



Études sur la faune néotropicale et l'environnement

ISSN: (Imprimé) (En ligne) Page d'accueil de la revue: <https://www.tandfonline.com/loi/nufe20>

Niveaux de différenciation génétique et flux de gènes entre quatre populations de la nuque écailléeuse Pigeon, *Patagioenas squamosa* : implications pour préservation

Christophe Cambrone , Franck Cezilly, Rémi Wattier , Cyril Eraud & Etienne Bézault

Pour citer cet article : Christopher Cambrone Bezault , Franck Cezilly, Rémi Wattier , Cyril Eraud & Etienne (2021) : Niveaux de différenciation génétique et flux de gènes entre quatre populations de la Pigeon à nuque écailléeuse, *Patagioenas squamosa*: implications pour la conservation, études sur les espèces néotropicales Faune et environnement, DOI : [10.1080/01650521.2021.1878765](https://doi.org/10.1080/01650521.2021.1878765)

Pour faire le lien vers cet article : <https://doi.org/10.1080/01650521.2021.1878765>



Voir le matériel supplémentaire 



Mise en ligne : 14 février 2021.



Soumettez votre article à cette revue 



Voir les articles associés 



Afficher les données Crossmark 



ARTICLE ORIGINAL



Niveaux de différenciation génétique et flux de gènes entre quatre populations de la Pigeon à nuque écailleuse, *Patagioenas squamosa* : implications pour la conservation

Christopher Cambrone ^{a,b,c}, Frank Cézilly ^{b,c,d}, Rémi Wattier^b, Cyril Eraude et Etienne Bezault ^{a,c}

^a Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques (BOREA) UMR MNHN/SU/UNICAEN/UA/CNRS/IRD/UA, Université des Antilles, Pointe à Pitre, Guadeloupe (F.W.I.); ^b UMR CNRS 3222 Biogéosciences, Université de Bourgogne, F-21078 Dijon, France; ^c Réunion Caraïbes Antilles, Université des Antilles, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe; ^d Avifaune Migratrice, Chizé, France

ABSTRACT

Les espèces de columbidés endémiques des îles sont particulièrement vulnérables à la dégradation de l'environnement, aux événements climatiques extrêmes et aux interactions avec les espèces exotiques. La situation pourrait être encore plus critique dans le cas des espèces exploitées, où la chasse légale et le braconnage peuvent gravement affecter la dynamique des populations. Nous documentons ici pour la première fois la structure génétique du Pigeon à nuque écailleuse, *Patagioenas squamosa*, une espèce de columbide endémique des Caraïbes d'intérêt cynégétique, sur une grande partie de son aire de répartition. En utilisant à la fois l'ADN mitochondrial et des marqueurs nucléaires (microsatellites), nous avons étudié le flux de gènes, la diversité génétique et la structure génétique de quatre populations insulaires originaires de Porto-Rico, de Guadeloupe, de Martinique et de la Barbade. Nous avons trouvé des preuves d'une différenciation génétique significative uniquement entre la Barbade et les trois autres populations, ce qui correspond au fait que la population de la Barbade provenait de quelques individus captifs échappés d'une volière sur le toit à Bridgetown il y a environ 100 ans. Compte tenu de l'absence de différenciation génétique entre Porto Rico et les Antilles françaises, nos résultats suggèrent qu'en dehors de la Barbade, l'espèce pourrait être principalement constituée d'une seule grande population homogène. Nous discutons de la pertinence de nos conclusions par rapport aux questions de gestion et de conservation.

HISTORIQUE DES ARTICLES

Reçu le 19 février 2020
Accepté le 17 janvier 2021

MOTS CLÉS

îles des Caraïbes; Columbigormes; diversité génétique; microsatellites; ADN mitochondrial; unité de gestion

Introduction

Il est désormais largement admis que la diversité génétique est cruciale pour la persistance des populations d'animaux sauvages, car une faible diversité entraîne à la fois une faible condition physique individuelle et une capacité d'adaptation réduite des populations face aux changements environnementaux (Frankham 2005 ; Evans & Sheldon 2008). Ainsi, au cours des 30 dernières années, les outils moléculaires et conceptuels issus de la génétique des populations et de la phylogéographie ont été de plus en plus utilisés en biologie de la conservation (Soulé & Mills 1998 ; Hedrick 2001 ; Russello et al. 2020). La génétique des populations et la phylogéographie sont particulièrement utiles pour déterminer les limites évolutives et géographiques des espèces, sous-espèces et populations (Haig et al. 2006, 2011 ; Garnett & Christidis 2007 ; Haig & D'Elia 2010).

La définition de telles unités est primordiale pour évaluer le risque d'extinction, hiérarchiser les actions de conservation et identifier les échelles spatiales et temporelles pertinentes auxquelles elles doivent être menées (Haig et al. 2011).

Cela est particulièrement vrai pour les espèces présentes dans les lagos de l'archipel, pour lesquelles différentes populations peuvent être confrontées

des pressions de sélection différentes en raison d'influences anthropiques, biotiques ou abiotiques contrastées entre les îles (Clegg et al. 2002 ; Illera et al. 2007 ; Hoeck et al. 2010).

En outre, les espèces endémiques insulaires sont souvent caractérisées par une gamme d'habitats restreinte et des tailles de population plus petites, ce qui entraîne une plus faible diversité génétique que les espèces continentales, de sorte qu'elles sont plus exposées à la dépression de consanguinité et, en fin de compte, font face à un risque plus élevé d'extinction (Frankham 1998, 2005; Brooks et al. 2002). Par conséquent, les perturbations écologiques et les changements environnementaux qui se produisent à l'échelle mondiale, tels que la déforestation, l'urbanisation, les agents pathogènes introduits et les pressions de concurrence et de prédation des espèces envahissantes, affectent particulièrement les espèces endémiques insulaires (Walsh et al. 2012 ; Treglia et al. 2013 ; Ferrer- Sánchez et Rodríguez-Estrella 2014; Ortega et al. 2015; Dornburg et al. 2016; Palmas et al. 2017; Turvey et al. 2017). Cela est particulièrement vrai pour les espèces d'oiseaux, 80 % de toutes les espèces aviaires ayant disparu depuis 1600 étant endémiques des îles (Manne et al. 1999). le

CONTACTER Christopher Cambrone ✉ christopher.cambrone@yahoo.com

Des données supplémentaires pour cet article sont accessibles ici.

© 2021 Informa UK Limited, opérant sous le nom de Taylor & Francis Group

la situation pourrait être encore plus critique dans le cas des espèces exploitées, où la chasse légale et illégale peut gravement affecter la dynamique des populations (Juillet et al. 2012 ; Carvalho et al. 2015). Dans ce contexte, les informations génétiques, y compris la diversité génétique et la structure génétique, sont d'une importance primordiale pour délimiter des unités de gestion significatives et élaborer en conséquence des politiques de conservation pertinentes pour les espèces d'oiseaux insulaires considérés comme gibier.

Les espèces endémiques de columbidés peuvent jouer un rôle écologique important dans les écosystèmes insulaires grâce à leur capacité à disperser les graines sur de longues distances (Shanahan et al. 2001 ; Bucher & Bocco 2009). Cependant, ils sont particulièrement vulnérables à la dégradation de l'environnement, aux événements climatiques extrêmes, à la prédation et à la pression de la chasse (Walker 2007 ; Carvalho et al. 2015 ; Collar 2015 ; Stirnemann et al. 2018). La préservation et la restauration des habitats forestiers, la pérennité de la pression de chasse et le contrôle des prédateurs introduits sont donc les principales priorités pour la gestion des espèces de columbidés insulaires (Walker 2007). Cependant, à l'échelle régionale, des informations sur le degré de connectivité entre les différentes populations insulaires sont également nécessaires pour comprendre la structure des populations (Young & Allard 1997 ; Monceau et al. 2013), les déplacements (Strong & Bancroft 1994) et le rôle des columbidés dans le transfert intra- et inter-îles des graines et le fonctionnement des écosystèmes (McConkey et al. 2004 ; Buelow et al. 2018).

Ici, nous documentons l'étendue de la structure génétique et du flux de gènes chez le Pigeon à nuque écaillée (*Patagioenas squamosa*) endémique des Caraïbes en utilisant à la fois l'ADN mitochondrial et des marqueurs nucléaires (microsatellites). L'aire de répartition naturelle de l'espèce comprend à la fois les Grandes et les Petites Antilles et s'étend jusqu'à la Floride au nord et jusqu'aux îles au large des côtes du Venezuela au sud (Del Hoyo et al. 1997). Bien que l'espèce soit résidente toute l'année dans une grande partie de son aire de répartition (Nellis et al. 1984; Levesque et al. 2011; García-Quintas & Isada 2014; Rodríguez Batista et al. 2014; Madden et al. 2015), elle se produit seulement de façon saisonnière sur certaines îles (Paice & Speirs 2010) et est un vagabond en Jamaïque. De plus, les individus peuvent se déplacer entre les îles, notamment suite à des événements climatiques extrêmes (Rivera-Milán 1995). Le Pigeon à nuque écaillée a été introduit à la Barbade au début du XXe siècle, après qu'environ 25 individus se soient échappés d'une volière sur le toit à Bridgetown (Buckley et al. 2009). Ce pigeon arboricole et frugivore a une alimentation diversifiée et est censé jouer un rôle important dans la régénération des forêts (Pérez-Rivera 1978). Bien que l'espèce soit actuellement considérée comme la moins préoccupante dans la liste rouge de l'UICN, les données sur la taille de la population, les tendances démographiques et les mouvements d'individus entre les îles sont rares. Néanmoins, l'espèce est exposée à une pression de chasse intensive sur une grande partie de son aire de répartition et est sous la menace d'une

perte et fragmentation de l'habitat (Wiley 1985; Brooks et al. 2002; Acevedo et Restrepo 2008). Selon Raffaele et al. (1998), l'espèce a largement décliné aux Antilles, sauf à Porto-Rico grâce à la régénération de forêts secondaires à partir de terres agricoles abandonnées (mais voir Case & Hughes 2011). En outre, le changement climatique dans les Caraïbes, avec une augmentation probable des événements climatiques extrêmes, tels que les ouragans (O'Brien et al. 1992; Wiley & Wunderle 1993; Boose et al. 2004) et une réduction globale des précipitations (Bhardwaj et al. 2018), pourrait également mettre l'espèce en péril dans un proche avenir. Par conséquent, en utilisant à la fois des fabricants mitochondriaux et nucléaires, nous évaluons l'étendue de la différenciation génétique et celle du flux de gènes entre quatre îles différentes réparties sur l'aire de répartition géographique de l'espèce. De plus, nous comparons nos résultats avec des estimations antérieures de la structure génétique d'autres espèces de columbidés de statut de conservation contrasté.

