps, le problème de données manquantes se pose alors puisque lorsqu'un individu n'est pas capturé, quelle valeur du trait lui attribuer ? A l'heure actuelle, il existe deux approches pour pallier à ce problème. On peut discrétiser la covariable (par exemple, pour le tisserin, trois classes de poids : léger, intermédiaire et lourd) pour se ramener à des modèles multiétats (chapitre 2) dans lesquels les transitions entre états gèrent le problème des valeurs manquantes. Une autre approche consiste à « remplir les trous » en modélisant la distribution des valeurs manquantes. Cela demande de faire des hypothèses sur les changements observés au cours du temps dans la covariable sur les individus capturés (e.g. CL46). A ce jour, les avantages et inconvénients de ces deux approches n'ont pas été évalués pour l'étude de la sélection sur des traits phénotypiques.

4

Quantifier l'héritabilité de paramètres démographiques

4.1 Héritabilité des traits de populations sauvages

La base génétique des traits est au cœur de la sélection naturelle. Comprendre l'évolution par sélection naturelle, prédire son rythme et sa direction sont autant d'étapes qui passent par la compréhension de l'influence génétique et environnementale sur ces traits.

Les modèles de génétique quantitative (Lynch et Walsh 1998) ont pour but de séparer les sources de variation phénotypiques en analysant des données sur les traits quantitatifs (morphologiques, démographiques, comportementaux ou physiologiques) ainsi que sur les relations de parenté entre les individus (pedigree). En particulier, le « modèle animal » permet, via l'utilisation d'effets aléatoires, d'estimer simultanément la part de variance phénotypique qui peut être attribuée à des facteurs génétiques, environnementaux ou d'autres facteurs inconnus (Kruuk 2004). L'héritabilité d'un trait est calculée comme la part de variance expliquée par les effets génétiques additifs.

Alors que l'estimation de l'héritabilité est bien développée en agronomie, ce n'est que récemment que le modèle animal a été proposé pour les populations naturelles de plantes et d'animaux.

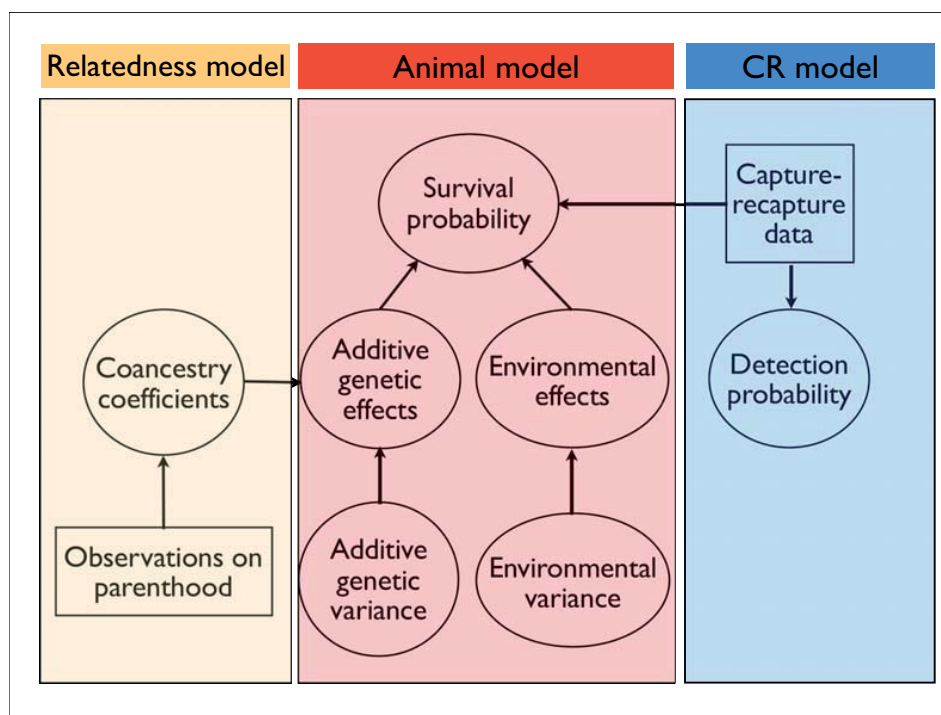


FIGURE 10 – Structure d'un modèle combinant information sur le pedigree et données de CMR. Adapté de O'Hara et al. (2008). Les données de CMR sont obtenues sur plusieurs générations et l'on souhaite estimer les composantes de la variance dans la survie. Le modèle a 3 composantes, un modèle de parenté (en jaune), un modèle animal (en rouge) et un modèle de CMR (en bleu). Le modèle de parenté est utilisé pour déterminer la structure du pedigree à partir d'observations directes sur les individus (via la structure sociale ou des marqueurs génétiques). Dans l'application de notre approche aux mésanges bleues, cette partie est supposée connue. Le modèle animal se nourrit du pedigree au travers des coefficients de parenté nécessaires pour estimer les effets additifs. Enfin, la probabilité de survie dépend des effets additifs et environnementaux. Chaque partie du modèle général peut être modifiée ou étendue séparément. Les rectangles représentent des constantes et les ellipses des variables aléatoires.

Avec la disponibilité croissante de suivis à long terme, cette approche est de plus en plus utilisée.

Toutefois, quantifier l'héritabilité dans des populations sauvages reste une tâche difficile. D'abord, comme les méthodes n'existent (ou n'existaient) pas, son estimation se fait dans les cas rares où la probabilité de détection est proche de 1, ou bien en supposant que cette probabilité vaut 1 (Cam 2009). En outre, la description des patrons évolutifs en milieu naturel peut être masquée par des variations environnementales (Téplitsky et al. 2009) qui dominent les autres composantes de la variance phénotypique. Néanmoins, d'après Kruuk (2004), ces « pièges potentiels (...) peuvent être évités, au moins en partie, par l'utilisation de techniques statistiques plus sophistiquées que celles ayant été traditionnellement utilisées dans la majorité des études de populations sauvages. »

C'est l'esprit de ce chapitre dans lequel nous proposons un cadre pour l'estimation de l'héritabilité des paramètres démographiques à partir de données CMR. Notre approche combine modèles animaux et CMR. Cette idée est dans l'air puisque O'Hara et al. (2008) publient une figure illustrant la structure d'un tel modèle (Figure 10).

Toutefois, les conditions requises pour son développement exigent des efforts transdisciplinaires (Cam 2009). Qu'à cela ne tienne ! Avec deux étudiants (Julien Papaix qui a fait son stage de M2 Biostatistique sur le sujet, et Sarah Cubaynes au travers d'un chapitre de sa thèse), nous avons proposé des modèles animaux pour données de CMR (S37)¹ afin d'estimer l'héritabilité de la survie.

4.2 Brancher le modèle animal sur les modèles de CMR

Le coeur de notre approche repose sur la formulation à espace d'états des modèles de capture-recapture (P6 ; voir Encadré 4) dans laquelle nous considérons deux couches, l'une pour le processus dynamique (le modèle d'état) et l'autre connectant ce processus démographique à son observation via la détection (ou pas) d'individus (le modèle d'observation). Pour simplifier, on se concentre ici sur le processus démographique de survie dont on veut calculer l'héritabilité. Si l'on parcourt la littérature en génétique quantitative, on s'aperçoit que l'héritabilité d'un trait discret (la survie est bien binaire, vivant ou mort) est calculée grâce à des modèles dits à seuil (e.g. Gianola 1982). Cette approche suppose qu'il existe une variable aléatoire continue latente (« liability ») à partir de laquelle des valeurs discrètes du trait sont générées. La clé de la combi-

1. La combinaison de différentes sources d'information, ici le pedigree avec des données de CMR, participe d'un effort plus large de modélisation intégrée qui me tient à coeur comme en témoigne l'encadrement de deux étudiants du M2 Biostatistique (Marie Cheminat et Blaise Doris), ma participation à l'encadrement des thèses de Fitsum Gebreselassie et Rachel McCrea ainsi que plusieurs publications (avec Fitsum : P2, P19 ; avec Rachel : CL27 et S3 ; voir aussi P16).

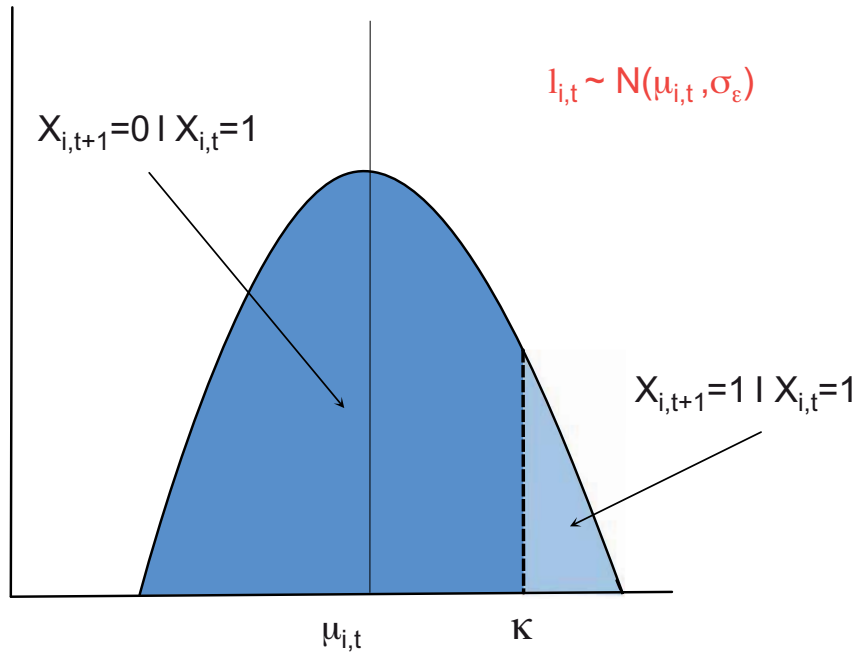


FIGURE 11 – Schéma du modèle à seuil pour la survie. La variable $X_{i,t}$ est l'état de l'individu i à l'occasion t (1 si vivant, 0 si mort) et $l_{i,t}$ sa liability distribuée selon une $N(\mu_{i,t}, \sigma_\epsilon^2)$. On raisonne conditionnellement à $X_{i,t} = 1$. Alors, si la liability de l'individu i à t est plus grande que le seuil κ , cet individu survit jusqu'à l'occasion suivante $X_{i,t+1} = 1$, sinon il meurt sur l'intervalle $X_{i,t+1} = 0$.

naison entre données CMR et information du pedigree réside dans la définition de cette liability. On suppose que $X_{i,t+1}$ l'état (vivant ou mort) d'un individu i au temps $t + 1$ est généré par une variable latente continue $l_{i,t}$, qui, sachant que cet individu est vivant à l'occasion précédente (i.e. $X_{i,t} = 1$), satisfait :

$$X_{i,t+1} = \begin{cases} 1 & \text{if } l_{i,t} > \kappa, \\ 0 & \text{if } l_{i,t} \leq \kappa. \end{cases}$$

où κ est la valeur seuil (Figure 11). En mots, si la liability de l'individu i à t est plus grande que le seuil κ , alors cet individu survit jusqu'à l'occasion suivante $t + 1$, sinon il meurt sur l'intervalle. Nous supposons que la liability est distribuée selon une loi normale d'espérance $\mu_{i,t}$ et de variance σ^2 . Pour des raisons d'identifiabilité des paramètres (voir Chapitre 2), on fixe $\sigma^2 = 1$ et $\kappa = 0$ sans perte de généralité².

Cette construction permet d'exprimer la survie d'un individu i entre les occasions t et $t + 1$ comme $\phi_{i,t} = F(\mu_{i,t})$ où F est la fonction de répartition³ d'une loi $N(0, 1)$ ⁴. Autrement dit, la survie est directement reliée à la liability. Ce lien se fait via la fonction F , ou sa réciproque F^{-1} souvent utilisée dans l'analyse de données discrètes et qu'on appelle fonction probit. On peut alors spécifier le modèle animal sur cette échelle probit :

$$\text{probit}(\phi_{i,t}) = F^{-1}(\phi_{i,t}) = \mu_{i,t} = \eta + b_t + e_i + a_i$$

où :

- η est un terme constant pour la survie moyenne sur l'échelle probit ; ce terme peut être modifié en incluant des covariables en effets fixes qui affectent la survie (climat, voir P25 et CL20 ; exploitation par l'homme, voir P15),
- b_t est un effet aléatoire temps avec $b_t \sim N(0, \sigma_b^2)$,
- e_i est un effet aléatoire individuel non-génétique avec $e_i \sim N(0, \sigma_e^2)$,
- a_i est un effet aléatoire pour la valeur génétique de l'individu i , où le vecteur des éléments a_i est distribué comme une loi normale multivariée $MN(0, \sigma_a^2 \mathbf{A})$, avec σ_a^2 la variance additive génétique et $\mathbf{A}$ la matrice de relation additive génétique. La matrice $\mathbf{A}$ est connue et se construit à partir du pedigree (e.g. entre un individu i et lui-même, on a $A_{i,i} = 1$, et entre un descendant i et son parent j , on a $A_{i,j} = 0.5$)⁵.

2. Cette dernière condition entraîne que la valeur du seuil est absorbée dans le terme constant du modèle animal défini plus bas.

3. La fonction de répartition d'une variable aléatoire réelle X est la fonction F telle que $F(x) = \Pr(X \leq x)$. Si cette fonction est connue, alors la loi de probabilité de X est entièrement caractérisée.

4. $\phi_{i,t} = \Pr(X_{i,t+1} = 1 | X_{i,t} = 1) = \Pr(l_{i,t} > \kappa) = F(\mu_{i,t})$

5. La matrice $\mathbf{A}$ a autant de lignes et de colonnes que le nombre d'individus, et nécessite un traitement particulier (Damgaard 2007).

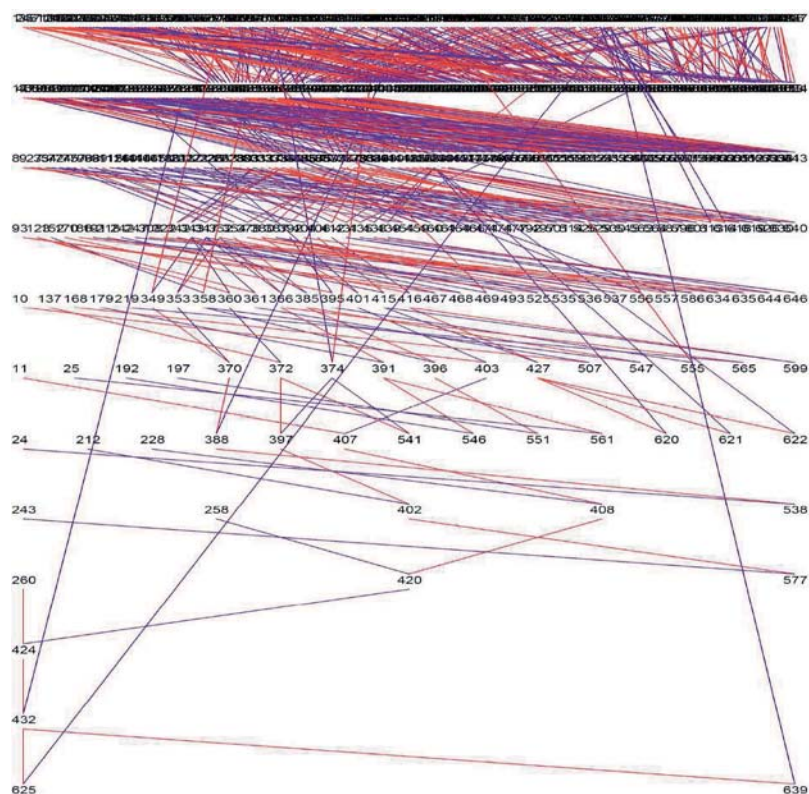


FIGURE 12 – Représentation graphique du pedigree sur les mésanges bleues à partir de 654 individus (218 pères en rouge, 215 mères en bleu, 12 générations en ligne). Ce graphe illustre une dépendance complexe entre les individus (numérotés de 1 à 654) du jeu de données CMR.

L'héritabilité se calcule comme la contribution de la variance additive génétique à la variance totale :

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_b^2 + \sigma_e^2 + \sigma_a^2 + 1}.$$

4.3 Application aux données CMR sur la mésange bleue

Pour illustrer notre approche, nous utilisons un jeu de données sur des individus marqués de mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) dans une population naturelle en Corse. Nous avons à disposition 327 individus reproducteurs suivis de 1979 à 2007. Un pedigree est construit à partir des observations sur le nid (Figure 12).

La probabilité de détection p est forte, et la survie ($\text{probit}^{-1}(\eta) = F(\eta)$) conforme à ce que l'on attend pour un petit passereau (Figure 13). La variance additive génétique σ_a^2 est faible, d'où une héritabilité h^2 faible aussi. La variabilité environnementale σ_b^2 est non-négligeable. On trouve que le meilleur modèle ne contient pas l'effet aléatoire individuel a_i ⁶, ce qui confirme que l'héritabilité de survie n'est pas significative chez cette population de mésanges.

4.4 Conclusions et perspectives

On développe dans ce chapitre un modèle pour estimer et faire de l'inférence sur la base génétique des composantes de la valeur sélective en conditions naturelles. Si l'idée est simple et consiste en la combinaison des modèles animaux et de CMR, sa formalisation passe par une modélisation avancée et sa mise en oeuvre requiert des méthodes MCMC (voir Encadré 2) pour gérer plusieurs effets aléatoires de nature différente (individuel et temporel).

L'analyse des données mésanges montre une héritabilité de la survie faible, ce qui va dans le sens de l'interprétation classique du théorème fondamental de Fisher sur la sélection naturelle qui prédit une héritabilité faible des traits fortement associés à la valeur sélective. Toutefois, le peu d'estimations de l'héritabilité de la longévité en conditions naturelles montrent des résultats contrastés à ce propos (Kruuk et al. 2000, Coltman et al. 2005) et l'héritabilité de la survie adulte n'a jamais été estimée à ma connaissance. Qui plus est, c'est la première valeur d'héritabilité de survie entre saisons de reproduction chez un vertébré sauvage fournie grâce à un modèle tenant compte de la probabilité de détection < 1 .

Héritabilité d'autres paramètres démographiques que la survie. Si nous nous concentrons sur la survie, la généralisation de notre approche à d'autres paramètres démographiques es-

6. La procédure de sélection de modèles qui permet d'arriver à ce résultat n'est pas détaillée ici, voir S39.

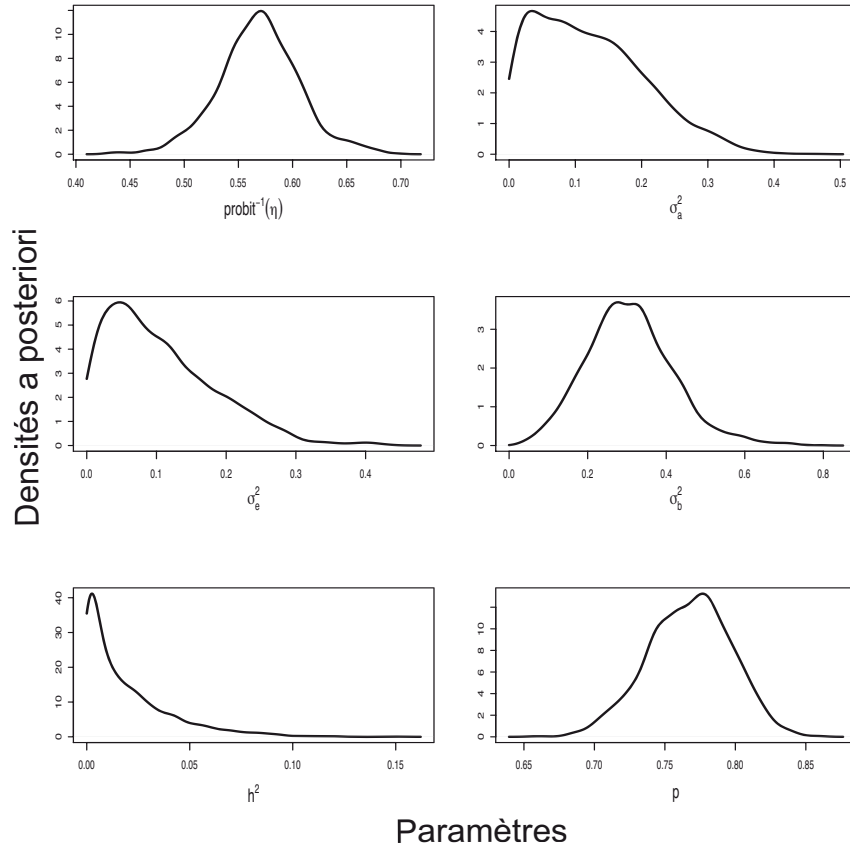


FIGURE 13 – Densités de probabilité a posteriori des paramètres du modèle animal pour données de CMR appliqué aux mésanges bleues. Les valeurs possibles des paramètres sont en abscisses, et en ordonnées on retrouve la fréquence à laquelle on obtient ces valeurs. La signification, ainsi que les médianes et intervalles de crédibilité à 95% des différents paramètres sont (de gauche à droite et de haut en bas) : $\text{probit}^{-1}(\eta)$ (0.57 ; [0.49, 0.65]) est la survie moyenne, σ_a^2 (0.11 ; [0.01, 0.31]) est la variance additive génétique, σ_e^2 (0.09 ; [0.01, 0.28]) est la variance de l'effet aléatoire individuel non-génétique, σ_b^2 (0.30 ; [0.11, 0.56]) est la variance de l'effet aléatoire année, h^2 (0.01 ; [0.00, 0.08]) est l'héritabilité et p (0.77 ; [0.71, 0.82]) est la probabilité de détection.

timables via les modèles de CMR ne devrait pas poser de problème. Dans un chapitre de sa thèse, Sarah Cubaynes étudie l'héritabilité de l'âge de première reproduction. Parallèlement, nous proposons de quantifier l'héritabilité de la dispersion avec Blandine Doligez au travers d'une demande de financement pour un post-doctorant via le CNRS et d'une ANR blanche. Techniquement, il faut utiliser une formulation à espace d'états des modèles multiétats de CMR (voir Encadré 4) et étendre la définition de la liability à plusieurs seuils (Sorensen et al. 1995).

Héritabilité de la sénescence de survie. Comme discuté dans les perspectives du Chapitre 1, l'environnement peut être un déterminant majeur de la sénescence dans les populations naturelles. Par exemple, une étude à long terme dans une population de Gobemouches à collier (*Ficedula albicollis*) a montré que la variance additive génétique pour la survie (apparente) à des âges avancés était nulle bien qu'elle soit non-nulle à des âges plus précoces (Brommer et al. 2007). Dans un travail en collaboration avec Anne Charmantier et Ben Sheldon, nous souhaitons développer des modèles CMR incluant cette relation entre la variation additive génétique et l'âge en s'inspirant des modèles « random regression » (Meyer 1998).

Conclusions et réflexions

Quels modèles de CMR pour l'écologie évolutive ?

Au risque de passer pour un « intégriste » des CMR, j'ai beaucoup insisté sur l'importance de prendre en compte la probabilité de détection. Toutefois, si dans certains cas ignorer ce paramètre peut entraîner une inférence erronée (voir introduction), dans d'autres la différence peut être négligeable (par exemple si la détectabilité est forte et constante dans le temps, comme dans le chapitre 4). Il est néanmoins difficile d'énoncer des règles fiables pour prédire si le problème peut être ignoré et ainsi pouvoir se ramener à des analyses plus classiques que les CMR. Par conséquent, on ne saurait trop recommander de faire l'analyse CMR. Concernant les études déjà menées et ignorant le problème de détectabilité, je ne prétends pas qu'elles sont fausses, mais plutôt qu'il est difficile de savoir si on peut se fier aux résultats obtenus tant qu'une réanalyse CMR n'est pas conduite (voir Nichols et al. 1997 et un exemple avec Gaillard et al. 1994).

La motivation principale de ce mémoire (outre le diplôme...) était de mettre la variabilité individuelle au centre des problèmes d'estimation et d'inférence dans les modèles CMR. Y suis-je parvenu ? Je l'espère, au moins dans ce document, grâce à l'examen de quatre questions importantes en écologie évolutive. Ma contribution est principalement d'ordre méthodologique via le traitement de l'hétérogénéité dans les modèles de CMR. En bref, si l'on dispose de critères observables supposés refléter l'essentiel de l'hétérogénéité intra-population, on peut les intégrer dans les analyses (âge, chapitre 1 ; traits morphologiques, chapitres 2 et 3). Si l'on est en présence d'une hétérogénéité dont l'origine n'est pas forcément identifiée et qui ne peut être correctement quantifiée en utilisant des critères observables (le concept de frailty introduit au chapitre 1), alors il faut recourir à des modèles de mélange (chapitre 1) ou à effets aléatoires (tous les chapitres). Les deux approches sont complémentaires (chapitres 1 et 3).

Le traitement d'une frailty nécessite donc le recours à des modèles à structure cachée (modèles

de Markov caché ou à espace d'état, Encadrés 3 et 4). S'ils sont souvent complexes du point de vue numérique ou statistique, il me semble que ces modèles correspondent bien à l'intuition du biologiste quant à son appréhension du terrain et du fonctionnement de son système d'étude : on focalise sur la façon dont on pense que ça marche (le processus caché) plutôt que sur ce qu'on voit (une observation bruitée du signal biologique).

Je suis convaincu qu'une des pistes prometteuses pour incorporer cette frailty sont les modèles mixtes de CMR (P1). Ces modèles permettent la prise en compte de la variabilité individuelle par l'incorporation d'effets aléatoires⁷, en plus de la tendance ou du patron général pris en compte par les effets fixes typiques des modèles linéaires généralisés (e.g. Bolker et al. 2009). Ces modèles mixtes de CMR occupent une grande place dans mes recherches actuelles, en particulier au travers de la thèse de Sarah Cubaynes qui s'attaque à plusieurs cas d'études et des développements méthodologiques et du post-doctorat d'Eleni Papadatou sur des modèles multi-espèces et multi-populations (S21 ; voir aussi P24)⁸.

Vers une éco-évo-statistique

La rédaction de mon HDR est l'occasion de faire le point sur la manière dont je vois mon travail. Est-ce celui d'un statisticien ? Non, je ne développe pas de nouvelles méthodes statistiques en tant que telles. D'un biométricien alors ? J'avoue que ce terme me fait de plus en plus penser (comme au grand public j'imagine) au passeport du même nom... D'un biostatisticien ? Même si c'est l'intitulé de mon diplôme de thèse, on observe que ce terme est malheureusement monopolisé par les sciences médicales et la bioinformatique (il suffit de prendre la table des matières du volume de janvier 2010 de la revue *Biostatistics* pour s'en convaincre). Je suis tenté d'utiliser le terme statisticien écologique proposé par mes collègues britanniques (<http://www.ncse.org.uk/>), mais on en oublierait presque l'évolution. Pour être au plus près de mon activité, j'introduirais le terme d'éco-évo statisticien.

Plus sérieusement, j'aimerais pour conclure insister sur mon attachement aux collaborations

7. On pense à des effets génétiques (chapitre 4) différent selon les individus mais également à l'influence des conditions durant le développement (e.g. effets familles ou effets parentaux) ou des conditions rencontrées plus tard dans la vie (e.g. l'exposition à un pathogène).

