

VARIATION DU SEX-RATIO CHEZ LES JEUNES KANGOUROUS GRIS DE L'EST (*MACROPUS GIGANTEUS*) EN
FONCTION DE CARACTÉRISTIQUES MATERNELLES

par

Camille Le Gall-Payne

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mai 2015

Le 28 avril 2015

*le jury a accepté la thèse de Madame Camille Le Gall-Payne
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marco Festa-Bianchet

Directeur de recherche

Département de biologie

Professeur Marc Bélisle

Évaluateur interne

Département de biologie

Professeure Fanie Pelletier

Présidente-rapporteur

Département de biologie

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

SOMMAIRE

Pour une étude de population un sex-ratio à la naissance déviant de la parité peut avoir un impact important dans un contexte de conservation. En effet, un plus grand nombre d'individus d'un sexe peu affecter les dynamiques de population chez une espèce donnée. Plus d'une dizaine d'hypothèses tentent d'expliquer la variation du sex-ratio à la naissance chez les mammifères. La plupart de celles-ci sont construites sur l'idée qu'un investissement parental différentiel selon le sexe du jeune devrait affecter la valeur adaptative du ou des parents (Clutton-Brock and Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991; West, 2009). Ce mémoire vise à étudier la variation du sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est (*Macropus giganteus*) principalement selon des caractéristiques liées à la mère, au jeune et à l'environnement. L'hypothèse de Trivers et Willard (1973) sera aussi testée dans le cadre de ma maîtrise. Cette hypothèse stipule que pour un mammifère polygyne ayant un dimorphisme sexuel, les mères ayant la capacité de fournir un niveau élevé de soins maternels devraient produire plus de fils. Pour ce faire, un suivi longitudinal de deux populations a été effectué, de 2008 à 2013 au Wilsons Promontory National Park (Prom) et de 2007 à 2013 au Anglesea Golf Club, tous deux dans l'état du Victoria, en Australie. Au total, au sein de la population du Prom, 324 jeunes sont de sexe connu et les analyses ont été effectuées sur 166 paires de mères-jeunes. Un effet important de la masse ainsi que de la longueur de la jambe de la mère sur le sexe de son jeune a été trouvé. Les femelles plus lourdes ou ayant une plus longue jambe ont plus de chance de donner naissance à des fils. Pour un individu, une augmentation de 2 kg par rapport à la moyenne populationnelle en masse (27,5 kg) équivaut à une augmentation de 11 % en probabilité de produire un fils alors qu'une augmentation de 10 mm par rapport à la moyenne populationnelle en longueur de jambe (520 mm) correspond à 8 % d'augmentation en probabilité d'avoir un fils. Ces effets ne sont pas retrouvés chez les primipares, qui pourtant sont en moyennes plus petites et plus légères. Je ne suis pas en mesure d'expliquer ce résultat inattendu chez les femelles primipares. Contrairement à la masse, la condition corporelle de la

1 mère, définie comme étant un reflet des réserves énergétiques d'une femelle et mesurée par un
2 indice de condition relative, n'a aucun effet sur le sexe de son jeune. À ce sujet, je soulève un
3 questionnement quant au choix d'un indice de condition corporelle pour une espèce ayant une
4 croissance indéterminée comme le kangourou. En effet, les indices de condition corporelle
5 lient la masse d'un individu à une longueur corporelle. Toutefois, lorsque ces deux variables
6 varient annuellement, les changements d'indice ne sont donc pas clairement attribuables à
7 l'une ou à l'autre de ces variables. Aucun des résultats obtenus pour la population du Prom
8 n'est présent dans celle d'Anglesea. En fait, aucune des variables testées n'avaient d'effet sur
9 le sexe de la progéniture. Ce projet ne supporte donc pas l'hypothèse de Trivers et Willard au
10 sens strict puisque nous n'avons pas trouvé d'effet de la condition sur le sex-ratio. Nous
11 suggérons plutôt que pour la population du Prom, la taille structurelle ainsi que la masse d'une
12 femelle sont liées à son potentiel reproducteur. Donc, cette maîtrise supporte l'idée générale
13 de cette hypothèse puisque les femelles ayant un plus grand potentiel reproducteur ont des fils.
14 Ce projet souligne également l'importance des conditions environnementales au sein d'une
15 population et à la fois pour deux populations retrouvées dans des conditions
16 environnementales différentes qui présentait des résultats distincts. En effet, les résultats sur la
17 variation du sex-ratio au Wilsons Promontory sont différents de ceux du Anglesea Golf Club,
18 où il n'y a pas de lien entre masse ou taille maternelle et sex-ratio. Ce mémoire présente un
19 portrait complexe du sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est variant avec des effets très forts
20 affectant celui-ci. De plus, de nouvelles réflexions émergent du projet notamment concernant
21 le choix d'un indice de condition corporelle pour cette espèce, l'identification des variables
22 environnementales affectant le sex-ratio et l'explication d'un résultat surprenant pour les
23 primipares par rapport au sex-ratio. En conclusion, il sera intéressant de vérifier si les effets de
24 la taille et la masse des femelles sur la progéniture étudiés dans ce projet de maîtrise persistent
25 ou non à travers les années.

26

27 Kangourou gris de l'Est, sex-ratio, hypothèse de Trivers et Willard, caractéristiques
28 maternelles, conditions environnementales et primipares.

29

30

REMERCIEMENTS

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29

De Sherbrooke à Melbourne en passant par Kuujuaq et Montréal ce projet de maîtrise n'aurait jamais été complété sans l'immense patience de mon superviseur Marco Festa-Bianchet. Je tiens à le remercier aussi pour ses nombreux conseils, sa confiance et de m'avoir acceptée au sein d'une équipe compétente et motivante. Merci à Graeme Coulson et Marco Festa-Bianchet d'avoir commencé ce merveilleux projet et bravo pour l'idée de génie ayant mené à cette technique originale, mais au combien efficace de capture de Kangourou! J'aimerais aussi remercier mon équipe de conseillers Fanie Pelletier et Marc Bélisle pour leurs commentaires, conseils et leur ouverture. Je tiens aussi à souligner le soutien financier du CRSNG, du MELS et de l'Université de Sherbrooke.

Merci à l'équipe de Sherbrooke; Hélène, Audrey, Audrée, Allison, Mikael, Gabriel, Geneviève et les autres; pour les conseils pertinents des lab meetings et sur R (parfois aussi pour les choix de couleurs), mais aussi pour ces soirées où la science prend un peu le bord! Un merci spécial aussi à Elise, pour les anecdotes de terrain, celles de Sherbrooke et maintenant celles de Kuujuaq. Merci pour les conseils, la colocation et l'établissement d'un système de réinvestissement efficace.

Mes saisons de terrain sont des expériences inoubliables et très formatrices, je suis très reconnaissante envers tous ceux et celles avec qui j'ai travaillé en Australie. J'ai une pensée pour l'équipe de Melbourne; Jemma, Sarah, Graeme, Michelle, Ruth et les autres qui offrent leurs aide, conseil et amitié aux « crazy canadiens », merci. J'aimerais aussi souligner toute la pertinence de la station de radio locale 3mFm 89,5. Que ce soit aux premières lueurs ou dans la noirceur, les découvertes musicales originales et éclectiques ont grandement contribué à la qualité de mes saisons de terrains. J'en profite aussi pour mentionner le village de Foster (et son Exchange Hotel) qui nous offre la possibilité de vivre de belles expériences culturelles.

- 1 Merci à ma famille qui m'a encouragé, supporté et qui a su me motiver à terminer ce projet
- 2 malgré la distance. Merci aussi, Rose d'avoir renommé mon projet. Je tiens à souligner aussi
- 3 la patience de mes collègues de Kuujjuaq, qui à travers les conversations, soupers et
- 4 pèlerinages m'ont influencés positivement dans les dernières étapes de ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42

SOMMAIRE.....	I
REMERCIEMENTS	III
TABLE DES MATIÈRES.....	V
LISTE DES ABRÉVIATIONS	VII
LISTE DES FIGURES	IX
CHAPITRE 1.....	1
1- INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Hypothèses principales sur le sex-ratio.....	2
a. Le modèle de Trivers et Willard.....	4
b. L'hypothèse de la compétition pour les ressources locales.....	7
1.2 Études sur le sex-ratio	9
a. Condition corporelle et statut social de la mère.....	10
b. Conditions environnementales.....	13
c. Date de naissance.....	15
d. Alimentation	16
e. Âge.....	17
f. Paternité.....	18
g. Études expérimentales	19
h. Disparité dans les études sur le sex-ratio.....	20
1.3 Études du sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est	21
a. Études précédentes.....	22
1.4 Mécanismes expliquant un biais dans le sex-ratio	23
a. Mortalité.....	24
b. Le taux de testostérone maternel	25
c. La quantité de glucose en circulation.....	26
1.5 Objectifs spécifiques	28
2- SUPERSIZE ME: HEAVY EASTERN GREY KANGAROOS MOTHERS HAVE MORE SONS.....	31
2.1. Abstract	31
2.2. Introduction.....	32
2.3. Material and Methods	36
2.3.1. <i>Study areas and populations</i>	36
2.3.2. <i>Indices of maternal condition</i>	38
2.3.3. <i>Statistical analyses</i>	38
2.4. Results.....	39
2.4.1. <i>Wilson's Promontory</i>	39
2.4.2. <i>Anglesea</i>	44
2.5. Discussion	46

1	2.6. Supplementary Material	52
2	2.7. Acknowledgements	53
3	2.8. References	54
4	3-DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	60
5	3.1. Condition corporelle.....	60
6	3.2. Hypothèse de Trivers et Willard	63
7	3.4. Conditions environnementales	66
8	3.5. Conclusion	68
9	BIBLIOGRAPHIE	70
10		

LISTE DES ABRÉVIATIONS

1	
2	
3	
4	
5	CI Confidence Interval
6	GLMM Generalized Linear Mixed Model
7	LM Linear Model
8	LPY Large Pouch Young
9	LRC Local Resource Competition
10	MPY Medium Pouch Young
11	n Sample size
12	OLS Ordinary least square regression
13	SD Standard Deviation
14	SPY Small Pouch Young
15	TWH Trivers-Willard Hypothesis
16	
17	

LISTE DES TABLEAUX

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

1. Leg length and preconception mass of primiparous and multiparous (excluding known primiparae) female eastern grey kangaroos at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2009-2013..... 40
2. Effect of maternal mass on mass of large pouch young (LPY, about 7-8 months of age) and of 2-year-olds for eastern grey kangaroos at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2008 to 2013 41
3. Effect of mass at about 7-8 months of age (LPY) and near the end of parental care (aged 2) on mass near adulthood (age 3), for eastern grey kangaroo at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2011 to 2013 42
4. Effect of preconception mass on the probability of producing a son for eastern grey kangaroo females at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2008 to 2013..... 43
5. Probability of an offspring being a male according to its developmental stage for eastern grey kangaroos at Anglesea, Victoria, Australia, 2007-2013. 45
6. Probability of an offspring being a male according to maternal mass in eastern grey kangaroos at Anglesea, Victoria, Australia, 2007-2013... 46
7. Effect of preconception condition and leg length on the probability of producing a son for eastern grey kangaroo females at Wilsons Promontory, Victoria, Australia..... 52

LISTE DES FIGURES

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

1. Probability to have a son for female eastern grey kangaroos according to mass pre-conception..... 44
2. Probability to have a son for female eastern grey kangaroos according to leg length at conception..... 53

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Depuis *The Genetical Theory of Natural Selection* par Fisher en 1930, les travaux sur les modifications adaptatives du sex-ratio à la naissance se multiplient. Même si chez certains invertébrés les causes évolutives du biais dans le sex-ratio sont relativement bien comprises, ce n'est pas le cas chez les vertébrés (Pen et Weissing, 2002). Chez les mammifères, les études sur le sex-ratio sont très nombreuses et leurs résultats ne concordent que rarement (Clutton-Brock et Iason, 1986; Hewison et Gaillard, 1999; Cockburn et al. 2002). Plus d'une dizaine d'hypothèses tentent d'expliquer les déviations du sex-ratio de la parité chez les mammifères (Clutton-Brock et Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991). Les deux hypothèses principales sont celles de Trivers et Willard (1973) ainsi que celle de la compétition pour les ressources locales (Clark 1978). Les effets de certains traits maternels tels que la condition corporelle ou la dominance sur le sex-ratio sont documentés depuis une quarantaine d'années (Trivers et Willard, 1973; Silk, 1983; Clutton-Brock et al. 1984; Meikle et al. 1984). Plus récemment, des études à long terme ont permis de réaliser à quel point des variables telles que la densité de la population ou les conditions environnementales peuvent complexifier les résultats sur le sex-ratio (Kruuk et al. 1999; Cockburn et al. 2002; Helle et al. 2008). En effet, ces études ont permis de mettre en lumière qu'il existe plus d'un facteur pour influencer le sex-ratio. L'un des exemples le mieux documenté est celui du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) qui sera traité plus en détails dans les sections suivantes. Cet exemple nous démontre la pertinence des contributions et nouvelles perspectives que nous offrent les études sur le sex-ratio chez différents mammifères (Cockburn et al. 2002). Le kangourou gris de l'Est (*Macropus giganteus*) présente des caractéristiques particulièrement intéressantes pour examiner le potentiel de modification adaptatif du sex-ratio à la naissance. D'abord, la courte période de gestation des marsupiaux fait en sorte que la quasi-totalité de l'investissement

maternel a lieu après la naissance (Clutton-Brock et al. 1991; Robert et Schwanz, 2011). De plus, le kangourou gris de l'Est possède des caractéristiques similaires aux ongulés, un groupe ayant fait l'objet de nombreuses études sur le sex-ratio (Clutton-Brock et al. 1984; Bérubé et al. 1996, Blanchard et al. 2005, voir synthèse dans Sheldon et West, 2004). Il s'agit d'un grand herbivore polygyne ayant un important dimorphisme sexuel, ce qui rend la comparaison avec des ongulés particulièrement intéressante (Jarman, 1983; Coulson et al. 2006). Mon projet de maîtrise porte donc sur la variation du sex-ratio à la naissance chez le kangourou gris de l'Est. J'ai étudié la variation du sex-ratio à l'échelle de la population, ainsi qu'au niveau de l'individu en fonction de différentes variables concernant la mère, son jeune et l'environnement. De plus, j'ai testé l'hypothèse de Trivers et Willard, avec des données provenant de deux populations dans le sud-est de l'Australie. Il s'agit d'études longitudinales ayant débuté en 2007 et 2008. Les individus y sont étudiés selon la technique de capture-marquage-recapture.