Matériels et méthodes

Prélèvement d'échantillons et extraction d'ADN

Des échantillons biologiques ont été obtenus entre 2009 et 2012 sur quatre îles différentes : Porto-Rico (PR), Guadeloupe (GUA), Martinique (MAR) et Barbade (BAR) (Figure 1 et Tableau S1). Les oiseaux de GUA et MAR n'ont été collectés que pendant la saison de chasse, de sorte que les oiseaux n'étaient pas nécessairement des reproducteurs locaux.

Selon les îles, différents types d'échantillons biologiques ont été prélevés sur des individus vivants (sang, plumes) ou sur des individus abattus par les chasseurs locaux (foie, pattes). Les échantillons de foie et de sang ont été placés dans un tampon de stockage (70% d'éthanol et 30% de tampon Tris-EDTA pH 8), tandis que les pattes ont été congelées et les plumes ont été stockées dans des enveloppes avec du gel de silice.

A partir d'échantillons de foie et d'orteil, l'extraction d'ADN a été réalisée à partir de petits morceaux (environ 1 cm²) de tissus. Dans le cas des échantillons de plumes, la pointe du calamus (2 à 3 mm de longueur) a été utilisée. Pour chaque échantillon de sang, 100 µL ont été centrifugés à 4000 rpm, à 4°C, pendant une minute afin de séparer le plasma (le surnageant) des globules rouges.

Ensuite, tous les échantillons ont été incubés pendant une nuit avec 200 µL de tampon de lyse Queen (Tris 10 mM, EDTA 10 mM, NaCl 10 mM, n-lauroylsarcosine 1 % ; Seutin et al. 1991) et 5 µL de protéinase K à 55 °C. L'ADN a ensuite été extrait selon une méthode standard au phénol-chloroforme, comme décrit par Hillis et al. (1996).

Amplification et séquençage de l'ADN mitochondrial

Nous avons amplifié un gène d'ADN mitochondrial (ADNmt) codant pour la sous-unité Cytochrome c Oxidase

I (COI) de 111 pigeons à nuque écaillée, en utilisant

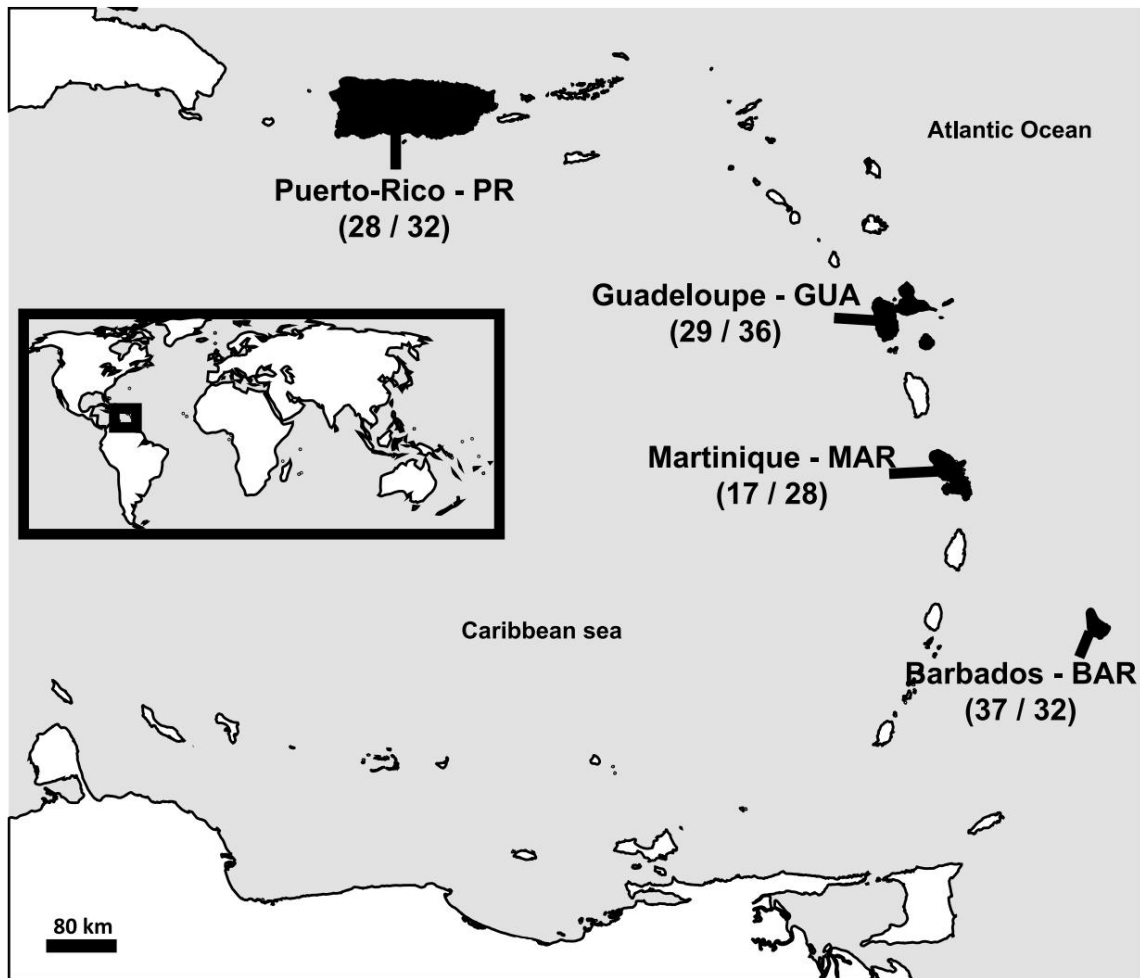


Figure 1. Carte de l'archipel des Caraïbes, avec les îles échantillonnées en noir. Les noms des îles sont suivis de leur acronyme utilisé dans la présente étude et les parenthèses incluent les tailles d'échantillonnage pour les analyses d'ADNmt et de microsatellites, respectivement.

les amorces antisens et sens décrites par Kerr et al. (2007): BirdF1 (5'-TTTCCAACCACAAAGACATTGGCAC-3') et VertebrateR1 (5'-TAGACTTCTGGGTGGCCAAAAGAATCA-3'). Le mélange PCR de 50 µL contenait 200 µmol/L de dNTP, 1X Buffer (HotMaster™ Taq Buffer, 5 PRIME), 0,25 U Taq (HotMaster™ Taq DNA Polymerase, 5 PRIME) et 200 nmol/LR et les amorces F. La réaction de PCR, réalisée dans un cycleur thermique Biorad DNA Engine Peltier (Bio-Rad Laboratories, Inc.), a commencé par une dénaturation initiale à 94°C pendant 1 min. 30 s, suivi de 34 cycles thermiques composés de : 94°C pendant 30 s 53°C pendant 45 s, et 65°C pendant 45 s, terminés par une extension finale à 65°C pendant 10 min. La qualité des amplifications a été évaluée sur gel d'électrophorèse d'agarose 2 %. Par la suite, les produits de PCR ont été purifiés en ajoutant deux enzymes : l'Exonucléase I (EXO1) à une concentration finale égale à 2 U par produit de PCR, et la Shrimp Alkaline

concentration égale à 1 U par produit PCR. Ces enzymes ont été incubées pendant une heure à 37°C pour être activées, et ont été désactivées par une incubation à 80°C pendant 10 min. Tous les échantillons ont été séquencés en externe par MacroGen Inc. (République de Corée) sur un séquenceur Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems), réalisé selon un protocole de Big Dye Sequencing.

Amplification microsatellite et géotypage

Au total, 128 individus ont été géotypés sur sept loci microsatellites développés spécifiquement pour *P. squamosa* (Barker et al. 2011) : PsA130, PsC11, PsC101, PsC120, PsC128, PsD2 et PsD5. Le mélange PCR de 10 µL consistait en 200 µmol/L de dNTP, 1X Buffer (HotMaster™ Taq Buffer, 5 PRIME), 0,25 U Taq (HotMaster™ Taq DNA Polymerase, 5 PRIME), 200 nmol/LR et les amorces F. La réaction de PCR, réalisée dans un cycleur thermique Biorad DNA Engine Peltier (Bio-Rad Laboratories, Inc.), a commencé par une dénaturation initiale à 94°C pendant 1 min. 30 s, suivi de 34 cycles thermiques composés de : 94°C pendant 30 s 53°C pendant 45 s, et 65°C pendant 45 s, terminés par une extension finale à 65°C pendant 10 min. La qualité des amplifications a été évaluée sur gel d'électrophorèse d'agarose 2 %. Par la suite, les produits de PCR ont été purifiés en ajoutant deux enzymes : l'Exonucléase I (EXO1) à une concentration finale égale à 2 U par produit de PCR, et la Shrimp Alkaline

Fluochrome 700 ou 800. La condition thermique PCR consistait en une période de dénaturation initiale à 94°C pendant 5 min., suivie de 35 cycles thermiques comprenant : 94°C pendant 40 s, 53°C pendant 30 s et 65°C pendant 1 min., terminée par une extension finale à 65°C pendant 5 min. Les allèles microsatellites ont été visualisés sur des gels d'acrylamide à 6,5 % de 25 cm de long et de 0,25 mm d'épaisseur sur un LICOR 4000 L automatisé. séquenceur.