8. Ce thème autour des modèles mixtes concentre aussi une partie de mes efforts de transfert de méthodes statistiques vers d'autres domaines que la biologie des populations comme l'écologie fonctionnelle (co-encadrement avec Eric Garnier de Baptiste Testi M2 Biostatistique et divers projets en cours avec Eleni Kazakou ; voir aussi P48 et P53) et la primatologie (projet d'un article de revue avec Marie Charpentier et Jo Stechell ; voir aussi P17, P18, P52, P55 et P57).

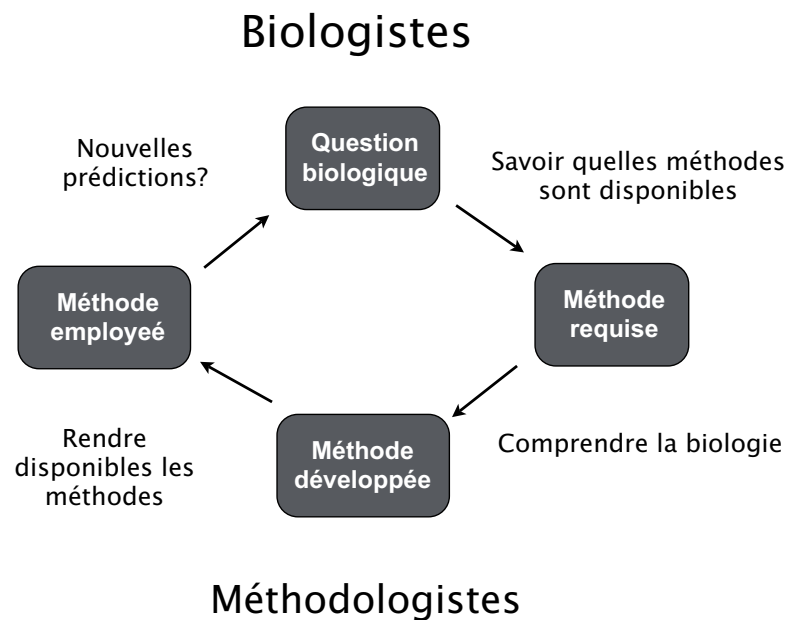


FIGURE 14 – Cercle vertueux de collaborations (d’après une figure imaginée par Paul Doherty et que j’ai librement adaptée). Les biologistes formulent des questions biologiques qu’ils souhaitent tester sur la base de données (expérimentales ou observations). Ces études sont basées sur des analyses combinant des protocoles (« design-based ») et des modèles (« model-based »). Dans les protocoles, on se pose des questions sur le nombre d’individus et d’échantillons à collecter, on envisage des études pilotes basées sur des études de puissance. En gros, c’est tout ce que le biologiste fait sur le terrain. Le présent document fournit un exemple de modèles, avec en particulier la prise en compte de l’hétérogénéité individuelle. En gros, c’est tout ce que le méthodologiste fait devant son ordinateur. Pour mener à bien ces analyses, il est nécessaire de connaître les méthodes disponibles. Si l’existant ne suffit pas, le biologiste, souvent en collaboration avec le méthodologiste, met à jour le besoin de nouvelles méthodes. Les méthodologistes développent alors de nouvelles méthodes, ce qui suppose qu’ils comprennent la biologie. Pour que ces méthodes puissent être utilisées par les biologistes, le méthodologiste doit les mettre à disposition. Puis en générant des résultats, le biologiste génère de nouvelles questions biologiques et ainsi de suite. Par ce processus, biologistes et méthodologistes s’enrichissent.

entre biologistes et méthodologistes auxquelles j'accorde une grande importance (Figure 14) ; ces collaborations s'articulent autour de plusieurs points.

- Le développement et la popularisation (articles, ateliers de travail, enseignement, ...) de logiciels pour analyser ces données et pour assurer le transfert des méthodes. Cet aspect est une partie importante du travail effectué dans notre équipe et portée par nos « informaticiens » (Rémi Choquet assisté d'Erika Nogué).
- Les données et en particulier les suivis à long terme si précieux pour biologistes et méthodologistes. On ne soulignera jamais assez l'importance du travail de terrain dont j'ai eu la chance de rencontrer des représentants dévoués (je pense à toutes les personnes gravitant autour des programmes à long terme du Museum National d'Histoire Naturelle, de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, des Terres Australes et Antarctiques Françaises et du CEFÉ bien sûr). Qu'il me soit permis de leur rendre hommage ici.
- La formation d'étudiants sous la forme d'encadrements, d'enseignements et d'ateliers de travail. Ce que je peux enseigner consiste essentiellement à utiliser et à adapter si besoin des méthodes existantes et concepts pour répondre à des questions en biologie des populations. J'espère aussi pouvoir saupoudrer cet enseignement du pragmatisme d'un non-puriste⁹. En retour, qu'ils soient assurés que le bout de vie passé ensemble est pour moi une source d'apprentissage intarissable (entre autres...).
- Enfin, et avant tout, les collaborations passent par des rencontres. Chacun des quatre chapitres et plus généralement mon travail au jour le jour en a été, en est, et en sera le fruit. Ils se reconnaîtront.

9. La polémique bayésien vs. fréquentiste en est une bonne illustration. Plutôt qu'une opposition de l'approche bayésienne vs. l'approche fréquentiste, on peut choisir l'une ou l'autre approche selon ses besoins (P5), voire les utiliser en combinaison (voir CL29 et S31 pour des exemples).

Bibliographie

- Bolker, B. M. et al. 2009. Generalized linear mixed models : a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24 : 127-135.
- Brodie, E. D. et al. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 10 : 313-318.
- Brommer J.E. et al. 2007. Exploring the genetics of ageing in a wild passerine. *Am. Nat.* 170 : 643-650.
- Burnham, K. P. et D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach. 2nd Edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cam, E. 2009. Contribution of capture-mark-recapture modeling to studies of evolution by natural selection. Pp. 83-129 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series : Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Cam, E. et al. 2002. Individual covariation between life-history traits : seeing the trees despite the forest. *Am. Nat.* 159 : 96-105.
- Catchpole, E. A. et al. 1996. Steps to parameter redundancy in age-dependent recovery models. *J. R. Statistic. Soc., B*, 58 : 763-774.
- Choquet, R., L. et al. 2009. Program E-SURGE : a software application for fitting multievent models. Pp. 845-865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series : Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Coltman, D. et al. 2005. Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution* 59 : 1372-1382.
- Covas, R. et al. 2002. Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver *Philetairus socius*. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 269 : 1905-1909.

- Crespin, L. et al. 2006. Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *J. Avian Biol.* 37 : 273-282.
- Damgaard, L.H. 2007. Technical note : How to use WinBUGS to draw inferences in animal models. *J. Anim. Sci.* 85 : 1363-1368.
- Gaillard, J.M. et al. (1994). Senescence in natural-populations of mammals - a reanalysis. *Evolution* 48 : 509-516.
- Gianola, D. 1982. Theory and analysis of threshold characters. *J. Anim. Sci.*, 54 :1079-1096.
- Green, P. J. 1995. Reversible jump MCMC computation and Bayesian model determination. *Biometrika* 82 : 711-732.
- Grégoire, A. et al. 2004. Stabilizing natural selection on the early expression of a secondary sexual trait in a passerine bird. *J. Evol. Biol.* 17 : 1152-1156.
- Hamilton, W. D. 1966 The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.* 12 : 12-45.
- Hestbeck, J. B. et al. 1991. Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering canada geese. *Ecology* 72 : 523-533.
- Kingsolver, J. G. et S. G. Smith. 1995. Estimating selection on quantitative traits using capture-recapture data. *Evolution* 49 : 384-388.
- Kingsolver, J. G. et al. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* 157 : 245-261.
- Kruuk, L.E.B. et al. 2000. Heritability of fitness in a wild mammal population. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97 : 698-703.
- Kruuk, L.E.B. 2004. Estimating genetic parameters in natural populations using the “animal model”. *Phil. Trans. R Soc. B Biol. Sci.* 359 : 873-890.
- Lande, R. et S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37 : 1210-1226.
- Lebreton, J.-D. et al. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62 :
- Lebreton J.-D. et al. 2009. Modeling individual animal histories with multistate capture-recapture models. pp 88-159 In Caswell, H. *Advances in Ecological Research* 41. Academic Press.
- Lynch M. et Walsh B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, U. S. A.

- McCarthy, M. A. 2007. Bayesian methods for ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Medawar, P. B. 1946. An unsolved problem of biology. London, UK : Lewis.
- Meyer, K. 1998. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet. Sel. Evol.* 30 : 221-240.
- Nichols, J. D. et al. 1994. Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology* 75 : 2052-2065.
- Nichols, J. D. et Kendall, W. L. 1995. The use of multi-state capture-recapture models to address questions in evolutionary ecology. *J. of Appl. Stat.* 22 : 835-846.
- Nichols, J. D. et al. 1997. Test for senescent decline in annual survival probabilities of common pochard, *Aythya ferina*. *Ecology* 78 : 1009-1018.
- Nussey D. H. et al. 2008. Testing for genetic trade-offs between early- and late-life reproduction in a wild red deer population. *Proc. R. Soc. B.* 275 : 745-750.
- O'Hara, R. B. et al. 2008. Bayesian approaches in evolutionary quantitative genetics. *J. of Evol. Biol.* 21 : 949-957.
- Pledger, S. 2000. Unified maximum likelihood estimates for closed capture-recapture models using mixtures. *Biometrics* 56 : 434-442.
- Pledger, S. et al. 2003. Open capture-recapture models with heterogeneity : I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics* 59 : 786-794.
- Pradel, R. 2005. Multievent : an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61 : 442-447.
- Pradel, R. 2009. The stakes of capture-recapture models with state uncertainty. Pp. 781-795 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series : Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Reznick, D.N. et al. 2004 Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. *Nature* 431 : 1095-1099.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories, theory and analysis. Chapman and Hall, N.Y., U.S.A.
- Royle, J. A. 2008. Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model : a state-space formulation. *Biometrics* 64 : 364-370.
- Ruppert, D. et al. 2003. Semiparametric regression. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Schluter, D. 1998. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42 : 849-861.

- Schluter, D. et D. Nychka. 1994. Exploring fitness surfaces. *Am. Nat.* 143 : 597-616.
- Sorensen, S. et al. 1995. Bayesian inference in threshold models using gibbs sampling. *Genet. Sel. Evol.* 27 : 229-249.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, USA.
- Téplitsky, C. et al. 2009. Heritability of fitness components in a wild bird population. *Evolution* 63 : 716-726.
- Townsend, H. M. et D.J. Anderson 2009. Assessment of costs of reproduction in a pelagic seabird using multistate mark-recapture models. *Evolution* 61 : 1956-1968.
- Tuljapurkar, S. et al. 2008. Dynamic heterogeneity in life histories. *Ecol. Let.* 12 : 93-106.
- van de Pol, M. et S. Verhulst. 2006. Age-dependent traits : a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *Am. Nat.* 167 : 766-73.
- Van Noordwijk, A. J. et G. De Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources - Their influence on variation in life-history tactics. *Am. Nat.* 128 : 137-142.
- Vaupel, J. W. et Yashin, A. I. 1985. Heterogeneity's ruses : some surprising effects of selection on population dynamics. *Am. Stat.* 39 : 176-185.
- Venzon, D. J. et Moolgavkar, S. H. 1988. A method for computing profile-likelihood-based confidence intervals. *Appl. Stat.* 37 : 87-94.
- White, G. C. et K. P. Burnham. 1999. Program MARK : survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 : 120-138.
- Williams, G.C. 1957. Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence. *Evolution* 11 : 398-411.
- Williams, P. D. et al. 2006. The shaping of senescence in the wild. *Trends Ecol. Evol.* 21 : 458-463.

Annexes

The Risk of Flawed Inference in Evolutionary Studies When Detectability Is Less than One

Olivier Gimenez,^{1,*} Anne Viallefont,^{2,†} Anne Charmantier,^{1,‡} Roger Pradel,^{1,3,§} Emmanuelle Cam,^{4,||}
Charles R. Brown,^{5,#} Mark D. Anderson,^{6,**} Mary Bomberger Brown,^{5,††} Rita Covas,^{1,‡‡} and Jean-Michel Gaillard^{2,§§}

1. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France;

2. Université de Lyon, F-69000, Lyon, Université Lyon 1, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622, Villeurbanne, France;

3. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Universitat de les Illes Balears, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, Population Ecology Group, ES-07190 Esporles, Spain;

4. Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 5174, Bâtiment 4R3, Université P. Sabatier, Toulouse III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France;

5. Department of Biological Sciences, University of Tulsa, Tulsa, Oklahoma 74104;

6. Department of Tourism, Environment and Conservation, Private Bag X6102, Kimberley 8300, Northern Cape, South Africa

Submitted January 19, 2007; Accepted April 15, 2008;

Electronically published July 25, 2008

ABSTRACT: Addressing evolutionary questions in the wild remains a challenge. It is best done by monitoring organisms from birth to death, which is very difficult in part because individuals may or may

not be resighted or recaptured. Although the issue of uncertain detection has long been acknowledged in ecology and conservation biology, in evolutionary studies of wild populations it is often assumed that detectability is perfect. We argue that this assumption may lead to flawed inference. We demonstrate that the form of natural selection acting on body mass of sociable weavers is altered and that the rate of senescence of roe deer is underestimated when not accounting for a value of detectability that is less than one. Because mark-recapture models provide an explicit way to integrate and reliably model the detection process, we strongly recommend their use to address questions in evolutionary biology.

Keywords: capture-recapture, Cormack-Jolly-Seber, fitness function, individual covariates, selection gradients, senescence.

Evolutionary biologists are often interested in addressing questions in natural populations. The increasing availability of longitudinal data collected during long-term studies in the wild makes it possible to understand evolutionary processes better than ever. In particular, evolutionary biologists are showing growing interest in performing empirical tests of evolutionary theories through the study of ongoing evolution in natural settings (Hoekstra et al. 2001; Kingsolver et al. 2001). Although studies of evolution in the wild are necessary to highlight processes that occur in the natural environment that cannot be accurately mimicked in laboratory conditions, they also contain inherent methodological problems compared to laboratory experiments, some of which are too often neglected. In particular, measuring fitness traits in the field is difficult. Estimating lifetime fitness would ideally require continual monitoring of each individual in the population from birth to death. In practice, however, individuals may or may not be seen (or recaptured) at various times in their lifetime, thereby raising the issue of a detectability value that is less than one (e.g., Lebreton et al. 1992). For example, when the last encounter with an individual occurs before the end of the study, its date of death will be unknown but will be estimated as the date the individual was last observed. Although this problem has long been acknowledged in ecology and conservation biology (Williams et al. 2002), it has surprisingly been overlooked by

* E-mail: olivier.gimenez@cefe.cnrs.fr.

† E-mail: anne.viallefont@univ-lyon2.fr.

‡ E-mail: anne.charmantier@cefe.cnrs.fr.

§ E-mail: roger.pradel@cefe.cnrs.fr.

|| E-mail: emmacam@cict.fr.

E-mail: charles-brown@utulsa.edu.

** E-mail: manderson@half.ncape.gov.za.

†† Present address: Tern and Plover Conservation Partnership, University of Nebraska, Lincoln, Nebraska 68583; e-mail: mbrown9@unl.edu.

‡‡ E-mail: rita.covas@cefe.cnrs.fr.

§§ E-mail: gaillard@biomserv.univ-lyon1.fr.

Am. Nat. 2008. Vol. 172, pp. 441–448. © 2008 by The University of Chicago. 0003-0147/2008/17203-5011\$15.00. All rights reserved.

DOI: 10.1086/589520

evolutionary biologists (Clobert 1995). Most often, detection is assumed to be certain so that standard methods such as generalized linear models or survival analysis can be conveniently used (Skalski et al. 2005).

Two objectives that have recently received a growing level of attention but that suffer from this problem of nonperfect detectability are (i) demonstrating microevolution within a population where selection on an evolving trait is measured (Hoekstra et al. 2001; Kingsolver et al. 2001) and (ii) investigating survival senescence and its evolution in the wild (Bronikowski and Promislow 2005; Williams et al. 2006). Here, we use two long-term data sets to illustrate the risk of flawed inference in these two types of evolutionary studies when detectability is less than unity. In both examples, we proceed in two steps. First, we conduct a naive analysis considering all individuals as being detected with certainty. Second, we adopt a mark-recapture (MR) modeling approach that explicitly accounts for the detection process (Lebreton et al. 1992); therefore, demographic parameter estimates are unbiased. Although the MR approach has been advocated to address evolutionary questions, this statistical method remains underused (Clobert 1995; Cooch et al. 2002; Brown and Brown 2004). By comparing the results of the naive and MR analyses, we show that the selection on body mass of birds is incorrectly inferred and that the rate of senescence of roe deer is underestimated.

Material and Methods

Natural Selection on Body Mass of Sociable Weavers

From 1993 to 2000, sociable weavers (*Philetairus socius*) were captured with mist nets and individually banded with numbered metal bands at Benfontein Game Farm, Northern Cape Province, South Africa. A total of 435 birds of known age that had first been ringed and weighed as juveniles were used in this analysis. Covas et al. (2002) provide further details on the MR protocol. We investigated the relationship between body mass and survival of weavers in two ways after accounting for possible age and year variation. First, using a naive approach, we assumed that detection probability (the probability of capturing an individual alive and present in the study area) was 1. We calculated selection gradients following the approach of Lande and Arnold (1983). Selection gradients measure the action of selection on a trait. More precisely, in a selection experiment, they measure the difference in the mean phenotype (i.e., mean body mass) in the selected group and the mean phenotype in the entire population before selection, holding all other traits statistically constant. Selection gradients can be estimated using the slope coefficients of a model where fitness (or a fitness component)

is a function of one or several phenotypic traits. Such relationships are also called fitness functions and are not necessarily linear: they describe the strength and the form of natural selection (stabilizing, directional, or disruptive). We calculated time to death (or equivalently, survival, a proxy of fitness in that study) as the occasion following that when an individual was last captured. Although several studies have used linear regression (e.g., Björklund and Señar 2001), logistic regression is more appropriate with binary dependent variables such as survival (Janzen and Stern 1998) and has been widely used (e.g., Husak 2006; Calsbeek and Smith 2007). Using logistic regression, we first analyzed the data using the R program (Ihaka and Gentleman 1996) in what we call the naive approach. We then followed recommendations by Kingsolver and Smith (1995) and used MR models to estimate the relationship between survival and body mass while accounting for a detection probability <1 . Program MARK (White and Burnham 1999) was used to estimate the likelihood of the possible relationships between survival and body mass and to estimate survival and recapture parameters. On the basis of recent analyses of the data (Covas et al. 2002; Gimenez et al. 2006), we tested for age and time dependence in survival and detection probabilities. In both the naive and the MR analyses, two models were fitted that specified linear and linear-quadratic shapes of the relationship linking survival to body mass. We discriminated between directional selection (i.e., a monotonic increase of survival with increasing body mass) and stabilizing selection (i.e., a peak of survival at some intermediate body mass) by comparing models involving a linear effect versus those that involve both linear and quadratic effects (Lande and Arnold 1983; Phillips and Arnold 1989), using the Akaike Information Criterion (AIC; Burnham and Anderson 2002): the lower the AIC value, the better the model is supported by the data. We additionally calculated "AIC weights" to quantify the likelihood that a model is the best relative to a predefined set of alternative models (Burnham and Anderson 2002). In both analyses, body mass measurements were standardized (Gimenez et al. 2006).

Senescence in Survival of Roe Deer

From 1978 to 2005, roe deer (*Capreolus capreolus*) were captured with drive nets in a 26-km² enclosure at Chizé, France. A total of 432 deer (214 females and 218 males) were used in this analysis. The age of each deer was known because they were all caught as fawns. Gaillard et al. (1993) provide further details on the MR protocol. We investigated actuarial senescence patterns (i.e., the age-related increase in mortality rate; Williams et al. 2006) in deer by estimating age-specific variation in survival. Actuarial senescence patterns in roe deer are well described using a

Gompertz curve (Gaillard et al. 2004), which assumes that the mortality hazard $\mu(x)$ is exponentially related to age x as $\mu(x) = A \exp(bx)$, where A and b are usually considered to be intercept and slope, respectively (e.g., Service 2004). We thus considered this model to be our reference. As in the previous example, a naive approach was adopted first, assuming that the probability of recapturing a deer at any stage of its reproductive life was 1. We estimated the age at death as the number of years between the first and last capture (e.g., Moya-Laraño 2002; Morbey et al. 2005). We analyzed these data using the R program (Ihaka and Gentleman 1996) using parametric survival modeling (Klein and Moeschberger 2003), a classical approach in senescence studies (Pletcher 1999). Individuals that were still alive at the end of the study were censored, as were some marked individuals that were removed from the population because they were injured during captures (~3%; Gaillard et al. 1993) or because they were translocated to other populations as a part of the management of this enclosed population (although translocated roe deer [~80–100 per year] were preferentially unmarked animals; see Gaillard et al. 1993 for further details). We then used an MR modeling approach to estimate age-dependent survival probabilities. On the basis of previous studies (e.g., Gaillard et al. 2004) we tested for time dependence in both survival and capture probabilities. We used program MARK (White and Burnham 1999) to estimate the parameters of the Gompertz model (Gaillard et al. 2004) and the recapture probabilities. In both analyses, males and females were analyzed separately (Gaillard et al. 1993).

Results

Natural Selection on Body Mass of Sociable Weavers

The best-fitting model included a survival probability constant over age and time, whereas detection probabilities varied over time. The linear model was selected by the naive analysis, suggesting that directional selection acts on body mass of weavers (table 1). Survival was predicted to be maximal (>0.25) for body mass <23 g and decreased in heavier birds (fig. 1, *dashed line*). When the assumption of perfect detectability was relaxed, the MR analysis revealed that estimated recapture probability values were clearly <1 and also were highly variable with time (0.12–

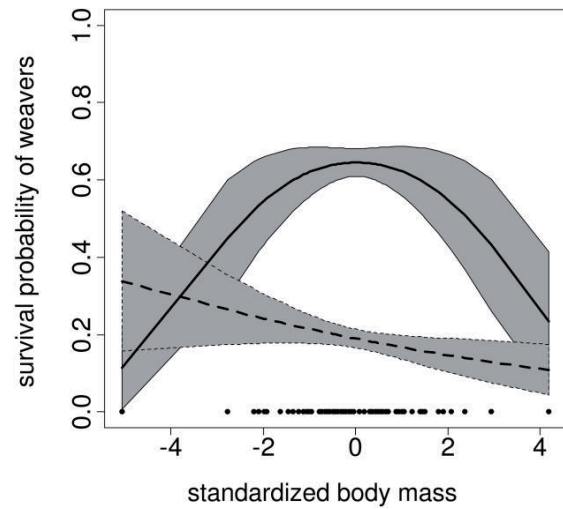


Figure 1: Relationship between survival and body mass in sociable weavers obtained by a mark-recapture analysis (*solid line*) and a naive analysis assuming perfect detection (*dashed line*). Filled circles represent body mass values, and shaded areas represent 95% confidence intervals.

0.83; see appendix table A1 for annual estimates of detection probabilities). In contrast to the naive approach, the MR approach favored the quadratic model, indicating that body mass was under stabilizing selection (table 1). Survival was maximal around the mean phenotype (fig. 1, *solid line*), that is, a body mass between 26 and 31 g leading to survival value >0.60. Overall, stabilizing selection was more than twice as plausible as directional selection (AIC weights ratio, 0.709 : 0.291), whereas the naive analysis incorrectly selected the reverse pattern, that is, suggesting directional selection was about twice as plausible as stabilizing selection (AIC weights ratio, 0.664 : 0.336). This discrepancy between the naive and the MR analyses suggests that the curvilinear relationship between survival and body mass may be masked either by a direct correlation between body mass and detection probability (e.g., Janzen et al. 2000; but additional analyses did not provide such evidence) or by an indirect relation of both parameters with a third life-history trait, such as age or body size. The observed pattern of stabilizing selection probably results

Table 1: Model selection for the relationship between survival and body mass of sociable weavers: naive approach assuming perfect detectability versus mark-recapture (MR) approach

Fitness function	Naive analysis			MR analysis		
	AIC	AIC weight	No. parameters	AIC	AIC weight	No. parameters
Linear + quadratic	427.857	.336	4	927.336	.709	10
Linear	426.495	.664	3	929.109	.291	9

Note: AIC, Akaike Information Criterion.

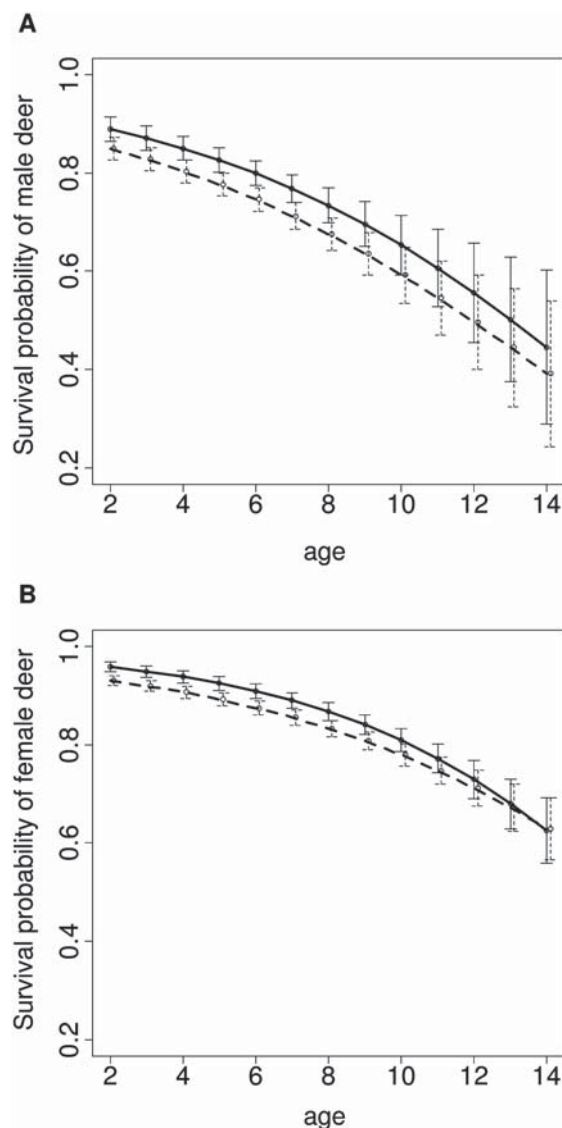


Figure 2: Relationship between survival and age in (A) male and (B) female roe deer obtained by a mark-recapture analysis (solid line) and a naive analysis assuming perfect detection (dashed line). Vertical bars represent 95% confidence intervals.

from a trade-off between the risks of starvation at low body mass and predation at high body mass (Covas et al. 2002).

