

# Le sex-ratio de la progéniture est biaisé par les mâles, ce qui reflète une dispersion biaisée par le sexe chez les loups de l'Idaho, aux États-Unis

Behavioral Ecology and Sociobiology (2022) 76:134

<https://doi.org/10.1007/s00265-022-03243-0>

ORIGINAL ARTICLE

## Offspring sex ratios are male-biased reflecting sex-biased dispersal in Idaho, USA, wolves

David E. Ausband<sup>1</sup>

### Résumé

Le sex-ratio de la progéniture peut varier considérablement d'une espèce à l'autre, et les raisons d'une telle variation intriguent depuis longtemps les écologistes. Pour les animaux vivant en groupe, il peut être difficile de prédire le rapport des sexes de la progéniture en fonction des caractéristiques du groupe et de l'environnement. De plus, la mortalité des membres du groupe peut bouleverser la théorie traditionnelle utilisée pour expliquer les rapports de sexe des descendants observés dans les populations. Les loups gris (*Canis lupus*) de l'Idaho, aux États-Unis, constituent une excellente espèce d'étude pour poser des questions sur le sex-ratio de la progéniture, étant donné leur comportement de vie en groupe et leur exposition persistante à la mortalité causée par l'homme. J'ai émis l'hypothèse que le sex-ratio de la progéniture serait influencé par les caractéristiques des individus, des groupes et des populations. J'ai généré les génotypes de 419 loups adultes et de 400 petits entre 2008 et 2018. Il y avait un biais masculin significatif dans les portées de loups, avec près de 12 % de plus de louveteaux mâles nés que de femelles. Les variables individuelles, de groupe et de population que j'ai considérées n'ont pas eu d'associations significatives avec les rapports de sexe de la progéniture. La compétition pour les ressources locales a permis d'expliquer le sex-ratio de la progéniture chez les loups de mon système d'étude, mais pas la théorie de l'amélioration des ressources locales. Bien qu'il ait été démontré que les femelles aidantes aident un peu plus que les mâles, le sex-ratio de la progéniture ne favorisait pas le sexe aidant, ce qui suggère que le bénéfice global des femelles aidantes a pu être négligeable dans les groupes de loups de mon étude. Trois groupes de loups ont systématiquement surproduit des mâles, le sexe de **dispersion**, ce qui suggère que la qualité de l'habitat était mauvaise sur leurs territoires. Le sex-ratio de la progéniture observé dans l'ensemble de cette population reflète la dispersion sexuée des loups de l'Idaho. Un tel schéma suggère que les femelles reproductrices peuvent réduire la compétition pour les ressources locales (par exemple, les compagnons et la reproduction réussie) en produisant plus de mâles que de femelles.

### Déclaration d'importance

La sélection naturelle peut favoriser des rapports de sexe biaisés dans la descendance de certaines espèces. Cela peut être particulièrement vrai pour les animaux qui vivent et se reproduisent en groupe, comme les loups gris. À l'aide d'un échantillonnage génétique, je montre que les rapports de sexe de la progéniture chez les loups sont biaisés en faveur des mâles et reflètent une dispersion biaisée par le sexe chez les loups. Les femelles reproductrices peuvent réduire la future compétition pour les ressources locales en produisant beaucoup plus de descendants du sexe qui se disperse (les mâles).

## INTRODUCTION

Le rapport entre les mâles et les femelles dans une population peut grandement affecter la croissance et la démographie de la population (Mills 2013). Les rapports de sexe de la progéniture peuvent varier considérablement d'une espèce à l'autre, et les raisons de ces variations intriguent depuis longtemps les écologistes (Fisher 1930 ; Hamilton 1967 ; Silk et Brown 2008). Chez de nombreuses espèces, on peut s'attendre à ce que les écarts par rapport à un rapport égal entre les sexes de la progéniture reviennent à 50/50 assez rapidement, car la sélection favorise le sexe le plus rare par rapport au sexe le plus commun (Fisher 1930). Chez les espèces vivant en groupe, où les individus du groupe contribuent à l'approvisionnement et à l'élevage de la progéniture, les écarts par rapport à l'égalité des sexes peuvent cependant être la norme. Par exemple, dans les groupes comptant peu de membres du sexe aidant, les femelles reproductrices peuvent produire de manière disproportionnée plus de membres du sexe aidant pendant la reproduction, ce qui constitue un exemple d'amélioration des ressources locales (Creel et al. 1998). L'amélioration des ressources locales permet de prédire que les reproducteurs produiront davantage de membres du sexe qui aide au sein des groupes. La philopatrie et la compétition pour les ressources locales peuvent également fausser les rapports de sexe de la progéniture, car la sélection peut agir contre la surproduction du sexe qui reste près du groupe et qui est en compétition pour les ressources (par exemple, les partenaires, la nourriture). En effet, Silk et Brown (2008) ont montré que le sex-ratio de la progéniture chez les primates favorisait le sexe qui se disperse, un exemple de compétition locale pour les ressources où l'évolution favorise la production du sexe qui se disperse.