Analyse des données mitochondriales

Les séquences ont été alignées manuellement à l'aide du logiciel MEGA 5 (Tamura et al. 2011). Les indices de diversité moléculaire tels que la diversité des haplotypes (h), le nombre moyen de différences de nucléotides entre les haplotypes (\bar{y}), le nombre de sites polymorphes (S), la diversité des nucléotides (k) et la différenciation des îlots par paires ($\bar{y}ST$) ont été estimés avec le logiciel ARLEQUIN 3.5 (Excoffier & Lischer 2010). $\bar{y}ST$ est un analogue FST pour les séquences d'ADNmt et correspond à la distance moléculaire entre les populations basée sur le nombre de différences par paires entre les haplotypes. Ces valeurs ont été estimées avec 50 000 permutations et le niveau nominal de 5% a été ajusté pour des comparaisons multiples avec la procédure d'intensification de Benjamini Yekutieli (BY; Benjamini & Yekutieli 2001; Narum 2006), ce qui a donné $\bar{y}BY = 0,0204$. Un réseau couvrant minimum a été construit grâce au logiciel POPART 1.7 (Bandelt et al.

1999; Leigh & Bryant 2015) basé sur les distances absolues par paires entre les haplotypes. Des tests de neutralité et d'histoire démographique tels que le test D de Tajima (Tajima 1989) et le test FS de Fu (Fu & Li 1993) ont été effectués, ainsi que la statistique des différences carrées plus conservatrice (SSD, distribution des décalages), pour comparer la distribution observée de la distribution des différences de nucléotides entre les paires d'haplotypes par rapport à celui attendu sous l'hypothèse nulle d'expansion soudaine, en utilisant 10 000 bootstraps (Rogers & Harpending 1992; Harpending et al. 1993; Fahey et al. 2012). Ces analyses ont également été réalisées avec ARLEQUIN 3.5.

Analyse des données microsatellites

MICROCHECKER 2.2.3 a été utilisé pour identifier les erreurs de génotypage potentielles dues aux allèles nuls, les erreurs de notation dues au bégaiement et les abandons alléliques importants, en utilisant 10 000 itérations et la correction de Bonferroni (Van Oosterhout et al. 2004). Le nombre d'allèles par locus (N_a), l'hétérozygotie observée (H_0), l'hétérozygotie attendue à l'équilibre de Hardy-Weinberg (HE; Nei 1978) et l'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg (HWE; Guo & Thompson 1992) ont été réalisés avec Arlequin 3.5, en considérant 1 000 000 chaîne de Markov

étapes et 100 000 étapes de mémorisation. Le coefficient de consanguinité (FIS) a été calculé dans FSTAT 2.9.3 (Goudet 1995) en prenant indépendamment chaque île et à l'échelle régionale. Étant donné que certains locus incluaient des allèles nuls (tableau S2), la valeur FST par paires des îles a d'abord été calculée à l'aide de FREENA (Chapuis & Estoup 2007). Cependant, les valeurs corrigées de FST par paires, qui excluaient les allèles nuls, n'étaient pas significativement différentes de celles qui les incluaient (tableau S3).

Les valeurs non corrigées de FST par paires ont donc été utilisées pour visualiser la différenciation des îles par paires, en utilisant FSTAT 2.9.3. Le seuil de signification nominal (5%) a été ajusté avec la correction de BY.

La structure de la population a également été visualisée à l'aide d'une méthode de regroupement bayésienne basée sur les individus, telle qu'implémentée dans STRUCTURE 2.2.3 (Pritchard et al. 2000), et en utilisant l'analyse des coordonnées principales (PCoA), telle qu'implémentée dans GENALEX 6.41 (Peakall & Smouse 2006). STRUCTURE répartit les individus en K groupes de régions optimales en fonction de leur similarité génétique. À cette fin, et pour déterminer le nombre optimal de grappes de génotypes (K), nous avons effectué des simulations à l'aide des modèles de fréquences d'allèles mélangés et corrélés en programmant dix exécutions indépendantes pour des valeurs de K allant de 1 à 6 et une durée de rodage de 30 000 suivis par 100 000 chaîne de Markov Monte Carlo.

Par la suite, le nombre optimal de groupes de génotypes (K) a été estimé à l'aide du package R (version 3.6.2; R Core Team 2019) CORRSIEVE (version 1.6-8; Campana et al. 2011) en suivant la méthode statistique ad hoc $\bar{y}K$ décrite par Evanno et al. (2005).

Les clusters ont finalement été visualisés à l'aide de DISTRUCT 1.1 (Rosenberg 2004).

Les pigeons à nuque écaillée n'étaient pas historiquement présents à la Barbade mais ont été importés par des colombophiles locaux (Buckley et al. 2009). Par conséquent, nous avons utilisé BOTTLENECK 1.2.02 (Piry et al. 1999) pour détecter les distorsions dans la distribution des fréquences des allèles dues à un effet fondateur récent (Luikart et al. 1998), en considérant le modèle de mutation en une seule étape (SSM), connu pour être plus approprié pour les locus microsatellites (Di Rienzo et al. 1994; Piry et al. 1999).

Résultats

Polymorphisme mitochondrial

Nous avons obtenu des séquences COI de 624 pb pour les 111 échantillons de Pigeon à nuque écaillée, révélant cinq types d'haplo (H1 – H5) associés à un polymorphisme à quatre nucléotides uniques (tableaux 1 et tableaux 2). Les diversités d'haplotypes et de nucléotides à l'échelle locale et régionale sont présentées dans le tableau 2. Le réseau haplotypique (Figure

Tableau 1. Occurrences et pourcentage d'haplotypes COI révélés dans chaque île (HR = nombre total d'haplotypes par île; N = taille de l'échantillon). Les séquences d'haplotypes sont disponibles dans la base de données GenBank (codes d'accès : MW411793-97).

	RP	LA GROTTTE	MER	BAR	Toutes les îles
S1	28 (100 %)	24 (82,76 %)	13 (76,47 %)	37 (100 %)	102 (91,89 %)
S2	3 (10,34 %)	3 (17,65 %)	-	-	6 (5,41%)
S3	1 (3,45 %)	-	-	-	1 (0,90 %)
H4	1 (3,45 %)	-	-	-	1 (0,90 %)
H5	-	-	1 (5,88 %)	-	1 (0,90 %)
HR	-	-	3 17	-	5
N	1 28	4 29	-	1 37	111

2) présente la relation entre les cinq haplotypes mitochondriaux différents détectés sur les 111 pigeons étudiés. GUA avait la plus grande richesse en haplotypes (HR = 4), suivi de MAR (HR = 3). PR et BAR ne présentaient qu'un seul haplotype (H1), qui était le plus abondant à l'échelle locale et régionale (tableaux 1 et tableaux 2 et figure 2). Des haplotypes exclusifs ont été trouvés à la fois dans GUA (H3 et H4) et MAR (H5). H2, trouvé à la fois dans GUA et MAR, était le deuxième haplotype le plus fréquent (tableau 1 et figure 2). Les valeurs γ ST de l'ADNmt insulaire par paires (tableau 3) ont révélé une différenciation entre BAR et GUA et MAR, et entre MAR et PR.

Nous avons d'abord réalisé des tests de scénarios démographiques indépendants pour les îles présentant un polymorphisme (GUA et MAR), puis nous avons réalisé les mêmes tests à l'échelle régionale. Les résultats de ces tests étaient conformes à une stabilité démographique pour MAR (D de Tajima = γ 0,0697, P = 0,239 ; FS de Fu = γ 0,6240, P = 0,224 et SSD = 0,00870, P = 0,046). Pour GUA, les résultats du test FS de Fu étaient une expansion démographique au sein de l'île (Fu'FS = γ 2,194, P = 0,021), alors que les tests D de Tajima et de discordance étaient en accord avec la stabilité démographique (D de Tajima = γ 1,350, P = 0,069 et SSD = 0,00228, P = 0,032). Tous les scénarios démographiques testent clairement

soutenu une expansion démographique à l'échelle régionale (D de Tajima = γ 1,544, P = 0,015; FS de Fu = γ 4,919, P = 0,001 et SSD = 0,000322, P = 0,101).

Polymorphisme microsatellite

Le génotypage de 128 individus a donné un total de 73 allèles (Moyenne \pm ET : 10,429 \pm 3,359 allèles par locus), avec une moyenne d'hétérozygotie observée égale à 0,731 \pm 0,145 sur tous les loci et à l'échelle régionale (Tableau 2). Nous n'avons trouvé aucune différence en termes de nombre d'allèles (Friedman- γ 2 = 2,766, df = 3, P = 0,429), de richesse allélique (Friedman- γ 2 = 6,6, df = 3, P = 0,086) et d'hétérozygotie observée entre les populations (Friedman- γ 2 = 3,514, df = 3, P = 0,319; Tableaux 2 et S4). Le FIS global a été estimé à -0,0560. Les statistiques récapitulatives de base de la variation génétique au sein des différentes îles sont présentées dans le tableau supplémentaire S4.

Toutes les valeurs FST insulaires par paires pour BAR étaient significativement différentes de zéro (FST allant de 0,0496 à 0,0594), alors que toutes les autres valeurs ne l'étaient pas, suggérant un niveau modéré de différenciation entre BAR et trois autres îles (tableau 3). Ce résultat était conforme aux résultats basés sur l'analyse STRUCTURE (Figure 3) et PCoA (Figure 4). Dans les deux analyses, GUA, MAR et PR semblaient former un groupe homogène, tandis que BAR semblait être génétiquement isolé.

Le résultat PCoA était basé sur les premier et deuxième axes qui, respectivement, expliquaient 22,66% et 21,23% de la variance globale des données microsatellites.

Sur la base de l'analyse BOTTLENECK, nous avons constaté que BAR présentait un déficit significatif d'hétérozygotie dans le modèle de mutations en une seule étape (test de classement de Wilcoxon: P = 0, 0391; tableau 4). A l'échelle régionale, aucun excès ou déficit d'hétérozygotie n'a été mis en évidence.