1.1 Hypothèses principales sur le sex-ratio

La logique sur laquelle se construit l'étude du sex-ratio provient de l'hypothèse qu'un investissement parental différent selon le sexe de la progéniture devrait affecter la valeur adaptative du ou des parents (Clutton-Brock, 1991; West, 2009). Le terme investissement parental est défini comme étant tout soin par un parent qui augmente la valeur adaptative de son jeune, et ce au détriment de la valeur adaptative future du parent (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991). Le degré d'investissement parental peut varier selon le compromis entre le bénéfice qu'il procure au jeune et le coût imposé au parent. Ceci évidemment dans l'attente que le parent maximise sa propre valeur adaptative (Clutton-Brock, 1991). Si le retour sur cet investissement affecte différemment la valeur adaptative du parent selon le sexe du jeune produit, un parent pourrait investir plus grandement dans un jeune du sexe qui augmenterait davantage sa propre valeur adaptative (Clutton-Brock, 1991). Ceci pourrait se traduire par une

dépense énergétique différente selon le sexe ou une plus grande production de jeunes de ce sexe.

Il est important de mentionner qu'il existe un sex-ratio primaire, secondaire et tertiaire. Le premier correspond à la proportion de mâle au stade de zygote, le second à la naissance et le dernier à maturité. Le présent projet de maîtrise concerne le sex-ratio secondaire soit à la naissance ou le moment le plus près de la naissance permis par les données disponibles.

La première grande contribution à l'étude du sex-ratio date de Fisher en 1930 dans « *The Genetical Theory of Natural Selection* », où il propose que le sex-ratio devrait, par sélection naturelle, s'ajuster à parité dans une population où la reproduction est aléatoire. D'abord, au niveau de la population, la valeur reproductive est équivalente pour les deux sexes: l'investissement parental total devrait aussi être équivalent pour les jeunes des deux sexes (Fisher, 1958). Cette argumentation se base sur le raisonnement suivant; si l'un des deux sexes est plus rare, alors une femelle ayant un jeune de ce sexe sera avantagée puisque celui-ci aura accès à plus d'opportunités de reproduction. Conséquemment, les naissances de jeunes de ce sexe augmentent jusqu'à atteindre la parité, il s'agit d'une sélection fréquence dépendante. À ce moment, avoir un jeune d'un sexe ou l'autre comporte le même avantage (Fisher, 1958; Hamilton, 1967). Le principe de Fisher est basé sur des fondements théoriques solides et peut être comparé à un modèle nul dans le domaine d'étude du sex-ratio (West, 2009).

Hamilton (1967) fut l'un des premiers à étudier le biais dans l'allocation du sexe chez les insectes sociaux. Il s'agit de situations où les suppositions de base du principe de Fisher ne sont pas respectées. En effet, le principe de Fisher s'applique lorsqu'il n'existe pas de

coopération ou de compétition entre des individus apparentés (Hamilton, 1967; West, 2009). Hamilton souligne que lorsque des individus apparentés mâles entrent en compétition pour leurs partenaires cela se traduit par un sex-ratio biaisé en faveur des femelles, ce qu'il nomme l'hypothèse de la compétition pour les partenaires locaux (« Local Mate Competition ») (Hamilton, 1967). Aujourd'hui, cette hypothèse constitue un cas particulier d'une hypothèse nommée la compétition pour les ressources locales (« Local Resource Competition ») (Clark, 1978). Après la parution des travaux d'Hamilton, les hypothèses concernant le sex-ratio se sont multipliées (Clutton-Brock et Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991). Parmi celles-ci les plus connues et les plus étudiées sont le modèle de Trivers et Willard ainsi que la compétition pour les ressources locales (Trivers et Willard, 1973; Clark, 1978; Silk, 1983).

a. Le modèle de Trivers et Willard

L'hypothèse de Trivers et Willard suggère que lorsque la condition corporelle à l'âge adulte a une plus grande influence sur le succès reproducteur d'un mâle que celui d'une femelle, les mères en bonne condition physique devraient produire des fils (Trivers et Willard, 1973). Inversement, une femelle en mauvaise condition devrait plutôt produire une fille (Trivers et Willard, 1973). En effet, puisque le succès reproducteur des mâles est plus variable que celui des femelles et plus dépendant de la compétition intrasexuelle, il est possible qu'un fils en mauvaise condition ne se reproduise pas du tout. Il est donc plus avantageux pour une mère en mauvaise condition de produire une fille qu'un fils (Trivers et Willard, 1973). Puisqu'une femelle en mauvaise condition obtient potentiellement plus de chance de se reproduire au cours de sa vie qu'un mâle en mauvaise condition. Cette hypothèse fut proposée en 1973 dans un modèle hypothétique sur le Caribou (*Rangifer tarandus*), un grand herbivore polygyne ayant un fort dimorphisme sexuel.

Le modèle est basé sur trois suppositions :

- 1) La condition physique du jeune à la fin de la période d'investissement maternel doit être corrélée avec celle de la mère.

- 2) Que la condition du jeune à la fin de la période d'investissement maternel soit corrélée avec sa condition à l'âge adulte.
- 3) Le succès reproducteur d'un sexe doit être plus affecté par un changement en terme de soins maternels que l'autre (Trivers et Willard, 1973).

Le kangourou gris de l'Est semble respecter les suppositions de base, de telle sorte qu'a priori cette hypothèse pourrait s'appliquer chez cette espèce. En effet, le kangourou est polygyne ayant un important dimorphisme sexuel (Poole, 1975; Jarman, 1983; Jarman, 1991). On pourrait alors s'attendre à ce que le succès reproducteur des mâles montre une variance plus importante que celui des femelles (Miller et al. 2010). Un mâle dominant en bonne condition pourrait obtenir beaucoup plus de paternités qu'un mâle en mauvaise condition qui pourrait n'obtenir aucune paternité. Les femelles quant à elles sont limitées physiologiquement dans le nombre de jeunes produits par année. On s'attend donc à moins de variabilité dans le succès reproducteur des femelles que des mâles. Miller et ses collègues (2010) ont d'ailleurs noté que le succès reproducteur des mâles est lié à leur statut de dominance et leur taille par rapport aux autres mâles. Aussi, la période de soins maternels est très longue, environ 18 mois chez cette espèce, on peut donc supposer que la condition d'un jeune au sevrage soit corrélée avec celle de sa mère (Poole, 1975; Robert et Schwanz, 2011). Évidemment, il est nécessaire de tester les trois suppositions afin de déterminer si cette hypothèse s'applique ou non chez une espèce.

Étonnamment, les études concernant l'application de ce modèle n'ont que très rarement testé toutes ses suppositions chez les mammifères (Hewison et Gaillard, 1999; Sheldon et West, 2004). Birgersson (1998) dans son étude chez les daims (*Dama dama*) a testé les deux premières suppositions en présentant la corrélation entre la masse du faon à la fin de l'investissement parental à celle de sa mère. Cet effet est similaire chez les deux sexes. De plus, l'effet de la condition au sevrage sur la condition deux ans après la naissance est plus fort chez les jeunes mâles que chez les femelles (Birgersson, 1998). Plus récemment, Taillon et ses

collègues (2012) présentent des évidences suggérant que les femelles caribous plus lourdes ont des jeunes plus lourds au sevrage que les femelles plus légères. Ces deux études ont testé les deux premières suppositions de l'hypothèse de Trivers et Willard. Chez les ongulés, la troisième supposition a été vérifiée chez le cerf élaphe, où le succès reproducteur à vie des mâles est corrélé de façon positive au rang de leur mère alors que celui des femelles ne l'est pas (Clutton-Brock et al. 1984). De plus, chez cette espèce, un mâle né d'une femelle dominante a un plus grand succès reproducteur qu'une femelle née d'une mère dominante. Inversement, une femelle née d'une mère subordonnée a un meilleur succès reproducteur qu'un mâle né d'une femelle ayant le même rang (Clutton-Brock et al. 1984).

Afin de tester la troisième supposition du modèle, il doit être possible de savoir si l'investissement parental est différent selon le sexe du jeune et si cette différence est reflétée dans le succès reproducteur à vie (Hewison et Gaillard, 1999). Hewison et Gaillard (1999) soulignent que les données nécessaires pour tester la troisième supposition sont très rarement disponibles. De plus, souvent les femelles se reproduisent plus tôt et se dispersent moins que les mâles, il est donc plus facile de prédire le succès reproducteur de celles-ci (Hewison et Gaillard, 1999). Dans notre cas il sera impossible de tester directement la troisième supposition en ce qui a trait au succès reproducteur à vie des individus.

Une étude réalisée par Schwanz et ses collègues (2006) suggère d'utiliser l'aptitude phénotypique de la descendance (offspring fitness) comme une alternative aux 3 suppositions de l'hypothèse de Trivers et Willard. Les auteurs proposent que l'aptitude phénotypique de la descendance soit définie par les trois variables suivantes; la survie juvénile, la longévité et la fertilité annuelle. Leur étude est basée sur un modèle mathématique de population ayant des générations imbriquées où le sex-ratio est fonction de la condition de la mère. Selon leur modèle, lorsque l'un des sexes de la progéniture obtient un avantage du point de vue de son aptitude phénotypique à être né d'une mère en bonne condition celui-ci sera surreprésenté. Si

la condition de la mère influence un des trois aspects de l'aptitude globale du jeune, ceci pourrait être suffisant pour mener à un biais dans le sex-ratio (Schwanz et al. 2006). Aussi, selon leur modèle, la troisième supposition du modèle de Trivers et Willard serait incorporée dans leur variable de fertilité annuelle. Selon les auteurs, le test des trois suppositions ne permettrait que de vérifier l'une des composantes de l'aptitude phénotypique de la descendance (la fertilité), ils suggèrent donc l'utilisation de trois variables soit; la survie juvénile, la longévité et la fertilité annuelle. Toutefois, les données nécessaires afin d'évaluer la valeur adaptative globale du jeune sont tout aussi ardues à obtenir que celles nécessaires pour tester les trois suppositions. Notre étude est en cours depuis 6 ans. Conséquemment, la longévité des jeunes nous est inconnue et très peu de jeunes capturés dans la poche de leur mère se sont reproduits. Les différentes hypothèses concernant le sex-ratio de la progéniture ne sont pas mutuellement exclusives (Cockburn et al. 2002). En effet, bien que les prédictions de certaines hypothèses peuvent sembler opposées, quelques études présentent des évidences appuyant plus d'une hypothèse (Isaac et al. 2005; Schwanz et Robert, 2014). C'est le cas de l'opossum à queue en brosse (*Trichosurus vulpecula*), les auteurs ont rapporté des évidences supportant à la fois le modèle de Trivers et Willard, mais aussi la compétition pour les ressources locales (Isaac et al. 2005). Cette dernière spécifie que lorsque des individus philopatriques du même sexe compétitionnent pour l'accès à une ressource limitée, la production de jeunes du sexe opposé devrait être favorisée par la sélection naturelle afin d'éviter la compétition. Effectivement, les femelles opossums primipares ont plus de fils que de filles et cette tendance est inversée chez les femelles multipares, ce qui supporte l'hypothèse de la compétition pour les ressources locales puisque chez cette espèce, les femelles sont philopatriques. Après la première saison de reproduction, chez les femelles de plus de trois ans, la condition corporelle était le meilleur indicateur du sexe du jeune, les femelles en bonne condition ayant tendance à produire des mâles (Isaac et al. 2005). Ce résultat illustre que même si ces deux hypothèses sont souvent présentées comme opposées, elles peuvent tout de même aller de pair dans certaines circonstances.

b. L'hypothèse de la compétition pour les ressources locales

L'hypothèse de la compétition pour les ressources locales a été proposée par Clark (1978) suite à des études sur le Galago à queue touffue (*Otolemur crassicaudatus*). Au sein de cette espèce, les femelles apparentées entrent en compétition au moment de la saison de reproduction pour avoir accès à un territoire hautement productif. Les mâles ne sont pas restreints sur un territoire limité puisqu'ils n'ont pas la responsabilité d'élever les jeunes (Clark, 1978). Clark (1978) propose donc une hypothèse pour expliquer le biais dans le sex-ratio en faveur des jeunes mâles. Lorsque des individus philopatrics du même sexe et apparentés, par exemple les femelles compétitionnent pour l'accès à une ressource limitée, la production de jeunes du sexe opposé dans ce cas-ci des mâles, devrait être favorisée par la sélection naturelle. En effet, ces jeunes ne subiront pas de compétition pour la ressource puisqu'il s'agit du sexe qui se disperse, plus fréquemment les mâles. Quelques années plus tard, Silk (1983) a généralisé cette hypothèse afin d'inclure aussi les individus qui ne seraient pas apparentés (Clark, 1978; Silk, 1983). De plus, Silk (1983) a apporté une autre modification importante à cette hypothèse. Plutôt que de se concentrer sur le bénéfice que les femelles dominantes ont à produire des filles, il souligne l'importance du coût de production d'une fille pour une mère subordonnée. En effet, les femelles subordonnées devront subir beaucoup plus de comportements agressifs que les femelles dominantes. Ainsi, l'hypothèse de la compétition pour les ressources locales peut s'appliquer aussi au niveau individuel selon le rang de dominance (Silk, 1983; Hiraiwa-Hasegawa, 1993).

En bref, le modèle de Trivers et Willard et l'hypothèse de la compétition pour les ressources locales s'intéressent tous deux à la variation du succès reproducteur des jeunes, plus spécifiquement, celui des deux sexes présentant la plus grande variation en succès reproducteur (Meikle et al. 1984). Par contre, leurs prédictions par rapport à cette variation sont inverses. Bien que je ne testerai pas directement l'hypothèse de la compétition pour les

ressources locales, il est important de la connaître puisque celle-ci et le modèle de Trivers et Willard ne sont pas mutuellement exclusifs (Isaac et al. 2005).

1.2 Études sur le sex-ratio

Les études sur le sex-ratio chez les mammifères sont nombreuses, mais leurs résultats ne concordent que rarement, à la fois au sein de la même espèce que pour des espèces différentes (Clutton-Brock et Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991; Hewison et Gaillard, 1999). De plus, le sex-ratio semble être corrélé avec une multitude de variables incluant la condition de la mère, son âge, la date de naissance, la qualité de la diète ou les conditions environnementales (Clutton-Brock et al. 1984; Kruuk et al. 1999; Weladjii et Holand, 2003).

L'une des études à long terme la plus approfondies sur le sex-ratio chez les mammifères est celle du cerf élaphe sur l'île de Rum, en Écosse (Clutton-Brock et al., 1981). Les premiers résultats sur le sex-ratio dans cette population suggèrent que le statut de dominance d'une biche avait un impact sur le sex-ratio (Clutton-Brock et al. 1984; Clutton-Brock et al. 1986). En effet, les femelles dominantes avaient tendance à produire plus de mâles. Ce biais semble être adaptatif puisque le succès reproducteur des mâles est beaucoup plus variable que celui des femelles et est corrélé positivement avec le niveau de dominance de leurs mères (Clutton-Brock et al. 1984; Clutton-Brock et al. 1986). Quelques années plus tard, Kruuk et ses collègues (1999) ont réanalysé une série temporelle plus longue et soutiennent que la force de la relation entre la dominance d'une femelle et le sex-ratio, c'est-à-dire la taille d'effet est corrélée négativement avec la densité de la population et les conditions hivernales. En effet, l'impact de la dominance de la mère disparaît lorsque la population atteint une forte densité et que l'hiver est rigoureux. Les auteurs suggèrent même que plusieurs mécanismes puissent

influencer le sex-ratio et que les conditions environnementales influencent leurs effets (Kruuk et al. 1999).