Les individus peuvent modifier le sex-ratio de leur progéniture et pourraient vraisemblablement le faire en fonction de leur composition génétique. Par exemple, une femelle avec une faible hétérozygotie génétique peut produire plus de descendants mâles parce que ses filles se reproduiront probablement sans tenir compte, bien que Li et al. (2016) n'aient pas trouvé cela vrai chez les mésanges à gorge noire (*Aegithalos concinnus*). De plus, lorsqu'il y a un renouvellement des reproducteurs au sein d'un groupe, les femelles peuvent produire plus de descendants mâles afin de réduire la probabilité d'une future polygamie et de devoir partager la reproduction au sein du groupe. En plus des effets des décisions et des comportements individuels, les rapports de sexe de la progéniture peuvent varier en fonction de la densité de la population, un indice de la concurrence dans une population. Si la densité de la population est faible et les ressources abondantes, les femelles peuvent choisir de produire plus de mâles si ces derniers sont plus susceptibles de s'accoupler en raison d'une taille plus grande ou d'une meilleure condition corporelle (Trivers et Willard 1973). En effet, les rapports de sexe de la progéniture étaient biaisés par les mâles dans les populations de loups gris (*Canis lupus*) se reproduisant de manière coopérative à des densités élevées par rapport aux populations à faibles densités (Mech 1975 ; Sidorovich et al. 2007).

Pour les animaux qui vivent en groupe, il peut être difficile de prédire le rapport des sexes de la progéniture en fonction des caractéristiques du groupe et des conditions environnementales, car les données pertinentes font souvent défaut. De plus, la mortalité des membres du groupe peut bouleverser les théories traditionnelles utilisées pour expliquer les rapports de sexe de la progéniture observés dans les populations. Par exemple, la **théorie** de la compétition pour les ressources locales peut prédire la production de moins de sexe philopatrique. Cependant, si la mortalité affecte de manière disproportionnée le sexe philopatrique, la sélection peut favoriser le rapport des sexes de la progéniture lorsque le sexe philopatrique n'est pas sous-produit. La mortalité d'origine humaine, en particulier, peut avoir des effets importants sur l'avantage sélectif des

rapports de sexe de la progéniture dans les populations sauvages (Holand et al. 2006). Cependant, pour de nombreuses espèces, nous ne disposons souvent pas de données sur le sex-ratio de la progéniture sur de longues périodes. Cela peut être particulièrement vrai pour les carnivores qui existent à de faibles densités et sont sujets à une mortalité fréquente causée par l'homme, ce qui rend la collecte de données difficile.

Les loups gris de l'Idaho, aux États-Unis, constituent une excellente espèce d'étude pour poser des questions sur le sex-ratio de la progéniture, étant donné leur comportement de vie en groupe et leur exposition persistante à la mortalité causée par l'homme sous forme de chasse et de piégeage. J'ai émis l'hypothèse que le sex-ratio de la progéniture serait influencé par les caractéristiques des individus, des groupes et des populations. Plus précisément, j'ai prédit que l'hétérozygotie des femelles reproductrices et le taux de renouvellement des reproducteurs mâles et femelles seraient associés à la production d'un plus grand nombre de descendants mâles (Tableau 1). En revanche, je m'attendais à ce que la densité de la population, le taux de récolte, la taille des portées, le nombre d'auxiliaires (c.-à-d. les adultes non reproducteurs) dans l'année en cours, le nombre d'adultes (c.-à-d. les adultes non reproducteurs + les adultes reproducteurs) dans l'année précédente, les petits recrutés, le rapport des sexes des auxiliaires dans l'année en cours et le rapport des sexes des petits dans l'année précédente soient associés à la production de moins de descendants mâles (Tableau 1).