Senescence in Survival of Roe Deer

The best-fitting model included a survival probability constant over time, whereas detection probabilities varied over

time. The naive analysis led to downward-biased, age-specific survival estimates of both sexes when compared with the MR analysis (fig. 2). This systematic bias occurred because deer that are observed for the last time before the end of the study are wrongly considered to be dead by the naive approach, whereas they may actually still be alive but remain undetected (detection probability varied among years, from 0.32 to 0.69; see appendix table A2 for annual estimates of detection probabilities). Senescence in roe deer survival occurred according to both analyses. Most interestingly, we found consistent patterns between sexes in parameter estimates of the Gompertz curve (table 2). The estimated slope b , which is often considered to be a measure of the rate of senescence, was underestimated using the naive analysis by up to 28% in females and 10% in males. In addition, the estimated intercept A , which corresponds to initial mortality, was overestimated by the naive analysis by up to 45% in females and 30% in males.

Discussion

Our study provides clear evidence that flawed evolutionary inferences may occur when the value of individual detectability is <1 (see also Clobert 1995; Martin et al. 1995). We acknowledge that our case studies are based on field data in which the truth is unknown. Although our interpretation of the results seems reasonable, there is no a priori reason that it is actually correct. However, we have shown that detection probabilities in both case studies were <1 and were time varying, and that the incorrect assumption of perfect detection resulted in (i) changing the estimate of the form of natural selection acting on weavers' body mass and (ii) underestimating roe deer rate of survival senescence and overestimating the initial mortality. In agreement with Nichols et al. (1997), we do not claim that the evolutionary studies that formed this assumption are all incorrect, but rather that it is difficult to know whether we should rely on their results if the data have not been reanalyzed using MR models. In addition to assessing the action of natural selection and investigating senescence trends that we have addressed here, MR models can prove to be useful in studying problems such as the fitness associated with alternative reproductive tactics (e.g., Brown and Brown 2004), the evolution of dispersal (e.g., Serrano et al. 2005), or the nature of life-history trade-offs (e.g., Townsend and Anderson 2007).

Nevertheless, although MR models are considered to be as flexible as generalized linear models or survival models that are used when the detection probability value is 1, some specific problems exist in MR models for which particular attention or further research is needed. First, MR models cannot distinguish between survival and emigration (Lebreton et al. 1992), which may lead to biased

Table 2: Parameter estimates (and SEs) of the Gompertz mortality curve of female and male roe deer: naive approach assuming perfect detectability versus mark-recapture (MR) approach

Gompertz parameters	Females		Males	
	Naive analysis	MR analysis	Naive analysis	MR analysis
<i>A</i>	.053 (.008)	.029 (.007)	.123 (.015)	.086 (.016)
<i>b</i>	.155 (.021)	.199 (.027)	.145 (.026)	.160 (.033)

Note: *A*, initial mortality rate; *b*, exponential rate of mortality increase (i.e., rate of senescence).

estimates of selection if emigration is related to phenotypic trait values (e.g., Letcher et al. 2005). Monitoring individuals in multiple sites (so-called multistate MR models; Lebreton and Pradel 2002) can solve this problem by estimating phenotype-dependent movement among sites. Bias may also arise in the calculated strength and form of selection due to covariation between detection probability and the trait under selection (e.g., Janzen et al. 2000). MR models can cope with this issue by relating the detection probabilities to the phenotypic trait values (Kingsolver and Smith 1995).

Second, a challenge lies in possible heterogeneity in survival among individuals. If there are two classes of individuals with low and high survival probabilities, the overall survival rate will be increasingly influenced by the individuals with the highest survival over ages, leading to underestimated or even masked senescence at the population level (Vaupel and Yashin 1985). In the roe deer case study, for example, we removed some individual heterogeneity by analyzing males and females separately, but residual individual variance might still be present. This can be generated by heterogeneity in phenotypic quality (e.g., body mass at independence) but can also be seen as an intrinsic property of a given individual (Link et al. 2002). In standard MR models, assessing the influence of individual covariates on age-specific survival probabilities is possible, but individual random effects are not yet implemented routinely when detectability is <1 (Cam et al. 2002; see, however, Gimenez et al. 2006 and Royle 2008). A new formulation of MR models that disentangle demographic processes (e.g., survival) from their observation (i.e., detection; Pradel 2005; Gimenez et al. 2007) makes us confident that those tools will soon become available.

A further complexity may arise when relationships between traits are neither linear nor quadratic. The form of selection may not be consistent with directional, stabiliz-

ing, or disruptive selection (Conner and Hartl 2004). In the sociable weaver case study, we assumed simple relationships between survival and body mass, although more complex functions might have been more appropriate. When the detection value is assumed to be 1, the use of spline smoothing allows for maximum flexibility in describing the relationship between fitness components and phenotypic traits (Schluter 1988; Schluter and Nychka 1994). Although progress has been made to implement this approach in MR models (Gimenez et al. 2006), new tools are needed to allow for visualization and quantification of natural selection involving multiple traits (O. Gimenez, A. Grégoire, and T. Lenormand, unpublished data).

Overall, we advocate explicit recognition that detection probabilities are often <1 , which can greatly affect conclusions. As a consequence, we believe that the use of an MR modeling framework can be important for proper biological inference. We realize that implementing MR models may be a costly time investment for evolutionary ecologists who have never used these models, but this can be made easier with the use of existing literature (e.g., Lebreton et al. 1992; Williams et al. 2002) and user-friendly software that is available for free (M-SURGE: Choquet et al. 2004; SURPH: Smith et al. 1994; MARK: White and Burnham 1999).

Acknowledgments

We thank V. Grosbois for helpful discussions. This article was written while O.G. was visiting E. Kazakou and K. Theodorou at the University of the Aegean (Mytilini, Greece). C.R.B. and M.B.B. were supported by the National Science Foundation (DEB-0075199, DEB-0514824). This is a contribution of the “Comparative Evolutionary Demography” French working group.

APPENDIX

The Risk of Flawed Inference in Evolutionary Studies When Detectability Is Less than One

Table A1: Estimated time-dependent detection probabilities of sociable weavers (quadratic model)

Year	Estimated detection	
	probability	SE
1994	.525	.079
1995	.347	.052
1996	.169	.036
1997 ^a	0	...
1998	.124	.045
1999	.829	.085
2000	.790	.075

^a Detection probability in 1997 was fixed to 0 because the birds did not breed at any time in that year and, consequently, no mark-recapture work was performed.

Table A2: Estimated time-dependent detection probabilities of roe deer (Gompertz model)

Year	Females		Males	
	Estimated detection probability	SE	Estimated detection probability	SE
1979	.320	.154	.527	.143
1980	.465	.104	.488	.106
1981	.520	.088	.454	.097
1982	.315	.076	.620	.089
1983	.497	.073	.394	.084
1984	.468	.071	.527	.086
1985	.436	.065	.494	.091
1986	.680	.060	.646	.100
1987	.503	.062	.513	.082
1988	.556	.059	.603	.076
1989	.558	.058	.603	.070
1990	.522	.063	.598	.072
1991	.549	.063	.536	.081
1992	.687	.056	.520	.078
1993	.549	.066	.448	.078
1994	.505	.070	.564	.084
1995	.557	.071	.444	.074
1996	.537	.069	.505	.072
1997	.567	.063	.531	.067
1998	.632	.060	.623	.061
1999	.462	.061	.525	.062
2000	.341	.056	.333	.056
2001	.572	.061	.449	.066
2002	.524	.064	.396	.065
2003	.584	.061	.357	.059
2004	.583	.066	.430	.065
2005	.531	.063	.346	.061

Literature Cited

- Björklund, M., and J. C. Señar. 2001. Sex differences in survival selection in the serin, *Serinus serinus*. *Journal of Evolutionary Biology* 14:841–849.
- Bronikowski, A. M., and D. E. L. Promislow. 2005. Testing evolutionary theories of aging in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 20:271–273.
- Brown, C. R., and M. B. Brown. 2004. Mark-recapture and behavioral ecology: a case study of cliff swallows. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:23–34.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Calsbeek, R., and T. B. Smith. 2007. Probing the adaptive landscape using experimental islands: density-dependent natural selection on lizard body size. *Evolution* 61:1052–1061.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J.-Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159:96–105.
- Choquet, R., A.-M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2004. M-SURGE: new software specifically designed for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:207–215.
- Clobert, J. 1995. Capture-recapture and evolutionary ecology: a difficult wedding? *Journal of Applied Statistics* 22:989–1008.
- Conner, J. K., and D. L. Hartl. 2004. *A primer of ecological genetics*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Cooch, E. G., E. Cam, and W. Link. 2002. Occam's shadow: levels of analysis in evolutionary ecology—where to next? *Journal of Applied Statistics* 29:19–48.
- Covas, R., C. R. Brown, M. D. Anderson, and M. B. Brown. 2002. Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver *Philetairus socius*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:1905–1909.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. Van Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology* 62:778–791.
- Gaillard, J.-M., A. Viallefont, A. Loison, and M. Festa-Bianchet. 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:47–58.
- Gimenez, O., R. Covas, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. B. Brown, and T. Lenormand. 2006. Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution* 60:460–466.
- Gimenez, O., V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.-P. Vila, and R. Pradel. 2007. State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling* 206:431–438.
- Hoekstra, H. E., J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, A. Hoang, C. E. Hill, P. Beerli, and J. G. Kingsolver. 2001. Strength and tempo of directional selection in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98:9157–9160.
- Husak, J. F. 2006. Does survival depend on how fast you can run or how fast you do run? *Functional Ecology* 20:1080–1086.
- Ihaka, R., and R. Gentleman. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5:299–314.
- Janzen, F. J., and H. S. Stern. 1998. Logistic regression for empirical studies of multivariate selection. *Evolution* 52:1564–1571.
- Janzen, F. J., J. K. Tucker, and G. L. Paukstis. 2000. Experimental analysis of an early life-history stage: selection on size of hatchling turtles. *Ecology* 81:2290–2304.
- Kingsolver, J. G., and S. G. Smith. 1995. Estimating selection on quantitative traits using capture-recapture data. *Evolution* 49:384–388.
- Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gibert, and P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist* 157:245–261.
- Klein, J. P., and M. L. Moeschberger. 2003. *Survival analysis: techniques for censored and truncated data*. Springer, New York.
- Lande, R., and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210–1226.
- Lebreton, J.-D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353–369.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals—a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Letcher, B. H., G. E. Horton, T. L. Dubreuil, and M. J. O'Donnell. 2005. A field test of the extent of bias in selection estimates after accounting for emigration. *Evolutionary Ecology Research* 7:643–650.
- Link, W. A., E. G. Cooch, and E. Cam. 2002. Model-based estimation of individual fitness. *Journal of Applied Statistics* 29:207–224.
- Martin, T. E., J. Clobert, and D. R. Anderson. 1995. Return rates in studies of life-history evolution: are biases large? *Journal of Applied Statistics* 22:863–875.
- Morbey, Y. E., C. E. Brassil, and A. P. Hendry. 2005. Rapid senescence in Pacific salmon. *American Naturalist* 166:556–568.
- Moya-Laraño, J. 2002. Senescence and food limitation in a slowly ageing spider. *Functional Ecology* 16:734–741.
- Nichols, J. D., J. E. Hines, and P. Blums. 1997. Tests for senescent decline in annual survival probabilities of common pochards, *Aythya ferina*. *Ecology* 78:1009–1018.
- Phillips, P. C., and S. J. Arnold. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution* 43:1209–1222.
- Pletcher, S. D. 1999. Model fitting and hypothesis testing for age-specific mortality data. *Journal of Evolutionary Biology* 12:430–439.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Royle, J. A. 2008. Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model: a state-space formulation. *Biometrics* 64:364–370.
- Schluter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42:849–861.
- Schluter, D., and D. Nychka. 1994. Exploring fitness surfaces. *American Naturalist* 143:597–616.
- Serrano, D., D. Oro, U. Esperanza, and J. L. Tella. 2005. Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *American Naturalist* 166:E22–E31.
- Service, P. M. 2004. Heterogeneity in individual mortality risk and its importance for evolutionary studies of senescence. *American Naturalist* 156:1–13.
- Skalski, J. R., K. E. Ryding, and J. J. Millsaugh. 2005. *Wildlife demography: analysis of sex, age, and count data*. Elsevier Academic, Burlington, MA.
- Smith, S. G., J. R. Skalski, J. W. Schlechte, A. Hoffmann, and V.

- Cassen. 1994. Statistical survival analysis of fish and wildlife tagging studies. Project no. 1989–10700, BPA report DOE/BP-02341-2. Portland, OR.
- Townsend, H. M., and D. J. Anderson. 2007. Assessment of cost of reproduction in a pelagic seabird using multistate mark-recapture models. *Evolution* 61:1956–1968.
- Vaupel, J. W., and A. I. Yashin. 1985. Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *American Statistician* 39:176–185.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–139.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego, CA.
- Williams, P. D., T. Day, Q. Fletcher, and L. Rowe. 2006. The shaping of senescence in the wild. *Trends in Ecology & Evolution* 21:458–463.

Associate Editor: Fredric J. Janzen
Editor: Michael C. Whitlock



0 Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild 53

5 **Guillaume Péron, Pierre-André Crochet, Rémi Choquet, Roger Pradel, Jean-Dominique Lebreton and Olivier Gimenez 60**

10 *G. Péron (guillaume.peron@cefe.cnrs.fr), P.-A. Crochet, R. Choquet, R. Pradel, J.-D. Lebreton and O. Gimenez, Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle UMR 5175, CNRS, 1919 Route de Mende, FR-34293 Montpellier Cedex 5, France.*

15 Detecting senescence in wild populations and estimating its strength raises three challenges. First, in the presence of individual heterogeneity in survival probability, the proportion of high-survival individuals increases with age. This increase can mask a senescence-related decrease in survival probability when the probability is estimated at the population level. To accommodate individual heterogeneity we use a mixture model structure (discrete classes of individuals). Second, the study individuals can elude the observers in the field, and their detection rate can be heterogeneous. To account for detectability issues we use capture–mark–recapture (CMR) methodology, mixture models and data that provide information on individuals' detectability. Last, emigration to non-monitored sites can bias survival estimates, because it can occur at the end of the individuals' histories and mimic earlier death. To model emigration we use Markovian transitions to and from an unobservable state. These different model structures are merged together using hidden Markov chain CMR models, or multievent models. Simulation studies illustrate that reliable evidence for survival senescence can be obtained using highly heterogeneous data from non site-faithful individuals. We then design a tailored application for a dataset from a colony of black-headed gull *Chroicocephalus ridibundus*. Survival probabilities do not appear individually variable, but evidence for survival senescence becomes significant only when accounting for other sources of heterogeneity. This result suggests that not accounting for heterogeneity leads to flawed inference and/or that emigration heterogeneity mimics survival heterogeneity and bias senescence estimates.

30 Senescence, the decline in fitness components with age due to internal physiological deterioration (Medawar 1952), has been evidenced in several life-history traits in a variety of wild vertebrates (Loison et al. 1999, Crespin et al. 2006, Nussey et al. 2006) and is thought to be the rule for most (or all) vertebrate species (Finch 1990, Jones et al. 2008). Yet, several demographic studies of wild populations found no decline in individuals' performance with age (Nichols et al. 1997, Miller 2001, Pistorius and Bester 2002, Congdon et al. 2003), fuelling a debate over the validity of their results.

40 Among the potential flaws of demographic studies of senescence, the non-modelled effect of individual heterogeneity is recurrent (Vaupel and Yashin 1985, Cam et al. 2002, Zens and Peart 2003, van de Pol and Verhulst 2006). Individual heterogeneity can be defined as the occurrence of systematic variation among individuals in demographic parameters. It can originate from genetic differences or differences in the conditions experienced during development (Fox et al. 2006), variation in individual strategies or quality (e.g. covariation between reproductive effort and survival: Hamel et al. 2008), sex-bias in dispersal or behaviour or the interplay of behavioural differences and study design (e.g. social status- or body condition-dependent detectability: Whitehead and Wimmer 2005, Regehr et al. 2007, Crespin et al. 2008). Individual heterogeneity can lead to population-level patterns that are not always representative of the actual relationship at the individual level (Vaupel and Yashin 1985). In the case of senescence studies, since the proportion of individuals with high survival probability will tend to increase with age, the age-specific population average of survival probability, which is used in most studies of survival senescence, might not decrease or might even increase with age (Vaupel and Yashin 1985; Fig. 1).

95 Heterogeneity can be modelled with known individual covariates: Regehr et al. (2007) modelled a gender effect combined with an effect of the observation method; Fox et al. (2006) modelled an effect of the year of birth and family structure. Yet, the precise cause of heterogeneity is often not identified, or not measured. Two ways to accommodate individual variation of unknown origin have been proposed: continuous random effects (Cam et al. 2002, Royle 2008) and mixture models that consider discrete classes of heterogeneity (Pledger et al. 2003, Pradel 2009).

100 In addition, it is well known that analysing data on marked individuals with models that do not formally estimate detection probabilities together with other demographic parameters (Lebreton et al. 1992) can bias estimations of demographic parameters, including the rate of senescence 105

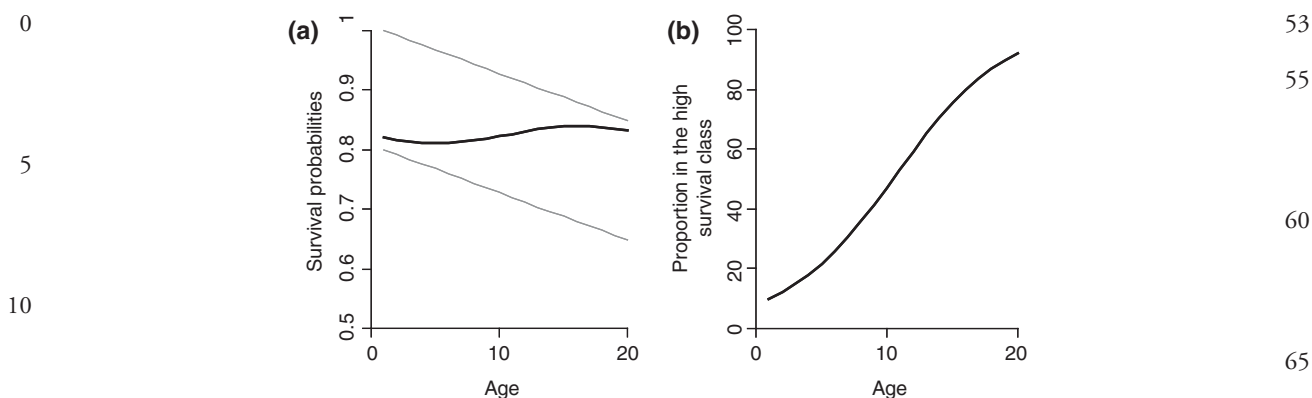


Figure 1. Example heterogeneous population where the average survival rate is not representative of the true ageing processes. This example population consists of 10% of 'initially robust' individuals and 90% of 'initially weak' individuals, each subpopulation experiencing the same slow decrease in survival with age. (a) Age variation in the true survival rate for the two subpopulations (grey lines) and in the average survival rate for the population (black line). (b) Age variation in the proportion of robust individuals.

(Gimenez et al. 2008). Individual heterogeneity in detection rate also biases survival estimates downwards if not accounted for (Pradel et al. 1997, Prévot-Julliard et al. 1998a) and it violates the fundamental assumption of parameter homogeneity in CMR models (Lebreton et al. 1992), which can lead to flawed inference (Burnham and Anderson 2002).

Last, temporary emigration to non-monitored sites, such that individuals missing during several capture occasions might still be alive elsewhere (Burnham 1993, Fujiwara and Caswell 2002), evidently impacts on the estimation of 'true' (as opposed to 'local') survival probability. If emigration probability is subject to individual heterogeneity, patterns similar to heterogeneity in survival might appear in the data. Consequently, heterogeneity in temporary emigration can affect the detection of survival senescence as well. In short, we identified three features of population studies (individual heterogeneity, imperfect detectability, temporary emigration out of the study area) which, when not included in the population models, can bias estimates of senescence and/or cause a lack of fit that leads to flawed inference.

Multievent models have been introduced as a unified framework by Pradel (2005). They extend multistate models, in which individuals move between states or die and can at each occasion be detected or not, by considering that the state of an individual is imperfectly determined when it is observed. Their structure rests on the more general framework of hidden Markov chain models (McDonald and Zucchini 1997). The introduction of this model structure in the field of CMR data analysis was initially motivated by capture heterogeneity as reviewed by Pledger (2000). The use of hidden Markov chains in cases not related to individual heterogeneity was to our knowledge initiated by Nichols et al. (2004). These authors modelled a situation where males and females had different survival probabilities, but could not always be separated in the field because of reduced sexual dimorphism. Since then, following the development of the software E-SURGE (Choquet et al. 2009a) numerous applications have been proposed (Pradel 2009). Among others, the implementation of memory models (where demographic parameters depend on the states occupied during the two preceding time steps) is made more straightforward through

the use of hidden states (Rouan et al. 2009), and epidemiology models can be fitted to data where health status determination is uncertain or incomplete (Conn and Cooch 2009).

In this paper we show how this recently developed modelling framework can be used to overcome the types of heterogeneity that typically plague senescence studies. Although these developments are quite general and can be applied to other study situations and taxa, we specifically tailor our example to a study of black-headed gulls *Chroicocephalus ridibundus*. This is a species for which survival senescence is likely to occur (Pugesek et al. 1995, Cam et al. 2002 in related species), but a population in which strong heterogeneities are expected (see Study site and population, in the method section). After presenting the dataset and the features that suggested the need for this new development in CMR models, we present this development and provide simulations that illustrate their performance.

Methods

Study site and population

Black-headed gull *Chroicocephalus ridibundus* are long-lived Charadriiform birds (maximum longevity recorded in our study area is 30 years) and breed colonially, often on vegetated ponds. The data come from a long-term monitoring program of black-headed gulls breeding in La Ronze (noted LR) pond, a large (more than 4000 pairs in recent years) colony located in the Forez basin, at CRAINTILLEUX, central France (45°35'N, 4°14'E). In this population, detection is known to vary between individuals because nests are built within vegetation or at its edge and because a large proportion of the re-sightings are made on the nests (Prévot-Julliard et al. 1998a). Note that some re-sightings are made on other perches so that all birds are potentially detectable even if their nests are not visible. Additionally, preliminary results in the same population indicated that dispersal rates were individually variable, in particular because of differences between males and females (Grosbois 2001), as is commonplace in birds (Greenwood 1980). Yet, for both detection and

0	emigration, we only had very partial information on the characteristics of the birds in the field. Detectability cannot be assessed for nests which are not visible of course and can't be evaluated for birds seen on other perches. Furthermore, black-headed gulls are only weakly sexually dimorphic, which precludes sexing of most birds in the field. It was thus clear that accounting for unknown or unmeasured sources of variation between individuals would be very useful if we were to assess survival senescence in this population.	breeder') that carry uncertain information on the state that the individual occupies at the current sampling occasion (see below and Supplementary material Appendix 1 for state description). The relationship between states and events is thus probabilistic (Pradel 2005).	53 55
5		All models were fully described by first considering the vector of probabilities of initial presence in the various states (II-vector), then linking states at successive sampling occasions by the matrix of survival/transition probabilities (Φ -matrix), exactly like in multistate models, while the events were linked to states by the matrix of event probabilities (B-matrix). For convenience we separated Φ in two steps (S-matrix for survival probabilities and Ψ -matrix for dispersal probabilities), and B (P-matrix for detection probabilities and R-matrix for probabilities to confirm breeding status when detected). Full details on the model structure and examples of these matrices are presented in Supplementary material Appendix 1.	60 65 70
10	Previous work in the same population indicated that time effects on survival probabilities were reduced or absent (Prévot-Julliard et al. 1998a, Grosbois 2001). We were thus confident that, despite most observations of old individuals occurred at the end of the time series, unaccounted time effects could not confound age effects.		
15			
	Data collection		
	Chicks were ringed before fledging with stainless steel rings. The use of stainless rings is particularly appropriate for the study of senescence since they almost do not wear with age (in all occasions when a known-age adult was physically recaptured at age >14, the code was perfectly readable and the ring could not be removed even with the use of pliers).	<i>Individual heterogeneity</i>	
20		Discrete classes of individuals were built to accommodate heterogeneity, each class being associated with a distinct value of the parameter(s) (Pradel 2009); these classes were the actual states of the multievent model. For a simple example, in a model with a two-class heterogeneity structure for survival probability and no possibility to emigrate (model $\{\phi(h_2), p(\cdot)\}$ of Pledger et al. 2003), there will be a state 'low survival' and a state 'high survival'. In this model, the probability of the five first events in the first example history is:	75 80
25	Observations of ringed adults were conducted using a floating blind from which metal ring codes could be read with a telescope (Lebreton 1987). At each observation of a ringed adult, we recorded whether it attended a nest or was feeding chicks, which would confirm its status as breeder. Now, an individual nesting in an accessible location had a high probability to be confirmed as breeder, whereas an individual breeding in a less accessible part of the colony was more often observed on roosts or other perches and was more likely to end up with an unconfirmed breeding status. The confirmation of breeding status thus potentially yielded information on the detection probability.	$p(11010) = \pi_1^H s_1^H p_2^H s_2^H (1 - p_3^H) s_3^H p_4^H [s_4^H (1 - p_5^H) + (1 - s_4^H)] + (1 - \pi_1^H) s_1^L p_2^L s_2^L (1 - p_3^L) s_3^L p_4^L [s_4^L (1 - p_5^L) + (1 - s_4^L)]$	85 90
30			
35	We analyzed the survival of 1556 stainless-ringed adults, for a period of 28 years (from 1978 to 2006), starting from their first re-observation in LR, which occurred from age two to age 23 (mean 5.5, SD 4.1). The large range of age at first resighting is partly due to the fact that black-headed gulls are not present on the colony before starting to reproduce between two and six year-old (Clobert et al. 1994), partly due to the non-exhaustiveness of detection and partly due to the fact that some birds start breeding on other colonies and disperse toward LR after several breeding attempts (Péron et al. unpubl.). The data were coded with one digit per year: '0' (not observed), '1' (confirmed breeder) or '2' (non-confirmed breeder).	Superscripts H and L refer to high and low survival classes respectively; subscripts refer to time-dependence. π , s, p stand respectively for the probabilities of initial state, survival and detection. The situation is similar to having two possible paths at first observation: one low-survival and one high-survival path (Fig. 2). The 'low survival' path has the greatest probability in 'short' histories like '110100000000' and the lowest in 'long' histories like '1000001000001' (Fig. 2).	95
40		In a more complex model, there are a larger number of possibilities when individuals are not encountered. In the presence of several kinds of heterogeneity (survival, emigration and detection), an individual can be in the low or the high-value class for each type of heterogeneity. There is up to eight 'classes of heterogeneity' (Supplementary material Appendix 1 part 4) in the models, which greatly complicates the computation of history probabilities. The need for an algorithm to calculate history probabilities should therefore be apparent. We used program E-SURGE 1.1.1 (Choquet et al. 2009a) to obtain maximum likelihood estimates of the parameters and perform model selection. A more rigorous and general development of the likelihood using matrix notation is presented in Supplementary material Appendix 1.	100 105 110 113
45			
50			
52	Model description		
55	Multievent models for the study of black-headed gull senescence		
60	As introduced above, our approach was based upon multi-event CMR models (Pradel 2005). The observer records 'events' (here 'not seen', 'confirmed breeder', 'non-confirmed		

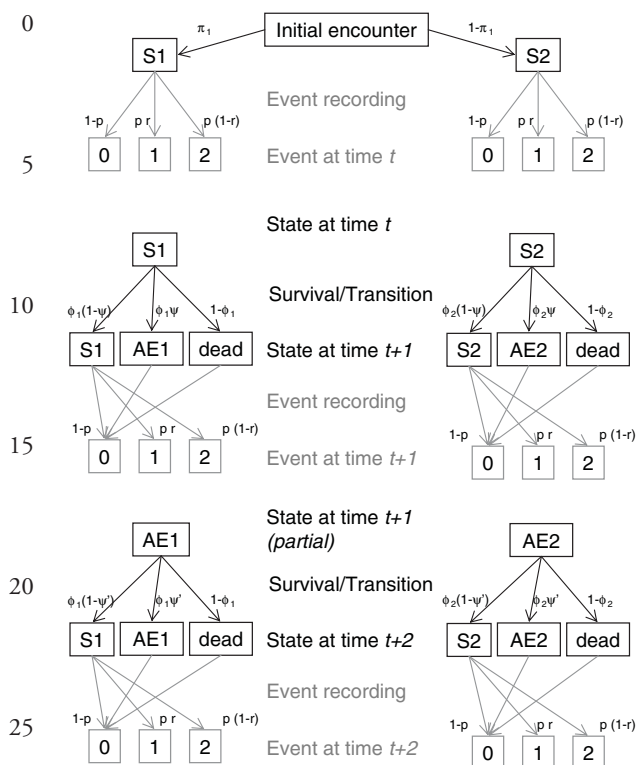


Figure 2. A tree diagram describing the hidden Markov chain probability structure for a model with a two-class individual heterogeneity structure on survival probabilities, the possibility to temporarily emigrate, and a detailed observation structure for the breeding status. Black boxes indicate the five possible states (S1: alive in the study site with high survival probability; S2: alive in the study site with low survival probability; AE1: alive outside the study site with high survival probability; AE2: alive outside the study site with low survival probability; dead), while grey boxes represent the three possible observations following initial release (0: not seen, 1: seen and breeding status confirmed; 2: seen but breeding status not confirmed). The probability for observing a particular encounter history is obtained by summing the probability of all possible paths leading to a given encounter history (for the sake of clarity at time $t+1$ only the states 'AE' are represented; paths from states 'S' are the same as at time t and the state 'dead' is absorbing, i.e. there is no path out of it). The probability of a given path can be obtained by multiplying the probabilities appearing alongside its component arrows. These probabilities consist of functions of π , the initial state probabilities; ϕ , apparent survival probabilities; ψ , state transition probabilities; p , detection probabilities; and r , the probabilities to confirm breeding status. A more formal matrix description of the same model is provided in Table 1.