Chez les oiseaux, l'étude à long terme des Fauvettes des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*) fut elle aussi importante puisqu'elle permet de réaliser l'impact de la compétition et de la coopération sur le sex-ratio (Komdeur et al. 1997). Ceci est dû à leur mode de reproduction particulier. En grande majorité, les femelles ne pondent qu'un seul œuf. Selon la qualité de leur territoire, les parents peuvent bénéficier de la coopération de jusqu'à deux aides, majoritairement des filles nées antérieurement du même couple (Komdeur et al. 1997). Sur un territoire abondant en insectes, les parents augmentent leurs propres succès reproducteurs en ayant recours à des aides, ce qui n'est pas le cas sur un territoire de mauvaise qualité (Komdeur et al. 1997; Komdeur, 1998). Donc, sur un territoire de bonne qualité le sex-ratio est biaisé en faveur des femelles (87 % de femelles) afin de bénéficier de l'aide apporté à la reproduction. Alors que sur un mauvais territoire le sex-ratio est biaisé en faveur des mâles (77 % de mâles), puisque ceux-ci se dispersent, ainsi les jeunes n'entrent pas en compétition avec les parents (Komdeur, 1996; Komdeur et al. 1997). De plus, les couples ayant été transférés d'un territoire de mauvaise qualité vers un territoire de bonne qualité ont passé d'une production de mâles à une production de femelles (Komdeur et al. 1997).

a. Condition corporelle

Un très grand nombre d'études ont tenté de lier la condition corporelle de la mère au sexe du jeune produit par celle-ci (Cameron, 2004; Sheldon et West, 2004). Certaines suivent les prédictions de l'hypothèse de Trivers et Willard, comme on le remarque chez l'éléphant de mer du sud (*Mirounga leonina*) une espèce ayant un grand dimorphisme sexuel. En effet, le succès reproducteur des mâles de cette espèce connaît une variation beaucoup plus importante

que celui des femelles (Arnbom et al. 1994). Le sex-ratio montrait un biais croissant en faveur des jeunes mâles avec l'augmentation en masse des mères (Arnbom et al. 1994). De plus, pour les femelles plus légères, la reproduction représente un investissement considérablement plus élevé que pour les femelles plus lourdes. Toutefois, plusieurs autres études présentent des résultats n'appuyant pas cette hypothèse, comme chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) : bien que cette espèce semble satisfaire toutes les suppositions du modèle, elle ne suit pas ses prédictions (Blanchard et al. 2005).

Dans une méta-analyse, Cameron (2004) a tenté de déterminer s'il existait une tendance générale dans les études de sex-ratio en fonction de la condition de la mère, incluant l'âge, la dominance et des indices de condition corporelle. Son premier constat fut l'hétérogénéité des données de condition corporelle dans les multiples études. Les différents indices de condition ne capturent pas tous la même information concernant la condition de la mère. Seulement 34% de 422 études supportent l'hypothèse de Trivers et Willard. Toutefois, si la condition corporelle est mesurée au moment de la conception, 74% des études supportent cette hypothèse alors que seulement 41% la supportent si la mesure est prise durant la gestation et 5% à la naissance (Cameron, 2004). Ces résultats concordent avec la méta-analyse de Sheldon et West (2004) sur les ongulés. Ils ont, eux aussi notés une grande hétérogénéité dans les données concernant la condition de la mère. Leur étude est basée sur 37 études conduites sur 18 espèces et conclut que la corrélation entre la condition de la mère et la production d'un jeune mâle est positive, faible, mais significative (Sheldon et West, 2004). Toutefois, la taille de l'effet de la condition de la mère sur le biais dans le sex-ratio était quatre fois supérieure lorsque la condition était mesurée avant ou lors de la conception (Sheldon et West, 2004).

Selon Cameron (2004), la modification du sex-ratio se produirait près de la période d'implantation. Quelques années plus tard, Roche et ses collègues (2006) dans leur étude chez les vaches laitières (*Bos taurus*) obtiennent des évidences à l'effet que le changement en

condition corporelle entre le vêlage et la conception serait un indicateur du biais dans le sex-ratio aussi important que la condition corporelle elle-même. Lorsque la mère avait gagné ou maintenu sa masse entre la naissance d'un jeune et la conception suivante, celle-ci avait plus de chance d'engendrer un fils (Roche et al. 2006). En effet, la naissance d'un jeune mâle est 1.85 fois plus probable qu'une femelle si la mère n'a pas connu une baisse de condition corporelle (Roche et al. 2006). Cameron et Linklater (2007) suggèrent qu'en fait le changement en condition physique de la mère entre la naissance du jeune précédent et la conception du jeune suivant serait un meilleur indicateur du sex-ratio que la condition à la naissance de la mère. Déjà en 1999, Cameron et ses collègues avaient montré que chez les chevaux Kaimanawa (*Equus caballus*) de la Nouvelle-Zélande, les femelles ayant eu des fils étaient en meilleures conditions à la conception que celles ayant eues des filles (Cameron et al. 1999). Toutefois lorsque la condition de la mère est mesurée avant et après la conception, afin d'illustrer le changement en condition autour de la conception, les résultats obtenus montrent un biais vers les fils encore plus fort (Cameron et Linklater, 2007). En effet, 80% des femelles ayant gagné en condition corporelle ont donné naissance à un mâle alors que seulement 3% des femelles ayant eu une perte de condition ont donné naissance à un mâle (Cameron et Linklater, 2007).

Donc, afin de tester si la condition de la mère a un effet sur le sexe du jeune chez le kangourou gris de l'Est, j'utiliserai la mesure de condition la plus proche du moment de la conception. Si une femelle en bonne condition avait tendance à produire plus de fils alors que les femelles en moins bonne condition produiraient plus de filles, ceci supporterait le modèle de Trivers et Willard (1973).

Bien que le statut de dominance soit inclus dans la revue de littérature de Cameron (2004) comme étant une mesure de condition corporelle de la femelle, il a été à lui seul le sujet de plusieurs études. La corrélation entre le statut de dominance de la mère et le sex-ratio a généré des résultats particulièrement incohérents en terme de direction du biais, mais aussi de l'appui aux deux principales théories du sex-ratio (Simpson et Simpson, 1982; Meikle et al., 1984; Cameron, 2004). L'hypothèse de la compétition pour les ressources locales se base à l'origine sur les primates puisque pour beaucoup d'espèces, les mâles émigrent alors que les femelles compétitionnent entre elles pour des ressources au sein du groupe où elles sont nées (Clark, 1978; Silk, 1983). Or, il serait plus avantageux pour une femelle subordonnée de produire un mâle qui en émigrant pourrait obtenir un meilleur succès reproducteur qu'une femelle héritant le statut subordonné de sa mère. Ainsi, une femelle dominante pourrait, en produisant une fille, obtenir un fort succès reproducteur (en nombre de petits enfants), car elle transmettrait à sa fille son rang de dominance (Simpson et Simpson, 1982; Silk, 1983). Dans l'étude de Simpson et Simpson, d'une vingtaine d'années, sur des macaques rhésus (*Macaca mulatta*) en captivité, on retrouve de tels résultats. Les femelles dominantes ont produit deux fois plus de filles que de fils alors que les autres femelles avaient tendance à produire des fils (Simpson et Simpson, 1982). Toutefois, même au sein de cette espèce les résultats sont parfois incohérents. Meikle et al. (1984), ont obtenus des résultats contraires à ceux de Simpson et Simpson (1982), dans leurs études de 15 ans. Effectivement, dans leur population, les femelles subordonnées ont produit moins de fils que l'ont fait les femelles dominantes.

b. Conditions environnementales

Une récente étude réalisée par Baeta et al. (2012) accentue l'importance d'inclure la qualité de la saison de reproduction et l'investissement maternel lors d'études sur le sex-ratio. Pour les hirondelles bicolores (*Tachycineta bicolor*), la date d'éclosion et la survie des oisillons peuvent représenter la variation en conditions environnementales annuelles (Baeta et al. 2012).

Les auteurs ont observé un effet positif de l'âge de la mère sur le sex-ratio lors d'une mauvaise année de reproduction, mais n'ont pas observé cet effet lors d'une bonne année. Ils ont proposé qu'une bonne année puisse masquer cet effet (Baeta et al. 2012). Comme déjà remarqué chez les Nyctales de Tengmalm (*Aegolius funereus*), il est possible que les différences de qualité entre les individus ne soient détectables que pendant certaines années (Laaksonen et al. 2002). On peut effectuer un parallèle entre l'étude de Baeta et ses collègues (2012) et celle de Kruuk et ses collaborateurs (1999) dans lesquelles l'impact de la dominance des femelles cerfs sur le sex-ratio disparaît lors d'hivers rigoureux et dans de fortes densités de population. Bien que les effets des conditions environnementales soient contraires dans les deux études, il n'en demeure pas moins que dans les deux cas, les conditions environnementales peuvent rendre indétectables ou modifier les effets de certaines variables sur le sex-ratio. Une étude réalisée par Post et ses collègues (1999) a aussi mis de l'avant les effets des conditions environnementales sur le sex-ratio chez le cerf élaphe, mais leurs résultats sont en direction opposée. Un hiver chaud et enneigé cause un biais dans le sex-ratio en faveur des jeunes de sexe mâle. De plus, ils remarquent que la croissance des individus est influencée par le climat : les adultes mâles et femelles sont plus petits suite à un tel hiver (Post et al. 1999). L'année suivante, l'effet de la densité et de l'environnement a été analysé de nouveau par Mysterud *et al.* (2000) à l'aide d'un plus grand jeu de données à une échelle plus fine. Un indice élevé de l'oscillation nord-atlantique (NAO) est corrélé positivement avec la masse des cerfs contrairement à ce que présente Post *et al.* (1999). De plus, la proportion de jeunes mâles décroît alors que la densité augmente ainsi que la sévérité des conditions environnementales (Mysterud et al. 2000). Il est important de mentionner que dans ces études l'effet de la densité sur le sex-ratio est beaucoup plus fort que celui du climat. Finalement, Weladji et Holand (2003) ont effectué une étude sur le renne et leurs résultats suggèrent, tout comme les études précédentes, que la quantité de précipitation durant l'été, la température estivale ainsi que la densité ont des effets négatifs sur la proportion de mâles à la naissance (Weladji et Holand, 2003). Certains auteurs suggèrent donc que l'effet de la condition corporelle pourrait être adaptatif, mais les effets de variables extrinsèques telles que la densité et les conditions environnementales sur le sex-ratio ne le seraient pas (Kruuk et al. 1999; Post et al. 1999; Mysterud et al. 2000; Weladji et Holand, 2003). La densité de la population de

kangourous du Wilsons Promontory a varié au cours des six dernières années; étant plutôt faible en 2009, élevée en 2011 et étant à la baisse depuis. À l'instar de Baeta et al. (2012), je comparerai le succès reproducteur moyen des femelles selon les années aux différences annuelles en sex-ratio des juvéniles, pour tenter de quantifier l'impact des conditions environnementales annuelles. Chez le kangourou gris de l'Est, ceci pourrait s'effectuer en utilisant la proportion de femelles qui ont eu un jeune dans la poche ainsi que la survie des jeunes. La qualité de la saison de reproduction et la densité ont connu des variations importantes au cours de l'étude. Il est donc fort probable que ceci affectera le sex-ratio tel qu'il a été soulevé dans plusieurs études (Kruuk et al. 1999; Post et al. 1999; Mysterud et al. 2000; Weladjii et Holand, 2003; Baeta et al. 2012). Il est aussi probable que pour certaines années les conditions environnementales masquent ou modifient les effets de certaines autres variables sur le sex-ratio (Kruuk et al. 1999; Forchhammer, 2000; Cockburn et al. 2002; Laaksonen et al. 2002).

c. Date de naissance

Chez le Phoque gris (*Halichoerus grypus*), le sex-ratio des jeunes au début de la saison de reproduction présente un fort biais en faveur des mâles, alors que cette tendance s'inverse à la fin de la saison de reproduction (Coulson et Hickling, 1961). Les femelles les plus lourdes arrivent plus tôt sur les sites de reproduction et durant l'allaitement perdent de la masse avec un taux plus rapide. Ceci correspond à un taux de croissance plus rapide de leur jeune (Anderson et Fedak, 1987). Toutefois, il semblerait que les jeunes mâles possèdent un taux de croissance plus rapide que les femelles. De plus, les mâles naissent en moyenne 5 jours plus tôt que les femelles. Naître plus tôt pourrait représenter un avantage par rapport à la survie des mâles, ce qui pourrait être lié à leurs forts taux de croissance et leurs masses plus élevées à la naissance. Le Phoque gris est une espèce polygyne ayant un fort dimorphisme sexuel pour qui le succès reproducteur des mâles est plus variable que celui des femelles (Anderson et Fedak, 1987). Les résultats des deux études précédentes suggèrent que les jeunes mâles sont plus

coûteux que les femelles et qu'une plus grande proportion de jeunes mâles sont produits tôt dans la saison (Coulson et Hickling, 1961; Anderson et Fedak, 1987). Il n'existe actuellement pas de preuves suggérant que chez le kangourou la date de naissance varie selon le sexe du jeune ou que le pic de date de naissance varie selon les années. Toutefois, la flexibilité en date de naissance pourrait être un moyen de palier au coût de la reproduction. C'est pourquoi il est pertinent de s'intéresser à l'effet de la date de naissance sur le sexe du jeune ainsi que l'intervalle entre les naissances.

d. Caractéristiques de la diète alimentaire

La diète de la mère à la fois sur le plan de la quantité que de la qualité pourrait avoir un impact sur le sex-ratio de la progéniture. Il est possible que certaines composantes de la diète aient un impact sur le sex-ratio, mais il est tout aussi probable que la quantité ou la valeur énergétique de la diète affecte, indirectement le sex-ratio en ayant un impact sur la condition de la mère (Enright et al. 2001)

Une étude réalisée en laboratoire sur des rats (*Rattus norvegicus*) présente des résultats concluants sur l'impact du chlorure de sodium sur le sex-ratio de la portée (Bird et Contreras, 1986). En effet, si la quantité de chlorure de sodium augmente, la proportion de mâles décroît alors que la taille de la portée demeure constante. Les individus étaient tous soumis à une diète variant uniquement en chlorure de sodium. Dans une étude similaire sur le sex-ratio de souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*), une diète réduite en calcium diminuait significativement le nombre de mâles par portée. Toutefois, une diète faible en calcium n'avait aucun effet sur la masse des jeunes, le nombre de jeunes par portée ou l'effort total de reproduction des femelles (Schmidt et Hood, 2012). De plus, les femelles ayant une diète

contenant un apport « normal » en calcium présentaient un sex-ratio à parité. Les auteurs soulignent aussi que puisque la mortalité postpartum est équivalente pour les jeunes des deux sexes l'impact du calcium sur le sex-ratio doit se manifester avant la mise bas (Schmidt et Hood, 2012).