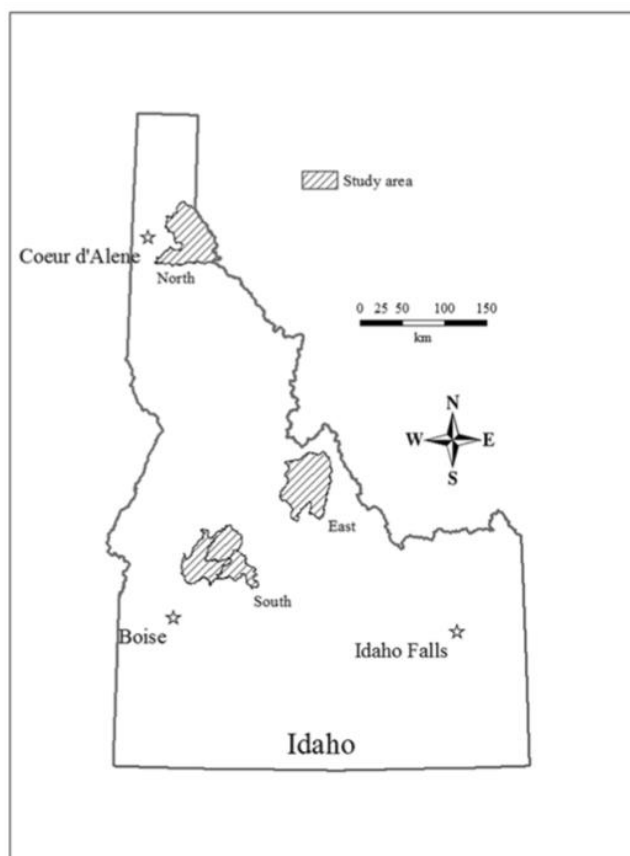
**Tableau 1.** Associations prédites entre les rapports de sexe des portées de louveteaux (M à F) et les variables prédictives hypothétiques

Variable	Predicted effect on the proportion of males in litter	Rationale
Breeding female heterozygosity ( $H_o$ )	-	Females with low diversity will have more males because female offspring will breed regardless of their diversity
Breeding male turnover between t-1 and t	+	Females in groups will have more males after breeding male turnover to reduce female competition for future breeding attempts when the breeding male position is refilled
Breeding female turnover between t-1 and t	+	Females in groups will have more males after breeding female turnover to reduce female competition for future breeding attempts
Density (wolves/1000 km <sup>2</sup> ), t-1	-	When population density is low and resources abundant, females may choose to produce more males if such males are more likely to mate given a larger size or improved body condition
Harvest rate, t-1	-	Females will produce fewer males as harvest rate increases because the number of helpers declines and selection will favor producing the helping sex (females)
Litter size, t	-	Females will produce fewer males in smaller litters because selection will favor producing the helping sex (females)
No. of helpers, t	-	Females will produce fewer males when the number of helpers is low because selection will favor producing the helping sex (females)
No. of adults, t-1	-	Females will produce fewer males when group size is small because selection will favor producing the helping sex (females)
Pups recruited between t-1 and t	-	Females will produce fewer males when fewer pups are recruited because selection will favor producing the helping sex (females)
Sex ratio (M to F) helpers, t	-	Females will produce fewer males when there is a male-biased sex ratio because selection will favor the less common sex (females)
Sex ratio (M to F) pups, t-1	-	Females will produce fewer males when there is a male-biased sex ratio in the prior year's litter because selection will favor the less common sex (females)

## ZONE D'ETUDE

J'ai échantillonné génétiquement des groupes de loups dans trois zones d'étude (nord, Est et sud) en Idaho, aux États-Unis, de 2008 à 2018 (Fig. 1). Les températures annuelles variaient de -13 à 36 °C (Western Regional Climate Center 2022), les précipitations de 30 à 130 cm (Western Regional

Climate Center 2022) et l'altitude de 646 à 3219 m. La zone d'étude nord (3189 km<sup>2</sup>, Fig. 1) était composée de forêts de thuya géant (*Thuja plicata*), de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), d'épicéa d'Engelmann (*Picea engelmannii*) et de pin tordu (*Pinus contorta*). Les zones d'étude orientale (3388 km<sup>2</sup>, Fig. 1) et méridionale (3861 km<sup>2</sup>, Fig. 1) étaient constituées en grande partie de forêts mixtes de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*), de pins tordus, d'épicéas et de steppes d'armoise (*Artemisia tridentata*). Les loups ont été abattus à partir de 2009 et chaque année par la suite, avec une brève interruption en 2010. La plupart des loups ont été abattus entre septembre et mars (Ausband 2016). Le prélèvement était en moyenne de 18,4 % sur la période d'étude et variait de 10,4 à 27,6 % de la population annuellement (Ausband 2021).