Tableau 2. Caractéristiques génétiques des îles échantillonnées, basées sur la séquence COI de l'ADNmt. Voir la figure 1 pour les acronymes des îles. Les variables sont: la taille de l'échantillon (N), le nombre de sites polymorphes (S), la diversité haplotypique (h), le nombre moyen de différences de nucléotides entre les haplotypes (γ), la diversité des nucléotides (moyenne sur les locus, k), (N γ a) moyenne le nombre de allèles par loci microsatellite, l'hétérozygotie observée et attendue (Ho et He, respectivement) et le coefficient de consanguinité (Fis); sd = écart type.

	RP	LA GROTTTE	MER	BAR	Toutes les îles
Polymorphisme mitochondrial					
	28	29	17	37	111
	0	3	2	0	4
NS h \pm sd	0	0,313 \pm 0,106	0,404 \pm 0,130	0	0,154 \pm 0,0456
γ \pm sd k \pm	0	0,330 \pm 0,341	0,426 \pm 0,405	0	0,157 \pm 0,219
sd (x 10γ3)	0	0,529	0,683	0	0,252
Polymorphisme microsatellite					
N	32	36	28	32	128
Na \pm sd	7,714 \pm 3,352	8,286 \pm 3,251	8,000 \pm 2,380	7,143 \pm 1,773	10,429 \pm 3,359
Ho	0,766 \pm 0,174	0,758 \pm 0,200	0,718 \pm 0,205	0,683 \pm 0,135	0,731 \pm 0,145
He	0,783 \pm 0,134	0,777 \pm 0,160	0,769 \pm 0,173	0,695 \pm 0,122	0,774 \pm 0,137
Fis	0,0181	0,0162	0,0691	0,0244	0,056

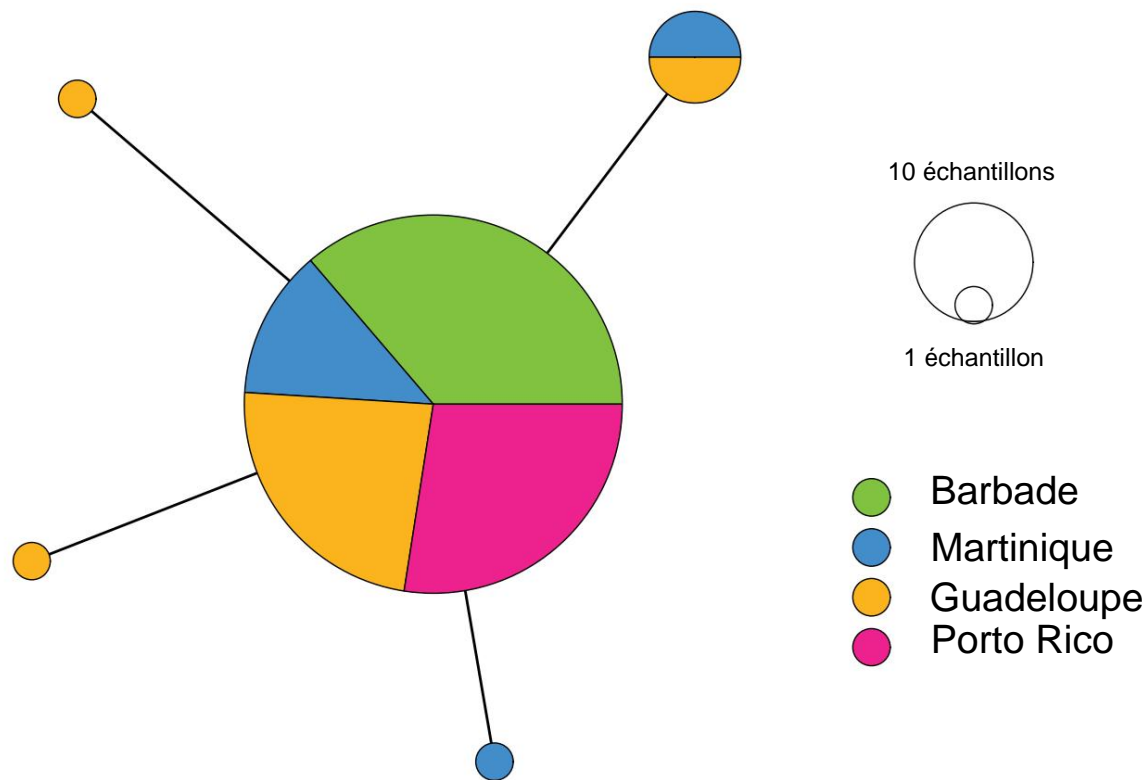


Figure 2. Réseau couvrant minimum de 111 haplotypes pour des séquences de 624 pb d'ADNmt COI. Chaque cercle représente un haplotype et sa taille est proportionnelle au nombre d'individus partageant cet haplotype. Un segment continu représente une différence nucléotidique. Les couleurs indiquent l'origine des individus et sa proportion, l'abondance relative des individus partageant le même haplotype et originaires du même lieu.

Tableau 3. Valeurs χ^2 de l'ADNmt insulaire par paires (au-dessous de la diagonale) et valeurs F_{st} du microsatellite (au-dessus de la diagonale) du Pigeon à nuque écaillée pour quatre îles des Caraïbes. Les valeurs significatives compte tenu de la correction de BY ($\chi^2_{BY} = 0,0204$) sont en gras (NS = non significatif ; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$).

	RP	LA GROTTE	MER	BAR
RP	-	0,0124NS	0,0165NS	0,0496*
LA GROTTE	0,0903NS	-	0,0079NS	0,0586*
MER	0,201*	0,0254NS	-	0,0594*
BAR	0,000NS	0,112**	0,242**	-

Discussion

Diversité génétique

Sur la base de l'analyse de l'ADNmt, nous avons trouvé une diversité globale d'haplotypes relativement faible ($h = 0,154$) dans les quatre populations insulaires des Caraïbes, par rapport aux autres espèces de columbidés endémiques insulaires estimées à l'aide du gène de la région de contrôle. Ces espèces comprennent la sous-espèce de Pigeon ramier à tête rouge « en danger critique d'extinction », *Columba janthina nitens* ($h = 0,12$; Ando et al. 2014), le Pigeon rose « en voie de disparition » *Nesoenas mayeri* ($h = 0,45$; Swinerton et al. 2004), les deux sous-espèces du Pigeon des plaines "quasi menacé" (*P. inornata wetmorei* avec $h = 0,48$ et *P. i. inornata* avec $h = 0,59$; Young & Allard 1997), le "quasi menacé" de Porto Rico pourrait avoir été influencé par le fait que les captu-

le Pigeon de Nouvelle-Zélande *Hemiphaga novaeseelandiae* ($h = 0,623$; Goldberg et al. 2011) et la Tourterelle émeraude *Chalcophaps indica* « la moins préoccupante » ($h = 0,94$; Kirchman et Franklin 2007). Le niveau de diversité des haplotypes à travers les îles a été influencé par l'absence de polymorphisme de l'ADNmt à la Barbade et à Porto-Rico. En effet, les valeurs de diversité des haplotypes pour la Guadeloupe et la Martinique étaient $h = 0,313$ et $h = 0,404$, respectivement. Ces valeurs sont encore faibles par rapport à ce qui a été signalé précédemment pour d'autres espèces de columbidés, mais conformément à Zenaida Dove, *Zenaida aurita*, endémique des Caraïbes et « moins préoccupante » ($h = 0,404$; calculé à partir de Monceau et al. 2013) pour lequel le même gène d'ADNmt a été utilisé. Un schéma similaire était également visible à partir de la diversité moyenne des nucléotides entre les loci et du nombre moyen de différences de nucléotides entre les haplotypes (Young & Allard 1997 ; Kirchman & Franklin 2007 ; Goldberg et al. 2011 ; Ando et al. 2014). L'absence de polymorphisme d'haplotype à la Barbade était conforme à ce que nous attendions (influence de l'effet fondateur, voir ci-dessous), mais moins pour Porto-Rico, qui est connu pour abriter une importante population avec plus de 260 000 pigeons à nuque écaillée (Rivera-Milan et al. 2014). Ce manque de diversité dans les