Dans une revue de littérature, Rosenfeld et Roberts (2004) ont rapporté l'importance de l'âge et de la diète alimentaire de la mère sur le sex-ratio de ses jeunes chez plusieurs espèces. Entre autres, chez les souris de laboratoire (*Mus musculus*) les femelles plus âgées ayant reçu une alimentation riche en gras saturés avaient tendance à produire plus de mâles que les femelles ayant reçu une alimentation faible en gras saturés (Rosenfeld et Roberts, 2004). Ce qui rejoint les résultats de Rivers et Crawford (1977), qui dans une expérience similaire, avaient observé que les portées de femelles ayant été nourries avec une diète faible en gras étaient plus petites et contenaient moins de mâles que les portées des femelles contrôles. Verme (1969) a varié la quantité et non la composition de la diète des femelles du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Approximativement, la moitié des femelles recevaient une alimentation réduite d'environ 30% par rapport au groupe contrôle (Verme, 1969). Pour les femelles expérimentales, environ 70% des naissances étaient des mâles alors que pour le groupe contrôle les jeunes mâles constituaient 46.7% (Verme, 1969). Chez le daim, Enright et ses collègues (2001) ont réalisé une étude similaire. Certaines femelles recevaient une alimentation riche énergétiquement alors que d'autres recevaient une alimentation pauvre en énergie. Chez le groupe ayant reçu une alimentation bonifiée, 75% des jeunes étaient des mâles alors que dans le groupe contrôle seul 46% des jeunes étaient des mâles.

e. Âge

L'étude de la variation du sex-ratio en fonction de l'âge de la mère présente des résultats divergents dans la littérature. À titre d'exemple, chez le bison (*Bison bison*) les vieilles femelles ont tendance à produire plus de filles (Green et Rothstein, 1991). Inversement, chez

le caribou de Peary (*Rangifer tarandus pearyi*) et la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*), les vieilles femelles semblent produire plus de fils (Thomas et al. 1989; Côté et Festa-Bianchet, 2001). Il est donc difficile d'effectuer des prédictions sur la direction d'un effet de l'âge sur le sex-ratio. Cela peut, en partie, être dû à deux visions discordantes de l'effort reproducteur chez les vieilles femelles. La première de ces visions est que selon l'hypothèse de la sénescence l'effort reproducteur diminue progressivement en vieillissant, la capacité d'investissement pour la reproduction serait donc moindre avec l'âge (Kirkwood et Austad, 2000; Weladji et al. 2002). Ensuite, l'hypothèse de l'investissement terminal suggère plutôt qu'une femelle âgée pourrait faire un effort supplémentaire de reproduction puisque ses opportunités de reproduction future sont limitées (Gadgil et Bossert, 1970; Clutton-Brock, 1984 b; Weladji et al. 2002). Toutefois, si au sein d'une espèce l'âge des femelles est corrélé avec leurs conditions corporelles il est possible d'effectuer des prédictions par rapport au sex-ratio selon le modèle de Trivers et Willard (Hewison et al. 2002). De même, l'hypothèse du coût de la reproduction fait des prédictions similaires à celle du modèle de Trivers et Willard, mais un mécanisme différent sous-jacent peut lier l'âge au sex-ratio. En effet, cette hypothèse propose qu'une femelle en mauvaise condition a tendance à produire une fille afin de réduire les coûts liés à la production d'un fils autant par rapport à un échec de la présente reproduction qu'au point de vue de son futur succès reproducteur (Cockburn et al., 2002). Chez les mouflons d'Amérique, les conditions environnementales affectent le sex-ratio chez les vieilles femelles. Effectivement, dans de bonnes conditions ces femelles ont tendance à se reproduire chaque année et produire principalement des filles. Lors d'années de mauvaises conditions, celles-ci ne se reproduisent pas chaque année et produisent plutôt des mâles (Martin et Festa-Bianchet, 2011).

f. Paternité

Très peu d'études chez les mammifères ont traité de l'effet du père sur le sex-ratio. L'une d'entre elles, réalisée par Gomendio et ses collègues (2006) chez le cerf élaphe, témoigne d'un

effet de la fertilité des mâles sur le sex-ratio. En effet, la fertilité des mâles ainsi que la proportion de spermatozoïdes ayant une morphologie normale sont toutes deux corrélées positivement avec la production de fils (Gomendio et al. 2006). Afin d'exclure un effet de la mère sur le sex-ratio dans le choix du partenaire, celles-ci ont été inséminées. L'étude révèle que les mâles pourraient manipuler le sex-ratio de leur progéniture. Ceci pourrait causer un conflit entre mâle et femelle par exemple alors que le père est avantagé de produire un mâle, mais que cela produise un coût supplémentaire pour la mère. Quelques années plus tard, une étude sur les Campagnols agrestes (*Microtus agrestis*) a été la première à trouver un effet de la paternité sur le sex-ratio en nature chez un mammifère (Helle et al. 2008). Les femelles s'étant reproduites avec un mâle en bonne condition corporelle ont tendance à produire plus de mâles dans leur portée (Helle et al. 2008). La difficulté éprouvée pour obtenir les données nécessaires à tester l'impact de la paternité sur le sex-ratio est certainement une des raisons expliquant la petite quantité d'études traitant de ce sujet.

g. Études expérimentales

Les études expérimentales peuvent être très intéressantes afin d'étudier le sex-ratio, mais très peu sont effectuées dû à une logistique complexe. Les plus fréquentes impliquent une technique appelée l'« adoption croisée », il s'agit en fait de substituer et de remplacer le ou les jeunes d'une mère. De cette façon, il est possible de découpler l'investissement maternel du sexe du jeune produit (Robert et al. 2010). Toutefois, il est important d'effectuer la manipulation avant que la mère n'ait effectué un grand investissement maternel. Avec leurs courtes périodes de gestation, les marsupiaux représentent un très bon modèle pour ce type d'étude (Robert et al. 2010, Robert et Schwanz 2011).

Robert et ses collègues (2010) ont effectué une telle recherche sur le Wallaby de l'île d'Eugène (*Macropus eugenii*). Leurs résultats suggèrent qu'une mère ayant donné naissance à un fils possède une plus grande capacité d'investissement maternel, peu importe le sexe du jeune élevé après l'adoption. De plus, une femelle ayant donné naissance à un mâle avait une plus grande chance de sevrer son jeune, quel que soit le sexe du jeune après manipulation.

Une étude expérimentale chez le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) a manipulé les portées afin de ne contenir que des jeunes du même sexe (Koskela et al. 2009). Les résultats vont à l'encontre de l'hypothèse de Trivers et Willard au sens strict, puisqu'en général, les mères investissent plus d'énergie lorsqu'il s'agit d'élever une femelle et ce nonobstant leurs propres conditions. Toutefois, il est important de noter qu'il existe des évidences suggérant que la taille corporelle d'une femelle campagnol puisse avoir plus d'impact sur son succès reproducteur que celle d'un mâle ce qui dans ce cas supporterait l'hypothèse de Trivers et Willard (Koskela et al. 2009).

h. Disparité dans les études sur le sex-ratio

Tel que vu précédemment les variables corrélées avec le sex-ratio sont très nombreuses et la direction de cette relation n'est pas la même chez différentes espèces et parfois au sein de la même espèce (Simpson et Simpson, 1982; Meikle et al. 1984; Kruuk, 1999; Post, 1999). Évidemment, cette incohérence rend l'interprétation des résultats difficile (Clutton-Brock et Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991; Krackow, 2002). De plus, il est possible que certains facteurs influençant le sex-ratio interagissent, comme les conditions environnementales, la condition de la mère, la densité de la population et la mortalité juvénile. Surtout lorsque l'on considère un groupe taxonomique comme les mammifères dans lequel les cycles de vie et le système de reproduction peuvent être très différents d'une espèce à l'autre

(Kruuk et al. 1999; Cockburn, 2002 Robert et Schwanz, 2011). Ceci pourrait masquer la détection du ou des mécanismes régissant la manipulation du sex-ratio et expliquer la grande variabilité et les résultats peu cohérents chez les différentes espèces (Kruuk et al. 1999; Hewison et Gaillard, 1999; Weladji et Holand, 2003; Robert et Schwanz, 2011).

Il a aussi été suggéré, dû au nombre élevé d'études, que le résultat de certains pourrait être attribuable à la chance (erreur de type 1) (Clutton-Brock et Iason, 1986; Festa-Bianchet, 1996). De plus, il pourrait aussi exister un biais dans la publication. En effet, Festa-Bianchet (1996) soutient que la direction des résultats d'une étude serait plus importante que la qualité de celle-ci lorsque la décision de sa publication est prise. Aussi, les données sur le sex-ratio étant relativement aisées à obtenir, il est probable que dans plusieurs cas, l'analyse de celles-ci ne soit pas l'objectif principal d'un projet de recherche, mais un objectif secondaire et qu'un auteur décide de tenter de publier ou non selon la direction des résultats.

1.3 Études du sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est

Les marsupiaux comme modèle pour étudier le sex-ratio chez les mammifères suscitent un intérêt depuis plusieurs années. En effet, Cockburn (1989) soulignait qu'une collaboration entre écologistes, biologistes et généticiens serait fructueuse puisqu'entre autre le biais en sex-ratio semblait fréquent chez ces mammifères. De plus, tel que mentionné précédemment, grâce à leurs courtes périodes de gestation, les marsupiaux présentent une excellente opportunité pour étudier le sex-ratio. Le kangourou gris de l'Est est une espèce tout indiquée pour ce genre d'étude. D'abord, elle présente des caractéristiques permettant de tester le modèle de Trivers et Willard. De plus, ce kangourou possède plusieurs caractéristiques en commun avec les ongulés, chez qui de nombreuses études sur le sex-ratio ont été effectuées

(Sheldon et West, 2004). En effet, il s'agit d'un grand herbivore polygyne avec un important dimorphisme sexuel (Jarman, 1983; Jarman, 1991; Coulson et al. 2006). Donc, une étude sur sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est offre une opportunité de tester l'hypothèse de Trivers et Willard et d'effectuer un parallèle avec les ongulés.

a. Études précédentes

Caughley et Kean (1964) furent dans les premiers à étudier le sex-ratio chez certains marsupiaux, dont le kangourou gris de l'Est. Ils rapportent d'ailleurs chez cette espèce un biais significatif à la naissance en faveur des mâles (Caughley et Kean, 1964). À la suite de cette étude, plusieurs ont suivi avec des résultats discordants. D'abord, Poole (1975) dans son étude de plus de 10 ans sur des animaux captifs a observé un sex-ratio à parité. Puis Johnson et Jarman (1983) ont compilé les données chez toutes les espèces de kangourous et les ont analysés afin d'explorer s'il existe une corrélation entre le climat et le sex-ratio. Leur analyse suggère que chez le kangourou gris de l'Est, il existe une corrélation négative entre la quantité de précipitation et le sex-ratio (Johnson et Jarman, 1983). Finalement, dans leur étude à long terme Stuart-Dick et Higginbottom (1989) ont remarqué un biais dans le sex-ratio en faveur des mâles au moment de l'émergence permanente de la poche. Toutefois, les auteurs mentionnent que leurs résultats ne sont pas en appui au modèle de Trivers et Willard puisque les jeunes mâles ne sont pas produits par les mères en meilleures conditions (Stuart-Dick et Higginbottom, 1989). Aussi, lorsqu'une femelle a un fils celle-ci a plus de chance de perdre son jeune suivant que si elle avait eu une fille (Stuart-Dick et Higginbottom, 1989). Jarman (1991) mentionne qu'il semble, y avoir une plus forte mortalité chez les jeunes mâles chez le Kangourou gris l'Est, ce qui donne souvent lieu à un sex-ratio à l'âge adulte biaisé en faveur des femelles.

Le kangourou gris de l'Est est un autre exemple pour lequel les résultats d'études sur le sex-ratio sont inconsistants. Ceci étant dit, aucune de ces études n'a été réalisée dans les vingt dernières années, période pendant laquelle il est devenu de plus en plus évident que le sexe du jeune pouvait être corrélé avec de nombreuses variables concernant la mère, les ressources alimentaires ou les conditions environnementales. Or, une étude récente sur le sex-ratio chez cette espèce permettrait une nouvelle perspective sur les résultats.

Un projet de doctorat sur les stratégies de reproduction des femelles kangourou gris de l'Est a été réalisé en 2014 sur plusieurs populations incluant les deux à l'étude du présent projet de maîtrise. Ce projet a permis, entre autres, de mettre de l'avant certains des coûts de la reproduction, notamment l'impact de l'effort reproducteur sur la croissance, sur le futur succès reproducteur et l'alimentation. De plus, certains effets intéressants ont été soulignés par rapport à l'importance du sexe d'un jeune. D'abord, les mères de fils semblent avoir un taux de bouchée plus rapide que les mères de filles, ce qui suggère qu'un fils soit plus coûteux à produire qu'une fille (Gélin et al. 2013). Aussi, les mères ayant élevé un fils jusqu'au sevrage ont une plus grande probabilité d'avoir un jeune l'année suivante survivant jusqu'au stade de Large Pouch Young (LPY) (Gélin et al. 2014). Ces résultats semblent suggérer que les femelles ayant un plus grand potentiel reproducteur auraient des fils. Les résultats avancés par ce projet permettent de penser que le kangourou gris de l'Est pourrait être une espèce suivant les prédictions de l'hypothèse de Trivers et Willard.