**Fig. 1.** Trois zones d'étude dans l'Idaho, aux États-Unis, où des loups ont été génétiquement échantillonnés, 2008-2018

## METHODES

### Méthodes de terrain

Nos inférences comportementales sont faites indirectement à partir des données génétiques recueillies sur le terrain. Il n'était pas possible d'enregistrer les données en aveugle car notre étude impliquait des animaux focaux sur le terrain. Nous avons collecté des excréments de loups sur les sites d'élevage de jeunes loups pendant l'été (date moyenne d'échantillonnage, 15 juillet). Nous avons localisé les groupes de loups en surveillant les sites prédits par un modèle d'habitat d'élevage des petits (Ausband et al. 2010). Lorsqu'ils étaient disponibles, nous avons utilisé le système de positionnement global (GPS) ou les emplacements de radiotélémétrie des loups qui ont été radio-équipés dans le cadre des efforts de surveillance de la population par l'U.S. Fish and Wildlife Service, l'Idaho Department of Fish and Game et la tribu Nez Perce. Sur les sites potentiels d'élevage de petits, nous avons d'abord émis une série de hurlements (Harrington et Mech 1982), puis nous avons essayé de trouver un centre d'activité (zone où les petits se rassemblent) où les

échantillons fécaux seraient les plus abondants. Une fois qu'un centre d'activité a été trouvé, nous avons rayonné sur 500 m pour échantillonner des excréments supplémentaires (Jacobs et Ausband 2019). Nous avons tenté de rééchantillonner chaque groupe chaque année de 2008 à 2018. Nous avons collecté 125 à 200 échantillons par groupe et par an, ce qui a généralement permis de détecter chaque individu du groupe (Stenglein et al. 2011). L'échantillonnage a été réalisé dans le cadre de l'IACUC de l'Université du Montana (protocole d'utilisation des animaux 008-09MMMCWRU).

### Méthodes de laboratoire

Nous avons effectué des analyses d'ADN au Laboratory for Ecological, Evolutionary and Conservation Genetics de l'Université de l'Idaho (Moscou, ID, USA). Nous avons tout d'abord soumis tous les échantillons à un test d'identification des espèces à l'aide de l'ADN mitochondrial afin d'éliminer les espèces non ciblées et les échantillons de mauvaise qualité. Nous avons ensuite tenté de génotyper tous les échantillons restants en utilisant 18 loci microsatellites d'ADN nucléaire (AHT103, AHT109, AHT121, AHT200, C05.377, C09.173, C37.172, Cxx.119, Cxx.250, FH2001, FH2004, FH2010, FH2054, FH2088, FH2137, FH2611, FH2670, FH3725 : Holmes et al. 1994 ; Breen et al. 2001 ; Guyon et al. 2003 ; Salim et al. 2007 ; Ostrander et al. 2017). Des détails supplémentaires concernant les méthodes de laboratoire peuvent être trouvés dans Stenglein et al. (2010*a, b*, 2011) et Stansbury et al. (2014). Nous avons analysé tous les échantillons collectés en 2008 et 2009. Après 2010, nous avons utilisé des analyses de raréfaction (Stenglein et al. 2011) pour sous-échantillonner pour l'efficacité économique et avons analysé 40 échantillons d'adultes et 25 échantillons de petits de chaque groupe. Si un groupe comptait plus de deux individus détectés une seule fois, nous avons analysé des échantillons supplémentaires lorsqu'ils étaient disponibles afin d'obtenir 10 génotypes consensuels supplémentaires.