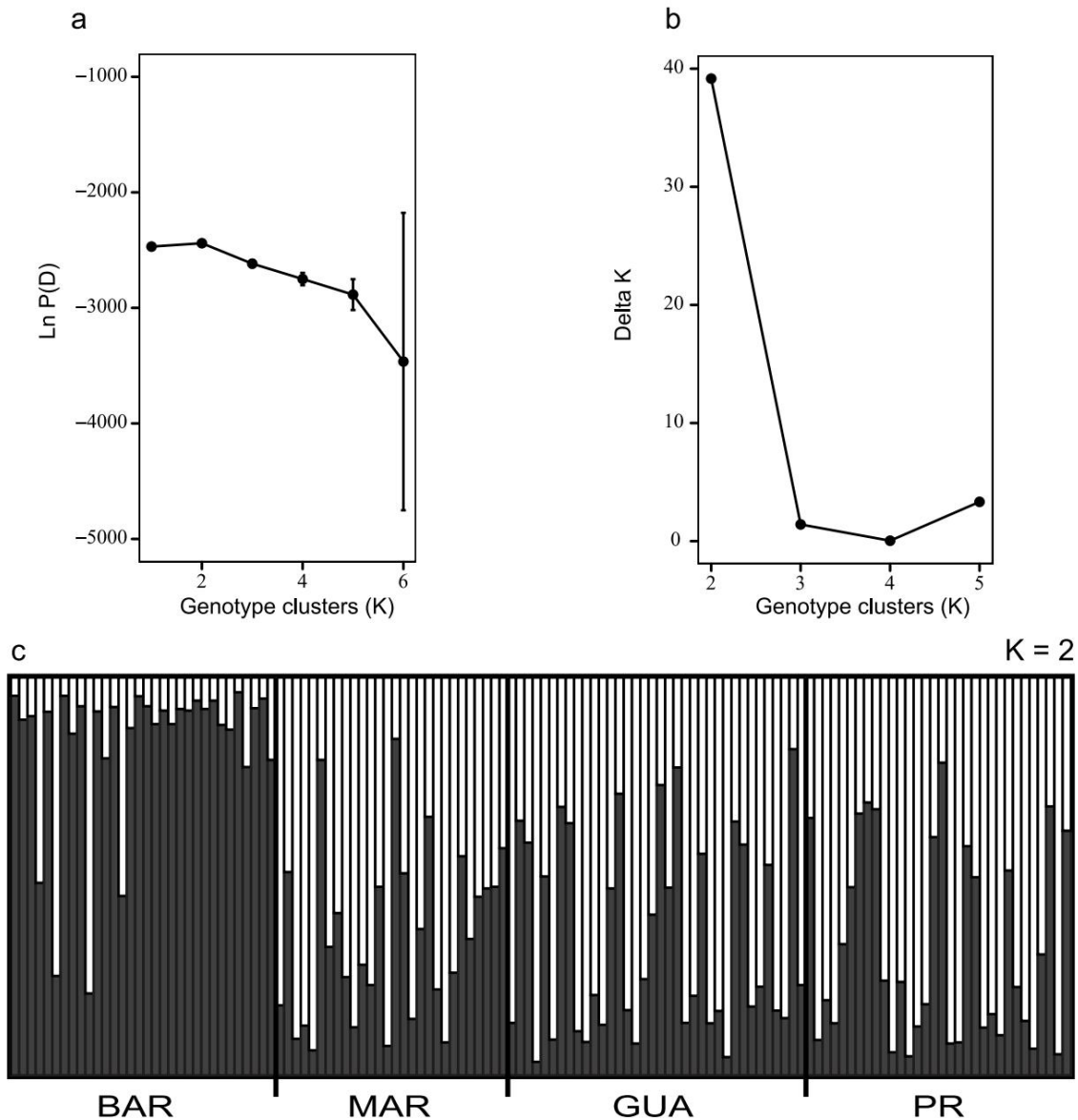


Figure 3. Structure génétique des populations de Pigeon à nuque écaillée utilisant l'inférence bayésienne par l'analyse STRUCTURE. (a) et (b) représentent des résultats de simulation pour déterminer le nombre optimal de grappes de génotypes (K) selon la méthode décrite par Evanno et al. (2005). Les barres d'erreur représentent les écarts-types sur dix exécutions. (c) représente les résultats de l'analyse STRUCTURE réalisée avec le maximum de vraisemblance centré sur K = 2 groupes de génotypes. Chaque individu est représenté par une seule barre verticale, partitionnée en K segments colorés qui représentent ses fractions estimées d'appartenance à la population. Les individus sont regroupés par population sur l'axe des abscisses. Les codes de population sont donnés à la figure 1.

une zone restreinte à l'intérieur de l'île (c'est-à-dire deux sites séparés distants de 8 km, communes de Cidra et Comerio), augmentant ainsi la probabilité de recueillir des individus apparentés, dans le cas d'une population géographiquement structurée.

Contrairement à la diversité de l'ADNmt, la diversité génétique basée sur les sept marqueurs microsatellites était en accord danser avec ce que nous attendions. Toutes les îles ont montré des valeurs similaires d'hétérozygotie observée, la Barbade

montrant la valeur la plus basse (PR : HO = 0,77, GUA : HO = 0,76, MAR : HO = 0,72 et BAR : HO = 0,68). De plus, l'hétérozygotie moyenne observée sur les quatre îles (0,731) était conforme à son statut de conservation UICN, puisque assez similaire à la valeur rapportée pour la tourterelle Zenaida (0,725 ; Monceau et al. 2013). En revanche, cette valeur était nettement supérieure à celle trouvée pour le Pigeon ramier à tête rouge en danger critique d'extinction (HO = 0,04 ; Ando et al. 2014).

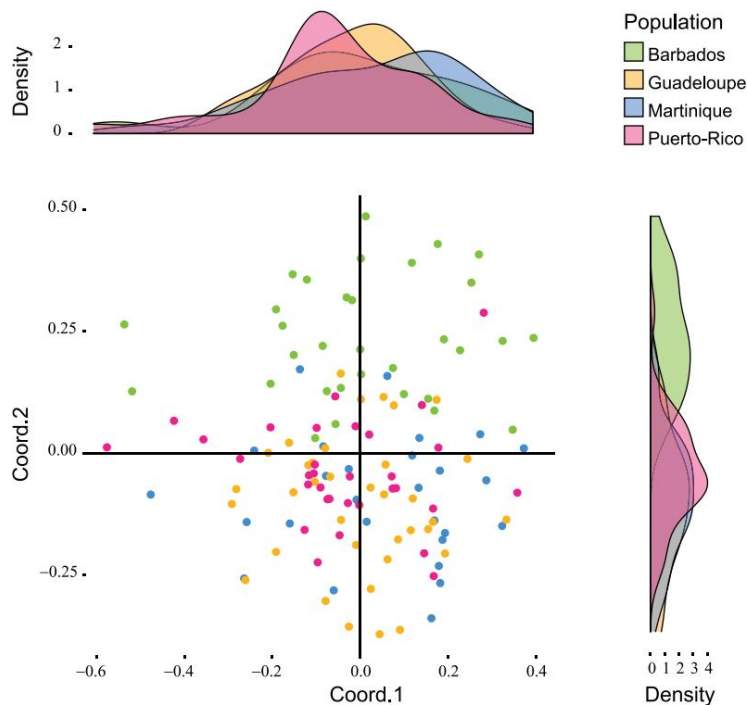


Figure 4. Analyse des coordonnées principales (PCoA) basée sur la matrice de distance génétique construite à travers sept marqueurs microsatellites de 128 Pigeons à nuque écaillée. Les diagrammes sur le côté droit et en haut représentent la densité et la distribution des points selon l'axe des y (coord. 1) et l'axe des x (coord. 2), respectivement.

Tableau 4. Test de rang signé de Wilcoxon pour l'équilibre mutation-dérive estimé sur la base de sept locus microsatellites pour évaluer une variation en terme d'hétérozygotie (H) due à des événements démographiques tels qu'un goulot d'étranglement ou un effet fondateur.

POPULATIONS	SMM	
	Carence en H	Excès de H
RP	0,961	0,0547
LA GROTTTE	0,766	0,289
MER	0,469	0,594
BAR	0,0391*	0,973
TOUTES LES ILES	0,148	0,945

Structure génétique

Les métriques de diversité génétique basées à la fois sur l'ADNmt et les marqueurs nucléaires étaient indicatives d'un épuisement génétique à la Barbade par rapport aux trois autres populations étudiées, suggérant que cette population a connu un événement démographique historique récent tel qu'un goulot d'étranglement ou un événement fondateur, un événement à plus ou moins long terme. L'isolement géographique ou une combinaison de ces phénomènes. Cette hypothèse a été étayée par l'analyse BOTTLENECK (réalisée à l'aide du modèle de mutation par étapes), qui a mis en évidence un déficit en hétérozygotie, évocateur dans le cas présent, d'un effet fondateur. Cet événement démographique historique récent a largement expliqué la structure génétique observée. En effet, la Barbade se distinguait fortement de

Guadeloupe et Martinique sur la base des fréquences d'haplotypes (0,112 et 0,242, respectivement). En revanche, la Barbade n'était pas différenciée de Porto-Rico, puisque les deux populations étaient exclusivement constituées du même haplotype (H1). Pour la même raison, Porto Rico a été différencié de la Martinique, alors qu'à l'aide de marqueurs microsatellites, une différenciation n'a été observée qu'entre la Barbade et les autres îles. Ce schéma était conforme aux résultats obtenus avec STRUCTURE et les analyses PCoA, à partir desquelles deux groupes génétiques ont été identifiés, séparant les individus de la Barbade de ceux de la Martinique, de la Guadeloupe et de Porto-Rico. Cette structure génétique pourrait s'expliquer par : (i) l'émergence de la population de la Barbade à partir de quelques individus importés par les colombophiles locaux (effet fondateur), (ii) le contexte géographique de l'île de la Barbade, relativement isolée par rapport à d'autres îles de l'arc antillais (c'est-à-dire un flux de gènes restreint) et (iii) la dérive génétique, qui peut être amplifiée par les deux phénomènes précédents.

En revanche, la Martinique, la Guadeloupe et Porto Rico n'étaient ni différenciées ni structurées, ce qui suggère que ces îles pourraient être interconnectées par des migrations effectives et des mouvements réguliers. Ce modèle contraste avec une certaine mesure avec ce qui a été observé chez deux autres espèces de columbidés endémiques des Caraïbes. Dans

Zenaida Dove, un flux génétique limité a été observé entre huit îles de la Caraïbe, même à très courte distance comme, par exemple, entre la Martinique et Sainte-Lucie (Monceau et al. 2013). Fait intéressant, cette dernière étude a également observé une forte divergence entre la Barbade et les autres îles. Chez le congénère Pigeon ordinaire, *P. inornata*, un flux de gènes restreint a été observé entre Porto-Rico et la République dominicaine, bien que l'étendue de la différenciation génétique entre les deux populations suggère qu'elles pourraient correspondre à deux sous-espèces (Young & Allard 1997). Cependant, le patron de structure génétique observé est en accord avec plusieurs autres études sur les columbidés, qui ont mis en évidence l'aspect particulier de l'évolution de cette famille dans un contexte biogéographique d'insularité (Santiago-Alarcon et al. 2006 ; Kirchman & Franklin 2007 ; Seki et al. 2007 ; Goldberg et al. 2011 ; Ando et al. 2014). En effet, la plupart des espèces de columbidés ont conservé une forte capacité de vol contrairement à la plupart des autres oiseaux terrestres insulaires endémiques (Bollmer et al. 2005 ; Petren et al. 2005 ; Kawakami et al. 2008). Par exemple, la Pigeon à couronne blanche, *P. leucocephala*, l'espèce phylogénétiquement la plus proche du Pigeon à nuque écaillée (Johnson et al. 2010), est connue pour effectuer des déplacements quotidiens entre les zones de reproduction et les sites d'alimentation en survolant plus de 50 km, et peut voler jusqu'à 150 km au-dessus de l'eau pour atteindre une autre île des Caraïbes afin de suivre les ressources alimentaires et/ou les conditions environnementales appropriées (Wiley 1979 ; Wiley & Wiley 1979 ; Rivera Milán 1992 ; Bancroft et al. 2000 ; Strong & Johnson 2001 ; Meyer & Zimmerman 2006 ; Florida Fish and Wildlife Conservation Commission 2013), comme pour éviter les ouragans (Wiley & Wunderle 1993 ; Ries et al. 2018). Les ouragans sont connus pour affecter la communauté aviaire et la dynamique des populations en perturbant principalement les habitats d'alimentation et de reproduction (Rittenhouse et al. 2010 ; Jenouvrier 2013). En raison de la forte capacité inhérente à voler de la plupart des Columbidae, la fréquence élevée des ouragans dans la région des Caraïbes peut induire des mouvements d'individus, homogénéisant potentiellement le pool allélique sur les différentes populations insulaires, comme observé dans la présente étude.