1.4 Mécanismes expliquant un biais dans le sex-ratio

L'absence de mécanisme connu pouvant expliquer les biais dans le sex-ratio chez les mammifères rend l'interprétation et la synthèse des nombreuses études difficile. Toutefois, de

nombreux mécanismes ont été proposés. Bien que mon projet de maîtrise ne concerne pas directement le ou les mécanismes occasionnant les biais dans le sex-ratio, une connaissance des mécanismes proposés peut aider dans l'interprétation de résultats dans une étude sur le sex-ratio. Une mortalité différentielle selon le sexe, le taux de testostérone maternel, un développement asynchrone des blastocystes et la quantité de glucose en circulation chez la mère sont tous des mécanismes ayant été suggérés pour expliquer les biais dans le sex-ratio chez les mammifères (Clutton-Brock, 1991; Krackow, 1995; Cameron, 2004; Grant, 2007).

a. Mortalité

Une mortalité différentielle de la descendance selon le sexe pourrait mener à un biais dans le sex-ratio (Clutton-Brock, 1991). Cette mortalité différentielle peut survenir durant toute la période d'investissement parental soit dès la conception jusqu'à la fin de l'investissement parental. À ce sujet, Fisher (1958) mentionne que dans le cas d'une mortalité durant la période d'investissement parental plus marquée chez un sexe que l'autre, la sélection naturelle pourrait favoriser la production du sexe plus susceptible à la mortalité afin de pallier sa rareté. Ceci pourrait expliquer le biais du sexe ratio à la naissance chez une espèce qui présente une forte mortalité avant le sevrage chez un certain sexe. Chez plusieurs mammifères ayant un fort dimorphisme sexuel, il y a une plus grande mortalité chez les jeunes mâles comparativement aux femelles (Ralls et al. 1980; Clutton-Brock, 1991). Des facteurs comme le métabolisme, qui est souvent plus rapide chez les mâles, la plus grande susceptibilité au manque de nourriture ou aux conditions environnementales rendraient les mâles plus vulnérables (Trivers, 1972; Ralls et al. 1980; Clutton-Brock, 1991). Clutton-Brock et ses collègues (1985) ont remarqué que chez le cerf élaphe la mortalité différentielle selon le sexe augmente alors que les ressources diminuent. De plus, les fils de femelles subordonnées ont davantage de chance de mourir que leurs filles. Il a été suggéré par ces auteurs que les jeunes cerfs mâles ont une croissance plus rapide sur une période plus longue que les jeunes femelles et donc ont un besoin plus grand en nourriture (Clutton-Brock et al. 1985). Kruuk et coauteurs (1999)

ayant poursuivi ces travaux quelques années plus tard, notent aussi une plus grande mortalité chez les juvéniles mâles. Cette mortalité différentielle selon le sexe augmente avec la densité de la population ainsi que les mauvaises conditions hivernales (Kruuk et al. 1999). Parce que la mortalité des juvéniles mâles est plus grande que celle des femelles, les auteurs présentent des doutes quant au fait que l'ajustement du sex-ratio soit adaptatif. En effet, il est possible que le biais du sex-ratio soit causé par une plus grande demande nutritionnelle des mâles provenant de leur taux de croissance plus rapide. Donc, la densité de population et les conditions hivernales affectant toutes deux la disponibilité des ressources pourraient causer une plus grande mortalité chez les fœtus mâles (Kruuk et al. 1999).

b. Le taux de testostérone maternel

Clutton-Brock et Iason (1986) furent dans les premiers à souligner qu'un mécanisme hormonal potentiellement influencé par certains facteurs environnementaux pourrait expliquer les variations dans le sex-ratio. Depuis, des revues de littérature ont été effectuées concernant le lien entre hormones et sex-ratio (James 1996; Grant, 2007). Par exemple, Grant et Irvin (2005) ont constaté que les follicules bovins contenant la concentration la plus élevée de testostérone avaient tendance à être fertilisés par un spermatozoïde portant un chromosome Y. Ce résultat suggère, comme le mentionne Grant (2007), qu'un ovule pourrait être prédisposé à recevoir un spermatozoïde contenant un chromosome X ou Y selon le cas. Un tel mécanisme permettrait aussi d'expliquer les corrélations entre le statut de dominance de la mère et le sex-ratio (Simpson et Simpson, 1982; Clutton-Brock et al. 1984; Meikle et al. 1984; Symington 1987; Meikle et al. 1993). En effet, la testostérone ainsi que le cortisol, hormone sécrétée en réponse au stress, sont tous deux sécrétés principalement par les glandes surrénales. Il semblerait que chez les femelles, les variations en testostérone seraient synchronisées avec celles de cortisol. (Mazur, 1997; Grant, 2007). Le taux de testostérone pourrait donc varier avec certains facteurs environnementaux tels que le manque de ressources ou la dominance puisque ces facteurs sont associés avec une variation dans le niveau de stress des individus (Grant, 2007). Il est

intéressant de noter que chez les mâles le stress est associé à une baisse de testostérone alors que chez les femelles il est plutôt accompagné d'une augmentation de la testostérone (Tsuchiya et Horii, 1995; Powell 2002; Grant, 2007).

c. La quantité de glucose sanguin

Plusieurs expériences *in vitro* sur les embryons bovins ont suggéré un potentiel mécanisme expliquant un biais dans le sex-ratio (Gutiérrez-Adán et al. 2001; Larson et al. 2001; Kimura et al. 2005). Des oocytes sont prélevés, fertilisés et mis en croissance dans différents milieux de culture (Gutiérrez-Adán et al. 2001; Larson et al. 2001). Plusieurs observations émergent de ces premières expériences. D'abord, le développement et la survie des blastocystes ne sont pas les mêmes selon le sexe et le milieu de croissance de ceux-ci (Gutiérrez-Adán et al. 2001). De surcroît, en présence du glucose dans le milieu de croissance moins d'embryons femelles se rendent aux stades de développement plus avancés du blastocyste (Larson et al. 2001). Toutefois, il est intéressant de noter que le sex-ratio n'est pas biaisé avant que le développement embryonnaire n'atteigne les premiers stades du blastocyste, suite à cela 75% des embryons sont de sexe mâle (Larson et al. 2001). De plus, Larson et ses collègues ont noté qu'en absence de glucose dans le milieu de culture le sex-ratio était à parité au cours des différents stades du développement embryonnaires. Suite à ces études, Cameron (2004) émet l'hypothèse que le glucose pouvait causer un biais dans le sex-ratio tout en mentionnant que ce mécanisme n'est pas nécessairement mutuellement exclusif par rapport aux autres suggérés pour expliquer un biais dans le sex-ratio.

Plusieurs études ont tenté de vérifier l'effet du glucose sur le sex-ratio des mammifères. Par exemple, Kimura et ses collaborateurs (2005) ont exploré l'impact de différentes concentrations de glucose et de fructose sur le sex-ratio d'embryons bovins. Les résultats

montrent que même à faibles concentrations le glucose cause un biais en faveur des mâles, toutefois il existe un seuil au-dessous duquel les concentrations de glucose n'ont plus d'effet. Aussi, en présence de fructose en concentration équivalente aux expériences précédentes dans le milieu de culture, le sex-ratio est maintenu tout près de la parité (Kimura et al. 2005). Les auteurs soulignent que les voies métaboliques du glucose et du fructose sont différentes et que celle du glucose produit des métabolites toxiques. De plus, dû à leurs deux chromosomes X les femelles produiraient plus de ces métabolites que les mâles (Kimura et al. 2005).

Cameron et ses collaborateurs (2008) ont testé cette hypothèse sur des souris de laboratoire en donnant à un groupe de femelles du dexaméthasone (DEX), qui inhibe le transport du glucose et réduit la concentration du glucose dans le plasma. Les femelles ayant reçu du DEX ont produit 10% moins de fils que les femelles n'en ayant pas reçu. De plus, les femelles n'ont reçu du DEX que quelques jours avant et après la conception, ce qui soutient aussi l'idée que l'ajustement du sex-ratio serait affecté par les conditions autour du moment de la conception (Cameron, 2004; Cameron et al. 2008). Il est probable que ce mécanisme agisse de pair avec un ou d'autres mécanismes (Cameron et al. 2008).

En terminant, Helle et al. (2008) soulignent d'une part l'effet de multiples variables sur le sex-ratio, mais aussi présentent des évidences pour deux mécanismes possibles expliquant l'ajustement du sex-ratio chez le Campagnol agreste. D'abord, les femelles plus âgées ont tendance à produire un plus grand nombre de jeunes mâles alors que la condition des femelles n'influence pas le sexe du jeune (Helle et al. 2008). De plus, tel que précédemment mentionné, cette étude est l'une des rares concernant les effets de traits du père sur le sexe du jeune chez les mammifères. Aussi, des évidences concernant à la fois l'impact de la concentration de glucose et de testostérone chez la mère sur le sexe du jeune sont présentées. La concentration de glucose à l'instar des études précédentes, est positivement associée à la production de

mâles. De même, la concentration de testostérone est elle aussi corrélée positivement avec la production de jeunes mâles (Helle et al. 2008). Cette étude, comme plusieurs autres dépeint une situation où plusieurs variables, liées à la mère et au père, ont un effet sur le sex-ratio. De plus, ces résultats supportent deux mécanismes pouvant expliquer un biais dans le sex-ratio, l'effet de multiples mécanismes sur le sex-ratio a d'ailleurs déjà été évoqué par plusieurs auteurs (Cameron, 2004; Cameron et al. 2008; Helle et al. 2008). Il faut donc être prudent lors d'études sur le sex-ratio puisque les résultats peuvent être complexes et difficiles à interpréter.

1.5 Objectifs spécifiques

Ce mémoire a pour objectif général d'étudier la variation du sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est. Pour ce faire, un suivi longitudinal de deux populations a été effectué, de 2008 à 2013 au Wilsons Promontory National Park (Prom) et de 2007 à 2013 au Anglesea Golf Club toutes deux dans l'état du Victoria, en Australie. Au total, au sein de la population du Prom, 324 jeunes sont de sexe connu et les analyses ont été effectuées sur 166 paires de mères-jeunes. Pour Anglesea, il s'agit de 221 jeunes de sexe connu et les analyses ont été effectuées sur 21 paires mères-jeunes.

Les objectifs spécifiques du présent mémoire sont :

- 1) de tester l'hypothèse de Trivers et Willard incluant certaines de ses suppositions afin de déterminer s'il est raisonnable de penser que cette espèce en suit les prédictions;
- 2) de déterminer si des variables maternelles, environnementales ou associées à la reproduction précédente ont une influence sur le sex-ratio pour deux populations de kangourous gris de l'Est;

- 3) de tester l'effet de la condition corporelle de la mère sur le sexe de son jeune.
- 4) déterminer la variation du sex-ratio populationnelle annuelle et la comparer avec le succès reproducteur moyen.

**SUPERSIZE ME: HEAVY EASTERN GREY KANGAROOS MOTHERS HAVE
MORE SONS**

Mise en contexte

L'hypothèse de Trivers et Willard stipule que pour un mammifère présentant un dimorphisme sexuel les mères étant en mesure de fournir plus de soins devraient produire des fils (Trivers et Willard, 1973). Les tests de cette hypothèse ont produit des résultats équivoques, soulignant que de multiples facteurs peuvent affecter le sex-ratio, incluant des variables environnementales (Clutton-Brock et Iason, 1986; Hewison et Gaillard, 1999; Kruuk et al. 1999; Cockburn et al. 2002). Dans cet article, nous effectuons un test de cette hypothèse et certaines de ces suppositions chez deux populations de kangourous gris de l'Est. De plus, nous testons l'effet de caractéristiques maternelles tout en contrôlant pour les variations individuelles des femelles, les conditions environnementales et l'effet de la reproduction précédente sur le sex-ratio. Cette étude est importante car elle utilise deux séries de données d'études longitudinales sur un sujet présentant des résultats complexes et fréquemment incohérents.

Les auteurs de cet article sont Marco Festa-Bianchet, Graeme Coulson et moi-même. L'article a été soumis et accepté dans la revue *Behavioural Ecology and Sociobiology*. Ma contribution à cet article est majeure puisque j'ai contribué à la collecte des données durant deux étés complets au Wilsons Promontory. J'ai aussi contribué à la collecte de données au Anglesea Golf course. J'ai rédigé l'article et effectué toutes les analyses statistiques. Marco Festa-Bianchet a mis sur pied l'étude de population au Wilsons Promontory et participe à la collecte de données depuis 2008, il a aussi corrigé plusieurs versions du manuscrit et prodigué de nombreux conseils. Graeme Coulson est à l'origine de l'étude de population au Anglesea Golf Club et sa contribution à la collecte de données est majeure. De plus il a révisé le présent article.

SUPERSIZE ME: HEAVY EASTERN GREY KANGAROOS MOTHERS HAVE MORE SONS

Camille Le Gall-Payne, Marco Festa-Bianchet and Graeme Coulson

2.1. Abstract

The Trivers-Willard Hypothesis predicts that, in polygynous and sexually-dimorphic mammals, mothers able to provide a large amount of care should produce more sons. Tests of this prediction, however, have generated equivocal results, possibly because multiple factors, including environmental conditions, simultaneously influence progeny sex ratio. We tested the influence of maternal mass, condition, size, previous reproduction and age class on offspring sex ratio in two populations of eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*). In one population, heavier and taller mothers produced more sons than did lighter mothers, but maternal condition had no effect on progeny sex ratio. Primiparous females, however, produced an even offspring sex ratio despite being smaller than multiparous females. A strong year effect on progeny sex ratio suggested a likely effect of environmental conditions. In the second population, none of the variables tested influenced progeny sex ratio. Different environmental conditions between the two populations could partly explain these results. Because maternal size and mass likely correlate with reproductive potential, we suggest that our results support the Trivers-Willard Hypothesis, but other variables likely also influence progeny sex ratio.

Key word: Eastern Grey kangaroo, body condition, body size, progeny sex ratio, Trivers and Willard Hypothesis, *Macropus giganteus*, marsupial, maternal mass.

2.2. Introduction

Fisher (1958) suggested that because reproductive values of males and females are equivalent in randomly mating populations, natural selection should favor unity sex ratio at the end of parental care. If one sex becomes rare, production of that sex will provide greater fitness returns, therefore production of young of the rare sex should increase until population sex ratio reaches unity, and production of either sex is equally advantageous (Fisher 1958; Hamilton 1967). Following Fisher's principle, work on adaptive progeny sex ratio proliferated, but often led to equivocal results, especially for mammals (Clutton-Brock and Iason 1986; Hewison and Gaillard 1999; Cockburn et al. 2002). Several hypotheses were developed arguing that some parents may obtain greater fitness returns from producing offspring of a particular sex (Clutton-Brock 1991; Cockburn et al. 2002; West 2009).

The Trivers - Willard hypothesis (TWH) has likely received the most attention of all hypotheses on adaptive offspring sex ratio manipulation, especially from studies of polygynous, sexually-dimorphic mammals (Trivers and Willard 1973). It predicts that mothers in good condition would reap higher fitness returns by producing more offspring of the sex with greater reproductive variance (males in most mammals), while the reverse is predicted for mothers in poor condition. This hypothesis makes three assumptions: maternal condition is related to offspring condition at the end of parental care, juvenile condition correlates with adult condition, and male reproductive success is more variable than female reproductive success. If these assumptions hold, then a mother able to provide a large amount of maternal care should produce a son, because the extra maternal care should assist in competition with other males and a very successful son would have many more offspring than a successful daughter (Trivers and Willard 1973).

Although the hypothesis appears straightforward and is intuitively appealing, testing it has been difficult. First, measuring individual body condition on live animals is challenging, so that most tests of the TWH used proxies of condition, including body mass (Blanchard et al. 2004), dominance rank (Kruuk et al. 1999), maternal state defined by body condition, current environment, past history and age (Martin and Festa-Bianchet 2011), visual condition scores (Cameron et al. 1999), or other variables. Reviews of studies testing the TWH have underlined the problems of heterogeneous condition measurements, as different proxies may not capture the same information (Cameron 2004; Sheldon and West 2004). Second, the timing of condition measurement has a major impact on whether or not results support the TWH. When all studies are considered, irrespective of when condition was measured, few support the TWH (Cameron 2004; Sheldon and West 2004). If only studies that measured condition near the time of conception are considered, however, a strong majority supports the TWH (Sheldon and West 2004). Third, several environmental factors can affect sex ratio bias, partly explaining the inconsistent empirical results. Several studies have suggested that population density and climate affect sex ratio (Hewison and Gaillard 1999; Kruuk et al. 1999; Mysterud et al. 2000; Weladji and Holand 2003; Martin and Festa-Bianchet 2011). Fourth, few studies have explicitly tested the model's assumptions, due notably to the difficulty in gathering the required data (Hewison and Gaillard 1999). Fifth, there is likely a publication bias, as studies supporting the hypothesis appear more likely to be published, especially in journals with high visibility (Festa-Bianchet 1996).