### Méthodes d'analyse

En plus d'estimer l'hétérozygotie observée à partir des génotypes résultants à l'aide du programme Genalex (Peakall et Smouse 2006) ainsi que la taille du groupe, j'ai déterminé la maternité et la paternité à partir d'analyses généalogiques utilisant le programme COLONY, version 2.0.5.5 (Jones et Wang 2009). J'ai inclus tous les mâles et femelles adultes échantillonnés comme parents potentiels et tous les petits échantillonnés comme progéniture potentielle pour chaque année. J'ai d'abord calculé les fréquences alléliques pour une année dans le programme COANCESTRY version 1.0.1.5 (Wang 2011), puis je les ai importées dans le programme COLONY pour les utiliser dans les analyses généalogiques. J'ai autorisé la polygamie chez les deux sexes et supposé un taux d'abandon allélique de 0,01. Le suivi des individus au fil du temps a fourni des informations sur la **rotation** des reproducteurs, le nombre d'aides, le taux de récolte, la taille des portées et la densité de la population dans mes zones d'étude.

J'ai utilisé un test de chi carré pour évaluer d'abord si le sex-ratio de toutes les portées de loups, toutes années confondues, était biaisé par les mâles. J'ai également testé les associations entre les sex-ratios des petits de chaque portée dans chaque groupe de loups et plusieurs variables prédictives potentielles (Tableau 1) en utilisant à la fois des effets mixtes linéaires généralisés et des modèles à effets fixes. J'ai également testé les relations non linéaires en élevant au carré (variable 2) plusieurs variables prédictives du Tableau 1, à savoir la densité de population, le taux de prélèvement, le nombre d'auxiliaires dans un groupe, la taille de la portée et le nombre d'adultes dans un groupe. J'ai d'abord normalisé toutes les variables en utilisant une transformation en Z pour faciliter la comparaison des coefficients  $\beta$  résultants. Enfin, j'ai comparé les modèles concurrents en utilisant



le critère d'information d'Akaike (AIC) et j'ai effectué les analyses dans le programme R, version 4.0.4, avec le paquet « lme4 » | (R Development Core Team 2021).

## RESULTATS

J'ai généré des génotypes pour 419 loups adultes et 400 petits sur 80 années de groupements de loups. **Il y avait un biais masculin significatif dans les portées de louveteaux** ( $\chi^2 = 5,3$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,02$ ) avec près de 12 % de plus de louveteaux mâles nés que de femelles au cours des 11 années (55,8 %,  $n = 223$  contre 44,3 %,  $n = 177$ , respectivement ; Fig. 2). **Il n'y a eu qu'une seule année (2013) où les femelles ont largement dépassé le nombre de petits mâles** (proportions, 0,63 vs 0,38, respectivement ; Fig. 2), bien que je soupçonne que cela soit dû à une erreur d'échantillonnage ( $n = 16$  petits au total). Les rapports de sexe de la progéniture (M : F) ne semblent pas varier selon la zone d'étude (0,59, SD = 0,25 ; 0,55, SD = 0,17 ; et 0,53, SD = 0,26 ; Est, nord, et sud, respectivement ; Fig. 1). Trois groupes de loups (Bumblebee, Hoodoo, Timberline II) avec différents éleveurs ont surproduit des mâles de façon constante ( $\bar{x} > 0,60$ ) et n'ont jamais eu de rapports de sexe de la progéniture  $< 0,50$ .

Les modèles à effets mixtes ne convergeaient pas. Un modèle global à effets fixes avec toutes les variables (Tableau 2), à l'exception des termes carrés, présentait l'AIC le plus faible (87,97) et était inférieur de près de 10 points AIC à un modèle incluant les termes carrés (AIC = 97,2). Le meilleur modèle global était inférieur de près de 25 points AIC au modèle nul (AIC = 112,6). Aucune des variables individuelles, de groupe et de population que j'ai prises en compte n'avait d'association significative avec le sex-ratio des portées de louveteaux (Tableau 2).