Par conséquent, si les mouvements d'individus entre les îles sont fréquents et que la philopatry est faible, il est possible que l'ensemble de l'espèce soit en fait constitué d'une seule grande population.

À l'échelle des temps géologiques, les résultats des analyses démographiques historiques suggèrent une expansion démographique récente de la population de Pigeons à nuque écaillée à l'échelle régionale. Le pigeon à nuque écaillée aurait pu avoir une aire de répartition restreinte pendant les maxima glaciaires, tandis que la population s'est développée après le dernier maximum glaciaire. Le même modèle d'expansion a été observé

pour le pigeon néo-zélandais (Wallis & Trewick 2009; Goldberg et al. 2011).

Implications pour la gestion de l'espèce

Le Pigeon à nuque écaillée fait face à plusieurs menaces telles que la perte d'habitat, la chasse légale et illégale, les prédateurs exotiques et le changement climatique. Il y a une pression de chasse relativement élevée dans son aire de répartition, mais les données de surveillance font défaut (Raffaële et al. 1998 ; Latta et al. 2010 ; Latta 2012 ; Rivera-Milán et al. 2014). À Porto-Rico, où les études sont particulièrement concentrées, il a été avancé que l'espèce nécessite le développement d'une stratégie de récolte durable au niveau local (Case & Hughes 2011). Cependant, compte tenu de nos résultats et de la forte capacité de vol des Columbiformes, la Caraïbe insulaire (à l'exception peut-être de la Barbade) pourrait être considérée comme une unité évolutivement significative (UES) ou unité de gestion (MU ; Moritz 1994 ; Paetkau 1999 ; Zink 2004), soulignant la nécessité d'entreprendre des efforts de conservation à l'échelle régionale plutôt qu'à l'échelle locale. À cette fin, d'autres échantillonnages pourraient être effectués dans d'autres îles des Caraïbes pour confirmer la structure génétique de l'espèce à l'échelle régionale mise en évidence dans la présente étude. De plus, d'autres méthodes pourraient être utilisées pour faire la distinction entre le flux génétique historique et contemporain, et pour identifier la population récemment divergente pour une gestion efficace de la conservation de l'espèce (Paetkau 1999 ; Palsboll et al. 2006 ; Whitehead 2010 ; Esteban et al. 2016). Par exemple, Paetkau (1999) a critiqué l'utilisation unique des données génétiques pour la reconnaissance des UM et a conseillé de les combiner avec des données de mouvement telles que le marquage-recapture, la télémétrie ou les données de suivi GPS. L'utilisation de telles méthodes serait en effet utile pour détecter la migration/dispersion contemporaine due, par exemple, aux perturbations anthropiques actuelles (Esteban et al. 2016).

Résumé simple

- Pas de différenciation génétique entre Porto-Rico, Guadeloupe et Martinique.
- Peut-être une grande population de Pigeon à nuque écaillée à l'échelle régionale des Caraïbes.
- Effet fondateur significatif dans la population de la Barbade, cohérent avec son origine introduite.

Remerciements

Nous remercions M. Steve Devonish, directeur du Département du patrimoine naturel, pour nous avoir accordé l'autorisation

pour capturer des Pigeons à nuque écaillée à la Barbade, et Nicole Atherley et Sébastien Motreuil pour leur aide dans la capture et le traitement des oiseaux. Nous remercions Francisco J. Vilella pour avoir fourni des échantillons de Porto-Rico, et Patrick Asselin de Beauville, Jean-François Maillard, Anthony Levesque, Georges Tayalay (Fédération des chasseurs de Martinique) et des chasseurs locaux pour avoir fourni des échantillons de Martinique et de Guadeloupe. Nous remercions également Pierre Leclercq pour son aide dans les analyses génétiques à un stade précoce de l'étude.

Déclaration de divulgation

Aucun conflit d'intérêt potentiel n'a été signalé par les auteurs.

Financement

CC a été financé par une bourse doctorale du Conseil Régional de la Guadeloupe et Caribaea Initiative.

ORCID

Christopher Cambrone <http://orcid.org/0000-0001-9928-4178>

Franck Cézilly <http://orcid.org/0000-0003-2673-6713>

Rémi Wattier <http://orcid.org/0000-0001-5772-4681>

Etienne Bezault <http://orcid.org/0000-0001-7172-6480>

Les références

- Acevedo MA, Restrepo C. 2008. Changement de couverture et d'utilisation des terres et sa contribution à l'organisation à grande échelle des assemblages d'oiseaux de Porto Rico. *Divers Distrib.* 14:114–122.
- Ando H, Ogawa H, Kaneko S, Takano H, Seki SI, Suzuki H, Horikoshi K, Isagi Y. 2014. Structure génétique du Pigeon ramier à tête rouge *Columba janthina nitens* en danger critique d'extinction et ses implications pour la gestion des populations insulaires menacées. *Ibis.* 156:153–164.
- Bancroft GT, Bowman R, Sawicki RJ. 2000. Précipitations, phénologie de la fructification et saison de nidification des pigeons à couronne blanche dans les Florida Keys supérieures. *Pingouin.* 117:416–426.
- Bandelt HJ, Forster P, Rohlf A. 1999. Réseaux de jonction médiane pour déduire des phylogénies intraspécifiques. *Mol Biol Évol.* 16:37–48.
- Barker FK, Bell JJ, Bogdanowicz SM, Bonatto SL, Cézilly F, Collins SM, Dubreuil C, Dufort MJ, Eraud C, Fuseya R, et al. 2011. Ressources génétiques permanentes ajoutées à la base de données des ressources d'écologie moléculaire 1er juin 2011–31 juillet 2011. *Mol Ecol Resour.* 11:1124–1126. doi:10.1111/j.1755-0998.2011.03068.x.
- Benjamini Y, Yekutieli D. 2001. Le contrôle du taux de fausse découverte dans les tests multiples sous dépendance. *Ann Stat.* 29:1165–1188.
- Bhardwaj A, Misra V, Mishra A, Wootten A, Boyles R, Bowden JH, Terando AJ. 2018. Réduction d'échelle des projections de changement climatique futur sur Porto Rico à l'aide d'un modèle atmosphérique non hydrostatique. *Changement climatique.* 147:133–147.
- Bollmer JL, Whiteman NK, Cannon MD, Bednarz JC, de Vries T, Parker PG. 2005. Génétique des populations du faucon des Galápagos (*Buteo Galapagoensis*) : monomorphisme génétique au sein de populations isolées. *Pingouin.* 122:1210–1224.
- Boose ER, Serrano MI, Foster DR. 2004. Paysage et impacts régionaux des ouragans à Porto Rico. *Ecol Monogr.* 74:335–352.
- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Rylands AB, Konstant WR, Flick P, Pilgrim J, Oldfield S, Magin G, et al. 2002. Perte et extinction d'habitat dans les points chauds de la biodiversité. *Conserv Biol.* 16:909–923.
- Bucher EH, Bocco PJ. 2009. Réévaluation de l'importance des pigeons granivores en tant que disperseurs massifs de graines sur de longues distances. *Écologie.* 90:2321–2327.
- Buckley PA, Massiah EB, Hutt MB, Buckley FG, Hutt HF. 2009. Les oiseaux de la Barbade. *Tring (Royaume-Uni): Union britannique des ornithologues.*
- Buelow CA, Baker R, Reside AE, Sheaves M. 2018. Les indicateurs de subvention des nutriments prédisent la présence d'une espèce aviaire à liaison mobile. *Écol Indic.* 89:507–515.
- Campana MG, Hunt HV, Jones H, White J. 2011. CorrSieve : logiciel de synthèse et d'évaluation de la sortie Structure. *Mol Ecol Resour.* 11:349–352.
- Carvalho M, Fa JE, Rego FC, Lima RFD, Santos G, Palmeirim JM. 2015. Facteurs influençant la distribution et l'abondance des pigeons endémiques sur l'île de São Tomé (Golfe de Guinée). *Bird Conserv Int.* 25:71–86.
- Cas DJ, Hughes SJ. 2011. Besoins d'information prioritaires pour les Pigeons à queue barrée, les Tourterelles Zenaida, les Tourterelles à bec blanc et les Pigeons à nuque écaillée : une stratégie de financement. Développé pour l'Association of Fish and Wildlife Agencies par le Migratory Shore and Upland Game Bird Support Task Force. p. 16.
- Chapuis MP, Estoup A. 2007. Allèles nuls microsatellites et estimation de la différenciation des populations. *Mol Biol Évol.* 24:621–631.
- Clegg SM, Degnan SM, Moritz C, Estoup A, Kikkawa J, Owens IPF. 2002. Microévolution dans les formes insulaires: les rôles de la dérive et de la sélection directionnelle dans la divergence morphologique d'un passereau. *Évolution.* 56:2090–2099.
- Collier NJ. 2015. Histoire naturelle et biologie de la conservation du Pigeon à bec denté (*Didunculus strigirostris*) : une revue. *Pacific Conserv Biol.* 21:186–199.
- Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Cabot J. 1997. Manuel des oiseaux du monde. Vol. 4, Ganga aux coucous. Barcelone : Lynx Edicions.
- Di Rienzo A, Peterson AC, Garza JC, Valdes AM, Slatkin M, Freimer NB. 1994. Processus mutationnels de loci répétés à séquence simple dans les populations humaines. *Proc Natl Acad Sci.* 91:3166–3170.
- Dornburg A, Lippi C, Federman S, Moore JA, Warren DL, Iglesias TL, Brandley MC, Watkins-Colwell GJ, Lamb AD, Jones A. 2016. Démêler l'influence de l'urbanisation et de l'invasion sur les geckos endémiques dans les points chauds de la biodiversité tropicale : une étude de cas de *Phyllodactylus martini* (Squamata : Phyllodactylidae) le long d'un gradient urbain à Curaçao. *Musée Bull Peabody Nat Hist.* 57:147–164.
- Esteban R, Verborgh P, Gauffier P, Giménez J, Martín V, Pérez-Gil M, Tejedor M, Almunia J, Jepson PD, García-Tiscar S, et al. 2016. Utilisation d'une approche pluridisciplinaire