Marsupials have long been considered interesting models for the study of progeny sex ratio (Cockburn 1990; Robert and Schwanz 2011), because of their very short gestation and long period of maternal care. Cockburn (1990) noted that biased sex ratios appear more frequent among marsupials than among eutherians. Recent studies on marsupials suggest that multiple factors affect offspring sex ratio. Several studies on tammar wallabies (*Macropus eugenii*) showed patterns consistent with the TWH (Green et al. 1988; Sunnuck and Taylor 1997; Robert et al. 2010; Robert and Brown 2012), but Schwanz and Robert (2014) found support

for both TWH and the local resource competition (LRC) hypothesis. For polygynous and sexually dimorphic mammals, the LRC makes the opposite prediction to the TWH, reasoning that when competition for local resources is strong and one sex is philopatric, production of the dispersing sex (males in most mammals) should be favoured (Clark 1978; Silk 1983). One study of the common brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*) supported the LRC, because competition for den sites was positively related with the production of sons (Johnson and Richie 2002). A second study on the same species, however, provided evidence supporting both LRC and TWH (Isaac et al. 2005). Studies on marsupials, therefore, suggest that hypotheses predicting opposite biases in sex ratio may not be mutually exclusive but reflect adaptations to different ecological circumstances.

Macropodid marsupials (kangaroos and wallabies) appear to be a very suitable taxon for tests of adaptive sex ratio theory (Stuart-Dick and Higginbottom 1989). First, as relatively large, sexually-dimorphic, polygynous herbivores they share numerous characteristics with ungulates, a taxon in which the TWH has been frequently tested (Sheldon and West 2004). Second, recent studies on macropodids have suggested potentially important effect of maternal characteristics on offspring sex ratio (Robert et al. 2010; Robert and Brown 2012; Schwanz and Robert 2014).

We examined progeny sex ratio variation in the eastern grey kangaroo (*Macropus giganteus*), a large polygynous herbivore with strong sexual dimorphism (Jarman 1983; Jarman 1991; Coulson et al. 2006). Like other macropods, it has a very short gestation and a long lactation period (Robert and Schwanz 2011). Eastern grey kangaroos likely meet the assumptions of the TWH, and should be a suitable candidate to test its predictions. Offspring are weaned after about 18 months of maternal care (Poole 1975), so we expected a mother's condition to be correlated with that of her young, and that this relation would persist through adulthood. Also, the strong sexual dimorphism suggests that variability in reproductive success is greater for males than for females, so dominant males should be able to monopolize many paternities

whereas males in poor condition may not mate at all (Miller et al. 2010). Previous studies of juvenile sex ratio in eastern grey kangaroos reported a male bias (Caughley and Kean 1964; Stuart-Dick and Higginbottom 1989) in some populations and even sex ratios in others (Poole 1975). Juvenile sex ratio was also linked with environmental conditions in this species, as populations in drier parts of its range may show a male bias (Johnson and Jarman 1983).

Studies of progeny sex ratio studies continue to face the challenge of disentangling the different factors affecting it (Cockburn et al. 2002). Long-term studies can help overcome this challenge by monitoring individuals over a range of environmental conditions. We analyzed unusually detailed individual-level data from two populations of kangaroos monitored for 6 and 7 years to explore how maternal characteristics and environmental variables affected progeny sex ratio. We tested whether eastern grey kangaroos met the first two assumptions of the TWH: a correlation between maternal and offspring condition near the end of parental care exists and persists through adulthood. We then tested the TWH predictions, expecting that mothers in better condition should produce more sons and mothers in poor condition should produce more daughters.

2.3. Material and Methods

2.3.1. Study areas and populations

Wilsons Promontory-Wilsons Promontory National Park (38°57'S, 146°17'E) is on the southern tip of Victoria, Australia and includes about 1 km² of grassland around an emergency landing strip, with a density of about 4-6 kangaroos/ha (Glass 2013). Introduced red foxes *Vulpes vulpes* are the main predator of juveniles. Vegetation consists of a mosaic of grasses, herbs, sedges and ferns (Davis et al. 2010).

Kangaroos were captured by Zoletil injection, mostly using a telescopic pole syringe (King et al. 2011). About 10% were captured with a veterinary crossbow. Animals were marked with unique collar and ear-tag combinations, and sexed at first capture. Otherwise, this population was not manipulated in any way. In total, 659 individuals were marked between August 2008 and November 2013. During captures, we measured foot, leg and arm length, weighed each kangaroo and assigned an incisor wear score from 0 (teeth completely worn out) to 3 (almost no wear). Females were assigned to one of three age groups partly based on incisor wear: 'young' females were known-age individuals first caught as pouch young or subadults and aged 3-5 years while reproductively active during this study; 'prime-age' females had an incisor wear score of 1 to 2.5, and 'old' females a score of 0 to 0.5 (Gélin et al. 2013). For young females, we knew the year of primiparity, but it is possible that some females assigned to the 'prime-age' category were also primiparous.

Mothers were captured mostly between August and December, when they had a young in the pouch. Young were classified following Jaremovic and Croft (1991) as small (SPY), medium (MPY) or large pouch young (LPY). We attempted to capture all reproducing females when the young had reached the LPY stage at about 7-8 months of age. At that stage, a fully furred

head was at times visible protruding from the pouch. Captured offspring were sexed, measured (mass, head, foot and leg length) and marked using a unique color combination of small plastic ear tags. We recaptured most surviving young when aged about 2 years, generally in March.

We refer to female captures in August to December as ‘preconception’ with respect to the young produced the following year. Most births occur between December and January after a 36-day gestation (Poole, 1975). Mean capture date for females included in this study was October 7, whereas mean birth date of their next young was January 11, thus on average females were captured 96 days before parturition and 60 days before conception (SD = 49 days). Parturition date was estimated using sex-specific growth curves for pouch young (Poole et al. 1982). We used the average estimated birthdate based on head, foot and leg lengths at capture. We defined August 1st as day 1 for the reproductive season, thus birth dates were estimated as the number of days after August 1st.

Anglesea-Anglesea Golf Club is in the town of Anglesea (38°24'S, 144°10'E), Victoria, Australia. Vegetation is regularly watered and fertilized and is mostly grass (Coulson et al. 2014). Predators include both domestic dogs and red foxes. Capture techniques were the same as at the Wilsons Promontory. Capture effort was distributed throughout the year, thus juveniles were caught at all stages of development. As the specific objectives of the Anglesea research changed over time, so did the timing of female captures. Since 2007, 467 individuals were marked. Of these, 29 adult females received contraceptive implants (Wilson et al. 2013). Females at Anglesea were not systematically captured every year. To provide results comparable among the two populations, only females captured when they had a large pouch young were included in most analyses.

2.3.2. Indices of maternal condition

An individual's body condition should measure its energetic or nutritional state, usually accounting for its structural size (Peig and Green, 2009). Several different indices of body condition exist, mostly attempting to scale an individual's mass to a morphometric measurement (Green, 2001; Schulte-Hostedde et al. 2005; Peig and Green, 2010). No consensus, however, has emerged as to which index is more effective. We used two indices. The relative condition (k_n), is the ratio of the observed mass of an individual (M_i) to its predicted mass ($M_p = a L_i^b$). The values of the coefficients a and b for predicted mass correspond to the intercept and the slope of an ordinary least square regression (OLS) of mass against leg length, both log-transformed (Le Cren, 1951; Peig and Green, 2010). We also considered the scaled mass index (Peig and Green, 2009). However, because the correlation of leg length with the relative condition index was weaker ($r = 0.18$, $P = 0.013$) than its correlation with the scaled mass index ($r = -0.35$, $P < 0.0001$), we present only results with the relative condition index. Results using the scaled mass index were very similar.

2.3.3. Statistical analyses

All analyses were performed with R 3.0.2 (R Development Core Team 2013) and Rstudio user interface v. 0.98.501 (RStudio Integrated Development Environment, Boston). Since individual females were measured up to 6 times, we fitted a generalized mixed model with female ID as random effect to avoid pseudo-replication. Log-likelihood ratio tests were used to assess significance of random effects (Pinheiro and Bates, 2000; Zuur et al. 2009). Sex ratio analyses included 166 female-pouch young pairs at Wilsons Promontory National Park, of which 14 mothers were known primiparae. We used the 'glmer' function in the 'lme4' package to run mixed logistic regression of sex of pouch young coded as zero for females and one for males (Bates et al. 2014). The probability of having a son was modeled according to

maternal age class, parturition date, survival of the young born the previous year ($t - 1$), maternal mass preconception, date of capture, identity of the person taking measurements, year, leg length preconception, and an interaction between maternal mass preconception and year. Analyses presented in supplementary material were performed with a similar complete model replacing maternal mass with both body condition and leg length and an interaction between leg length and year. For Anglesea, analyses were performed on 21 female-pouch young pairs. The complete model included the probability of having a son as function of parturition date, date of capture, year and maternal mass preconception. The number of variables differed between the two populations due to the difference in sampling effort over time at Anglesea. The Trivers and Willard assumptions were tested using the same approach, first assessing the significance of the random factors. To test the correlation between mass of the young at the LPY stage or at age 2 and maternal mass, the function 'lmer' in the 'lme4' package was used to run a mixed linear regression of the mass of the young at LPY stage according to its sex, mother mass, capture date and year (Bates et al. 2014). To assess the correlation between offspring mass at LPY stage or at age 2 and mass of the young near adulthood (age 3) with its mother's, the function 'lm' in the 'stats' package was used to conduct a linear regression of the mass of the young according to its sex, mother mass, capture date and year (R Development Core Team 2013).

2.4. Results

2.4.1. Wilsons Promontory

From 2009 to 2013, juvenile sex ratio differed from parity only in 2009 when the proportion of males was 0.7 (40 males and 17 females, exact binomial test $P = 0.003$, CI 0.18-0.43). Juvenile sex ratio over the 5 years did not differ from parity (176 males; 148 females, proportion males 0.54; exact binomial test $P = 0.13$, CI 0.49-0.60).

The offspring sex ratio of 14 known primiparous females did not differ from parity (6 males; 7 females, CI 0.25-0.81). Primiparae were on average smaller (leg length: $t = -2.19$, $P = 0.03$) and tended to be lighter ($t = -1.95$, $P = 0.052$), than other females but showed substantial variation in leg length and mass preconception (Table 1).

Table 1 Leg length and preconception mass of primiparous and multiparous (excluding known primiparae) female eastern grey kangaroos at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2009-2013

		Minimum	Mean	Maximum
Primiparae (n = 14)	Leg length (mm)	432.0	468.8	510.0
	Mass (kg)	17.5	20.2	25.8
Multiparae (n = 152)	Leg length (mm)	475.0	520.5	558.0
	Mass (kg)	21.5	27.5	33.5

For 35 pouch young captured before 102 days of age, sex ratio did not differ from unity (exact binomial test, CI 0.39-0.65, $P = 0.79$). For these young, survival to LPY did not differ according to sex (males 10/15; females 16/20, $\chi^2 = 0.07$, $P = 0.93$).

Offspring mass at LPY stage or at age 2 were both related to maternal mass. Heavier mothers had heavier offspring (Table 2). Males were heavier than females. Capture date affected the mass of LPY but not that of 2-year-olds. Study year also affected offspring mass. Mass at age 3 was also related to mass at age 2 and sex, however its correlation with mass at LPY stage was not significant (Table 3).

Table 2 Effect of maternal mass on mass of large pouch young (LPY, about 7-8 months of age) and of 2-year-olds for eastern grey kangaroos at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2008 to 2013

Full model								
youngmass ~ offspringsex + mothermass + capturedate+ year + (1 motherid)								
Fixed effect	LPY n = 152				Age 2 n = 42			
	Estimate	SE	t	P	Estimate	SE	t	P
Intercept	-1.04	0.78	-1.34	0.018	11.27	3.27	3.45	<0.0001
Offspring sex	0.24	0.12	2.03	0.042	1.93	0.61	3.16	0.0016
Maternal mass	0.079	0.025	3.17	0.0015	0.25	0.12	2.11	0.035
Capture date	0.0027	0.0011	2.31	0.02	-	-	-	-
Year 2008	-0.35	0.28	-1.22	0.22	-	-	-	-
Year 2009	0.44	0.19	2.23	0.025	-	-	-	-
Year 2010	0.36	0.18	1.93	0.054	5.88	1.52	3.85	<0.0001
Year 2012	-0.52	0.18	-2.88	0.0039	-2.59	0.56	-4.58	<0.0001
Year 2013	-0.42	0.18	-2.29	0.021	-2.74	1.30	-2.10	<0.0001
Random effect	Variance				Variance			
ID	0.15				2.83			

Note: Estimates are from a generalized linear mixed model (GLMM) with maternal identity as random factor. The year 2011 is the reference for estimates of year effects. “Previouspysurvival” is the survival of the previous pouch young to different developmental states (0: No reproduction the previous year; 1: young did not survive to LPY stage; 2: young survived to LPY stage. Juveniles were not recaptured as 2-year-olds in the first 2 years of the study

Table 3 Effect of mass at about 7-8 months of age (LPY) and near the end of parental care (aged 2) on mass near adulthood (age 3), for eastern grey kangaroo at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2011 to 2013

Full model								
offspringmass (age 3) ~ offspringsex + offspringmass+ capturedate + year								
Fixed effect	LPY				Age 2			
	Estimate	SE	t	P	Estimate	SE	t	P
	n = 32				n = 33			
Intercept	22.29	1.82	12.26	<0.0001	8.67	1.58	5.46	<0.0001
Offspring sex	3.88	0.82	4.73	<0.0001	2.32	0.52	4.46	<0.0001
Offspring mass	0.75	0.46	1.62	0.12	0.77	0.092	8.28	<0.0001
Year 2008	2.76	2.93	0.94	0.35	-	-	-	-
Year 2010	1.79	2.61	0.69	0.50	-	-	-	-
Year 2012	-1.60	2.63	-0.61	0.55	-	-	-	-

Note: Estimates were generated using a linear model (LM). Offspring sex was coded as 0; female, 1; males. The table presents the full model followed by estimates and statistics for variables that remained in the simplest model chosen by backward stepwise selection

Offspring sex was affected by maternal mass: heavier females were more likely to have sons (Table 4, Fig. 1). Effect size was stronger when primiparous female were excluded, but was significant in models with and without primiparae. Males were born on average 1 day before females, but when primiparae were excluded the difference was not significant (Table 4). Capture date was kept in the final model even though it did not affect offspring sex because its removal significantly lowered the fit of models, both for all females (log-likelihood ratio test; $\chi^2 = 7.27$ $P = 0.007$) and excluding primiparae ($\chi^2 = 7.48$ $P = 0.006$). Year as a five-level fixed factor also affected offspring sex, as in both 2009 and 2010 sex ratio was male-biased compared to 2011. We selected 2011 as reference because the sex ratio was 0.54 and not different from parity (exact binomial test, CI 0.32-0.59, $P = 0.60$). Maternal identity was significant as a random factor in both models (all females, identity variance = 2.44 $\chi^2=6.97$, $P < 0.0001$; without primiparae, identity variance = 2.84, $\chi^2=6.22$, $P < 0.0001$). Maternal leg length preconception was not conserved in the final model and its removal did not lower the fit

of models (all females, $\chi^2=0.035$, $P = 0.85$; without primiparae, $\chi^2=0.42$, $P = 0.52$). When analyses were performed without maternal mass preconception, however, leg length affected offspring sex: larger mothers were more likely to have sons (Fig. S1, Supplementary Material). Leg length and mass were strongly correlated ($r = 0.74$, $P < 0.0001$), thus partly explained the same variance. Maternal relative condition did not affect offspring sex, regardless of whether or not primiparae were included (Table S1, Supplementary Material).