**Tableau 2.** Valeur et signification des covariables du modèle le plus soutenu prédisant le sex-ratio des portées de louveteaux (M à F) dans l'Idaho, USA, 2008-2018

Variable	$\beta$	SE	P
Breeding female heterozygosity ( $H_b$ )	0.14	0.35	0.70
Breeding male turnover between t-1 and t	-0.02	0.27	0.93
Breeding female turnover between t-1 and t	-0.05	0.33	0.87
Density (wolves/1000 km <sup>2</sup> ), t-1	0.11	0.38	0.77
Harvest rate, t-1	0.05	0.39	0.90
Litter size, t	0.06	0.33	0.86
No. of helpers, t	0.11	0.59	0.85
No. of adults, t-1	0.05	0.47	0.92
Pups recruited between t-1 and t	0.12	0.44	0.79
Sex ratio (M to F) helpers, t	0.04	0.48	0.94
Sex ratio (M to F) pups, t-1	-0.04	0.44	0.92

## DISCUSSION

Bien qu'il ne s'agisse pas d'une hypothèse a priori, j'ai trouvé que la compétition pour les ressources locales pouvait être utilisée pour expliquer le sex-ratio de la progéniture chez les loups et je **soupçonne** que cette compétition locale concerne principalement les partenaires. **Les sex-ratios de la progéniture en faveur des mâles reflètent une dispersion en faveur des sexes chez les loups et suggèrent que les femelles reproductrices peuvent réduire la compétition future pour les ressources locales (par exemple, pour les partenaires ; Hamilton 1967) en produisant plus de mâles que de femelles sans augmenter la taille globale de la portée.** Les loups mâles de ma population d'étude héritent rarement d'une position de reproduction au sein de leur groupe alors que les femelles le

font couramment (Ausband 2022a, b). Les loups mâles se dispersent généralement pour trouver des opportunités de reproduction et il existe un fort biais masculin dans les taux de dispersion des loups de ma zone d'étude (Jimenez et al. 2017). La dispersion n'est cependant pas toujours biaisée par les mâles dans les populations de loups (Morales-Gonzalez et al. 2021). La théorie de la compétition pour les ressources locales prédit des rapports de sexe de la progéniture biaisés par les mâles lorsque la dispersion est biaisée par les mâles, ce qui est précisément ce que j'ai trouvé. Les femelles reproductrices semblent également monopoliser les opportunités de reproduction dans les groupes de loups, comme en témoigne l'augmentation de la polygamie après le renouvellement des femelles reproductrices dans mon système d'étude (Ausband et al. 2017). La sélection via des rapports de sexe de la progéniture biaisés par les mâles peut donc favoriser la production de moins de femelles philopatrices qui sont en compétition pour les futurs compagnons et la reproduction réussie ultérieure.

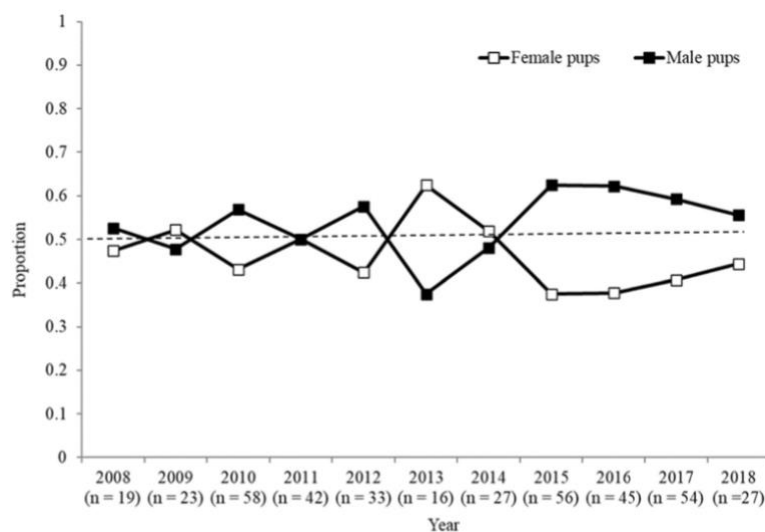


Fig. 2. Rapports de sexe des louveteaux ( $n = 400$ ) en Idaho, États-Unis, 2008-2018