In the following, survival is time-independent and detection is time-dependent, based on results of Prévot-Julliard et al. (1998a) and Grosbois (2001).

Temporary emigration

We modelled temporary emigration as Markovian or state-dependent transitions to and from a site where detection probability is zero (Fujiwara and Caswell 2002, Schaub et al. 2004, Fig 2, Supplementary material Appendix 1 part 2).

Colonies that were not searched for marked individuals were grouped in a single non-observable 'site' denoted 'alive elsewhere' (AE hereafter). This site was included in the usual multisite CMR models formulation (Arnason 1972, 1973, Schwarz et al. 1993) with the only difference that the detection rate was zero. Once in the state AE, individuals lost their classification as low/high detection and low/high emigration. Therefore, upon returning to the study site, they could become more/less detectable, or more/less site-faithful, than what they were before emigrating (see Supplementary material Appendix 1 part 2 for justification).

Modelling age-effects on survival when individuals enter the dataset at various ages

The straightforward implementation of age effects in the sense of CMR models (Lebreton et al. 1992) corresponds to the effect of time elapsed since first occurrence in the dataset (hereafter TFC to match a previous acronym: Cresspin et al. 2006). In our case gulls were marked as chicks and were thus of known age, but they entered the dataset as adults in the colony at a varying age (Clobert et al. 1994). TFC did thereby not correspond to true age. To model the effect of true age, we had to constrain survival to vary with time across as many groups as there were ages at first occurrence in the dataset (hereafter 'group approach'; described in details in Supplementary material Appendix 1 part 2). This procedure was computer-time-hungry (around 24 h were needed to fit such a model using an Intel Pentium 4HT, 2.6 GHz (3.25×800) processor with 512 Mb of system memory, vs less than 1 h for a TFC model) and was thus impractical for model selection which required running many models sequentially.

Yet using TFC as a proxy for true age in a similar study design does not prevent the detection of survival senescence as shown by Cresspin et al. (2006). A test of power (Cresspin et al. 2006) indicated that sample size rather than the use of TFC versus true age is the most critical factor preventing the detection of senescence. The main drawback of using TFC is that individuals of various true ages are mixed in a same TFC-class, thus creating noise and increasing the standard error on the estimation of the strength of senescence. Model selection using TFC was therefore considered conservative for what concerns the detection of senescence. We thus used TFC instead of age to select for the best model, and then confirmed our results by running the preferred model with true age instead of TFC.

To represent a biologically sound relationship between age (or TFC) and survival we used a constrained piecewise relationship; we modelled a separate survival probability at age 1, a plateau lasting until 14-years old and a log-linear decrease in survival with age afterwards (see Supplementary material Appendix 1 part 2 for justification).

Modelling observations that provide information on detectability

As described in the 'data collection' section, the confirmation of breeding status conveyed information on the detectability

0	of individuals. Models accommodating such data structure were introduced by Nichols et al. (2004; the individual status was the gender, documented by behaviour) and Conn and Cooch (2009; the individual status was the state of health, documented by visible symptoms). In the present	53
5	paper, the class of detection heterogeneity was documented by the breeding status (see Supplementary material Appendix 1 for practical implementation).	
10	Model selection	
	There were 16 models in our candidate set representing every combination of presence/absence of the four considered effects: age-effect on survival, heterogeneity in survival, detection and emigration probabilities. The most	
15	general model we considered included heterogeneity in survival, emigration and detection probabilities as well as age-effect and had 11 states (model denoted $\{S_{H+a}; D_H; E_H\}$; Supplementary material Appendix 1 part 4). Subscripts H	
20	and 0 referred to models with and without heterogeneity in survival (denoted S), detection (denoted D) and emigration (denoted E) probabilities, while subscripts +a	
25	and +ā referred to models with and without age-effect on survival. The lowest AIC-model (with a two AIC-points difference) was preferred (Akaike's information criterion; Burnham and Anderson 2002). However, all models in	
30	which a given effect was included could be considered as 'redundant'. Therefore, the importance value of each effect was computed as the sum of the AIC-weights of the models including the considered effect, and it was interpreted as the probability that the effect was present in the data (Burnham and Anderson 2002).	
35	Goodness-of-fit	
	Goodness-of-fit (GOF) tests were performed on raw capture/non capture histories (formed of '0' and '1' thus discarding the details about age at first detection and breeding status; note that all the data concerned a single site). One of	
40	the main consequences of heterogeneity in detection probability is an excess (when compared to homogeneous datasets) of encounter histories with consecutive 'captures' (i.e. runs of '1') and consecutive 'non-captures' (i.e. runs of '0'). Such	
45	histories indicate the presence of highly and poorly detectable individuals, respectively. Some of the runs of '0' will occur at the end of the capture history. As a consequence detection heterogeneity tends to induce both 'transience' (i.e. lower chance of recapture of first-encountered individuals than already encountered ones; Pradel et al. 1997) and	
50	'trap-happiness' (i.e. higher probability to encounter at time $t+1$ the individuals encountered at time t than the individuals not encountered at time t but known to be alive because of previous and future recaptures; Pradel 1993).	
55	One-sided directional test statistics are the signed square roots of the χ^2 -statistics for the corresponding tests: Test3.SR for transience and Test2.CT for trap-dependence (Pradel 1993, Pradel et al. 1997, 2005; practical implementation detail in Choquet et al. 2005). They are the most relevant	
60	statistics for the detection of transience and trap-happiness	
	respectively (Pradel et al. 2005) and are inflated by individual heterogeneity.	53
	We used techniques for partitioning χ^2 -variables (Rao 1973 pp. 185 and following) to approximate a GOF test for a time-dependent model with capture heterogeneity as follow: (1) we computed the overall GOF χ^2 -statistics for transience and trap-dependence, from Test3 and Test2 respectively (Pradel 1993, Pradel et al. 1997, Choquet et al. 2005) (2) we computed the directional statistics, from Test3.SR and Test2.CT respectively (3) we removed from the overall statistics the corresponding squared directional statistics (which are asymptotically distributed as χ^2_1), and we obtained non-directional components with one degree of freedom less. These components corresponded to a GOF test for a model where sources of transience and trap-happiness (here, individual heterogeneity) were accounted for. If this corrected test still proved statistically significant, we used an overdispersion coefficient $\hat{c}$, computed as the ratio between the χ^2 -statistic and the degree of freedom, in the model selection procedure (Burnham and Anderson 2002). All the GOF test components were computed using U-CARE (Choquet et al. 2009b)	55 60 65 70 75
	Simulation study	
	To judge whether the results provided by the proposed methodology were reliable in a complex but known case (three kinds of heterogeneity and a decrease in survival probability with age), we carried out Monte Carlo simulation studies (Supplementary material Appendix 2). Very briefly, these exercises illustrated that the multievent framework allowed (1) detecting simultaneously and using AIC all three kinds of heterogeneities when present, and (2) obtaining reliable evidence and precise estimates for survival senescence by accounting for these heterogeneities.	80 85
	More precisely the simulation study indicated (1) that the magnitude of the age-effect on survival was very precisely retrieved when the heterogeneity structure in the model exactly matched the simulated structure, and (2) that bringing additional information on detectability of individuals was sufficient (and necessary) to separate detectability and emigration heterogeneities. In our case, such information was provided by the confirmation of breeding status. The main drawbacks of the method were the non-reliability of emigration probability estimates (the presence of emigration heterogeneity was retrieved, but the actual values of the parameters were not), and the fact that, most probably because the data on them were sparse, estimates for parameters associated to low-survival individuals were often inaccurate.	90 95 100 105
	Results	
	Black-headed gull dataset: goodness-of-fit	
	As expected, the directional tests for transience and trap-happiness were statistically significant, which is a cue for heterogeneity in detection (Table 1). The corrected Test3.	110 113

Table 1. Components of an approximate goodness-of-fit (GOF) test for a model with heterogeneity, obtained by removing from the components of the standard GOF test for the time-dependent model the squared directional test statistics (see methods). The overall GOF test shows no sign of lack-of-fit for a model correcting transience and trap-happiness. DF is the degree of freedom. $\hat{c}$ is the overdispersion coefficient computed as the ratio between the chi-squared statistic and the degree of freedom.

	Test3: transience		Test2: trap dependence		Total
	χ^2 -statistic	Squared directional statistic	χ^2 - statistic	Squared directional statistic	χ^2 - statistic
Time-dependent model	64.19	38.67	25.88	9.21	164.39
DF	22	1	22	1	131
p-level	< 0.0001	< 0.0001	0.26	0.002	0.02
$\hat{c}$	2.92		1.18		1.25
Time-dependent model with heterogeneity of detection	25.52		16.67		116.52
DF	21		21		129
p-level	0.23		0.73		0.78
$\hat{c}$	1.22		0.79		0.90

SR and Test2.CT were statistically non significant, and the overall corrected GOF test indicated that there was no need to account for any overdispersion (Table 1). This test indicated that a time-dependent model with heterogeneity in detection probability fitted the data. Thus, accounting for other sources of heterogeneity could only improve the fit.

Modelling age-dependence and testing for senescence

Model selection using TFC

There was strong support for a model with individual heterogeneity in both detection and emigration probabilities, along with TFC-effect on survival (Table 2: model $\{S_{0+a}; D_H; E_H\}$). This model was nearly four AIC-points lower and three times more likely than the next model (as indicated by the ratio of AIC-weights). The importance value (computed as the sum of the AIC-weights of the models in which the considered effects occurred) of the TFC-effect on survival probability was 0.83, which we interpret as a high probability for a decrease in survival with age. These results supported the existence of survival senescence in the population, although the slope of the TFC-effect was statistically not different from zero: -0.16 (95% CI: -0.49 ; 0.17); see next section.

Importance values of heterogeneity in survival, detection and emigration were 0.09, 0.94, and 0.78, respectively. We interpret these values as high probability that two-class heterogeneity structure was present in detection and emigration probabilities, and low probability that such heterogeneity was present in survival probability. As discussed later, we do not exclude that the discrete-class heterogeneity models were unable to detect small, continuous individual variation in survival probability.

The second best model (Table 2: model $\{S_{0+a}; D_H; E_0\}$), as opposed to the best model, did not account for heterogeneity in emigration probability and, most importantly, did not include any variation in survival probability with TFC. This result means that, when not accounting for heterogeneity in emigration probabilities, the selection procedure discarded TFC-effect on survival, in other words the detection of survival senescence was prevented.

Parameter estimates in the true age formulation

Parameter estimates are from the preferred model $\{S_{0+a}; D_H; E_H\}$, ran using true age instead of TFC. Prime age survival (between 2 and 14 years old) was 0.84 (95% CI: 0.79; 0.88) and the slope of the decrease in survival after age 14 was -0.16 (-0.30 ; -0.02) on a logit scale (Fig. 3). Thus, when comparing true age- (this model) and TFC-models (previous section), we observed that the use of TFC increased the error on the estimated slope of the decrease in survival with age, as expected, but did not modify the value of the estimate.

The estimated temporary emigration probabilities to state AE were 0.17 (0.03; 0.54) in stayers and 0.67 (0.28; 0.91) in

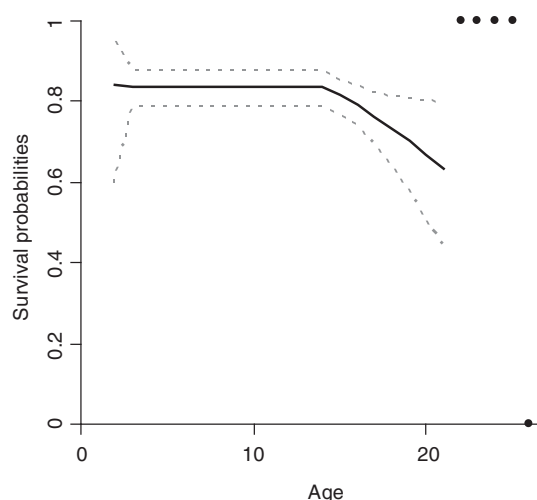


Figure 3. Survival probabilities for the black-headed gulls as a function of true age. Parameters estimates are from model $\{S_{0+a}; D_H; E_H\}$ which includes heterogeneity in both detection and emigration probabilities, and a piecewise constrained relationship between age and survival probabilities. Dotted lines correspond to the 95% asymptotic CI. Black dots are boundary estimates, which come with no standard errors. The survival probability for the first age class (age 2) was estimated separately and fell on the line for older age classes.

movers. The estimated detection probabilities (averaged over time) were 0.08 (0.05; 0.10) and 0.48 (0.41; 0.55) in the low- and high-detectability classes. The estimated proportion of sightings on the nest or with chicks was 0.53 (0.44; 0.63) for the low-detectability class and 0.61 (0.56; 0.66) for the high-detectability class.

Discussion

Detecting senescence in wild populations

We used multievent framework to combine three pre-existing types of CMR models that were potentially required to fit the gull data: heterogeneity models with discrete classes (Pledger et al. 2003, Pradel 2009), temporary emigration models (Fujiwara and Caswell 2002, Schaub et al. 2004), and models accommodating partial information on individual status (Nichols et al. 2004, Conn and Cooch 2009). The framework was flexible enough to combine these model structures which had only been used separately until now.

Survival senescence in our population was only detected after accounting for heterogeneity in temporary emigration in the models (Table 2), which illustrates the interest of complex models mixing several possible causes of heterogeneity. This result was perhaps not unexpected since temporary emigration

events occurring at the end of an individual's life, when not followed by a detection event, could mimic earlier death. Thereby, emigration heterogeneity might have created patterns in the data similar to heterogeneity in survival, and prevented the detection of survival senescence when not accounted for. However, our simulation studies only weakly supported this purported effect of non modelled heterogeneity in temporary emigration on the detection of survival senescence. The result that senescence was discarded when not accounting for emigration heterogeneity might therefore originate from a lack-of-fit impairing the model selection when models did not include the appropriate heterogeneity structure.

Definitive emigration has evidently an even greater impact on survival estimates than temporary emigration, but it can only be modelled if recoveries data (i.e. rings recovered on birds shot or found dead throughout the year) are available (Burnham 1993).

In senescence studies, we thus recommend that (1) emigration is modelled when field observations indicate its presence and (2) either individual heterogeneity is explicitly considered or evidence for its absence is provided by GOF tests or biological considerations. In particular, empirical support for the absence of senescence in animals (Nichols et al. 1997, Miller 2001, Pistorius and Bester 2002, Congdon et al. 2003) should be considered with caution until the results are verified with analyses accounting for heterogeneity.

Table 2. Model selection. The 16 candidate models vary in the presence/absence (Y/N) of heterogeneity and of the age-effect on survival. For each model the number of parameters (np), deviance (Dev), AIC and AIC-weight are given. Subscripts H and 0 referred to models with and without heterogeneity in survival (denoted S), detection (denoted D) and emigration (denoted E) probabilities, while subscripts a and ā referred to models with and without age-effect on survival. The models are sorted by AIC.

Model	Heterogeneity in:			Age-effect	np	Dev	AIC	AIC weight
	Survival	Detection	Emigration					
$\{S_{0+a}; D_H; E_H\}$	N	Y	Y	Y	43	7781.88	7867.88	0.761
$\{S_{0+a}; D_H; E_0\}$	N	Y	N	N	36	7799.44	7871.44	0.128
$\{S_{H+a}; D_H; E_0\}$	Y	Y	N	Y	47	7779.50	7873.50	0.046
$\{S_{H+a}; D_0; E_0\}$	Y	N	N	N	35	7803.62	7873.62	0.043
$\{S_{0+a}; D_0; E_H\}$	N	N	Y	Y	37	7802.12	7876.12	0.012
$\{S_{H+a}; D_0; E_0\}$	Y	N	N	Y	38	7801.99	7877.99	0.005
$\{S_{0+a}; D_H; E_H\}$	N	Y	Y	N	40	7800.28	7880.28	0.002
$\{S_{0+a}; D_H; E_0\}$	N	Y	N	Y	41	7797.91	7879.91	0.002
$\{S_{H+a}; D_0; E_H\}$	Y	N	Y	Y	42	7797.25	7881.25	0.001
$\{S_{H+a}; D_H; E_H\}$	Y	Y	Y	Y	53	7777.12	7883.12	0.000
$\{S_{H+a}; D_H; E_0\}$	Y	Y	N	N	43	7802.21	7888.21	0.000
$\{S_{0+a}; D_0; E_0\}$	N	N	N	N	31	7856.10	7918.10	0.000
$\{S_{0+a}; D_0; E_H\}$	N	N	N	Y	34	7820.42	7888.42	0.000
$\{S_{H+a}; D_0; E_H\}$	Y	N	Y	N	37	7852.13	7926.13	0.000
$\{S_{H+a}; D_H; E_H\}$	Y	Y	Y	N	49	7834.15	7932.15	0.000
$\{S_{0+a}; D_0; E_H\}$	N	N	Y	N	34	7857.33	7925.33	0.000

0 Sources of heterogeneity in the gull dataset: emigration, detectability

Although there was a strong support for the existence of low- and high- emigration classes in our population, biological explanations are not straightforward. Emigration heterogeneity might also include the skipping of breeding attempts and the effect of early nest failures. These two phenomena result in an absence of the individuals from the colonies during field-work (thereby mimicking temporary emigration), and they are influenced by individual quality (Calladine and Harris 1997), a well known source of heterogeneity in demographic parameters (Hamel et al. 2008). Moreover, true temporary emigration, reproduction failures and reproduction skipping do not occur at the same frequency which might create individual heterogeneity when they are modelled using a same transition probability. Alternatively, individual heterogeneity in true temporary emigration rate could stem from sex-biased dispersal (Greenwood 1980) or from heterogeneity in individual quality and/or the conditions experienced during early life or previous reproduction attempts, both of which are known to affect habitat choice and dispersal behaviours (Switzer 1997, Clobert et al. 2009). Last, and perhaps more speculatively, heterogeneity in dispersal behaviour can result from genetically determined differences in 'personalities' or other behavioural syndromes (Cote and Clobert 2007, Clobert et al. 2009). Tradeoffs between investment in exploration-dispersal and in other traits (Wolf et al. 2007) or frequency-dependent selection acting through environmental stochasticity (Dingemanse et al. 2004) can maintain stable polymorphism in dispersal tendencies.

Heterogeneity in detection probability was probably related to the fact that high vegetation density hindered the detection of birds breeding far inside the vegetation. These are likely to have strongly contributed to the class with a low detection probability and a low proportion of sightings on a nest. Such heterogeneity in detection induced by habitat heterogeneity in the study site is supposedly common, and we recommend it be explicitly incorporated.

40

Individual heterogeneity of unknown origin: modelling approach

As in most modelling exercises, our study relied on some untested assumptions. Modelling individual heterogeneity using discrete classes was a priori appropriate in our study: birds could breed inside vegetation versus outside vegetation, their movements could occur within versus outside of the colony. However, we do not claim that the discrete-class model represented individual variation in survival probabilities better than a continuous individual random effect could (Royle 2008, but see Pledger 2005). Concerning the number of heterogeneity classes, Pledger (2005) indicated that, as a theoretic and approximated representation of individual heterogeneity, the two-class models were more parsimonious than models with more classes, excepted in the presence of strong multimodality in the true distribution of the parameters of interest. Standard quantitative tools such as AIC generally fail to separate different forms of heterogeneity

60

neity models (own results not shown; Pledger 2005). We suggest that information on the study system from the field might be the most reliable cue when deciding which form of individual heterogeneity to incorporate in CMR models.

Performance and identifiability issues

The simulation studies illustrated that reliable evidence for survival senescence could be obtained in the simultaneous presence of three kinds of heterogeneity. When the data included events whose frequency depended on detectability, the three sources of heterogeneity were separately identifiable, although in most cases only the structure and not the actual values of emigration probabilities were retrieved. The magnitude of the age-effect was very precisely retrieved when the heterogeneity structure in the model exactly matched the way data was simulated. In the gull application we did not detect any parameter redundancy issue using the rank of the models' numeric derivative matrix (Rouan et al. 2009 Appendix A, Choquet et al. 2009a pp. 56–57). Overall our results are therefore encouraging for the application of multievent models to the study of population dynamics of species with complex life-histories, weak or variable site-fidelity, or inhabiting very heterogeneous habitats.

References

- Arnason, A. N. 1972. Parameter estimates from mark–recapture experiments on two populations subject to migration and death. – Res. Popul. Ecol. 13: 97–113.
- Arnason, A. N. 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. – Res. Popul. Ecol. 15: 1–8.
- Burnham, K. P. 1993. A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. – In: Lebreton, J. D. and North, P. H. (eds), Marked individuals in the study of bird population. Birkhäuser, pages ????.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (2nd ed.) – Springer.
- Calladine, J. and Harris, M. P. 1997. Intermittent breeding in the herring gull *Larus argentatus* and the lesser black-backed gull *Larus fuscus*. – Ibis 139: 259–63.
- Cam, E. et al. 2002. Individual covariation in life–history traits: seeing the trees despite the forest. – Am. Nat. 159: 96–105.
- Choquet, R. 2008. Automatic generation of multistate capture–recapture models. – Can. J. Stat. 36: 43–57.
- Choquet, R. et al. 2005. U-CARE 2.2 user's manual – CEFÉ, Montpellier, France.
- Choquet, R. et al. 2009a. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. – In: Thomson, D. L. et al. (eds), Modelling demographic processes in marked populations. Publisher????, pp. 845–865.
- Choquet, R. et al. 2009b. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating capture–recapture data. – Ecography in press.
- Clobert, J. et al. 1994. The estimation of age–specific breeding probabilities from recaptures or resightings in vertebrate populations.2. Longitudinal models. – Biometrics 50: 375–87.
- Clobert, J. et al. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. – Ecol. Lett. 12: 197–209.