Table 4 Effect of preconception mass on the probability of producing a son for eastern grey kangaroo females at Wilsons Promontory, Victoria, Australia, 2008 to 2013

Full model								
Sex ~ birthdate + age + mass preconception + previouspysurvival + observer + capturedate + year + leg preconception + mass preconception *year + (1 id)								
Fixed effect	Excluding primiparae n = 152				All females n = 166			
	Estimate	SE	z	P	Estimate	SE	z	P
Intercept	-8.084	3.081	-2.62	0.0094	-7.12	2.77	-2.61	0.0091
Mass preconception	0.24	0.093	2.57	0.001	0.20	0.078	2.58	0.0098
Birth date	0.0069	0.0050	1.41	0.16	0.010	0.0051	2.17	0.030
Capture date	-0.0020	0.0047	-0.43	0.67	-0.005	0.0050	-0.95	0.34
Year 2009	3.13	0.98	3.20	0.0014	3.53	1.00	3.55	0.0004
Year 2010	1.46	0.67	2.19	0.029	1.53	0.69	2.22	0.026
Year 2012	1.18	0.66	1.80	0.072	1.28	0.68	1.88	0.061
Year 2013	0.45	0.67	0.66	0.51	0.57	0.68	0.83	0.41
Random effect	Variance				Variance			
ID	1.814				2.28			

Note: Estimates are from a generalized linear mixed model (GLMM) with maternal identity as random factor. The year 2011 is the reference for estimates of year effects. “Previouspysurvival” is the survival of the previous pouch young to different developmental states (0: No reproduction the previous year; 1: Pouch-Young did not survived to LPY stage; 2: Pouch-Young survived to LPY stage. The table presents the full model followed by estimates and statistics for variables that remained in the simplest model chosen by backward stepwise selection

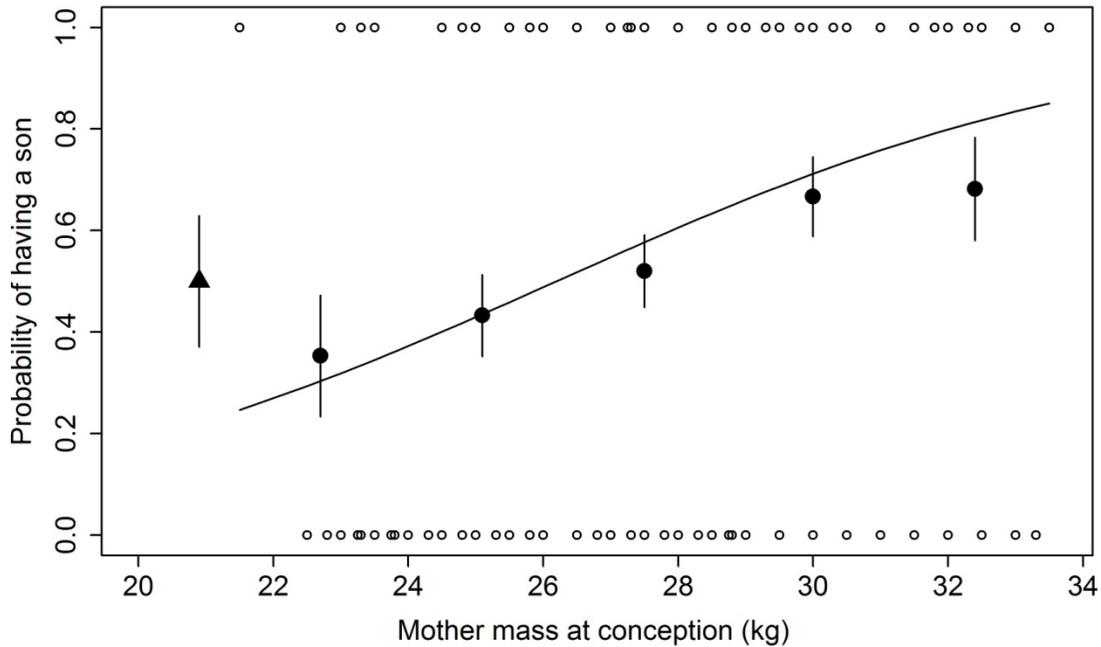


Figure 1: Probability to have a son (0: daughter, 1: son) for female eastern grey kangaroos according to mass pre-conception. Circles are observed data excluding known primiparous females, the logistic regression curve is from a generalized linear mixed model also excluding primiparae. Filled points are proportions of offspring (\pm SE) at intervals of 2.4 kg excluding primiparae. The triangle is the offspring sex ratio for primiparae and corresponds to the average mass of primiparous females.

2.4.2. Anglesea

From 2007 to 2013, juvenile sex ratio did not differ from parity, globally or in any year (112 males and 109 females, exact binomial test, CI, 0.44-0.57, $P = 0.89$). Capture timing at Anglesea varied over time. In 2007 - 2009 99 of 122 (81%) mothers were captured when they had SPYs while in 2010 – 2013 71 of 99 had LPYs ($\chi^2 = 5.82$, $P < 0.016$). Juvenile sex ratio also differed between these periods, being 34% male in the earlier period and 51% male in the latter ($\chi^2 = 60.34$, $P < 0.0001$). Therefore, although overall the probability that a captured young was a male had a nearly significant relationship with its developmental stage (Table 5), we cannot distinguish between sex-biased mortality and year effects on offspring sex ratio.

Table 5 Probability of an offspring being a male according to its developmental stage for eastern grey kangaroos at Anglesea, Victoria, Australia, 2007-2013

Full model Sex ~ pydevelopment + year + pydevelopment*year + (1|id)

	Estimate	s.e.	z value	p-value
Intercept	-0.19	0.19	-0.998	0.32
PY development	0.51	0.28	1.80	0.072
	Variance			
Id	0.35			

Note: Estimates from a generalized linear mixed model (GLMM) based on 221 observations with female identity as random variable. PY development was coded as 0; unfurred Small Pouch Young (SPY), 1; Furred Large Pouch Young (LPY). The table presents the full model followed by estimates and statistics for variables that remained in the simplest model chosen by backward stepwise selection

At Anglesea, maternal mass preconception had no effect on offspring sex (Table 6). Analyses included only offspring captured as LPY to be consistent with analyses at Wilsons Promontory. Maternal leg length preconception did not affect juvenile sex ratio as this variable was not selected in the model simplification.

Table 6 Probability of an offspring being a male according to maternal mass in eastern grey kangaroos at Anglesea, Victoria, Australia, 2007-2013

Full model				
Sex ~ birthdate + year + capturedate +mass preconception + (1 id)				
	Estimate	s.e.	z value	p-value
Intercept	57.56	4721	0.012	0.99
Mass preconception	-0.028	0.022	-1.27	0.21
Age 2	-17.12	3177	-0.005	0.996
Age 3	-40.75	7255	-0.006	0.996

Note: Estimates from a generalized linear model (GLM) based on 21 observations from 2007-2013 with female identity as a random variable. Age is defined as 1; Young, 2; Prime aged and 3; Old females. Young females are the reference group. The table presents the full model followed by estimates and statistics for variables that remained in the simplest model chosen by backward stepwise selection

2.5. Discussion

Offspring sex ratio at Wilsons Promontory National Park varied with preconception maternal characteristics: heavier mothers were more likely to have sons. Excluding known primiparous females, an increase in maternal mass of 2 kg from the mean (27.5 kg) led to an 11% increase in the probability of having a son, from 0.58 to 0.69. A study on Tammar wallabies reported similar results (Sunnuck and Taylor 1997). Maternal mass was not, however, related to offspring sex ratio for kangaroos at Anglesea, where we had a small sample size. The absence

of effect of maternal mass on juvenile sex ratio in one of two study populations corresponds with the inconsistency often reported by studies of progeny sex ratio (Hewison and Gaillard 1999; Cockburn et al. 2002; Sheldon and West 2004).

Eastern grey kangaroo appear to satisfy the two first assumptions of the Trivers and Willard Hypothesis: maternal mass was correlated with offspring mass at the LPY stage and at two years, after weaning. Although mass at age 2 was correlated with mass at age 3, near adulthood, mass at the LPY stage was not significantly correlated with mass at age 3. Given the limited sample size of offspring monitored to age 3, however, we could only detect strong effects, and given the positive trend we found it seems reasonable to assume that weaning mass is correlated with adult mass. We could not test the assumption that male reproductive success is more variable than female reproductive success. Male reproductive success in semi-captive eastern grey kangaroo increases with body mass and dominance rank (Miller et al. 2010), similarly to species such as red deer (*Cervus elaphus*) where a more variable reproductive success for males than for females has been documented (Clutton-Brock et al. 1986). Given also the strong sexual dimorphism, it seems reasonable to expect that for eastern grey kangaroo reproductive success is more variable for males than for females.

At Wilsons Promontory, models excluding maternal mass showed that maternal leg length, but not body condition, affected juvenile sex ratio (Table S1). Mothers with longer legs had a higher probability to give birth to sons than to daughters. Excluding known primiparous females, an increase of 10 mm from the mean (520 mm) was associated with an 8% greater chance of having a son. Maternal mass can vary with both structural size and body condition (Green 2001), but the concordant results for leg length, and the absence of an effect of body condition, suggest that its relationship with offspring sex ratio is mostly due to changes in structural size. Although the association of offspring sex appeared stronger with maternal

mass than with structural size, the two variables are closely correlated, as leg length explained 54% of the variability in mass: heavy mothers are also large mothers. Interestingly, primiparous females deviated from the pattern seen for older mothers for both mass and leg length, because primiparae produced an even offspring sex ratio. The reason for this age-dependent effect is unknown, and future work will address the age-specific fitness consequences of producing sons and daughters. Isaac et al. (2005), found a similar age-dependent effect for brushtail possums: multiparous females in better condition produced more sons but primiparae did not follow this trend.

Trivers and Willard (1973) predicted that maternal body condition should affect offspring sex ratio, assuming that body condition was correlated with ability to provide care. Instead, our analyses indicate a relationship between offspring sex and maternal mass, not maternal condition. We found that large mothers, not fat mothers, produced more sons. Large females likely have a higher reproductive potential than small ones and may be able to provide greater maternal care. Studies on tammar wallabies support this interpretation, reporting a positive correlation between maternal mass, milk production and growth of the young (Green et al. 1988). Robert et al. (2010) used cross-fostering to investigate variation in maternal reproductive potential of tammar wallabies according to the sex of the offspring birthed. Females that produced sons were more likely to wean the young assigned to their pouch, regardless of its sex. Robert et al. (2010) suggested that females with higher reproductive potential are more likely to give birth to a son, although neither mass nor condition of mothers were related to offspring sex. Robert and Braun (2012) revealed that the milk of mothers of sons contained more protein than the milk of mothers of daughters between 100 and 215 days post partum. In that study, the smallest mothers only produced daughters, but overall maternal foot length was not a significant predictor of offspring sex. A recent study of the same species found that females in better condition were more likely to have sons in only one of two years (Schwanz and Robert 2014).

The foraging behavior of eastern grey kangaroos suggests a greater energetic cost of sons, as bite rate is faster for mothers of sons than mothers of daughters (Gélin et al. 2013). Therefore, although mothers of sons are heavier and likely have a greater reproductive potential than mothers of daughters, they still must compensate for the additional cost of raising a son by increasing their feeding rate. Gélin et al. (2015) found that mothers that weaned sons were more likely to be reproductively successful the following year than mothers that weaned daughters, and suggested that females with greater reproductive potential may be more likely to conceive sons.

Maternal condition had no effect on offspring sex, therefore our results do not strictly support the Trivers and Willard Hypothesis. Body condition, however, is not easily measured, and there continues to be debate about the most appropriate condition index linking the mass of an individual to its size (Green 2001; Schulte-Hostedde et al. 2005; Peig and Green 2010). Because eastern grey kangaroo are partly income breeders (Gélin et al. 2013) and have indeterminate growth, any index linking mass to skeletal size may not adequately reflect condition, partly because both mass and size can vary from one year to the next. Reproductive females vary substantially in size (Table 1), and it may be difficult for a small female to raise a son even when in good condition. The larger size of sons may become a problem as they grow, possibly forcing an earlier exit from the pouch of smaller mothers. Therefore, our results from Wilsons Promontory support the Trivers and Willard Hypothesis in the broader sense, since the tendency for heavier females to give birth to sons appears to be adaptive. Perhaps indeterminate growth in female kangaroos is associated with a reproductive advantage of larger size. Field observations do not suggest a role of female size or dominance on access to resources, as aggressive interactions among females are extremely rare (Maguire et al. 2006). Larger mothers may be able to provide more maternal care independently of their condition, a hypothesis that will be tested by continuing to monitor this population.

Environmental effects on sex ratio are common (Kruuk et al. 1999; Weladji and Holand 2003; Baeta et al. 2012) and the strong year effect on sex ratio that we reported may be partly caused by unknown environmental effects. Both 2009 and 2010, when offspring sex ratio was male biased, appeared favourable years compared with 2011, based on the proportion of females that reproduced and on juvenile survival (Gélin et al. 2015). Future research will investigate if favourable years are consistently associated with a higher probability of producing sons. The apparent effect of birth date on offspring sex, however, may reflect a bias in birth date estimate. Birth dates were estimated from morphometric measurements based on sex-specific growth models established from a captive population (Poole 1982). Birth date estimates may be sex-biased if male and female young grew at different rates in our study population compared to captive individuals. It is also possible that in unfavorable years early mortality may differ according to offspring sex (Clutton-Brock et al. 1985), but in macropods that relationship could be complicated by the link between reproductive potential and production of sons (Robert et al. 2010; this study). To examine these possibilities, we have begun a program of recaptures of females carrying pouch young, to measure in-pouch growth rates and assess any possible sex-differential early mortality.