Je n'ai trouvé aucune preuve que l'amélioration des ressources locales pouvait être utilisée pour prédire le sex-ratio de la progéniture chez les loups. Bien qu'il ait été démontré que les femelles aidantes aidaient légèrement plus que les mâles dans les groupes de loups (Ausband et al. 2016), les rapports de sexe de la progéniture ne favorisaient pas le sexe aidant (les femelles), ce qui suggère que le bénéfice global des femelles aidantes a pu être négligeable dans les groupes de loups pendant la période de mon étude. Cela ne veut pas dire que certaines femelles individuelles au sein d'un groupe ne sont pas des aides bénéfiques, mais il y a peu de preuves que toutes les femelles sont des aides bénéfiques. En revanche, McNutt et Silk (2008) ont montré un sex-ratio fortement orienté vers les mâles dans les groupes de chiens sauvages africains (*Lycan pictus*), où les mâles sont connus pour aider davantage et rester dans les groupes plus longtemps que les femelles. Le sex-ratio des loups abattus est également fortement biaisé par les mâles (55 M : 45 F) au début de la saison de chasse, lorsque la plupart des prélèvements sont effectués par des chasseurs à la carabine (Ausband 2016). Le ratio des loups tués par la chasse à la carabine reflète presque les estimations biaisées par les mâles du sex-ratio de la progéniture. À la fin de la saison de chasse, cependant, les mâles n'étaient que légèrement plus souvent tués que les femelles. En somme, il semble que les femelles reproductrices ne surproduisent pas le sexe aidant (c'est-à-dire les femelles).

J'ai pris en compte une série de phénomènes individuels, de groupe et de population qui auraient pu potentiellement influencer les rapports de sexe de la progéniture, mais qui ne l'ont finalement pas fait. Si le sex-ratio de la progéniture est largement déterminé par des phénomènes tels que la compétition pour les partenaires ou la qualité de l'habitat local, alors peu de mes variables explicatives devraient avoir un pouvoir prédictif, à l'exception peut-être de la densité (et indirectement de la taille du groupe et de la récolte). Bien que des études antérieures sur les canidés aient trouvé qu'une densité élevée prédisait des sex-ratios de progéniture et une composition de groupe à tendance masculine (Mech 1975 ; Sidorovich et al. 2007 ; Iossa et al. 2009), je n'ai pas trouvé d'effet de la densité malgré l'observation de sex-ratios à tendance masculine chez les loups. La littérature générale contient plusieurs hypothèses qui pourraient nous amener à suspecter des sex-ratios asymétriques chez les reproducteurs coopératifs comme les loups (Hamilton 1967 ; Creel et al. 1998 ; Silk et Brown 2008). Julliard (2000) a montré que les reproducteurs peuvent ajuster le sex-ratio de leur progéniture en fonction de la qualité de l'habitat local. Je n'ai pas mesuré la qualité de l'habitat, mais trois groupes de loups ont montré des schémas cohérents de surproduction de mâles (par exemple, le groupe de loups Hoodoo, rapport M/F,  $\bar{x} = 0,70$  et jamais  $< 0,50$ , 2009-2016). Suivant les prédictions du modèle de Julliard (2000), certains groupes de loups ont pu occuper des territoires de mauvaise qualité et ainsi produire davantage du sexe dispersant. Le groupe Hoodoo en particulier a libéré son territoire et a commencé à occuper un nouveau territoire à partir de 2016. Malgré un échantillonnage annuel continu pour les surveiller, ils ne sont pas retournés sur leur ancien territoire, ce qui suggère qu'il a pu effectivement perdre en qualité.

De nombreux modèles de projection démographique et génétique supposent un sex-ratio égal chez les loups (vonHoldt et al. 2008 ; Miller 2017). Comme d'autres études (Mech 1975 ; Sidorovich et al. 2007), je montre que cette hypothèse n'est pas toujours valable et peut dépendre de la densité de population. Permettre un sex-ratio de la progéniture biaisé par les mâles pourrait grandement affecter les modèles de projection étant donné que les loups mâles semblent être les coursiers de la diversité génétique dans les populations de loups (Ausband 2022a). De plus, un sex-ratio biaisé par les mâles pourrait affecter les modèles de projection de population car moins de femelles atteindraient l'âge de se reproduire.

Nous avons procédé à un échantillonnage génétique des loups à l'aide d'excréments en été, et certains petits peuvent être morts avant notre échantillonnage. Outre la famine ou l'abandon dans la tanière, la mortalité des louveteaux au début de leur vie est souvent liée à des épidémies qui peuvent entraîner la perte totale ou presque de la portée (Mech et al. 2008 ; Almberg et al. 2010). Je n'ai pas observé de telles épidémies au cours de mon étude et je n'ai aucune raison de penser qu'une forme quelconque de mortalité en début de saison affecterait un sexe plus que l'autre. Enfin, je note que nous avons rarement trouvé des louveteaux morts lors de l'échantillonnage sur les sites d'élevage des petits ( $< 1$  petit par an sur 11 ans).