- 0 Congdon, J. D. et al. 2003. Testing hypotheses of aging in long-lived painted turtles (*Chrysemys picta*). – Exp. Gerontol. 38: 765–772.
- Conn, P. B. and Cooch, E. G. 2009. Multistate capture–recapture under imperfect state observation: an application to disease models. – J. Appl. Ecol. 46: 486–492.
- 5 Cote, J. and Clobert, J. 2007. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. – Proc. R. Soc. Lond. B 274: 383–390.
- Crespin, L. et al. 2006. Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. – J. Avian Biol. 37: 273–282.
- 10 Crespin, L. et al. 2008. Is heterogeneity of catchability in capture–recapture studies a mere sampling artefact or a biologically relevant feature of the population? – Popul. Ecol. 50: 247–256.
- Dingemanse, N. J. et al. 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. – Proc. R. Soc. Lond. B 271: 847–852.
- 15 Finch, C. E. 1990. Longevity, senescence, and the genome. – Univ. of Chicago Press.
- Fox, G. A. et al. 2006. Consequences of heterogeneity in survival probability in a population of Florida scrub-jays. – J. Anim. Ecol. 75: 921–927.
- 20 Fujiwara, M. and Caswell, H. 2002. A general approach to temporary emigration in mark–recapture analysis. – Ecology 83: 3266–3275.
- Jimenez, O. et al. 2008. The risk of flawed inference in evolutionary studies when detectability is less than one. – Am. Nat. 172: 441–448.
- 25 Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. – Anim. Behav. 28: 1140–1162.
- Grosbois, V. 2001. La dispersion : trait d'histoire de vie et paramètre démographique : étude empirique dans une population de mouette rieuse. PhD thesis – Univ. Montpellier II, Montpellier, France, in French.
- 30 Hamel, S. et al. 2008. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. – J. Anim. Ecol. 78: 143–151.
- Jones, O. R. et al. 2008. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. – Ecol. Lett. 11: 664–673.
- 35 Lebreton, J. D. 1987. Régulation par le recrutement chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus*. – Rev. Ecol. - Terre Vie Suppl. 4: 173–187, in French.
- Lebreton, J. D. et al. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals - a unified approach with case-studies. – Ecol. Monogr. 62: 67–118.
- 40 Loison, A. et al. 1999. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. – Ecology 80: 2539–2554.
- MacDonald, I. L. and Zucchini, W. 1997. Hidden Markov and other models for discrete-valued time series. – Chapman and Hall.
- 45 Medawar, P. B. 1952. An unsolved problem of biology. – Lewis, London.
- Miller, J. K. 2001. Escaping senescence: demographic data from the three-toed box turtle (*Terrapene carolina triunguis*). – Exp. Gerontol. 36: 829–832.
- 50 Nichols, J. D. et al. 1997. Test for senescent decline in annual survival probabilities of common pochard, *Aythya ferina*. – Ecology 78: 1009–1018.
- 52 Nichols, J. D. et al. 2004. Estimation of sex-specific survival from capture–recapture data when sex is not always known. – Ecology 85: 3192–3201.
- 55 Nussey, D. H. et al. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. – Ecol. Lett. 9: 1342–1350.
- Pistorius, P. A. and Bester, M. N. 2002. A longitudinal study of senescence in a pinniped. – Can. J. Zool. 80: 395–401.
- Pledger, S. 2000. Unified maximum likelihood estimates for closed capture–recapture models using mixtures. – Biometrics 56: 434–442.
- 55 Pledger, S. 2005. The performance of mixture models in heterogeneous closed population capture–recapture. – Biometrics 61: 868–873.
- Pledger, S. et al. 2003. Open capture–recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. – Biometrics 59: 786–794.
- 60 Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. – In: Lebreton, J. D. and North, P. H. (eds), Marked individuals in the study of bird population. Publisher????, pp. 29–37.
- Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. – Biometrics 61: 442–447.
- 65 Pradel, R. et al. 1997. Capture–recapture survival models taking account of transients. – Biometrics 53: 60–72.
- Pradel, R. et al. 2005. Principles and interests of GOF tests for multistate capture–recapture models. – Anim. Biodiv. Conserv. 28: 189–204.
- 70 Pradel, R. 2009. The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. – In: Thomson, D. L. et al. (eds), Modeling demographic processes in marked populations. Publisher????, pp. 781–795.
- Pradel, R. et al. 2007. Estimation of sex-specific survival with uncertainty in sex assessment. – Can. J. Stat. 36: 29–42.
- 75 Prévot-Julliard, A.C. et al. 1998a. Re-evaluation of adult survival of black-headed gulls (*Larus ridibundus*) in presence of recapture heterogeneity. – Auk 115: 85–95.
- Prévot-Julliard, A. C. et al. 1998b. Evidence for birth-site tenacity in breeding common black-headed gulls *Larus ridibundus*. – Can. J. Zool. 76: 2295–2298.
- 80 Pugesek, B. H. et al. 1995. Mark-resighting analysis of a California gull population. – J. Appl. Stat. 22: 625–39.
- Rao, C.R. 1973. Linear statistical inference and its applications. – Wiley.
- 85 Regehr, E. V. et al. 2007. Effects of earlier sea ice breakup on survival and population size of polar bear in western Hudson Bay. – J. Wildlife Manage. 71: 2673–2683.
- Rouan, L. et al. 2009. A general framework for modeling memory in capture–recapture data. – J. Agric. Biol. Environ., in press.
- 90 Royle, J. A. 2008. Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model: a state-space formulation. – Biometrics 64: 364–370.
- Schaub, M. et al. 2004. Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture–recapture framework. – Ecology 85: 2107–2113.
- 95 Schwarz, C. J. et al. 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. – Biometrics 49: 177–193.
- Switzer, P. V. 1997. Past reproductive success affects future habitat selection. – Behav. Ecol. Sociobiol. 40: 307–312.
- van de Pol, M. and Verhulst, S. 2006. Age-dependant traits: a new statistical model to separate within- and between-individual traits. – Am. Nat. 167: 766–773.
- 100 Vaupel, J. W. and Yashin, A. I. 1985. Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. – Am. Stat. 39: 176–185.
- Whitehead, H. and Wimmer, T. 2005. Heterogeneity and the mark-recapture assessment of the Scotian Shelf population of northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*). – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 62: 2573–2585.
- 105 Wolf, M. et al. 2007. Life-history tradeoffs favour the evolution of animal personalities. – Nature 447: 581–584.
- Zens, M. S. and Peart, D. R. 2003. Dealing with death data: individual hazards, mortality and bias. – Trends Ecol. Evol. 18: 366–373.
- 110
- 113

ESTIMATING AND VISUALIZING FITNESS SURFACES USING MARK-RECAPTURE DATA

Olivier Gimenez,^{1,2} Arnaud Grégoire,^{1,3} and Thomas Lenormand^{1,4}

¹Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, Cedex 5, France

²E-mail: olivier.gimenez@cefe.cnrs.fr

³E-mail: arnaud.gregoire@cefe.cnrs.fr

⁴E-mail: thomas.lenormand@cefe.cnrs.fr

Received November 26, 2008

Accepted May 8, 2009

Understanding how selection operates on a set of phenotypic traits is central to evolutionary biology. Often, it requires estimating survival (or other fitness-related life-history traits) which can be difficult to obtain for natural populations because individuals cannot be exhaustively followed. To cope with this issue of imperfect detection, we advocate the use of mark-recapture data and we provide a general framework for both the estimation of linear and nonlinear selection gradients and the visualization of fitness surfaces. To quantify the strength of selection, the standard second-order polynomial regression method is integrated in mark-recapture models. To visualize the form of selection, we use splines to display selection acting on multivariate phenotypes in the most flexible way. We employ Markov chain Monte Carlo sampling in a Bayesian framework to estimate model parameters, assessing traits relevance and calculating the optimal amount of smoothing. We illustrate our approach using data from a wild population of Common blackbirds (*Turdus merula*) to investigate survival in relation to morphological traits, and provide evidence for correlational selection using the new methodology. Overall, the framework we propose will help in exploring the full potential of mark-recapture data to study natural selection.

KEY WORDS: Bayesian inference, correlational selection, individual covariates, natural selection, nonlinear selection, reversible Jump MCMC.

Understanding how selection operates on a set of phenotypic traits is central to evolutionary biology. Although confirmation of selection relies on the experimental manipulation of traits, modern regression methods provide correlational evidence for selection by describing its shape and quantifying its magnitude.

There are currently two powerful and complementary approaches that are routinely used to estimate and visualize the relationship between “fitness” (e.g., survival, reproductive success of individuals or other combinations of other fitness-related traits) and a suite of phenotypic traits (e.g., various morphological traits), referred to as fitness surface (e.g., Schluter and Nychka 1994). First, the second-order polynomial regression proposed by Lande and Arnold (1983) allows the estimation of any selection gradients (directional, stabilizing/disruptive and correlational) that can

be described as linear, quadratic, or cross-product terms. Second, although fitness surfaces can be represented by the best quadratic approximation of the surface, nonparametric methods have also been advocated as they allow more flexibility in visualizing fitness as they require no prior model (e.g., linear or quadratic) for the relationships between fitness and traits. Schluter (1998) and Schluter and Nychka (1994) introduced the use of cubic splines, a nonparametric method, that can be used to visualize in two and three dimensions the action of selection on phenotypic traits.

Obviously, both approaches require that fitness can be estimated. For this purpose, longitudinal studies that monitor cohorts of individuals over time are often used, but they have several difficulties. The most important is that individuals in natural populations cannot be followed exhaustively, so detectability should

be incorporated in models for estimating fitness (Clobert 1995), otherwise any inference may be flawed (Gimenez et al. 2008). Because they incorporate detectability and uncertainty associated with the death of individuals (Lebreton et al. 1992), the use of mark-recapture (MR) methods allowing the estimation of important fitness components such as survival has been recommended to address questions in evolutionary biology (Gimenez et al. 2008). To date, however, the full potential of MR methods has been little explored in the study of natural selection (Clobert 1995; Kingsolver and Smith 1995; Cam 2009). First, only a part of the information contained in MR data is usually used with the standard approaches described above. For example, several authors have only considered the subset of individuals that are alive at the end of the study (Barbraud 2000; Bjorklund and Senar 2001). Others have used more correct survival estimates, but did not take uncertainties associated with the model fitting process into account (Altwegg and Reyer 2003). Second, when MR models are used to study selection, the focus is either on linear gradients (Kingsolver and Smith 1995; Clobert et al. 2000; Møller and Szép 2002) or quadratic gradients (Conroy et al. 2002; Covas et al. 2002; Schulte-Hostedde et al. 2002; Grégoire et al. 2004; Benkman et al. 2005; Blums et al. 2005). Rarely have several traits been considered, and never to our knowledge has the analysis of cross-product terms been properly conducted, which might add to the difficulty of detecting nonlinear selection in the wild. Finally, tools to visualize selection acting on several traits are not yet fully developed for MR models. Although it is straightforward to represent the best quadratic approximation, little has been done to allow surfaces to be explored in a more flexible way. Recently, Gimenez et al. (2006a) have developed a flexible nonparametric method to study the form of selection, but the approach is limited to a single phenotypic trait.

In this article, we develop general and flexible tools to provide a unifying framework to assess selection acting on a suite of phenotypic traits making optimal use of MR data. More specifically, our contribution is twofold. First, to quantify the strength of selection on combinations of traits, the second-order polynomial regression method is integrated in MR models. Procedures are provided to test selection gradients. Second, to visualize the form of selection, we employ bivariate smoothing to generalize the approach developed by Gimenez et al. (2006a) to the case of two-dimensional phenotypes. We use Markov chain Monte Carlo (MCMC) sampling in a Bayesian framework to estimate and test selection, as well as to control the amount of smoothing to visualize fitness surfaces. We illustrate our approach using data for a wild population of Common blackbirds (*Turdus merula*) to investigate survival in relation to morphological traits. Using the framework we propose, we provide evidence for correlational selection gradients, which emphasizes the great potential of MR data to investigate nonlinear selection.

Methods

We consider standard MR protocols involving I individuals that are captured and marked, then recaptured or resighted over J encounter occasions (for reviews, see Lebreton et al. 1992; Williams et al. 2002). We focus on survival and model ϕ_{ij} the probability that an animal i survives to time t_{j+1} given that it is alive at time t_j . We estimate and visualize survival as a function of P phenotypic traits measured in I individuals. We consider fixed individual covariates (i.e., measured at the time of marking), but our approach can also be applied to time-varying individual covariates (i.e., measured at each encounter occasion that may vary over time).

ESTIMATING FITNESS SURFACES

We model the survival probability using second-order polynomial regression to assess nonlinear selection (Lande and Arnold 1983; Brodie et al. 1995; Blows and Brooks 2003)

$$\text{logit}(\phi_{ij}) = \beta_0 + \sum_{p=1}^P \beta_p x_i^p + 1/2 \sum_{p=1}^P \sum_{q=1}^P \gamma_{pq} x_i^p x_i^q + \varepsilon_i + b_j, \\ i = 1, \dots, I \quad \text{and} \quad j = 1, \dots, J \quad (1)$$

where x_i^p is the value of the p th covariate for the i th individual, b_j are fixed yearly effects, ε_i are i.i.d. $N(0, \sigma_\varepsilon^2)$ and $\text{logit}(x) = \log[x/(1-x)]$. We use the fixed effects b_j to account for time variation in survival, whereas the random effect ε_i is incorporated to cope with the individual residual variation in survival (Gimenez et al. 2006a; Royle 2008). In particular, this term usually referred to as a frailty (e.g., Cam et al. 2002) allows us to deal with individual heterogeneity which may cause bias in estimation and inference if it is not accounted for (Cam et al. 2002). Linear selection gradients (β) are calculated using the model described in equation (1), but where quadratic and cross-product coefficients are dropped, then a distinct regression is carried out using all terms in equation (1) to calculate the nonlinear selection gradients (γ) (Phillips and Arnold 1989; Brodie et al. 1995). Key model parameters are summarized with their posterior median and standard deviation. To determine relevant combinations of selection gradients, we view the problem as a variable selection exercise. We use an extension of the MCMC algorithm—Reversible Jump MCMC (RJMCMC; Green 1995)—to search among the large number of combinations of selection gradients and thereby exhibit the best-fitting model. We discriminate between different models by calculating the posterior model probability of each model. Technical details are given below.

VISUALIZING FITNESS SURFACES

To visualize the fitness function in two dimensions, we opt for thin-plate splines that are usually used in geostatistical applications to incorporate spatial coordinates in multiple regressions

(Green and Silverman 1994; Nychka 2000). Our objective in exploring fitness surfaces is to detect interesting and actual patterns that are not just due to sampling variation; in other words, the challenge is to find the compromise between too much roughness and too much smoothness. We consider a semiparametric model for the survival where two continuous phenotype traits s and t enter the model under the form of a nonparametric interaction, whereas the remaining covariates enter linearly the model in a parametric component (Ruppert et al. 2003):

$$\text{logit}(\phi_{ij}) = f(x_i^s, x_i^t) + \sum_{p=1, p \neq s, t}^P \beta_p x_i^p + \varepsilon_i + b_j, \\ i = 1, \dots, I \quad \text{and} \quad j = 1, \dots, J \quad (2)$$

where x_i^s and x_i^t are the values of two focal traits for individual i , f is a smooth function and the other quantities are defined in equation (1). To estimate the function f , Gimenez et al. (2006a,b) opted for penalized splines. This technique uses a set of piecewise polynomials (splines) and imposes a penalty on the associated splines coefficients to achieve a smooth fit. Note that penalized splines can be fruitfully expressed as generalized linear mixed models, which have various advantages (Ruppert et al. 2003). Among others, the amount of smoothing or the penalty parameter is obtained as a by-product of this formulation as a ratio of variances (see Gimenez et al. 2006b for a demonstration in the MR context). Because they show good numerical stability and are moderately computer intensive, we use radial basis functions (French et al. 2001; Ruppert et al. 2003; Crainiceanu et al. 2008) to extend the approach proposed by Gimenez et al. (2006a) to the bivariate setting (Gimenez and Barbraud 2009). The problem is then to choose the number and the location of the points, or knots, at which the splines are fitted. Considering as many knots as there are individuals might cause overfitting, whereas using too few knots might cause them to be placed in regions with little data. We consider a number of knots that is large enough to ensure the desired flexibility, specifically $K = \max\{20, \min(I/4, 150)\}$ knots as suggested by Ruppert et al. (2003). We use the space-filling algorithm of Nychka and Saltzman (1998) to select the location of these knots. This algorithm automatically places knots in regions with a high density of observed values while maximizing the average spacing between knots of those regions. Ruppert et al. (2003) demonstrated that, once a minimum number of knots is achieved, the fit given by the penalized splines approach was independent of the location and the number of knots.

Finally, to plot the fitness surface, we obtain contours of the posterior median survival by generating a 30×30 grid of values for the two focal traits in equation (2), calculating the corresponding survival probability for each point of the grid and for each MCMC iteration, and taking the median over the MCMC draws. Note that we consider other things being equal by setting

the remaining covariates to their means in equation (2). Predicted values for all individuals were also added on the contour plot to see the number of individual that supported each local pattern of the surface.

MR MODEL FITTING USING MCMC METHODS

To estimate the model parameters and perform inference, we adopted a Bayesian approach in conjunction with MCMC methods, a flexible and powerful framework for building and fitting complex models. In a Bayesian analysis, the likelihood and the prior probability distributions are combined using the Bayes' theorem to obtain the posterior distribution of the unknown parameters of interest (see McCarthy 2007 for an introduction). The MCMC algorithms then generate values from a Markov chain whose stationary distribution is the required posterior distribution (e.g., Gilks et al. 1996). A burn-in period ensures that the Markov chain has reached its stationary distribution. Inference is then based on the remaining simulated values, by computing numerical summaries such as empirical medians and credible intervals for parameters of interest.

Here, standard MCMC algorithms are used to visualize fitness surfaces, whereas we use RJMCMC (Green 1995) to fit the second-order polynomial curves. RJMCMC extends MCMC by allowing transitions between models, or "jumps," to assess the presence or absence of a covariate. In our case, this algorithm searches over the different models to determine the best combination of selection gradients. It requires an extension of the standard Bayes Theorem, where the posterior distribution of all parameters is now defined over both the parameter and model space. In addition to posterior summaries for parameters, we also obtain the posterior probability for each model obtained as the proportion of the time the RJMCMC simulation spends in each model. This is achieved by exploring simultaneously the parameter and model space within a single Markov chain. See King et al. (2006) for a recent application of the RJMCMC algorithm in a MR context and Gimenez et al. (2009) for more details. Note that in the fit of the second-order polynomial curves, we allowed the RJMCMC to act only on second order terms to avoid fitting models with interactions without main effects.

In both analyses, we need to write down the likelihood and select priors for the parameters. Assuming independence among individuals, the likelihood is the product of the probabilities of all individual encounter histories, each of those probabilities involving complex nonlinear functions of the survival and detection probabilities (Skalski et al. 1993; Hoffman and Skalski 1995; Gimenez et al. 2007). Based on previous analyses of the data (Grégoire et al. 2004), we assume that the detection probability varies over time.

Regarding the a priori distributions for all parameters, we select vague priors to induce little prior knowledge because, if

the data are informative enough, the likelihood dominates those priors and the posterior summaries are close to the results of a maximum likelihood analysis. Specifically, we choose uniform distributions on [0,1] for the detection probabilities, a uniform distribution on [0,10] for σ_ϵ as advocated by Gelman (2006; see also Royle 2008), and normal distributions with mean 0 and variances 1000 for the β s. In addition to those priors, we specify an equal prior probability on all possible models in the RJMCMC analysis, which corresponds to an independent prior probability of 0.5 for each covariate. We conducted a prior sensitivity analysis to assess the influence of prior specifications on posterior distributions. In particular, the posterior model probabilities may be more sensitive to the prior specification than the posterior distribution of the parameters themselves. In addition to the priors used above, we considered inverse-gamma distributions for σ_ϵ^2 with parameters (0.001, 0.001) or (3, 2), and normal distributions with mean 0 and variances 1 or 10 for the β s. The posterior inference was unchanged, although increasing the variance in the prior for the regression parameters decreased the posterior probability that covariates influences the survival probability.

We generate two chains of length 1,000,000, discarding the first 500,000 as burn-in. The large number of iterations was needed because good mixing (the movement of the MCMC chain around the parameter space) was difficult to achieve in the bivariate smoothing model. When applied to the example, these simulations took between 7 and 10 h on a PC (512Mo RAM, 2.6GHz CPU). Convergence was assessed using the Gelman and Rubin statistic which compares the within to the between variability of chains started at different and dispersed initial values (Gelman 1996). Note that there is no formal convergence diagnostic for the RJMCMC algorithm, so we run two chains starting either with all or without any covariates in the model and checked that estimation and inference results were similar. The mixing of the RJMCMC algorithm (how often the MCMC chain switches between including a selection gradient vs. excluding it) was satisfying, exploring most of the model space. All covariates were standardized to improve convergence.

The simulations were performed using WinBUGS v1.4 (Spiegelhalter et al. 2003) and its Jump extension (Lunn et al. 2006) to implement RJMCMC. To plot the fitness surfaces, the R (Ihaka and Gentleman 1996) package R2WinBUGS (Sturtz et al. 2005) was used to call WinBUGS and export results in R. We also used the R package FIELDS (Nychka 2004) to implement the space-filling algorithm. The WinBUGS code is available on request from the first author.

DATA

To illustrate our approach, we use a long-term dataset on the relationship between morphological traits and survival of adult Common blackbirds (*T. merula*) in an urban park in Dijon, France

(47°19'N 5°02'E). From 1998 to 2002, birds were captured with mist-nets, and each individual was fitted with a numbered metal ring and a unique combination of plastic color rings. Grégoire et al. (2004) provide further details about the MR protocol. A total of 199 birds were banded, measured for morphological traits, and released. The tarsus length, phalanx length, and beak height were measured with a calliper to the nearest 0.02 mm, and wing length and rectrice length using a ruler to the nearest 0.5 mm. These morphological traits have been demonstrated to have a significant heritable component in birds (Boag and van Noordwijk 1987; Merilä and Gustafsson 1993; Charmantier and Garant 2005) and are closely related to flight and feeding efficiency (Grant 1986; Norberg 1990). They are therefore potentially subject to natural selection.

Using correlated explanatory variables in a multiple regression can cause problems in estimation and inference (Graham 2003), the analysis of MR data making no exception. Because we detected multicollinearity in the original suite of traits of our dataset, we performed a principal component analysis (PCA) to produce a new set of standardized uncorrelated synthetic traits variables (Jolliffe 2002). Usually, only those principal components (PCs) explaining most of the phenotypic variations are retained (Lande and Arnold 1983; Phillips and Arnold 1989), although there is no guarantee that these PCs are the most related to fitness. We thus included all PCs in our analyses. Note that the correlation matrix was used in the PCA.

Results

The trait loadings obtained from the PCA are given in Table 1 and show how the original traits contribute to the new PCs. PC1 was considered an index of overall size because of consistent direction and relatively high loadings of each original traits (except beak height). PC2 contrasts the wing length and beak height with the tarsus length and phalanx length. PC3 consists of high positive loading from beak height only and was therefore considered a measure of beak height. PC4 contrasts the wing length with the rectrice length, two traits closely related to flight performances, and was therefore referred to as agility (the longer is the rectrice and the shorter are the wings, the higher is agility; Norberg 1990). Finally, PC5 contrasts the phalanx length and tarsus length and was considered an index of leg shape.

Posterior model probabilities of linear and nonlinear selection gradients (see eq. 1) obtained from the RJMCMC model selection are presented in Table 2.

Regarding linear effects, the model that includes an intercept only had the highest posterior probability, which means that no directional selection was detected on either PCs. Regarding nonlinear effects, the model with highest posterior probability was that including no quadratic selection on either PCs, but an interaction

Table 1. Principal components analysis of the five original Common blackbird phenotypic traits (the matrix correlation was used).

Principal component	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Beak	0.37	0.50	0.78	0.04	0.08
Tarsus	0.75	−0.55	0.06	−0.15	0.34
Phalanx	0.77	−0.47	0.17	0.27	−0.30
Wing	0.66	0.48	−0.45	0.34	0.15
Rectrice	0.80	0.34	−0.20	−0.41	−0.19
Percentage of overall variance	47.26	22.23	17.49	7.52	5.51
Eigenvalue	2.36	1.11	0.87	0.38	0.28
Interpretation	Overall size	Wing length and beak height vs. the tarsus length and phalanx length	Beak height	Agility	Leg shape

between PC3 and PC4. In other words, we detected a correlational gradient between PC3 and PC4, with a high marginal posterior probability for this coefficient of being included in the model (Table 3). This correlational gradient between beak height and

agility was negative (Table 3), which means that Common blackbirds share a particular combination of these two components, such that an increase in agility (corresponding to an increase in the rectrice length and a decrease in the wing length, i.e., a decrease in PC4 values) is always associated with an increase in beak height (i.e., increase in PC3 values).

Table 2. Top 10 models incorporating linear and nonlinear effects for the Common blackbird mark-recapture data. Two distinct analyses were carried out, one with linear effects only (left column), and the other with second order terms with linear effects always included (right column). In the model structure, a 1/0 indicates the presence/absence of the corresponding covariate (note that the intercept is always included in the model and therefore not represented in this notation). Regarding the linear effects, the 5 numbers stand for PC1, PC2, PC3, PC4, and PC5. For example, 00000 denotes a model with the intercept only, whereas 00101 is a model with a linear effect of both PC3 and PC5. Regarding the nonlinear effects, the 5 first numbers stand for quadratic effects ($PC1^2$, $PC2^2$, $PC3^2$, $PC4^2$, $PC5^2$) and the 10 remaining numbers stand for cross-product effects, $PC1*PC2$, $PC1*PC3$, $PC1*PC4$, $PC1*PC5$, $PC2*PC3$, $PC2*PC4$, $PC2*PC5$, $PC3*PC4$, $PC3*PC5$, and $PC4*PC5$. For example, 00100000000100 denotes a model with a quadratic effect of PC3 and a cross-product effect of PC3 and PC4.

Linear effects		Nonlinear effects	
Model structure	Posterior model probability	Model structure	Posterior model probability
00000	0.738	00000 0000000100	0.206
00001	0.108	00000 0000000001	0.045
00100	0.045	00000 0000000101	0.035
01000	0.034	00000 0000000000	0.030
00010	0.033	00000 0000000110	0.029
10000	0.015	00001 0000000100	0.022
00101	0.006	00000 0000010000	0.021
01001	0.005	00000 0000010100	0.018
00011	0.004	00000 0000010001	0.018
00110	0.002	00000 0000000011	0.014

Correlational selection on the morphological traits was confirmed by plotting the fitness surface (eq. 2) generated by the two components PC3 and PC4; it is displayed in Figure 1 using a contour plot. Overall, this surface reveals a ridge of high survival (from the top left to the bottom right of the figure). This is consistent with the negative correlational selection between PC3 and PC4 detected when fitting the parametric model in equation (1) (see the red contour on the figure illustrating the direction and strength of correlational selection fitted by the parametric model). However, the fitness surface also displays more subtle features. For instance, it indicates a small “valley” (centered on $PC4 \approx 0.5$, $PC3 \approx -0.5$). Whether this is due to insufficient smoothing or to a bimodal fitness function is difficult to evaluate. In our example, it does not matter much because this detail corresponds to small survival differences. However, this example points out that the method may be very useful to reveal complex fitness functions.

Discussion

SURVIVAL IN COMMON BLACKBIRDS

If a traditional approach had been adopted, we would not have detected nonlinear selection acting on morphological traits of the Common blackbird using MR data. In particular, the evidence for a correlational selection is important because little is known about it in the wild (Kingsolver et al. 2001). In addition, the tools we have developed to visualize fitness surfaces as estimated by MR models revealed important details of the phenotype under selection. This additional step may prove important to avoid overlooking complex features in the fitness surface or inferring erroneous conclusions from the sole examination of selection gradient (e.g., Brodie et al.

Table 3. Vector of directional selection gradients (β), and the matrix of quadratic and correlational selection gradients (γ)—on the logit scale (cf. eq. 1). Posterior medians are provided as well as standard deviations between parentheses. Below these two values, the marginal posterior probability of each coefficient being included in the model is also given.

	β	γ				
		PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
PC1	−0.004 (0.070) 0.028	0.051 (0.157) 0.156				
PC2	0.002 (0.105) 0.041	−0.003 (0.054) 0.021	0.117 (0.391) 0.139			
PC3	0.017 (0.153) 0.056	0.005 (0.073) 0.029	0.040 (0.219) 0.068	0.004 (0.084) 0.030		
PC4	−0.188 (0.649) 0.148	−0.014 (0.156) 0.048	0.068 (0.462) 0.083	−1.673 ¹ (0.481) 0.813	−0.220 (0.652) 0.174	
PC5	0.005 (0.292) 0.071	−0.008 (0.177) 0.046	0.014 (0.229) 0.062	0.123 (0.577) 0.115	0.193 (0.900) 0.156	−0.008 (0.416) 0.082

¹A covariate selected by the RJMCMC simulation (cf. Table 2).

1995). Overall, the integration of two well-established methods in selection analyses—second-order polynomial regression and bivariate smoothing—within MR models provides a powerful approach to make an optimal use of MR data to explore fitness surfaces.

The fact that an increased agility (i.e., long tail relatively to short wing; Norberg 1990) was associated with a better survival is not surprising in the studied urban area. It has recently

been argued that in Western Europe the Common blackbird is the second species that suffers the most from collisions with moving vehicles (Erritzoe et al. 2003). Thus, it seems reasonable to consider that less agile birds are at least more prone to this risk of death, especially in town. On the other hand, beak shape has been demonstrated to be linked with the diet of a bird, selection favoring longer beaks when diet hardness increases (e.g., Grant 1986). In the present case, we observed that birds with medium beaks survived better. It is not surprising because colonization of urban areas has been associated with a higher proportion of dry seeds in the diet of the Common blackbird (Luniak and Muslow 1988).

It should be noted that MR models estimate survival conditional upon presence, so that dispersal from the local study area and mortality cannot be dissociated. In the present study, this means that we could not exclude the possibility that birds with specific morphological features dispersed more than others. If this was the case, the observed variation in survival between individuals might actually correspond to some form of habitat selection where birds that have nonoptimal traits with respect to local selective pressures (e.g., food) leave the area for places where the traits better fit the local pressures. Whenever habitat selection is expected to induce costs (e.g., Lin and Batzli 2002), one way to access actual survival is to combine MR data with information on mortality obtained from ring-recovery or radio-tracking data in which the date of death is known (Williams et al. 2002).