- approche pour identifier une unité de gestion des épaulards en danger critique d'extinction. *Écol Indic.* 66:291–300. doi:10.1016/j.ecolind.2016.01.043.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Détecter le nombre de grappes d'individus à l'aide de la structure logicielle : une étude de simulation. *Mol Écol.* 14:2611–2620.
- Evans SR, Sheldon BC. 2008. Modèles interspécifiques de diversité génétique chez les oiseaux : corrélations avec le risque d'extinction. *Conserv Biol.* 22:1016–1025.
- Excoffier L, Lischer HEL. 2010. Suite d'Arlequin ver. 3.5 : une nouvelle série de programmes pour effectuer des analyses de génétique des populations sous Linux et Windows. *Mol Ecol Resour.* 10:564–567.
- Fahey AL, Ricklefs RE, Latta SC, DeWoody JA. 2012. Démographie historique comparée des oiseaux migrateurs et non migrateurs de l'île antillaise d'Hispaniola. *Évol Biol.* 39:400–414.
- Ferrer-Sánchez Y, Rodríguez-Estrella R. 2014. Relations entre les environnements artificiels et les rapaces insulaires : les endémiques ne font pas face aux changements d'habitat, le cas de l'île de Cuba. *Biodivers Conserv.* 24:407–425.
- Commission de conservation des poissons et de la faune de Floride. 2013. Un plan d'action pour la Pigeon à couronne blanche *Patagioenas leucocephala*. Tallahassee (FL) : Commission de conservation des poissons et de la faune de Floride.
- Frankham R. 1998. Consanguinité et extinction : populations insulaires. *Conserv Biol.* 12:665–675.
- Frankham R. 2005. Génétique et extinction. *Biol Conserv.* 126:131–140.
- Fu YX, Li WH. 1993. Tests statistiques de neutralité de mutations. *La génétique.* 133:693–709.
- García-Quintas A, Isada AP. 2014. Effets des migrations sur la structure d'imbrication des assemblages d'oiseaux dans les cayes de l'archipel Jardines de la Reina, Cuba. *Anim Biodivers Conserv.* 37:127–139.
- Garnett ST, Christidis L. 2007. Implications de la modification des définitions des espèces à des fins de conservation. *Bird Conserv Int.* 17:187–195.
- Goldberg J, Trewick SA, Powlesland RG. 2011. Structure de la population et biogéographie des pigeons *Hemiphaga* (Aves : Columbidae) sur les îles de la région de la Nouvelle-Zélande. *J Biogeogr.* 38:285–298.
- Goudet J. 1995. FSTAT (Version 1.2) : un programme informatique pour calculer les F-statistiques. *J Héréd.* 86:485–486.
- Guo SW, Thompson EA. 1992. Exécution du test exact de la proportion de Hardy-Weinberg pour plusieurs allèles. *Biométrie.* 48:361–372.
- Haig SM, Beever EA, Chambers SM, Draheim HM, Dugger BD, Dunham S, Elliott-Smith E, Fontaine JB, Kesler DC, Knaus BJ, et al. 2006. Considérations taxonomiques dans l'inscription des sous-espèces en vertu de la loi américaine sur les espèces en voie de disparition. *Conserv Biol.* 20:1584–1594. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00530.x.
- Haig SM, Bronaugh WM, Crowhurst RS, D'Elia J, Eagles Smith CA, Epps CW, Knaus B, Miller MP, Moses ML, Oyler-McCance S, et al. 2011. Applications génétiques dans la conservation aviaire. Pingouin. 128:205–229. doi:10.1525/auk.2011.128.2.205.
- Haig SM, D'Elia J. 2010. Chapitre 2 : les sous-espèces aviaires et la loi américaine sur les espèces en voie de disparition. *Monogramme d'ornithol.* 67:24–34. les pigeons du Pacifique (*Ducula pacifica*) à Tonga, Polynésie occidentale. Émeu. 104:369–376.
- Harpending HC, Sherry ST, Rogers AR, Stoneking M. 1993. La structure génétique des populations humaines anciennes. *Curr Anthropol.* 34:483–496.
- Hedrick PW. 2001. Génétique de la conservation : où en sommes-nous ? *Tendances Ecol Evol.* 16:629–636.
- Hillis DM, Moritz C, Mable BK, Olmstead RG. 1996. Systématique moléculaire. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates.
- Hoeck PEA, Bollmer JL, Parker PG, Keller LF. 2010. Différenciation avec dérive: une analyse génétique spatio-temporelle des populations d'oiseaux moqueurs des Galápagos (*Mimus spp.*). *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 365:1127–1138.
- Illera JC, Emerson BC, Richardson DS. 2007. Histoire de la population du pipit de Berthelot : colonisation, flux de gènes et divergence morphologique en Macaronésie. *Mol Écol.* 16:4599–4612.
- Jenouvrier S. 2013. Impacts du changement climatique sur les populations aviaires. *Changement Global Biol.* 19:2036–2057.
- Johnson KP, Clayton DH, Dumbacher JP, Fleischer RC. 2010. Le vol de la Tourte voyageuse : histoire phylogénétique et biogéographique d'une espèce disparue. *Mol Phylogenet Evol.* 57:455–458.
- Juillet C, Choquet R, Gauthier G, Lefebvre J, Pradel R. 2012. Effets de report de la chasse printanière et du climat sur le recrutement à la colonie natale chez une espèce migratrice. *J Appl Ecol.* 49:1237–1246.
- Kawakami K, Harada S, Suzuki T, Higuchi H. 2008. Différences génétiques et morphologiques entre les populations des îles Bonin White-eye au Japon. *Zoolog Sci.* 25:882–887.
- Kerr KCR, Stoeckle MY, Dove CJ, Weigt LA, Francis CM, Hebert PDN. 2007. Couverture complète des codes-barres ADN des oiseaux nord-américains. *Notes Mol Ecol.* 7:535–543.
- Kirchman JJ, Franklin JD. 2007. Phylogéographie comparative et structure génétique des oiseaux du Vanuatu : variation de la région de contrôle chez un râle, une colombe et un passereau. *Mol Phylogenet Evol.* 43:14–23.
- Latta S, Rimmer C, Keith A, Wiley J, Raffaele HA, McFarland K, Fernandez E. 2010. Oiseaux de la République dominicaine et d'Haïti. Princeton (NJ) : Princeton University Press.
- Latta SC. 2012. Recherche aviaire dans les Caraïbes : contributions passées et priorités actuelles. *J Field Ornithol.* 83:107–121.
- Leigh JW, Bryant D. 2015. POPART : logiciel complet pour la construction de réseaux d'haplotypes. *Méthodes Ecol Evol.* 6:1110–1116.
- Levesque A, Duzon F, Mathurin A, Chiffard J. 2011. Liste des oiseaux de la Guadeloupe (6ème édition). Grande-Terre, Basse-Terre, Marie-Galante, les Saintes, la Désirade, Îlets de la Petite-Terre. Rapport AMAZONA n° 30.
- Luikart G, Allendorf FW, Cornuet JM, Sherwin WB. 1998. La distorsion des distributions de fréquence des allèles fournit un test pour les récents goulots d'étranglement de la population. *J Héréd.* 89:238–247.
- Madden H, Hensen R, Piontek S, Walton S, Verdaat H, Geelhoed SC, Stapel J, Debrot AO. 2015. Nouveaux enregistrements d'oiseaux pour l'île de Saint-Eustache, Caraïbes néerlandaises, avec des notes sur d'autres observations importantes. *J Caribb Ornithol.* 28:28–34.
- Manne LL, Brooks TM, Pimm SL. 1999. Risque relatif d'extinction des passereaux sur les continents et les îles. *La nature.* 399:258–261.
- McConkey KR, Meehan HJ, Drake DR. 2004. Dispersion des graines par les pigeons du Pacifique (*Ducula pacifica*) à Tonga, Polynésie occidentale. Émeu. 104:369–376.
- Meyer KD, Zimmerman GM. 2006. Habitats d'alimentation, résidence hivernale, survie et philopatrie des adultes à couronne blanche