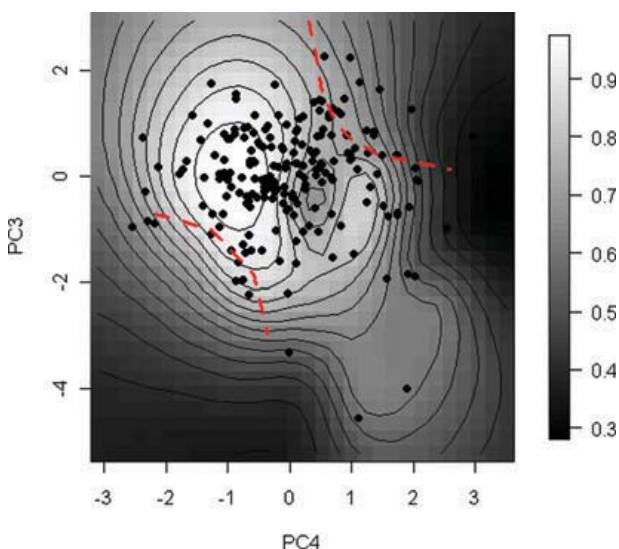


Figure 1. Bayesian thin-plate spline visualization of the fitness (survival probability) surface PC4 (x-axis) vs. PC3 (y-axis) for the Common blackbird mark-recapture data. A two-dimensional contour plot of posterior medians is provided (gray levels). For a comparison, the parametric model fitted (eq. 1) is illustrated by the contour corresponding to a survival equal to 0.8 (dashed lines).

METHOD'S LIMITATIONS AND PROSPECTS

Although we adopted a Bayesian framework to estimate survival, a classical frequentist analysis using maximum likelihood theory could have been conducted using the free programs MARK (White and Burnham 1999) or E-SURGE (Choquet et al. 2009).

However, because individual random effects have only been made available within the Bayesian framework so far, one would have to ignore potential unexplained variance while testing significance, which might lead to biased estimates and flawed inference (Cam et al. 2002). Besides, regarding the visualization of fitness surfaces, a frequentist implementation of the penalized splines has not yet been proposed in the context of MR models. The main difficulty lies in calculating the amount of smoothing because it requires the use of multiple random effects which involves coping with high dimensional integrals in the maximization of the likelihood (Gimenez et al. 2006b). The Bayesian framework associated with the MCMC machinery offers a straightforward solution to cope with this issue.

One may be interested in stratifying the data to cope with known sources of heterogeneity or to assess differences in selection according to some qualitative variables (e.g., sex or presence/absence of a predator). To this aim, Chenoweth and Blows (2005) introduced a sequential model building approach using *F*-tests to assess whether the fitness surfaces differ in linear, quadratic, and/or correlational selection. This approach can be easily translated in the framework we proposed using a variable selection approach through the RJMCMC methodology by adding extra relevant covariates to the model.

We used thin-plate splines to visualize the action of selection. This approach can be generalized to incorporate additional variables entering linearly in the model for fitness (cf. eq. 2) as well as categorical variables (Gimenez et al. 2006b). The latter might reveal itself to be particularly useful to compare fitness surfaces according to a binary indicator (e.g., sex or presence/absence of a predator) without making prior assumption on the different ways in which the traits affect fitness.

We emphasize that, similarly to Lande and Arnold (1983) method, the main assumption of our approach is that the shape of the underlying fitness surface is indeed quadratic, while it may actually have any shape, including one or more peaks, valleys or ridges. To relax this assumption, Schluter and Nychka (1994) proposed to estimate fitness surfaces using projection pursuit regression. This method not only reduces the number of dimensions in a way similar to what PCA does, but also relates the new synthetic variables to fitness using flexible splines. The extension of the Schluter and Nychka (1994) approach to MR data is the object of ongoing work, and we feel confident in that the introduction of spline smoothing in MR data modeling is an important step toward this extension.

Finally, we note that a complete selection analysis should include a canonical analysis (Box and Wilson 1951; Box and Draper 1987) of the matrix of quadratic and cross-product parameters to find the major axes of nonlinear selection that indicate important directions of the surface fitness, for example, multivariate stabilizing/disruptive selection (Phillips and Arnold 1989; Blows and

Brooks 2003; Blows 2007). Of particular importance, Blows and Brooks (2003) showed that nonlinear selection can be overlooked if a canonical analysis is not performed after a second-order polynomial regression. The extension of our approach to combine the second-order polynomial regression with the canonical rotation in a MR model is straightforward. For each of the samples obtained from the MCMC algorithm, one just needs to perform a canonical analysis of the γ matrix to obtain the posterior distributions of the eigenvectors that indicates how the traits contribute to the major axes of the response surface, together with associated eigenvalues that give the strength of nonlinear selection along each eigenvector. Although in our case the canonical rotation did not detect patterns not shown by the second-order polynomial regression (unpublished results), it may not be always the case (Blows and Brooks 2003; Blows et al. 2003).

To conclude, as suggested by Blows and Brooks (2003), the response surface methodology should be incorporated in the evolutionary biologist's toolbox to properly assess nonlinear selection without neglecting correlational selection. In this context, MR recapture models implementing second-order polynomial regressions as well as flexible methods for fitness visualization constitute a powerful framework to address evolutionary questions using longitudinal data collected in the wild.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank M. Bjorklund, E. Cooch, and K. Theodorou for helpful suggestions; C. Crainiceanu for providing bits of WinBUGS and R codes, E. Kazakou for providing computing resources and support; and the School of Environment at the University of the Aegean (Greece) for hospitality. We thank the CRBPO, the Ministère de l'Environnement, the Ville de Dijon and Jardin Botanique for licences and access to the study site. We are grateful to all volunteers for contributing to the field work.

LITERATURE CITED

- Altwegg, R., and H.-U. Reyer. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution* 57:872–882.
- Barbraud, C. 2000. Natural selection on body size traits in a long-lived bird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *J. Evol. Biol.* 13:81–88.
- Benkman, C. W., J. S. Colquitt, W. R. Gould, T. Fetz, P. C. Keenan, and L. Santisteban. 2005. Can selection by an ectoparasite drive a population of red crossbills from its adaptive peak? *Evolution* 59:2025–2032.
- Bjorklund, M., and J. C. Senar. 2001. Sex differences in survival selection in the serin, *Serinus serinus*. *J. Evol. Biol.* 14:841–849.
- Blows, M. W. 2007. A tale of two matrices: multivariate approaches in evolutionary biology. *J. Evol. Biol.* 20:1–8.
- Blows, M. W., and R. Brooks. 2003. Measuring non-linear selection. *Am. Nat.* 162:815–820.
- Blows, M. W., R. Brooks, and P. Kraft. 2003. Exploring complex fitness surfaces: multiple ornamentation and polymorphism in male guppies. *Evolution* 57:1622–1630.
- Blums, P., J. D. Nichols, J. E. Hines, M. S. Lindberg, and A. Mednis. 2005. Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143:365–376.

- Boag, P., and A. J. van Noordwijk. 1987. Quantitative genetics. Pp 45–78 in F. Cooke and P. A. Buckley, eds. *Avian Genetics*. Academic Press, New York.
- Box, G. E. P., and N. R. Draper. 1987. Empirical model-building and response surfaces. John Wiley and Sons, New York.
- Box, G. E. P., and K. J. Wilson. 1951. On the experimental attainment of optimum conditions. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* 13:1–45.
- Brodie, E. D., A. J. Moore, and F. J. Janzen. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 10:313–318.
- Cam, E. 2009. Contribution of capture-mark-recapture modeling to studies of evolution by natural selection. Pp. 83–129 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series: Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation between life-history traits: seeing the trees despite the forest. *Am. Nat.* 159:96–105.
- Charmantier, A., and D. Garant. 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272:1415–1425.
- Chenoweth, S. F., and M. W. Blows. 2005. Contrasting Mutual Sexual Selection on Homologous Signal Traits in *Drosophila serrata*. *Am. Nat.* 165:282–289.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E—SURGE: a software application for fitting multievent models. Pp. 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series: Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Clobert, J. 1995. Capture-recapture and evolutionary ecology: a difficult wedding? *J. Appl. Stat.* 22:989–1008.
- Clobert, J., A. Oppliger, G. Sorci, B. Ernande, J. G. Swallow, and T. Garland. 2000. Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Funct. Ecol.* 14:675–684.
- Conroy, M. J., J. C. Senar, and J. Domenech. 2002. Analysis of individual- and time-specific covariate effects on survival of *Serinus serinus* in north-eastern Spain. *J. Appl. Stat.* 29:125–142.
- Covas, R., C. R. Brown, M. D. Anderson, and M. B. Brown. 2002. Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver *Philetairus socius*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:1905–1909.
- Crainiceanu, M. C., P. J. Diggle, and B. Rowlingson. 2008. Bivariate binomial spatial modeling of *Loa loa* prevalence in tropical Africa. *J. Am. Stat. Assoc.* 103:21–37.
- Erritzoe, J., T. T. Mazgajski, and L. Rejt. 2003. Bird casualties on European roads—a review. *Acta. ornithol.* 38:77–93.
- French, J. L., E. E. Kammann, and M. P. Wand. 2001. Comment on “Semiparametric nonlinear mixed-effects models and their applications” by Ke C. and Wang Y. *J. Am. Stat. Assoc.* 96:1285–1288.
- Gelman, A. 1996. Inference and monitoring convergence. Pp. 131–143 in W. R. Gilks, S. Richardson, and D. J. Spiegelhalter, eds. *Markov chain Monte Carlo in practice*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- . 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (Comment on Article by Browne and Draper). *Bayesian Anal.* 1:515–534.
- Gilks, W. R., S. Richardson, and D. J. Spiegelhalter. 1996. *Markov chain Monte Carlo in practice*. Chapman and Hall, London.
- Gimenez, O., and C. Barbraud. 2009. The efficient semiparametric regression modeling of capture-recapture data: assessing the impact of climate on survival of two antarctic seabird species. Pp. 43–58 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series: Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Gimenez, O., R. Covas, C. R. Brown, Anderson, M. D. Bomberger Brown, and T. Lenormand. 2006a. Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution* 60:460–466.
- Gimenez, O., C. Crainiceanu, C. Barbraud, S. Jenouvrier, and B. J. T. Morgan. 2006b. Semiparametric regression in capture-recapture modelling. *Biometrics* 62:691–698.
- Gimenez, O., V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.-P. Vila, and R. Pradel. 2007. State-space modelling of data on marked individuals. *Ecol. Model.* 206:431–438.
- Gimenez, O., A. Viallefont, A. Charmantier, R. Pradel, E. Cam, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. Bomberger Brown, R. Covas, and J.-M. Gaillard. 2008. The risk of flawed inference in evolutionary studies when detectability is less than one. *Am. Nat.* 172:441–448.
- Gimenez, O., S. Bonner, R. King, R. A. Parker, S. P. Brooks, L. E. Jamieson, V. Grosbois, B. J. T. Morgan, and L. Thomas. 2009. WinBUGS for population ecologists: Bayesian modeling using Markov chain Monte Carlo methods. Pp. 883–915 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, eds. *Modeling demographic processes in marked populations*, Vol. 3. Springer Series: Environmental and Ecological Statistics, New York.
- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809–2815.
- Grant, B. R. 1986. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Green, P. J. 1995. Reversible jump MCMC computation and Bayesian model determination. *Biometrika* 82:711–732.
- Green, P. J., and B. W. Silverman. 1994. *Nonparametric regression and generalized linear models: a roughness penalty approach*. Chapman and Hall, New York.
- Grégoire, A., M. Prévaut, F. Cézilly, M. J. Wood, R. Pradel, and B. Faivre. 2004. Stabilizing natural selection on the early expression of a secondary sexual trait in a passerine bird. *J. Evol. Biol.* 17:1152–1156.
- Hoffman, A., and J. R. Skalski. 1995. Inferential properties of an individual-based survival model using release-recapture data: sample size, validity and power. *J. Appl. Stat.* 22:579–595.
- Ihaka, R., and R. Gentleman. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.* 5:299–314.
- Jolliffe, I. T. 2002. *Principal component analysis*, 2nd ed. Springer, New York.
- King, R., S. P. Brooks, B. J. T. Morgan, and T. Coulson. 2006. Bayesian analysis of factors affecting Soay sheep. *Biometrics* 62:211–220.
- Kingsolver, J. G., and S. G. Smith. 1995. Estimating selection on quantitative traits using capture-recapture data. *Evolution* 49:384–388.
- Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vigneri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gibert, and P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* 157:245–261.
- Lande, R., and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210–1226.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62:67–118.
- Lin, Y.-T. K., and G. O. Batzli. 2002. The cost of habitat selection in prairie voles: an empirical assessment using isodar analysis. *Evol. Ecol.* 11:387–397.
- Luniak, M., and R. Muslow. 1988. Ecological parameters in urbanization of the European Blackbird. Pp. 1787–1793 in H. Ouellet, ed. *Acta XIX Congress International of Ornithology*. Vol. II. Ottawa, Canada.

- Lunn, D. J., J. C. Whittaker, and N. Best. 2006. A Bayesian toolkit for genetic association studies. *Genet. Epidemiol.* 30:231–247.
- McCarthy, M. A. 2007. Bayesian methods for ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Merilä, J., and L. Gustafsson. 1993. Inheritance of size and shape in a natural population of collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *J. Evol. Biol.* 6:375–398.
- Møller, A. P., and T. Szép. 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology* 83:2220–2228.
- Norberg, U. M. 1990. Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution. Springer, Berlin.
- Nychka, D. 2000. Spatial process estimates as smoothers. Pp. 393–424 in M. G. Schimek, ed. *Smoothing and regression: approaches, computation and application*. Wiley, New York.
- . 2004. Fields: tools for spatial data, Available at: <http://www.cgd.ucar.edu/stats/Software/Fields>. R package version 2.0.
- Nychka, D., and N. Saltzman. 1998. Design of air quality monitoring networks. Pp. 51–76 in D. Nychka, L. Cox, and W. Piegorsch, eds. *Case studies in environmental statistics, lecture notes in statistics*. Springer, New York.
- Phillips, P. C., and S. J. Arnold. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution* 43:1209–1222.
- Royle, J. A. 2008. Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model: a state-space formulation. *Biometrics* 64:364–370.
- Ruppert, D., M. P. Wand, and R. Carroll. 2003. *Semiparametric regression*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Schluter, D. 1998. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42:849–861.
- Schluter, D., and D. Nychka. 1994. Exploring fitness surfaces. *Am. Nat.* 143:597–616.
- Schulte-Hostedde, A. I., J. S. Millar, and H. L. Gibbs. 2002. Female-biased sexual size dimorphism in the yellow-pine chipmunk: sex specific patterns of annual reproductive success and survival. *Evolution* 56:2519–2529.
- Skalski, J. R., A. Hoffman, and S. G. Smith. 1993. Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. Pp. 9–28 in J. D. Lebreton and P. M. North, eds. *Marked individuals in the study of bird populations*. Birkhauser, Basel, Switzerland.
- Spiegelhalter, D. J., A. Thomas, N. G. Best, and D. Lunn. 2003. *WinBUGS user manual*. Version 1.4. MRC Biostatistics Unit, Cambridge.
- Sturtz, S., U. Ligges, and A. Gelman. 2005. R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R. *J. Stat. Softw.* 12:1–16.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–138.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego.

Associate Editor: C. Goodnight

Individual heterogeneity in studies on marked animals using numerical integration: capture–recapture mixed models

O. GIMENEZ¹ AND R. CHOQUET

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, campus CNRS, UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

Abstract. In conservation and evolutionary ecology, quantifying and accounting for individual heterogeneity in vital rates of open populations is of particular interest. Individual random effects have been used in capture–recapture models, adopting a Bayesian framework with Markov chain Monte Carlo (MCMC) to carry out estimation and inference. As an alternative, we show how numerical integration via the Gauss-Hermite quadrature (GHQ) can be efficiently used to approximate the capture–recapture model likelihood with individual random effects. We compare the performance of the two approaches (MCMC vs. GHQ) and finite mixture models using two examples, including data on European Dippers and Sociable Weavers. Besides relying on standard statistical tools, GHQ was found to be faster than MCMC simulations. Our approach is implemented in program E-SURGE. Overall, capture–recapture mixed models (CR2Ms), implemented either via a GHQ approximation or MCMC simulations, have potential important applications in population biology.

Key words: capture–recapture mixed models; CR2M; European Dippers; finite mixture models; generalized linear mixed models; likelihood-ratio test; mark–recapture models; random effects; Sociable Weavers; survival estimation; WinBUGS.

INTRODUCTION

Estimation of demographic parameters (e.g., survival, reproductive success, or dispersal) involves the analysis of individual monitoring data. In the wild, these are obtained from a capture–recapture protocol (CR; Williams et al. 2002), in which individuals are captured, marked, and released in their environment. CR models allow inferring demographic processes in spite of the practical impossibility to detect all individuals at each sampling session. Because they allow addressing important questions in ecology, management and evolution while accounting for the uncertainty of detection, CR methods have become extremely popular in the field of population biology.

Besides estimating vital rates, biologists are often interested in explaining individual variations in demographic parameters. If individual characteristics such as age or phenotype are measured in the field, it is relatively easy to incorporate them in CR models (Pollock 2002), using a framework inspired by generalized linear models theory (Lebreton et al. 1992). However, there are important situations in which the information cannot be measured at the individual level, and yet, individual variation still needs to be accounted for and quantified. Ignoring between-individual heterogeneity generated by individuals having contrasted performances over life may mask senescence or hamper the understanding of

life history trade-offs (Cam et al. 2002), or may decrease the viability of small populations (Conner and White 1999). Moreover, failing to incorporate unexplained residual variance may induce bias in parameter estimates (Barry et al. 2003) and lead to detecting an effect of the individual covariate more often than it should be: an inflated type I error rate (Lin 1997).

How is individual heterogeneity usually incorporated in situations with perfect detectability? Nonlinear and generalized linear mixed models (Pinheiro and Bates 2000) are often used, which extend classical models by including random or subject-specific effects in addition to the (traditional) fixed effects in the structure for the mean response. Mixed models have long been used in the fields of social sciences, medicine, and agriculture. This has been facilitated in part by their implementation in popular statistical programs such as SAS with its procedure NLMIXED, or R with its package LME4. Whereas applications of mixed models are currently rapidly developing in ecology and evolution (Bolker et al. 2009), traditional CR models remain fixed-effect models.

Pledger et al. (2003) developed capture–recapture (CR) models in which individual heterogeneity was modeled according to a finite mixture of individuals. Recently, a proposal was made for incorporating individual heterogeneity in open CR models via a continuous mixture using random effects (Royle 2008; see also Clark et al. 2005, Gimenez et al. 2006a). A state-space formulation of the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model (Lebreton et al. 1992) was adopted, in line with previous work (Clark et al. 2005, Gimenez et al. 2007).

Manuscript received 14 October 2009; revised 22 October 2009; accepted 28 October 2009. Corresponding Editor: K. Newman.

¹ E-mail: olivier.gimenez@cefe.cnrs.fr

Because the resulting likelihood was high dimensional with no closed form, estimation and inference were accomplished in a Bayesian framework using Markov chain Monte Carlo (MCMC). However, the Bayesian approach using extensive MCMC simulation methods remains difficult to implement (Gimenez 2008). First, some nonbasic knowledge is required, such as a training in Bayes theory and in the use of MCMC algorithms, as well as programming skills. Second, fitting a model can be very time consuming, if not intractable when a model selection step involving several candidate models is at stake.

We offer an alternative to MCMC methods for the incorporation of individual heterogeneity in open CR models. We refer to this class of models as capture-recapture mixed models (CR2Ms) as they include both fixed and random effects. When estimating the parameters of mixed models, the marginal likelihood is obtained by integrating out the random effects. To cope with this issue, several methods have been proposed in the literature, MCMC algorithms being one of them (Evans and Swartz 1995). Noteworthy, standard statistical software have not adopted Bayesian methods to incorporate random effects (e.g., SAS or R). They rather have favored frequentist methods, including quasi-likelihood methods (Breslow and Clayton 1993) and numerical integration (Liu and Pierce 1994). The latter has been used in the context of closed CR models (Coull and Agresti 1999), but never to our knowledge for approximating the likelihood of open-population CR models. We show here that this approach is particularly efficient to handle with individual random effects as only one- or two-dimensional integrals are involved. When compared to the Bayesian approach using MCMC algorithms, numerical integration has appealing advantages: (1) the computational speed is often faster, and convergence criteria are well defined and easily implemented in an automatic way; (2) it relies on the well-established standard maximum likelihood theory; and, last but not least, (3) because it requires only slight modifications of the likelihood and the use of standard optimization methods, it opens an avenue for the implementation of individual random effects in existing frequentist CR programs like MARK (White and Burnham 1999; note that this program implements a simple MCMC algorithm, which does not allow incorporating individual effects) or E-SURGE (Choquet et al. 2009). We aim at investigating these advantages in the context of open-population CR models.

We describe how individual random effects can be incorporated in a frequentist framework using numerical integration. We compare our results with that of a MCMC analysis on the European dipper data using the CJS model with heterogeneity in the survival and recapture probabilities. We consider another example on Sociable weaver data using a mixed-effect structure on survival probabilities, with an individual covariate and a random effect to cope with unexplained variability.

In both case studies, we compare our approach with finite-mixture models developed by Pledger et al. (2003).

HETEROGENEOUS CORMACK-JOLLY-SEBER MODELS

Assume we have K capture occasions and N individuals. Let the encounter history for individual i be $h_i = (\delta_{i1}, \dots, \delta_{iK})$ where δ_{ik} denotes whether individual i is observed ($\delta_{ik} = 1$) or not ($\delta_{ik} = 0$) at time k . Let e_i be the occasion where individual i is captured for the first time, l_i the last occasion where individual i is recaptured. Then the likelihood component corresponding to individual i is

$$L(p_{i2}, \dots, p_{iK}, \phi_{i1}, \dots, \phi_{i(K-1)}; h_i) = \left\{ \prod_{k=e_i}^{l_i-1} \phi_{ik} \right\} \left\{ \prod_{k=e_i+1}^{l_i} p_{ik}^{\delta_{ik}} (1-p_{ik})^{1-\delta_{ik}} \right\} \chi_{il_i} \quad (1)$$

where p_{ik} is the probability of recapture at time k of individual i ($p_{ie_i} = 1$ as the likelihood is conditional upon the first capture), ϕ_{ik} is the probability of survival over the interval $(k, k+1)$ of individual i , and χ_{ik} the probability that animal i , alive at time k , is not subsequently recaptured, calculated recursively as $\chi_{ik} = 1 - \phi_{ik} \{1 - (1 - p_{i(k+1)})\chi_{i(k+1)}\}$, with $\chi_{iK} = 1$ (Lebreton et al. 1992). Assuming independence among individuals, the likelihood is the product of the probabilities of all individual encounter histories given by $\prod_{i=1}^N L(p_{i2}, \dots, p_{iK}, \phi_{i1}, \dots, \phi_{i(K-1)}; h_i)$. Assuming the same survival and recapture parameters for all individuals (homogeneity assumption), this likelihood corresponds to the CJS model $\{\phi(t), p(t)\}$ in which both survival and recapture probabilities are time dependent.

We consider individual heterogeneity in the CJS model by incorporating an individual random effect on survival and/or recapture probabilities. We now show how to write down the likelihood of the resulting models. Following Royle (2008), we assume

$$\text{logit}(p_{ik}) = a_k + \alpha_i \quad (2)$$

$$\text{logit}(\phi_{ik}) = b_k + \beta_i \quad (3)$$

where a_k and b_k are fixed yearly effects, and α_i and β_i are independent random effects, with $\alpha_i \sim N(0, \sigma_p^2)$ and $\beta_i \sim N(0, \sigma_\phi^2)$. By integrating out the random effects, we obtain the marginal likelihood of model $\{\phi(t+h), p(t+h)\}$ adopting notation as in Royle (2008):

$$\prod_{i=1}^N \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} L(a_2, \dots, a_K, b_1, \dots, b_{K-1}, \alpha_i, \beta_i; h_i) \times f(\alpha_i | \sigma_p) f(\beta_i | \sigma_\phi) d\alpha_i d\beta_i \quad (4)$$

where $f(\cdot | \sigma)$ is the density function of a $N(0, \sigma^2)$. If we consider no individual heterogeneity on the recapture probabilities, i.e., $\alpha_i = 0$ in Eq. 2, then the likelihood in Eq. 4 simplifies to

$$\prod_{i=1}^N \int_{-\infty}^{+\infty} L(a_2, \dots, a_K, b_1, \dots, b_{K-1}, \beta_i; h_i) f(\beta_i | \sigma_\phi) d\beta_i \quad (5)$$

which corresponds to model $\{\phi(t+h), p(t)\}$. The marginal likelihood of model $\{\phi(t), p(t+h)\}$ is easily obtained in the same way by setting $\beta_i = 0$ in Eq. 3:

$$\prod_{i=1}^N \int_{-\infty}^{+\infty} L(a_2, \dots, a_K, b_1, \dots, b_{K-1}, \alpha_i; h_i) f(\alpha_i | \sigma_p) d\alpha_i. \quad (6)$$

The likelihoods in Eqs. 4, 5, and 6 involve integrals that cannot be evaluated analytically due to the complexity of the CR model likelihood. To circumvent this issue, Royle (2008) uses MCMC algorithms which directly generate random values from a Markov chain whose stationary distribution is the posterior distribution of the parameters under interest. In the next section, we show how this problem can be tackled using numerical integration.

RANDOM EFFECTS WITH NUMERICAL INTEGRATION

Numerical integration aims at getting an approximation to the integral by building a grid of points at which to evaluate the function, this function being the likelihood here. We use the Gauss-Hermite quadrature (GHQ), which is known to work well for a large class of problems, at least for low-dimensional integrals and a Gaussian distribution for the random effects (e.g., Butler and Moffit 1982, Hedecker and Gibbons 1994).

Formulas 4, 5, and 6 involve integrals of the form

$$I = \int_{-\infty}^{+\infty} h(z) \exp(-z^2) dz \quad (7)$$

pending a change of variable we make explicit below. The integral of Eq. 7 can be approximated using a GHQ by a weighed sum

$$I \approx I_Q = \sum_{q=1}^Q w_q h(z_q) \quad (8)$$

where Q is the number of quadrature points, the z_q are the zeros of the Q th order Hermite polynomial, and the w_q are corresponding weights. The quadrature points (or nodes) z_q and the weights w_q are tabulated (Abramowitz and Stegun 1964). The precision of the GHQ approximation is discussed in Appendix A. Throughout the paper we used $Q = 15$.

We focus on the model $\{\phi(t+h), p(t)\}$. Let $\beta_i = \gamma_i \sqrt{2\sigma_\phi}$, then Eq. 5 becomes

$$\prod_{i=1}^N \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} L(a_2, \dots, a_K, b_1, \dots, b_{K-1}, \gamma_i \sqrt{2\sigma_\phi}; h_i) \times \exp(-\gamma_i^2) d\gamma_i \quad (9)$$

which has the same form as I in Eq. 7. As a consequence, the marginal likelihood of the model $\{\phi(t+h), p(t)\}$ can be approximated by

$$\prod_{i=1}^N \frac{1}{\sqrt{\pi}} \sum_{q=1}^Q w_q L(a_2, \dots, a_K, b_1, \dots, b_{K-1}, z_q \sqrt{2\sigma_\phi}; h_i). \quad (10)$$

Posing $\alpha_i = \eta_i \sqrt{2\sigma_p}$ in Eq. 6, we also get an approximation of the marginal likelihood of model $\{\phi(t), p(t+h)\}$ of the same form, and a similar reasoning leads to an approximation of the marginal likelihood of model $\{\phi(t+h), p(t+h)\}$ (Appendix B). We obtain maximum likelihood estimates (MLEs) of the model parameters by maximizing the GHQ approximate marginal likelihood using a quasi-Newton algorithm. Approximate standard errors (SEs) are obtained from the inverse Hessian calculated from a standard finite-difference scheme.

TESTING INDIVIDUAL HETEROGENEITY

Royle (2008) tested the heterogeneity components by calculating posterior probabilities of the models considered above. In a frequentist framework, considering the model $\{\phi(t+h), p(t)\}$, we need a test of the null hypothesis of homogeneity $H_0: \sigma_\phi^2 = 0$ vs. the alternative hypothesis of heterogeneity $H_1: \sigma_\phi^2 > 0$. This can be accomplished by calculating the likelihood ratio test (LRT) between models $\{\phi(t+h), p(t)\}$ and $\{\phi(t), p(t)\}$. However, because H_0 is on the boundary of the parameter space, classical inference no longer holds (Self and Liang 1987). The asymptotic null distribution of the LRT is a 50:50 mixture of χ^2 distributions with 0 and 1 degrees of freedom (Stram and Lee 1994). In the general case, Shapiro (1988) showed that if H_0 and H_1 involves q and $q + q'$ uncorrelated random effects, then the null LRT distribution is a mixture of the form

$$\sum_{r=0}^{q'} 2^{-q'} \binom{q'}{r} \chi_r^2. \quad (11)$$

If we want to test for heterogeneity in both survival and recapture probabilities, we need a test of $H_0: \sigma_\phi^2 = 0$ and $\sigma_p^2 = 0$ vs. $H_1: \sigma_\phi^2 > 0$ and $\sigma_p^2 > 0$, which requires a LRT between models $\{\phi(t+h), p(t+h)\}$ and $\{\phi(t), p(t)\}$ with null distribution a 25:50:25 mixture of χ^2 distributions with 0, 1, and 2 degrees of freedom.

Once the structure of the random effects has been selected via LRTs, one can then use standard model selection procedures using the Akaike information criterion (AIC) to determine a structure on the fixed effects, as illustrated in the next section.

EXAMPLE 1: THE EUROPEAN DIPPER DATA

We consider data on the European dipper (*Cinclus cinclus*) that were collected over 7 years (1981–1987) in France, and consist of 255 individuals. A detailed analysis by Lebreton et al. (1992) showed that a flood

TABLE 1. Maximum likelihood estimates (MLEs) and associated standard errors (SEs) for the 15-node gauss-hermite quadrature (GHQ) approximation as well as Markov chain Monte Carlo (MCMC) results (posterior modes and standard deviations [SDs] are given) for the model $\{\phi(\text{flood} + h), p(h)\}$ applied to the European Dipper data.

Parameter	GHQ analysis MLE (SE)	MCMC analysis mode (SD)
ϕ_{flood}	0.480 (0.045)	0.477 (0.050)
$\phi_{\text{non-flood}}$	0.614 (0.034)	0.616 (0.036)
p	0.959 (0.038)	0.957 (0.033)
σ_p	2.083 (1.276)	2.041 (1.105)
σ_ϕ	2.872×10^{-5} (2.623×10^{-6})	0.104 (0.192)

Note: ϕ and p are the survival and detection probabilities respectively; h stands for heterogeneity; σ_p and σ_ϕ are the standard deviations of the individual random effects on the detection and survival probabilities, respectively.

during the breeding season in 1983 had a negative impact on survival. The model best supported by the data incorporated two distinct survival probabilities, one for the two flood periods 1982–1983 and 1983–1984, and another for the remaining non-flood periods. Here, we considered individual heterogeneity on both the recapture and survival probabilities. Parameter estimates for model $\{\phi(\text{flood} + h), p(h)\}$ are provided in Table 1. For the Bayesian analysis, we used the same priors as in Royle (2008), in particular a $U(0, 8)$ (where U stands for the uniform distribution) for the standard deviation of the individual random effects. Following Royle (2008), we generated three chains of length 65 000, discarding the first 5000 as burn-in and produced MCMC posterior summaries using WinBUGS (Spiegelhalter et al. 2003). We also calculated MLEs and SEs using the GHQ. The estimation results are very similar for the two methods, although there is a discrepancy for σ_ϕ which may be due to the sensitivity of the Bayesian analysis to the prior on σ_ϕ and the uncertainty in the variance estimation. To understand this difference in the magnitude of σ_ϕ , we simulated data according to the MCMC model results (Table 1), and the frequentist and Bayesian methods were applied to that simulated data. We found that the discrepancy disappeared, with similar results for the frequentist (MLE = 0.348, SE = 0.189) and the Bayesian (posterior mean = 0.390, SD = 0.124) analyses.

The MCMC simulations took approximately 42 minutes vs. 37 minutes for the GHQ on a PC (2Go RAM, 2.6 GHz CPU) for the model $\{\phi(\text{flood} + h), p(h)\}$. The difference in the computational costs was more pronounced for model $\{\phi(\text{flood}), p(h)\}$, with approximately 30 minutes for the MCMC approach vs. 2 minutes for the GHQ approximation.

We tested the null hypothesis of homogeneity, which favors the model with no heterogeneity (LRT $\{\phi(\text{flood}), p\}$ vs. $\{\phi(\text{flood} + h), p(h)\}$, $0.25\chi^2(0) + 0.5\chi^2(1) + 0.25\chi^2(2) = 2.803$, $P = 0.109$). Heterogeneity in survival was less likely (LRT $\{\phi(\text{flood}), p\}$ vs. $\{\phi(\text{flood} + h), p\}$, $0.5\chi^2(0) + 0.5\chi^2(1) = 0.000$, $P = 0.5$) than heterogeneity in recapture (LRT $\{\phi(\text{flood}), p\}$ vs. $\{\phi(\text{flood}), p(h)\}$, $0.5\chi^2(0) + 0.5\chi^2(1) = 2.803$, $P = 0.047$). In brief, in agreement with Royle (2008), we found evidence of

heterogeneity in recapture but not in survival. Keeping heterogeneity in the recapture, the comparison of $\{\phi(\text{flood}), p(h)\}$ with models having time-varying ($\Delta\text{AIC} = 7.77$) or constant ($\Delta\text{AIC} = 3.91$) survival probabilities showed the importance of the flood effect (Appendix C: Table C1). Finally, we fitted finite-mixture models (Pledger et al. 2003) with two classes of individuals on the recapture, on the survival or on both. We found that models using random effects were overall better supported by the data ($\Delta\text{AIC} = 6.05$, Appendix C: Table C1). Note that, among finite-mixture models, we still found evidence for heterogeneity in recapture but not in survival (Appendix C: Table C1).

EXAMPLE 2: THE SOCIABLE WEAVER DATA

In the previous example, we did not attempt to explain sources of heterogeneity. Here, we consider a modification of the CJS model with heterogeneity where an individual covariate is thought to influence survival probability. We use a data set on the relationship between body mass and survival of Sociable Weavers (*Philetairus socius*) in South Africa. The data were collected over 8 years in South Africa, and consist of 977 individuals that were weighed as adults. A detailed analysis is provided by Covas et al. (2002) using fixed-effects CR models, in which survival was assumed to be completely determined by individual body mass. In a subsequent analysis, Gimenez et al. (2006a) adopted a Bayesian approach similar to that of Royle (2008) and showed that, accounting for an individual effect on survival, a cubic relationship with no time effect was appropriate. We consequently modified Eq. 2 in the following way:

$$\text{logit}(\phi_{ik}) = \kappa_0 + \kappa_1 x_i + \kappa_2 x_i^2 + \kappa_3 x_i^3 + \beta_i \quad (12)$$

where the κ s are fixed-effects regression parameters, x_i is the body mass of individual i , and β_i is a random effect, with $\beta_i \sim N(0, \sigma_\beta^2)$. The κ s capture the effect of the covariates on survival for the average individual in the population, while β_i modifies the average response to make it specific to individual i . Recapture probabilities were constant over time with no individual heterogeneity. Parameter estimates for this mixed model, denoted

TABLE 2. Maximum likelihood estimates (MLEs) and associated standard errors (SEs) for the 15-node gauss-hermite quadrature (GHQ) approximation as well as Markov chain Monte Carlo (MCMC) results (posterior modes and standard deviations [SDs] are given) for model $\{\phi(x + x^2 + x^3 + h), p\}$ applied to the Sociable Weaver data.

Parameter	GHQ analysis MLE (SE)	MCMC analysis mode (SD)
κ_0	0.509 (0.117)	0.500 (0.116)
κ_1	0.016 (0.131)	0.020 (0.139)
κ_2	-0.268 (0.088)	-0.275 (0.091)
κ_3	0.081 (0.044)	0.093 (0.048)
p	0.427 (0.023)	0.431 (0.023)
σ_ϕ	0.824 (0.163)	0.835 (0.170)

Note: The κ s are the regression parameters to be estimated; p is the detection probability; σ_ϕ is the standard deviation of the individual random effect on the survival probability.

$\{\phi(x + x^2 + x^3 + h), p\}$, are given in Table 2. We calculated MLEs and SEs using the GHQ. For the Bayesian analysis, we used a $U(0, 1)$ for p , a $N(0, 100)$ for the regression coefficients κ s, and a $U(0, 8)$ for σ_ϕ . To compare our results with the MCMC analysis, we used WinBUGS (Spiegelhalter et al. 2003) to generate two chains of length 50 000, discarding the first 10 000 as burn-in. The results of the GHQ and MCMC analyses are quite similar. The MCMC simulations took approximately 2.3 hours while in comparison the GHQ took only 10 minutes. We performed a likelihood ratio test of the null hypothesis of homogeneity, which showed that the heterogeneity term σ_ϕ was needed ($0.5\chi^2(0) + 0.5\chi^2(1) = 11.710$, $P < 0.001$). Note that, to get the P value of this test, using the mixture of distributions $0.5\chi^2(0) + 0.5\chi^2(1)$ corresponds to halving the P value from using the $\chi^2(1)$ distribution.

Keeping heterogeneity in the survival, the comparison of model $\{\phi(x + x^2 + x^3 + h), p\}$ vs. a model without body mass $\{\phi(h), p\}$ ($\Delta\text{AIC} = 10.57$) showed the importance of the covariate (Appendix C: Table C2). Finally, we fitted finite-mixture models (Pledger et al. 2003) with two classes of individuals on the survival. Individual heterogeneity in survival was better captured by two classes of individuals than a random effect ($\Delta\text{AIC} = 10$; Appendix C: Table C2). This might be due to the fact that we did not incorporate the gender in our analyses, while males and females might experience different selection pressures on body mass. Note that using a two-class mixture, we still found an effect of body mass on survival ($\Delta\text{AIC} = 4.99$; Appendix C: Table C2).

DISCUSSION

Modeling individual heterogeneity in demographic parameters is crucial in evolutionary ecology and conservation biology. Royle (2008) developed models in which heterogeneity was handled with individual random effects, while Pledger et al. (2003) used finite mixtures. We propose a maximum likelihood implementation of Royle's approach using GHQ to carry out estimation and inference about individual heterogeneity in open CR models.

The GHQ was found to be faster than the MCMC algorithm used by Royle (2008). This discrepancy in the computational burden was marked in the Sociable Weaver example as there were about four times as many individuals as in the European Dipper example. When random effects were considered for both survival and recapture probabilities as in the European Dipper case study, the GHQ approximation was slower than when individual heterogeneity was applied to only one of these parameters, but yet faster than the MCMC algorithm.

To test homogeneity, we relied on the null hypothesis testing framework using LRT. We acknowledge that the AIC is often preferred in CR analyses. Nevertheless, the use of AIC in testing random effects is still the object of research. It is not clear to what extent AIC suffers from the boundary issue described in Section 4. Besides, counting the number of parameters is problematic, some authors using the number of fixed effects and variance components (marginal AIC; Wager et al. 2007), others using an "effective degrees of freedom" (conditional AIC; Vaida and Blanchard 2005). While the latter would need to be adapted to CR2Ms, the former is straightforward to implement since numerical integration provides an approximation of the likelihood. Inference based on the marginal AIC was qualitatively similar to LRT results (see Appendix C), with a marginal effect of individual heterogeneity on recapture of European Dippers ($\Delta\text{AIC} = 0.8$ between models $\{\phi(\text{flood}), p(h)\}$ and $\{\phi(\text{flood}), p\}$), and strong individual heterogeneity on survival of Sociable Weavers ($\Delta\text{AIC} = 9.7$ between the models $\{\phi(x + x^2 + x^3 + h), p\}$ and $\{\phi(x + x^2 + x^3), p\}$).

Our approach has some limitations. First, if the random effects have large variance, GHQ may perform poorly (Lesaffre and Spiessens 2001). Adaptive GHQ (AGHQ; Liu and Pierce 1994) has been proposed to overcome this issue. For the variances we encountered in the examples, GHQ performed well. Second, the GHQ approximation may be time consuming for integrals with more than two dimensions. This is the case when heterogeneity is to be combined with other random effects. E.g., one might want in the European Dipper analysis to consider the yearly effects as random (Barry

et al. 2003), or in the Sociable Weaver analysis to consider a nonlinear relationship (Gimenez et al. 2006a), which requires a mixed effect formulation (Gimenez et al. 2006b). Because the total number of nodes increases at an exponential rate with the number of dimensions, product-rule formulas cannot be used as in *Random effects with numerical integration*. One promising solution is to use sparse grids integration (Heiss and Winschel 2008) which combines one-dimensional quadrature as does the product-rule technique but in a different way such that it decreases computational costs in high dimensions. The use of sparse grids is the object of ongoing work.

We envisage several extensions to our approach, which may help in relaxing the assumption of perfect detectability that is often made to analyze CR data with individual random effects. First, we assumed independent random effects in the European Dipper analysis although there exists an interest for considering multivariate distribution for the random effects to study relationships among parameters. Cam et al. (2002) incorporated a possible correlation between individual effects on both survival and reproduction, while Cam et al. (2004) considered a correlation between breeding and success probabilities before and after dispersal, resulting in a 2×2 and a 4×4 covariance matrix respectively. To deal with multivariate distributions, one can apply a transformation to obtain uncorrelated random effects, then apply standard univariate GHQ (Todem et al. 2007). Second, rather than accounting for between-individual variability, one may be interested in dealing with clusters of individuals. For example, Cohas et al. (2007) investigated the effect of offspring type (extra-pair young vs. within-pair young) on juvenile survival using "family" as a random effect to specify the same between-individual variance among all members of a same cluster. Because clusters are independent, the likelihood turns out to be a product of one-dimensional integrals for which the GHQ can be applied. Third, if one is interested in inference about the random effects (the breeding values in a quantitative genetic analysis, for example), the Bayesian approach is quite convenient as posterior distributions are easily obtained. Interestingly, these quantities can also be obtained using an additional round of GHQ.

Based on generalized linear models, Lebreton et al. (1992) proposed a unified framework for analyzing CR data which has had a strong influence. Inspired by generalized linear mixed models, we call for a move forward from fixed-effects to CR mixed models (CR2Ms). We hope that the Bayesian approach using MCMC simulations developed by Royle (2008) and the frequentist approach using numerical integration proposed here will motivate further developments of CR models, with important applications in population biology. In that spirit, we implemented GHQ and its adaptive version in program E-SURGE (Choquet and Gimenez, *in press*; program available online; Choquet et

al. 2009).² We also provided a step-by-step illustration of a typical E-SURGE analysis in Appendix D using the Sociable Weaver data.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank R. Pradel for helpful discussions, M. D. Anderson, C. R. Brown, and R. Covas for making the Sociable Weaver data available and G. Marzolin for sharing the European Dipper data. This research was supported by a grant (reference: ANR-08-JCJC-0028-01) from the "Jeunes Chercheuses et Jeunes Chercheurs" program of the French ANR to work on CR2Ms.

LITERATURE CITED

- Abramowitz, M., and I. Stegun. 1964. Handbook of mathematical functions with formulas, graphs, and mathematical tables. Dover, New York, USA.
- Barry, S. C., S. P. Brooks, E. A. Catchpole, and B. J. T. Morgan. 2003. The analysis of ring-recovery data using random effects. *Biometrics* 59:54–65.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J.-S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127–135.
- Breslow, N. E., and D. G. Clayton. 1993. Approximate inference in generalized linear mixed models. *Journal of the American Statistical Association* 88:9–25.
- Butler, J., and R. Moffit. 1982. A computationally efficient quadrature procedure for the one-factor multinomial probit model. *Econometrica* 50:761–764.
- Cam, E., W. A. Link, E. G. Cooch, J. Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual covariation between life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159:96–105.
- Cam, E., J.-Y. Monnat, and J. A. Royle. 2004. Dispersal and individual quality in a long lived species. *Oikos* 106:386–398.
- Choquet, R., and O. Gimenez. *In press*. Towards built-in capture-recapture mixed models in program E-SURGE. *Journal of Ornithology*.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. Modeling demographic processes in marked populations. Series: Environmental and Ecological Statistics. Volume 3. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Clark, J. S., G. Ferraz, N. Ogue, H. Hays, and J. Dicostanzo. 2005. Hierarchical Bayes for structured, variable populations: from recapture data to life-history prediction. *Ecology* 86:2232–2244.
- Cohas, A., C. Bonenfant, J.-M. Gaillard, and D. Allainé. 2007. Are extra-pair young better than within-pair young? A comparison of survival and dominance in alpine marmot. *Journal of Animal Ecology* 76:771–781.
- Conner, M. M., and G. C. White. 1999. Effects of individual heterogeneity in estimating the persistence of small populations. *Natural Resource Modeling* 12:109–127.
- Coull, B., and A. Agresti. 1999. The use of mixed logit models to reflect heterogeneity in capture-recapture studies. *Biometrics* 55:294–301.
- Covas, R., C. R. Brown, M. D. Anderson, and M. B. Brown. 2002. Stabilizing selection on body mass in the Sociable Weaver *Philetairus socius*. *Proceedings of the Royal Society B* 269:1905–1909.

² (<http://www.cefe.cnrs.fr/BIOM/logiciels.htm>)

- Evans, M., and T. Swartz. 1995. Methods for approximating integrals in statistics with special emphasis on Bayesian integration problems. *Statistical Science* 10:254–272.
- Gimenez, O. 2008. Discussion: towards a Bayesian analysis template? *Canadian Journal of Statistics* 36:21–24.
- Gimenez, O., R. Covas, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. Bomberger Brown, and T. Lenormand. 2006a. Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution* 60:460–466.
- Gimenez, O., C. Crainiceanu, C. Barbraud, S. Jenouvrier, and B. Morgan. 2006b. Semiparametric regression in capture-recapture modelling. *Biometrics* 62:691–698.
- Gimenez, O., V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.-P. Vila, and R. Pradel. 2007. State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling* 206:431–438.
- Hedeker, D., and R. Gibbons. 1994. A random effects ordinal regression model for multilevel analysis. *Biometrics* 50: 933–944.
- Heiss, F., and V. Wünschel. 2008. Likelihood approximation by numerical integration on sparse grids. *Journal of Econometrics* 144:62–80.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lesaffre, E., and B. Spiessens. 2001. On the effect of the number of quadrature points in a logistic random effects model: an example. *Journal of the Royal Statistical Society C* 50: 325–335.
- Lin, X. 1997. Variance component testing in generalised linear models with random effects. *Biometrika* 84:309–326.
- Liu, Q., and D. Pierce. 1994. A note on gauss-hermite quadrature. *Biometrika* 81:624–629.
- Pinheiro, J., and D. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, New York, New York, USA.
- Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics* 59:786–794.
- Pollock, K. H. 2002. The use of auxiliary variables in capture-recapture modelling: an overview. *Journal of Applied Statistics* 29:85–102.
- Royle, J. A. 2008. Modeling individual effects in the Cormack-Jolly-Seber model: a state-space formulation. *Biometrics* 64: 364–370.
- Self, S. G., and K. Y. Liang. 1987. Asymptotic properties of maximum likelihood estimates and likelihood ratio tests under non-standard conditions. *Journal of the American Statistical Association* 82:605–610.
- Shapiro, A. 1988. Towards a unified theory of inequality constrained testing in multivariate analysis. *International Statistical Review* 56:49–62.
- Spiegelhalter, D., A. Thomas, N. Best, and D. Lunn. 2003. WinBUGS user manual. Version 1.4. Technical report, Medical Research Council Biostatistics Unit. Cambridge, UK. (<http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs>)
- Stram, D. O., and J. W. Lee. 1994. Variance components testing in the longitudinal mixed effects model. *Biometrics* 50:1171–1177.
- Todem, D., K. Kim, and E. Lesaffre. 2007. Latent-variable models for longitudinal data with bivariate ordinal outcomes. *Statistics in Medicine* 26:1034–1054.
- Vaida, F., and S. Blanchard. 2005. Conditional Akaike information for mixed-effects models. *Biometrika* 92:351–370.
- Wager, C., F. Vaida, and G. Kauermann. 2007. Model selection for penalized spline smoothing using Akaike information criteria. *Australian and New Zealand Journal of Statistics* 49: 173–190.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–39.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego, California, USA.

??

APPENDIX A

Precision of the Gauss-Hermite quadrature approximation (*Ecological Archives* XXXXX).

APPENDIX B

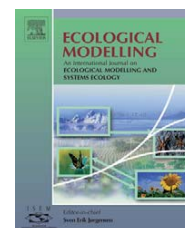
Approximating the marginal likelihood of models $\{\phi(t), p(t+h)\}$ and $\{\phi(t+h), p(t+h)\}$ using a Gauss-Hermite quadrature approximation (*Ecological Archives* XXXXX).

APPENDIX C

Model selection in the Sociable Weaver and European Dipper case studies (*Ecological Archives* XXXXX).

APPENDIX D

Incorporating individual random effects using program E-SURGE (*Ecological Archives* XXXXX).

available at www.sciencedirect.comjournal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolmodel

Short communication

State-space modelling of data on marked individuals

Olivier Gimenez^{a,b,*}, Vivien Rossi^{c,d,e}, Rémi Choquet^a, Camille Dehais^a,
Blaise Doris^{a,c}, Hubert Varella^{a,c}, Jean-Pierre Vila^c, Roger Pradel^a

^a Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive/CNRS, UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

^b Centre for Research into Ecological and Environmental Modelling, University of St. Andrews, St. Andrews,
The Observatory, Buchanan Gardens KY16 9LZ, Scotland, United Kingdom

^c Laboratoire d'Analyse des Systèmes et Biométrie, UMR 729, INRA/ENSAM, 2 Place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France

^d Institut de Modélisation Mathématiques de Montpellier, UMR 5149, Université Montpellier 2, CC051,
Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

^e CIRAD, Unité de dynamique des forêts naturelles, TA C-37/D, Campus International de Baillarguet,
3434398 Montpellier Cedex 5, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 1 November 2006

Received in revised form

5 March 2007

Accepted 28 March 2007

Published on line 22 May 2007

Keywords:

Bayesian inference

Capture–recapture

Cormack–Jolly–Seber

MCMC methods

Multistate models

Ring–recovery models

Survival estimation

WinBUGS

ABSTRACT

State-space models have recently been proposed as a convenient and flexible framework for specifying stochastic models for the dynamics of wild animal populations. Here we focus on the modelling of data on marked individuals which is frequently used in order to estimate demographic parameters while accounting for imperfect detectability. We show how usual models to deal with capture–recapture and ring–recovery data can be fruitfully written as state-space models. An illustration is given using real data and a Bayesian approach using MCMC methods is implemented to estimate the parameters. Eventually, we discuss future developments that may be facilitated by the SSM formulation.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The estimation of animal survival is essential in population biology to investigate population dynamics, with important applications in the understanding of ecological, evolutionary, conservation and management issues for wild populations

(Pollock, 1991; Williams et al., 2002). While the time to event is known in medical, social or engineering sciences (death, marriage and failure respectively), models for estimating wild animal survival must incorporate nuisance parameters to account for incomplete detectability in monitoring individuals (Schwarz and Seber, 1999). Typically, individuals are captured,

* Corresponding author at: Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive/CNRS, UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, France.

E-mail address: olivier.gimenez@cefe.cnrs.fr (O. Gimenez).

0304-3800/\$ – see front matter © 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.03.040

marked and can be resighted or recaptured (encountered thereafter) to construct encounter histories which consist of sequences of 1's and 0's according to whether a detection occurs or not. The likelihood for such data arises from products of multinomial distributions whose cell probabilities are complex functions of survival probabilities – parameters of primary interest – and encounter probabilities – nuisance parameters (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965– CJS thereafter).

In this note, we show how the population process can be fruitfully disentangled, by distinguishing the underlying demographic process, i.e., the survival (as well as transitions between sites/states if needed), from its observation, i.e., the detectability. This leads us to consider a natural formulation for capture–recapture models using state-space models (SSMs). Our contribution is in line with a recent paper by Buckland et al. (2004) who have proposed to adopt SSMs as a convenient and flexible framework for specifying stochastic models for the dynamics of wild animal populations.

Thus far, SSMs have been mainly used for time series of animal counts (De Valpine, 2004; Millar and Meyer, 2000) or animal locations (Anderson-Sprecher and Ledolter, 1991) to allow true but unobservable states (the population size or trajectory) to be inferred from observed but noisy data (see Clark et al., 2005; Wang, 2007 for reviews). The novelty of our approach lies in the use of SSMs to fit capture–recapture models to encounter histories.

In Section 2, we discuss how to express the CJS model under the form of a SSM. The implementation details are provided, and real data are presented to compare parameter estimates as obtained using the standard product-multinomial and the SSM approaches. In Section 3, the flexibility of the state-space modeling approach is demonstrated by considering two widely used alternative schemes for collecting data on marked animals. Finally, Section 4 discusses important developments of capture–recapture models facilitated by the SSM formulation. We emphasize that this general framework has a great potential in population ecology modelling.

2. State-space modelling of capture–recapture data

We focus here on the CJS model for estimating animal survival based on capture–recapture data, as this model is widely used in the ecological and evolutionary literature (e.g., Lebreton et al., 1992).