- pigeons dans les basses Florida Keys. Rapport final. Tallahassee (FL): Commission de conservation des poissons et de la faune de Floride
- Monceau K, Cézilly F, Moreau J, Motreuil S, Wattier R. 2013. Colonisation et diversification de la tourterelle *Zenaida (Zenaida aurita)* aux Antilles : phylogéographie, flux de gènes contemporains et divergence morphologique. *PLoS One*. 8:e82189.
- Moritz C. 1994. Définition des « unités d'importance évolutive » pour la conservation. *Tendances Ecol Evol*. 9:373–375.
- Narum SR. 2006. Au-delà de Bonferroni : analyses moins conservatrices pour la génétique de la conservation. *Conserv Genet*. 7:783–787.
- Nei M. 1978. Estimation de l'hétérozygotie moyenne et de la distance génétique à partir d'un petit nombre d'individus. *La génétique*. 89:583–590.
- Nellis DW, Dewey RA, Hewitt MA, Imsand S, Philibosian R, Yntema JA. 1984. État de la population des colombes *zenaida* et autres columbidés dans les îles Vierges. *J Wildl Gérer*. 48:889–894.
- O'Brien ST, Hayden BP, Shugart HH. 1992. Changement climatique mondial, ouragans et forêt tropicale. *Changement climatique*. 22:175–190.
- Ortega N, Price W, Campbell T, Rohr J. 2015. Macroparasites acquis et introduits de la rainette cubaine envahissante, *Osteopilus septentrionalis*. *Int J Parasitol Parasites Wildl*. 4:379–384.
- Paetkau D. 1999. Utiliser la génétique pour identifier les unités de conservation intraspécifiques : une critique des méthodes actuelles. *Conserv Biol*. 13:1507–1509.
- Paice MR, Speirs R. 2010. L'avifaune de l'île Mustique (St Vincent et les Grenadines). *J Caribb Ornithol*. 23:61–84.
- Palmas P, Jourdan H, Rigault F, Debar L, De Meringo H, Bourguet E, Mathivet M, Lee M, Adjouhgniope R, Papillon Y, et al. 2017. Les chats sauvages menacent la faune endémique exceptionnelle du hotspot de biodiversité de Nouvelle-Calédonie. *Biol Conserv*. 214:y:250–259. doi:10.1016/j.biocon.2017.08.003.
- Palsboll PJ, Berube M, Allendorf FW. 2006. Identification des unités de gestion à partir des données génétiques des populations. *Tendances Ecol Evol*. 22:11–16.
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GENALEX 6 : analyse génétique sous Excel. Logiciel de génétique des populations pour l'enseignement et la recherche. *Notes Mol Ecol*. 6:288–295.
- Pérez-Rivera RA. 1978. Travaux préliminaires sur les habitudes alimentaires, l'habitat de nidification et les activités de reproduction du Pigeon des plaines (*Columba inornata wetmorei*) et du Pigeon à bec étroit (*Columba squamosa*), espèces sympatriques : une analyse de leur interaction. *Science-Ciencia*. 3:89–98.
- Petren K, Grant PR, Grant BR, Keller LF. 2005. Génétique comparative du paysage et rayonnement adaptatif des pinsons de Darwin : le rôle de l'isolement périphérique. *Mol Écol*. 14:2943–2957.
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM. 1999. BOTTLENECKy : un programme informatique pour détecter les réductions récentes de la taille effective à l'aide de données de fréquence d'allèles. *J Héred*. 90:502–503.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inférence de la structure de la population à l'aide de données de génotype multilocus. *La génétique*. 155:945–959.
- Équipe de base R. 2019. R : un langage et un environnement pour le calcul statistique. Disponible sur : <https://www.r-project.org/>
- Raffaele HA, Wiley J, Garrido O, Keith A, Raffaele J. 1998. Guide des oiseaux des Antilles. Princeton (NJ) : Princeton University Press.
- Ries L, Neupane N, Baum KA, Zipkin EF. 2018. Voler à travers l'ouragan centraly : impacts des ouragans sur les migrants avec un accent sur les papillons monarques. *Anim Migr*. 5:94–103.
- Rittenhouse CD, Pidgeon AM, Albright TP, Culbert PD, Clayton MK, Flather CH, Huang C, Masek JG, Radeloff VC. 2010. Réponse de l'avifaune aux ouragansy : changements régionaux dans la similarité des communautés. *Changement Global Biol*. 16:905–917.
- Rivera-Milan FF. 1992. Modèles de distribution et d'abondance relative des columbidés à Porto Rico. *Condor*. 94:224–238.
- Rivera-Milan FF. 1995. Détectabilité et densité de population de pigeons à nuque écailleuse avant et après l'ouragan Hugo à Porto Rico et sur l'île de Vieques. *Wilson Taureau*. 107:727–733.
- Rivera-Milán FF, Boomer GS, Martínez AJ. 2014. Surveillance et modélisation de la dynamique des populations pour la gestion de la récolte des pigeons à nuque écailleuse à Porto Rico. *J Wildl Gérer*. 78:513–521.
- Rodríguez Batista D, Arias Barreto Á, Ruiz Rojas E, éditeurs. 2014. Faune terrestre de l'archipel Sabana Camagüey, Cuba. La Havane : Académie de l'édition. p. 444.
- Rogers AR, Harpending HC. 1992. La croissance démographique fait des vagues dans la distribution des différences génétiques par paires. *Mol Biol Évol*. 9:552–569.
- Rosenberg NA. 2004. DISTRUCT : un programme pour l'affichage graphique de la structure de la population. *Notes Mol Ecol*. 4:137–138.
- Russello M, Amato G, DeSalle R, Knapp M. 2020. Génétique de la conservation et génomique. *Gènes*. 11:318.
- Santiago-Alarcon D, Tanksley SM, Parker PG. 2006. Variation morphologique et structure génétique des populations de tourterelles des Galapagos (*Zenaida galapagoensis*) : problèmes de conservation de la faune aviaire des Galapagos. *Wilson J Ornithol*. 118:y:194–207.
- Seki SI, Takano H, Kawakami K, Kotaka N, Endo A, Takehara K. 2007. Répartition et structure génétique du Pigeon ramier japonais (*Columba janthina*) endémique des îles d'Asie de l'Est. *Conserv Genet*. 8:1109–1121.
- Seutin G, White BN, Boag PT. 1991. Préservation d'échantillons de sang et de tissus aviaires pour analyses d'ADN. *Can J Zool*. 69:82–90.
- Shanahan M, So S, Gompton SG, Gorlett R. 2001. Manger des figues par les frugivores vertébrés : une revue globale. *Biol Rev*. 76: 529–572.
- Soulé ME, Mills SL. 1998. Génétique des populations : pas besoin de isoler la génétique. *La science*. 282:1658–1659.
- Stirnemann RL, Stirnemann IA, Abbot D, Biggs D, Heinsohn R. 2018. Impacts interactifs des prises accessoires et de la consommation par les élites d'espèces sauvages illégales. *Biodivers Conserv*. 27:931–946.
- AM fort, Bancroft GT. 1994. Dispersion après l'envol des pigeons à couronne blanche : implications pour la conservation des forêts saisonnières de feuillus dans les Florida Keys. *Conserv Biol*. 8:770–779.
- Strong AM, Johnson MD. 2001. Exploitation d'une ressource saisonnière par des pigeons de plaine et à couronne blanche non reproducteurs : implications pour la conservation des forêts tropicales sèches. *Wilson Taureau*. 113:73–77.
- Swinnerton KJ, Groombridge JJ, Jones CG, Burn RW, Mungroo Y. 2004. Dépression consanguine et diversité des fondateurs



- parmi les populations captives et libres du pigeon rose en voie de disparition *Columba mayeri*. *Anim Conserv*. 7:353–364.
- Tajima F. 1989. Méthode statistique pour tester l'hypothèse de mutation neutre par polymorphisme de l'ADN. *La génétique*. 123:585–595.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S. 2011. MEGA5 : analyse génétique évolutive moléculaire utilisant les méthodes de vraisemblance maximale, de distance évolutive et de parcimonie maximale. *Mol Biol Évol*. 8 (10):2731–2739.
- Treglia ML, Valiulis J, Leavitt DJ, Fitzgerald LA. 2013. Établissement du lézard terrestre portoricain (*Ameiva exsul* : Teiidae), à Sainte-Croix, îles Vierges américaines : une menace pour la faune indigène. *Caribb J Sci*. 47:360–365.
- Turvey ST, Kennerley RJ, Nuñez-Miño JM, Young RP. 2017. Les derniers survivants : état actuel et conservation des mammifères terrestres non-volants de la Caraïbe insulaire. *J Mammifère*. 98:918–936.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER : logiciel d'identification et de correction des erreurs de génotypage dans les données microsatellites. *Notes Mol Ecol*. 4:535–538.
- Walker JS. 2007. Modèles géographiques de menace chez les pigeons et les colombes (Columbidae). *Oryx*. 41:289–299.
- GP de Wallis, Trewick SA. 2009. Phylogéographie néo-zélandaise : évolution sur un petit continent. *Mol Écol*. 18:3548–3580.
- Walsh JC, Venter O, Watson JEM, Fuller RA, Blackburn TM, Possingham HP. 2012. La richesse en espèces exotiques et l'endémisme des espèces indigènes augmentent l'impact des espèces exotiques sur les îles. *Glob Ecol Biogeogr*. 21:841–850.
- Whitehead H. 2010. Conserver et gérer des animaux qui apprennent socialement et partagent des cultures. *Apprenez le comportement*. 38:329–336.
- Wiley JW. 1979. Le Pigeon à couronne blanche à Porto Rico: statut, distribution et mouvements. *J Wildl Gérer*. 43:402–413.
- Wiley JW. 1985. Conservation des oiseaux dans les Caraïbes des États-Unis. Dans : Temple SA, éditeur. *Conservation des oiseaux 2*. Madison: Presse de l'Université du Wisconsin. p. 107–159.
- Wiley JW, Wiley BN. 1979. La biologie du Pigeon à couronne blanche. *Sauvage Mongr*. 64:3–54.
- Wiley JW, Wunderle JM. 1993. Les effets des ouragans sur les oiseaux, avec une référence particulière aux îles des Caraïbes. *Bird Conserv Int*. 3:319–349.
- Jeune DL, Allard MW. 1997. Génétique de la conservation du Pigeon uni *Columba inornata* à Porto Rico et en République dominicaine. *Mol Écol*. 6:877–879.
- Zinc RM. 2004. Le rôle des sous-espèces dans l'obscurcissement de la diversité biologique aviaire et la politique de conservation trompeuse. *Proc R Soc B Biol Sei*. 271:561–564.