2.1. Likelihood

We first define the observations and then the states of the system. We assume that n individuals are involved in the study with T encounter occasions. Let $X_{i,t}$ be the binary random variable taking values 1 if individual i is alive at time t and 0 if it is dead at time t . Let $Y_{i,t}$ be the binary random variable taking values 1 if individual i is encountered at time t and 0 otherwise. Note that we consider the encounter event as being physically captured or barely observed. The parameters involved in the likelihood are $\phi_{i,t}$, the probability that an animal i survives to time $t + 1$ given that it is alive at time t ($t = 1, \dots, T - 1$), and $p_{i,t}$

the probability of detecting individual i at time t ($t = 2, \dots, T$). Let finally e_i be the occasion where individual i is encountered for the first time. A general state-space formulation of the CJS model is therefore given by

$$Y_{i,t}|X_{i,t} \sim \text{Bernoulli}(X_{i,t}p_{i,t}), \quad (1)$$

$$X_{i,t+1}|X_{i,t} \sim \text{Bernoulli}(X_{i,t}\phi_{i,t}), \quad (2)$$

for $t \geq e_i$, with $p_{i,e_i} = 1$ and where Eqs. (1) and (2) are the observation and the state equations respectively. This formulation naturally separates the nuisance parameters (the encounter probabilities) from the parameters of actual interest, i.e., the survival probabilities, the latter being involved exclusively in the state Eq. (2). Such a clear distinction between a demographic process and its observation makes the description of a biological dynamic system much simpler and allows complex models to be fitted (Pradel, 2005; Clark et al., 2005). We will refer to this formulation as the individual state-space CJS model (individual SSM CJS hereafter). The rationale behind the above formulation is as follows. We give the full details for the observation Eq. (1) only, as a similar reasoning easily leads to Eq. (2). If individual i is alive at time t , then it has probability $p_{i,t}$ of being encountered and probability $1 - p_{i,t}$ otherwise, which translates into $Y_{i,t}$ is distributed as Bernoulli($p_{i,t}$) given $X_{i,t} = 1$. Now if individual i is dead at time t , then it cannot be encountered, which translates into $Y_{i,t}$ is distributed as Bernoulli(0) given $X_{i,t} = 0$. Putting together those two pieces of reasoning, the distribution of the observation $Y_{i,t}$ conditional on the state $X_{i,t}$ is given by Eq. (1).

Statistical inference then requires the likelihood of the state-space model specified above. Assuming independence of individuals, the likelihood is given by the product of all individual likelihood components. The likelihood component for individual i is the probability of the vector of observations $\mathbf{Y}_i^T = (Y_{i,e_i}, \dots, Y_{i,T})$ which gathers the information set up to time T for this particular individual. Conditional on the first detection, the likelihood component corresponding to individual i is therefore given by (e.g., Harvey, 1989)

$$\int_{X_{i,e_i}} \dots \int_{X_{i,T}} [X_{i,e_i}] \left\{ \prod_{t=e_i+1}^T [Y_{i,t}|X_{i,t}][X_{i,t}|X_{i,t-1}] \right\} dX_{i,e_i} \dots dX_{i,T} \quad (3)$$

where $[X]$ denotes the distribution of X and X_{i,e_i} the initial state of individual i which is assumed to be alive. Because we deal with binary random vectors, we used the counting measure instead of the Lebesgue measure.

In its original formulation, the CJS makes important assumptions regarding individuals. First, all individuals share the same parameters, which means that the survival and detection probabilities depend on the time index only. In mathematical notation, we have $\phi_{i,t} = \phi_t$ and $p_{i,t} = p_t$ for all $i = 1, \dots, n$, so Eqs. (1) and (2) become $X_{i,t+1}|X_{i,t} \sim \text{Bernoulli}(X_{i,t}\phi_t)$ and $Y_{i,t}|X_{i,t} \sim \text{Bernoulli}(X_{i,t}p_t)$ respectively. Second, the CJS model also assumes independence between individuals. By using simple relationships between Bernoulli and Binomial distributions, one can finally fruitfully formulate the original

CJS model under the following state-space model:

$$Y_t|X_t \sim \text{Bin}(X_t - u_t, p_t) \quad (4)$$

$$X_{t+1}|X_t \sim \text{Bin}(X_t, \phi_t) + u_{t+1} \quad (5)$$

where X_t is the number of survivors from time t plus the number of newly marked individuals at time t , u_t , and Y_t is the total number of previously marked individuals encountered at time t . We will refer to this formulation as the population state-space CJS model (population SSM CJS hereafter). Interestingly, specifying the system under a state-space formulation now requires much less equations than the individual SSM CJS model, which may avoid the computational burden. Nevertheless, while the individual SSM CJS involves parameters for every single individual and sampling occasion, the population SSM CJS model makes the strong assumptions that all individuals behave the same as well as independently, which may be of little relevance from the biological point of view. To cope with this issue, in-between modeling can be achieved by considering age effects or groups classes in the population SSM model (Lebreton et al., 1992). Finally, covariates can be incorporated in order to assess the effect of environment such as climate change, most conveniently by writing the relationship between the target probabilities and the predictors on the logit scale (Pollock, 2002).

2.2. Implementation

Fitting SSMs is complicated due to the high-dimensional integral involved in the individual likelihood Eq. (3). To circumvent this issue, several techniques have been proposed including Kalman filtering, Monte-Carlo particle filtering (such as sequential importance sampling) and MCMC (see Clark et al., 2005; Wang, 2007 for reviews). Our objective here is not to discuss these different methods. For our purpose, we adopt the MCMC technique which is now widely used in biology (Ellison, 2004; Clark, 2005), in particular for estimating animal survival

(Schwarz and Seber, 1999; Brooks et al., 2000). Besides, this is to our knowledge the only methodology which comes with an efficient and flexible program to implement it, which, in our case, will allow biologists to easily and rapidly adopt our approach.

In addition to the difficulty of estimating model parameters, the use of SSMs raises several important issues regarding identifiability, model selection and goodness-of-fit (Buckland et al., 2004) that will not be discussed here. Noteworthy, Bayesian modelling using MCMC methods offer possible solutions reviewed in Gimenez et al. (submitted).

2.3. Illustration

We consider capture–recapture data on the European dipper (*Cinclus cinclus*) that were collected between 1981 and 1987 (Lebreton et al., 1992). The data consist of marking and recaptures of 294 birds ringed as adults in eastern France. We applied standard maximum-likelihood estimation (Lebreton et al., 1992) and MCMC techniques (Brooks et al., 2000) using the product-multinomial likelihood and the state-space likelihood of Eq. (3) in combination with Eqs. (1) and (2). We ran two overdispersed parallel MCMC chains to check whether convergence was reached (Gelman, 1996). We used 10,000 iterations with 5000 burned iterations for posterior summarization. We used uniform flat priors for both survival and detection probabilities. The simulations were performed using WinBUGS (Spiegelhalter et al., 2003). The R (Ihaka and Gentleman, 1996) package R2WinBUGS (Sturtz et al., 2005) was used to call WinBUGS and export results in R. This was especially helpful when converting the raw encounter histories into the appropriate format, generating initial values and calculate posterior modes. The programs are available in Appendix A. Posterior summaries for encounter and survival probabilities are given in Table 1, along with their posterior probability distributions that are displayed in Fig. 1.

Survival estimates were uniformly similar whatever the method used (Table 1). In particular, there is a clear decrease

Table 1 – Estimated survival and detection probabilities for the Dipper data using the CJS model and three different methods, the state-space model (SSM) using a Monte Carlo Markov Chain (MCMC) method, the product-multinomial model (PMM) using a MCMC method and the PMM using a maximum-likelihood (ML) method

Parameter	SSM using MCMC posterior median/mode (S.D.)	PMM using MCMC posterior median/mode (S.D.)	PMM using ML MLE (S.E.)
ϕ_1	0.721/0.722 (0.132)	0.723/0.693 (0.132)	0.718 (0.156)
ϕ_2	0.448/0.456 (0.071)	0.448/0.460 (0.071)	0.435 (0.069)
ϕ_3	0.480/0.493 (0.060)	0.480/0.476 (0.061)	0.478 (0.060)
ϕ_4	0.628/0.624 (0.061)	0.627/0.616 (0.060)	0.626 (0.059)
ϕ_5	0.602/0.601 (0.057)	0.602/0.607 (0.057)	0.599 (0.056)
ϕ_6	0.713/0.640 (0.142)	0.720/0.628 (0.143)	– (^a)
p_2	0.671/0.658 (0.134)	0.670/0.691 (0.134)	0.696 (0.166)
p_3	0.883/0.918 (0.083)	0.883/0.904 (0.083)	0.923 (0.073)
p_4	0.888/0.914 (0.063)	0.889/0.912 (0.063)	0.913 (0.058)
p_5	0.882/0.885 (0.057)	0.883/0.904 (0.057)	0.901 (0.054)
p_6	0.913/0.920 (0.052)	0.912/0.935 (0.051)	0.932 (0.046)
p_7	0.735/0.724 (0.142)	0.727/0.648 (0.143)	– (^a)

The two first methods were implemented using program WinBUGS (Spiegelhalter et al., 2003), while program M-SURGE (Choquet et al., 2004) was used to implement the last one.

^a Non-identifiability detected.

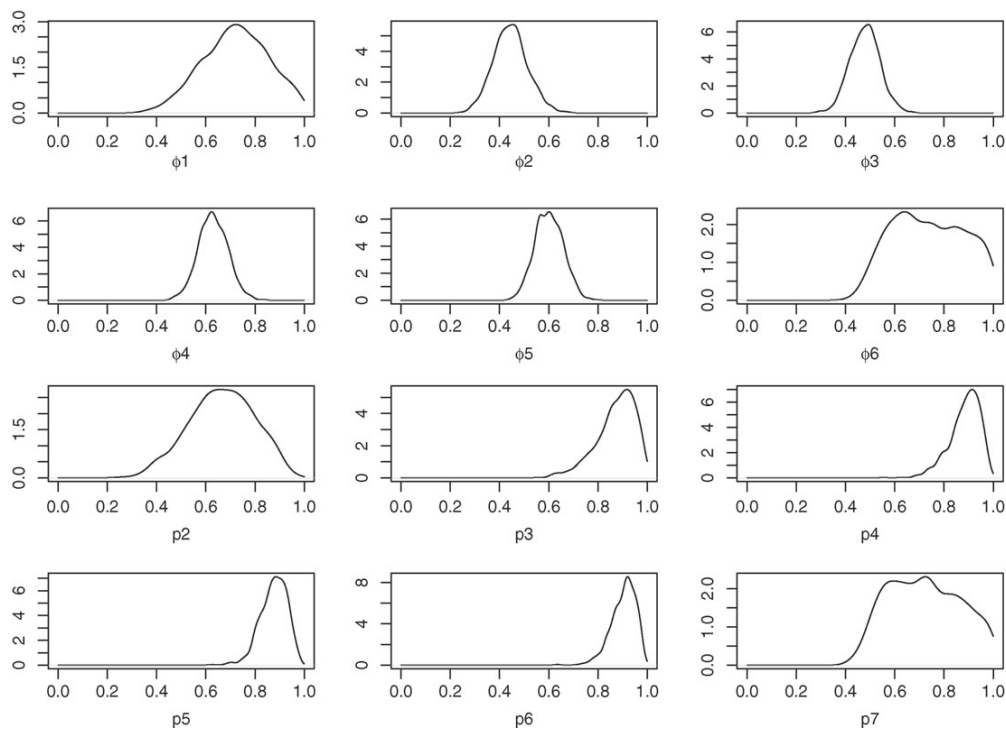


Fig. 1 – Posterior distributions for the survival and detection probabilities using the CJS model applied to the Dipper data set as estimated by the state-space model and MCMC methods.

in survival 1982–1983 and 1983–1984, corresponding to a major flood during the breeding season in 1983 (Lebreton et al., 1992).

In contrast, posterior medians of detection probabilities using the CJS SSM approach are quite different from the classical maximum-likelihood estimates, but more similar to the posterior medians obtained with the product-multinomial likelihood approach (Table 1). These discrepancies are no longer present when posterior modes are examined, as expected (recall that we use non-informative uniform distributions as priors for all parameters).

The last survival probability as well as the last detection probability are estimated with high variability (Table 1 and Fig. 1). The fact that these two parameters cannot be separately estimated is not surprising since the CJS model is known to be parameter-redundant (Catchpole and Morgan, 1997). Also, the first survival probability and the first detection probability are poorly estimated, due to the fact that very few individuals were marked at the first sampling occasion (approximately 7% of the full data set).

In terms of time computation, the MCMC approach using a product-multinomial likelihood took 30 s to run and a few second for the classical approach, while the MCMC approach using the SSM likelihood took 4 min (512 Mo RAM, 2.6 GHz CPU).

3. Further state-space modelling

3.1. Multistate capture–recapture models

Multistate capture–recapture models (Arnason, 1973; Schwarz et al., 1993; AS hereafter) are a natural generalization of the CJS

model in that individuals can move between states, according to probabilities of transition between those states. States can be either geographical sites or states of categorical variables like reproductive status or size class (Lebreton and Pradel, 2002). We provide here a state-space modelling formulation of the AS model (Dupuis, 1995; Newman, 1998; Clark et al., 2005). Without loss of generality, we consider two states. Let $X_{i,t}$ be the random state vector taking values $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$ and $(0, 0, 1)$ if, at time t , individual i is alive in state 1, 2 or dead respectively. Let $Y_{i,t}$ be the random observation vector taking values $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$ and $(0, 0, 1)$ if, at time t , individual i is encountered in state 1, 2 or not encountered. Parameters involved in the modelling include $\phi_{i,t}^s$, the probability that an animal i survives to time $t + 1$ given that it is alive at time t ($t = 1, \dots, T - 1$) and makes the transition between state r and state s over the same interval ($r, s = 1, 2$), as well as $p_{i,t}^r$ the probability of detecting individual i at time t in state r ($t = 2, \dots, T, r = 1, 2$). A state-space formulation for the multistate AS model is given by:

$$Y_{i,t}|X_{i,t} \sim \text{multinomial} \left(1, X_{i,t} \begin{bmatrix} p_{i,t}^1 & 0 & 1 - p_{i,t}^1 \\ 0 & p_{i,t}^2 & 1 - p_{i,t}^2 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \right) \quad (6)$$

$$X_{i,t+1}|X_{i,t} \sim \text{multinomial} \left(1, X_{i,t} \begin{bmatrix} \phi_{i,t}^{11} & \phi_{i,t}^{12} & 1 - \phi_{i,t}^{11} - \phi_{i,t}^{12} \\ \phi_{i,t}^{21} & \phi_{i,t}^{22} & 1 - \phi_{i,t}^{21} - \phi_{i,t}^{22} \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \right) \quad (7)$$

where Eqs. (6) and (7) are the observation and the state equations respectively. This formulation has similarities with that of Pradel (2005) who used hidden-Markov models to extend multistate models to cope with uncertainty in state assignment. Again, it should be noted that the state-space formulation allows the demographic parameters to be distinguished from the nuisance parameters. A similar reasoning to that adopted for the CJS model leads to Eqs. (6) and (7). As expected, Eqs. (6) and (7) reduce to Eqs. (1) and (2) if one considers a single state. Making similar assumptions as in the CJS model leads to the population AS SSM.

3.2. Ring-recovery models

The capture–recapture models presented above deals with apparent survival, which turns out to be true survival if emigration is negligible. When marks of individuals (or individuals themselves) are actually recovered, true survival probabilities can be estimated using ring-recovery models (Brownie et al., 1985; RR models hereafter). Let $X_{i,t}$ be the binary random variable taking values 1 if individual i is alive at time t and 0 if it is dead at time t . Let $Y_{i,t}$ be the binary random variable taking values 1 if mark of individual i is recovered at time t and 0 otherwise. The parameters involved in the likelihood are $\phi_{i,t}$, the probability that an animal i survives to time $t + 1$ given that it is alive at time t ($t = 1, \dots, T - 1$), and $\lambda_{i,t}$ the probability of recovering the mark of individual i at time t ($t = 2, \dots, T$). A general state-space formulation of the RR model is therefore given by:

$$Y_{i,t}|X_{i,t}, X_{i,t-1} \sim \text{Bernoulli}((X_{i,t-1} - X_{i,t})\lambda_{i,t}) \quad (8)$$

$$X_{i,t+1}|X_{i,t} \sim \text{Bernoulli}(X_{i,t}\phi_{i,t}) \quad (9)$$

where Eqs. (8) and (9) are the observation and the state equations respectively. While the state Eq. (9) is the same as that in the individual SSM CJS, the observation Eq. (8) deserves further explanation. If individual i , alive at time $t - 1$, does not survive to time t , then its mark has probability $\lambda_{i,t}$ of being recovered and probability $1 - \lambda_{i,t}$ otherwise, which translates into $Y_{i,t}$ is distributed as Bernoulli ($\lambda_{i,t}$) given $X_{i,t-1} = 1$ and $X_{i,t} = 0$, i.e., $X_{i,t-1} - X_{i,t} = 1$. Now if individual i is in a given state (dead or alive) at time $t - 1$ and remains in this state till time t , then its mark cannot be recovered, which translates into $Y_{i,t}$ is distributed as Bernoulli (0) given $X_{i,t-1} = 0$ and $X_{i,t} = 0$ or $X_{i,t-1} = 1$ and $X_{i,t} = 1$, i.e., $X_{i,t-1} - X_{i,t} = 0$. The distribution of the observation $Y_{i,t}$ conditional on the combination of states $X_{i,t-1} - X_{i,t}$ is thus given by Eq. (8). Similar comments to that of previous sections can be made here as well. Finally, we note that

because the probability distribution of the current observation does not only depend on the current state variable, the model defined by Eqs. (8) and (9) does not exactly matches the definition of a state-space model but can be rewritten as such (see Appendix B).

4. Discussion

We have shown that, by separating the demographic process from its observation, CR models for estimating survival can be expressed as SSMs. In particular, the SSM formulation of the CJS model competes well with the standard method when applied to a real data set. Bearing this in mind, we see at least two further promising developments to our approach.

First, by scaling down from the population to the individual level while modelling the survival probabilities, individual random effects can readily be incorporated to cope with heterogeneity in the detection probability (Huggins, 2001) and deal with a frailty in the survival probability (Vaupel and Yashin, 1985). Second, the combination of various sources of information which has recently received a growing interest (e.g., recovery and recapture data, Catchpole et al., 1998; recovery and census data, Besbeas et al., 2002, 2003) can now be operated/conducted in a unique SSM framework and hence benefits from the corpus of related methods. Of particular importance, we are currently investigating the robust detection of density-dependence by accounting for error in the measurement of population size using the combination of census data and data on marked individuals.

Because most often, data collected in population dynamics studies give only a noisy output of the demographic process under investigation, the SSM framework provides a flexible and integrated framework for fitting a wide range of models which, with widespread adoption, has the potential to advance significantly ecological statistics (Buckland et al., 2004; Thomas et al., 2005).

Acknowledgments

O. Gimenez's research was supported by a Marie-Curie Intra-European Fellowship within the Sixth European Community Framework Programme. This project was funded by the Action Incitative Régionale BioSTIC-LR 'Modélisation intégrée en dynamique des populations : applications à la gestion et à la conservation'. The authors would like to warmly thank J.-D. Lebreton for his support during this project. We also thank a referee whose comments helped improving a previous draft of the paper.

Appendix A. WinBUGS code for fitting the CJS model using the SSM formulation

```
#####
# MODEL                                                                    #
# State-space formulation of the Cormack-Jolly-Seber model                #
# observations = 0 (non-encountered) and 1 (encountered)                  #
# states = 0 (dead) and 1 (alive)                                          #
#####

model
{
  # Define the priors for survival phi and detectability p
  p[1] <- 1
  phi[1] <- 1
  for (j in 2:K)
  {
    phi[j] ~ dbeta(1,1)
    p[j] ~ dbeta(1,1)
  }

  # Define the SYSTEM PROCESS
  for (i in 1:n)
  {
    # if first capture
    PrX[i,e[i]] <- 1 # Pr(alive | first capture) = 1
    X[i,e[i]+1] ~ dbern(PrX[i,e[i]]) # alive (a 1 is generated with certainty)
    PrO[i,e[i]] <- X[i,e[i]+1] # detection probability at initial detection is 100%
    # otherwise
    for (j in (e[i]+1):K)
    {
      PrX[i,j] <- phi[j] * X[i,j]
      X[i,j+1] ~ dbern(PrX[i,j])
      PrO[i,j] <- p[j] * X[i,j+1]
    }

    # fullfil the remaining cells with zeros
    for (j in 1:(e[i]-1))
    {
      PrX[i,j] <- 0
      X[i,j] <- 1
      PrO[i,j] <- 0
    }
  }
}
```

```
# Define the OBSERVATION PROCESS
for (h in 1:nx)
{
  data[h,3] ~ dbern(Pr0[data[h,1],data[h,2]])
}
}

#####

# DATA

# 'K' is the number of encounter occasions

# 'n' is the number of individuals

# 'nx' is 'K' times 'n'

# 'e' is the vector of first encounters ('n' components)

# 'data' is a matrix with dimensions 'nx' times 3 where

#   the first column gives the current individual (1,...,'n'),

#   the second column gives the current encounter occasion (1,...,'K'),

#   the third column gives the observation (= 1 if detection, = 0 otherwise)

#   corresponding to the current individual and current encounter occasion

#####
```

Appendix B

Let $Z_{i,t} = [X_{i,t-1}, X_{i,t}]$ be a bivariate random vector where its two components are denoted $Z_{i,t}^1$ and $Z_{i,t}^2$. Eq. (8) becomes

$$Y_{i,t}|Z_{i,t} \sim \text{Bernoulli}((Z_{i,t}^1 - Z_{i,t}^2)\lambda_{i,t}) \quad (10)$$

and Eq. (9) becomes

$$Z_{i,t+1}|Z_{i,t} = \begin{cases} (Z_{i,t+1}^1|Z_{i,t}) = Z_{i,t}^2 \\ Z_{i,t+1}^2|Z_{i,t} \sim \text{Bernoulli}(Z_{i,t}^2\phi_{i,t}). \end{cases} \quad (11)$$

The system defined by Eqs. (10) and (11) is a state-space model and it is equivalent to the model defined by Eqs. (8) and (9).

Note that an alternative state-space formulation can be adopted using a multistate formulation of the RR model (Lebreton et al., 1999) and Section 3.1.

REFERENCES

- Anderson-Sprecher, R., Ledolter, J., 1991. State-space analysis of wildlife telemetry data. *J. Am. Statist. Assoc.* 86, 596–602.
- Arnason, A.N., 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Res. Popul. Ecol.* 15, 1–8.
- Besbeas, P., Freeman, S.N., Morgan, B.J.T., Catchpole, E.A., 2002. Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. *Biometrics* 58, 540–547.
- Besbeas, P., Lebreton, J.D., Morgan, B.J.T., 2003. The efficient integration of abundance and demographic data. *J. Roy. Statist. Soc. Ser. C, Appl. Stat.* 52, 95–102.
- Brooks, S.P., Catchpole, E.A., Morgan, B.J.T., 2000. Bayesian animal survival estimation. *Statist. Sci.* 15, 357–376.
- Brownie, C., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Robson, D.S., 1985. *Statistical Inference from Band Recovery Data—a Handbook*. United States Fish and Wildlife Service, Washington.
- Buckland, S.T., Newman, K.B., Thomas, L., Koesters, N.B., 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecol. Model.* 171, 157–175.
- Catchpole, E.A., Morgan, B.J.T., 1997. Detecting parameter redundancy. *Biometrika* 84, 187–196.
- Catchpole, E.A., Freeman, S.N., Morgan, B.J.T., Harris, M.P., 1998. Integrated recovery/recapture data analysis. *Biometrics* 54, 33–46.
- Choquet, R., Reboulet, A.-M., Pradel, R., Gimenez, O., Lebreton, J.-D., 2004. M-SURGE: new software specifically designed for multistate capture–recapture models. *Anim. Biodiver. Conserv.* 27, 207–215.
- Clark, J.S., 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecol. Lett.* 8, 2–14.
- Clark, J.S., Ferraz, G.A., Oguge, N., Hays, H., DiCostanzo, J., 2005. Hierarchical Bayes for structured, variable populations: from recapture data to life-history prediction. *Ecology* 86, 2232–2244.
- Cormack, R.M., 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51, 429–438.
- De Valpine, P., 2004. Monte Carlo state-space likelihoods by weighted posterior kernel density estimation. *J. Am. Statist. Assoc.* 99, 523–536.

- Dupuis, J., 1995. Bayesian estimation of movement and survival probabilities from capture–recapture data. *Biometrika* 82, 761–772.
- Ellison, A.M., 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecol. Lett.* 7, 509–520.
- Gimenez, O., Bonner, S., King, R., Parker, R.A., Brooks, S., Jamieson, L.E., Grosbois, V., Morgan, B.J.T., Thomas, L., (submitted). WinBUGS for population ecologists: Bayesian modeling using Markov Chain Monte Carlo methods. *Environ. Ecol. Stat.*
- Gelman, A., 1996. Inference and monitoring convergence. In: Gilks, W.R., Richardson, S., Spiegelhalter, D.J. (Eds.), *Markov Chain Monte Carlo in Practice*. Chapman and Hall, London, pp. 131–143.
- Harvey, A.C., 1989. *Forecasting, Structural Time Series Models and the Kalman Filter*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huggins, R., 2001. A note on the difficulties associated with the analysis of capture–recapture experiments with heterogeneous capture probabilities. *Statist. Probab. Lett.* 54, 147–152.
- Ihaka, R., Gentleman, R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.* 5, 299–314.
- Jolly, G.M., 1965. Explicit estimates from capture–recapture data with both death and immigration–stochastic model. *Biometrika* 52, 225–247.
- 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. *Ecol. Monogr.* 62, 67–118.
- Lebreton, J.D., Almeras, T., Pradel, R., 1999. Competing events, mixtures of information and multistrata recapture models. *Bird Study* 46, 39–46.
- Lebreton, J.D., Pradel, R., 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *J. Appl. Statist.* 29, 353–369.
- Millar, R.B., Meyer, R., 2000. Non-linear state space modelling of fisheries biomass dynamics by using Metropolis-Hastings within-Gibbs sampling. *J. Roy. Statist. Soc. Ser. C, Appl. Statist.* 49, 327–342.
- Newman, K.B., 1998. State-space modeling of animal movement and mortality with application to salmon. *Biometrics* 54, 1290–1314.
- Pollock, K.H., 1991. Modeling capture, recapture, and removal statistics for estimation of demographic parameters for fish and wildlife populations—past, present, and future. *J. Am. Statist. Assoc.* 86, 225–238.
- Pollock, K.H., 2002. The use of auxiliary variables in capture–recapture modelling: an overview. *J. Appl. Statist.* 29, 85–102.
- Pradel, R., 2005. Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61, 442–447.
- Schwarz, C.J., Schweigert, J.F., Arnason, A.N., 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics* 49, 177–193.
- Schwarz, C.J., Seber, G.A.F., 1999. Estimating animal abundance: review III. *Statist. Sci.* 14, 427–456.
- Seber, G.A.F., 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52, 249–259.
- Spiegelhalter, D.J., Thomas, A., Best, N.G., Lunn, D., 2003. *WinBUGS user Manual—Version 1.4*. MRC Biostatistics Unit, Cambridge, UK.
- Sturtz, S., Ligges, U., Gelman, A., 2005. R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R. *J. Statist. Software* 12, 1–16.
- Thomas, L., Buckland, S.T., Newman, K.B., Harwood, J., 2005. A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Aust. NZ J. Statist.* 47, 19–34.
- Vaupel, J.W., Yashin, A.I., 1985. Heterogeneity ruses—some surprising effects of selection on population dynamics. *Am. Statist.* 39, 176–185.
- Wang, G., 2007. On the latent state estimation of nonlinear population dynamics using Bayesian and non-Bayesian state-space models. *Ecol. Model.* 200, 521–528.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J., 2002. *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San Diego.