At Anglesea, if year of study is ignored, early mortality in the pouch appeared biased toward daughters, making capture of sons more likely at a later developmental stage. Differential mortality according to offspring sex is a possible mechanism for biased sex ratio (Clutton-Brock 1991; Kruuk et al. 1999; Robert and Schwanz 2011). For sexually-dimorphic species like kangaroos, however, one would expect male-biased early mortality (Clutton-Brock 1991). Also, sex ratios varied substantially over time in both study areas, and data on sex ratio in different years at Anglesea were mostly limited to either very small pouch young or to large young captured shortly before permanent pouch exit. Our analysis, therefore,

cannot distinguish sex-differential mortality from annual differences in offspring sex ratio. It is also possible that mortality according to sex of the young varies among years. Our limited sample for the Wilsons Promontory population does not suggest sex-biased mortality of small pouch young.

In conclusion, our research suggests that maternal mass is a strong determinant of offspring sex ratio in eastern grey kangaroos. The inconsistent results for primiparous mothers, and the lack of an apparent effect of maternal mass on sex ratio at Anglesea, however, suggest that additional variables likely affect sex ratio bias in kangaroos. A prediction from our study is that sex-specific growth, survival and reproduction should also vary according to maternal size. Ongoing research is collecting the long-term individual-based data necessary to test that prediction.

2.6. Supplementary Material

Table 7: Effect of preconception condition and leg length on the probability of producing a son for eastern grey kangaroo females at Wilsons Promontory, Victoria, Australia.

Full model								
Sex ~ birthdate + age + Leg preconception + condition+ previouspysurvival + observer + capturedate + year + leg preconception *year + (1 id)								
Fixed effect	Excluding primiparae n = 152				All females n = 166			
	Estimate	SE	z	P	Estimate	SE	z	P
Intercept	-24.06	9.26	-2.6	0.0094	-14.95	6.37	-2.35	0.019
Leg length preconception	0.033	0.016	2.07	0.038	0.020	0.011	1.77	0.078
Birth date	0.0075	0.0050	1.52	0.13	0.010	0.0050	2.10	0.036
Capture date	-0.0018	0.0049	-0.37	0.71	-0.005	0.0050	-1.05	0.2917
Year 2009	3.46	0.96	3.60	0.0003	3.19	0.95	3.36	0.0008
Year 2010	1.64	0.67	2.44	0.015	1.34	0.66	2.02	0.043
Year 2012	1.11	0.65	1.71	0.088	1.00	0.69	1.46	0.14
Year 2013	0.26	0.65	0.41	0.68	0.27	0.71	0.39	0.70
Condition preconception	4.98	3.07	1.62	0.10	2.96	2.85	1.04	0.30
Random effect	Variance				Variance			
ID	1.814				1.796			

Note: Estimates are from a generalized linear mixed model (GLMM) for data from 2008-2013 with maternal identity as random factor. The year 2011 is the reference for estimates of year effects. The term “conception” refers to the capture of the females about 3-4 months prior to the peak of conceptions, when leg length was measured. Birth date of the young was estimated from morphometric measurements. “Previouspysurvival” is as the survival of the previous pouch young to different developmental stages. The table presents the full model followed by estimates and statistics for variables that remained in the simplest model chosen by backward stepwise selection.

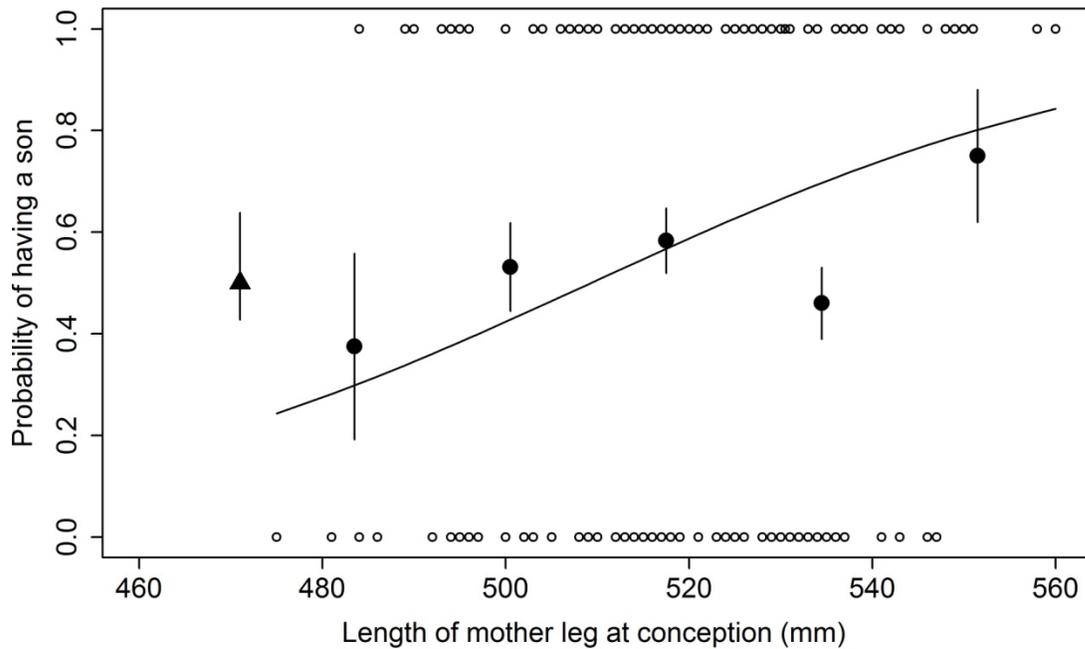


Figure 2: Probability of having a son (0: daughter, 1: son) for female eastern grey kangaroos according to leg length at conception. Circles are observed data excluding known primiparous females, the logistic regression curve is from a generalized linear model also excluding primiparous mothers. Filled points are proportions of offspring (\pm SE) at five intervals of 17 mm each from the observed data excluding primiparae. The triangle is the offspring sex ratio for primiparae.

2.7. Acknowledgements

We are grateful to the contribution of students and field assistants over the years especially E. Rioux Paquette, W. King, U. G elin, A. Mackay, T. Allen, M. Wilson, S. Garnick and J. Cripps. This research was supported financially by the Natural Sciences and Engineering

Research Council of Canada (NSERC), the Australian Research Council (ARC) Linkage Program, the Ministère de l'Éducation, du Loisir et du Sport of Québec (MELS), the Holsworth Wildlife Research Endowment, Parks Victoria and the Université de Sherbrooke. We appreciate the logistic support of Parks Victoria and the Anglesea Golf Club.

2.8. References

- Baeta R, Bélisle M, Garant D (2012) Importance of breeding season and maternal investment in studies of sex-ratio adjustment: a case study using tree swallows. *Biol Lett* 8:401-404
- Bates DM, Maechler M, Dai B (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes, <http://lme4.r-forge.r-project.org/>
- Cameron EZ (2004) Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers–Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proc R Soc Lond B* 271:1723-1728
- Cameron EZ, Linklater WL, Stafford KJ, Veltman CJ (1999) Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behav Ecol* 10:472-475
- Caughley G, Kean R (1964) Sex ratios in marsupial pouch young. *Nature* 204:491
- Clark AB (1978) Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201:163-165
- Clutton-Brock T (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1985) Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313:131-133
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1986) Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim Behav* 34:460-471

- Clutton-Brock TH, Iason GR (1986) Sex ratio variation in mammals. *Q Rev Biol* 61:339-374
- Cockburn A (1989) Sex-ratio variation in marsupials. *Aust J Zool* 37:467-479
- Cockburn A, Legge S, Double MC (2002) Sex ratios in birds and mammals: can the hypotheses be disentangled? In: Hardy I (ed) *Sex Ratios : Concepts and Research Methods*. Cambridge University Press, New York, pp. 266-286
- Coulson G, Cripps JK, Wilson ME (2014) Hopping down the main street: eastern grey kangaroos at home in an urban matrix. *Animals* 4:272-291
- Coulson G, MacFarlane AM, Parsons SE, Cutter J (2006) Evolution of sexual segregation in mammalian herbivores: kangaroos as marsupial models. *Aust J Zool* 54:217-224
- Davis NE, Forsyth DM, Coulson G (2010) Facilitative interactions between an exotic mammal and native and exotic plants: hog deer (*Axis porcinus*) as seed dispersers in south-eastern Australia. *Biol Invasions* 12:1079-1092
- Festa-Bianchet M (1996) Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Ecoscience* 3:42-44
- Fisher RA (1958) *The genetical theory of natural selection*. Dover Publications, New York
- Gélin U, Wilson ME, Coulson GC, Festa-Bianchet M (2013) Offspring sex, current and previous reproduction affect feeding behaviour in wild eastern grey kangaroos. *Anim Behav* 86:885-891
- Gélin U, Wilson ME, Cripps J, Coulson GC, Festa-Bianchet M (2015) Experimental manipulation of female reproduction demonstrates its fitness costs in kangaroos. *J Anim Ecol* 84: 239-248

- Glass R (2013) Assessing the precision and accuracy of Distance sampling for estimating the abundance of eastern grey kangaroos. M.Sc. thesis, Dept. of Zoology, Univ Melbourne
- Green AJ (2001) Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82:1473-1483
- Green B, Merchant J, Newgrain K (1988) Milk consumption and energetics of growth in pouch young of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Aust J Zool* 36:217-227
- Hamilton WD (1967) Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488
- Hewison AJM, Andersen R, Gaillard J-M, Linnell JDC, Delorme D (1999) Contradictory findings in studies of sex ratio variation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behav Ecol Sociobiol* 45:339-348
- Hewison AJM, Gaillard J-M (1999) Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends Ecol Evol* 14:229-234
- Isaac JL, Krockenberger AK, Johnson CN (2005) Adaptive sex allocation in relation to life-history in the common brushtail possum, *Trichosurus vulpecula*. *J Anim Ecol* 74:552-558
- Jaremovic R, Croft D (1991) Social organization of the eastern grey kangaroo (Macropodidae, Marsupialia) in southeastern New South Wales. I. Groups and group home ranges. *Mammalia* 55:169-186
- Jarman P (1983) Mating system and sexual dimorphism in large terrestrial, mammalian herbivores. *Biol Rev* 58:485-520
- Jarman PJ (1991) Social behavior and organization in the Macropodoidea. *Adv Stud Behav* 20:1-50

- Johnson C, Jarman P (1983) Geographical variation in offspring sex ratios in kangaroos. Search 14:152-154
- Johnson CN, Ritchie EG (2002) Adaptive biases in offspring sex ratios established before birth in a marsupial, the common brushtail possum *Trichosurus vulpecula*. Behav Ecol 13:653-656
- King WJ, Wilson ME, Allen T, Festa-Bianchet M, Coulson G (2011) A capture technique for free-ranging eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*) habituated to humans. Aust Mammal 33:47-51
- Kruuk LE, Clutton-Brock TH, Albon SD, Pemberton JM, Guinness FE (1999) Population density affects sex ratio variation in red deer. Nature 399:459-461
- Le Cren E (1951) The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J Anim Ecol 20:201-219
- Maguire, G, Ramp D, Coulson G (2006) Foraging behaviour and dispersion of eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*) in an ideal free framework. J Zool 268: 261–269
- Martin JGA, Festa-Bianchet M (2011) Sex ratio bias and reproductive strategies: What sex to produce when? Ecology 92:441-449
- Miller EJ, Eldridge MDB, Cooper DW, Herbert CA (2010) Dominance, body size and internal relatedness influence male reproductive success in eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*). Reprod Fert Develop 22: 539-549
- Mysterud A, Yoccoz NG, Stenseth NCHR, Langvatn R (2000) Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. J Anim Ecol 69:959-974

- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883-1891
- Peig J, Green AJ (2010) The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Funct Ecol* 24:1323-1332
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed effects models in S and S-PLUS. Springer, New York
- Poole W (1975) Reproduction in the two species of grey kangaroos, *Macropus giganteus* Shaw and *M. fuliginosus* (Desmarest). II. Gestation, parturition and pouch life. *Aust J Zool* 23:333-353
- Poole W, Carpenter S, Wood J (1982) Growth of grey kangaroos and the reliability of age determination from body measurements I. The eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. *Wildlife Res* 9:9-20
- Poole W, Catling P (1974) Reproduction in the two species of grey kangaroo, *Macropus giganteus* Shaw. Sexual maturity and oestrus. *Aust J Zool* 22:277-302
- Robert KA, Braun S (2012) Milk composition during lactation suggests a mechanism for male biased allocation of maternal resources in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *PLoS ONE* 7:e51099
- Robert KA, Schwanz LE (2011) Emerging sex allocation research in mammals: marsupials and the pouch advantage. *Mammal Rev* 41: 1-22
- Robert KA, Schwanz LE, Mills HR (2010) Offspring sex varies with maternal investment ability: empirical demonstration based on cross-fostering. *Biol Lett* 6:242-245
- Schulte-Hostedde AI, Zinner B, Millar JS, Hickling GJ (2005) Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86:155-163

- Schwanz LE, Robert KA (2014) Proximate and ultimate explanations of mammalian sex allocation in a marsupial model. *Behav Ecol Sociobiol* 68:1-12
- Sheldon BC, Stuart A, West S (2004) Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *Am Nat* 163:40-54
- Silk JB (1983) Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *Am Nat* 121:56-66
- Stuart-Dick RI, Higginbottom KB (1989) Strategies of parental investment in Macropodoids. In: Grigg GC, Hume ID, Jarman PJ (eds) *Kangaroo, Wallabies and Rat-Kangaroos*. Surrey Beatty and Sons, Sydney, pp 571-592
- Sunnucks P, Taylor AC (1997) Sex of pouch young related to maternal weight in *Macropus eugenii* and *M. parma* (Marsupialia: Macropodidae). *Aust J Zool* 45:573-578
- Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90-92
- Weladji RB, Holand Ø (2003) Sex ratio variation in reindeer *Rangifer tarandus*: a test of the extrinsic modification hypothesis. *Wildlife Biol* 9:29-36
- West S (2009) *Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton
- Wilson ME, Coulson G, Shaw G, Renfree MB (2013) Deslorelin implants in free-ranging female eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*): mechanism of action and contraceptive efficacy. *Wildlife Res* 40:403-412
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Ce projet de maîtrise a permis de mettre en lumière un effet important de la masse et de la taille d'une femelle kangourou gris de l'Est sur le sexe de son jeune. De plus, l'absence d'effet de la condition corporelle d'une mère sur le sexe de son jeune amène un questionnement sur le choix d'un indice de condition corporelle pour une espèce ayant une croissance indéterminée. Toutefois, l'importance du facteur de l'année sur le sexe du jeune suggère l'effet de certaines variables environnementales. Alors que des résultats différents pour la seconde population à l'étude mettent en évidence le fait que les études sur le sex-ratio présentent fréquemment des résultats incohérents à la fois pour la même espèce que pour des espèces différentes. Cette incohérence est possiblement due à de la variation dans les facteurs écologiques qui affectent le sex-ratio. Dans le cas présent, il est également possible que cette incohérence soit attribuable à la grande disparité entre les tailles d'échantillons disponibles pour les analyses. Les études à long terme utilisant la méthode de capture-marquage-recapture présentent une excellente opportunité pour clarifier l'effet de plusieurs variables sur le sex-ratio d'une espèce ainsi que leur variation dans le temps.

3.1. Condition corporelle

Mon étude a permis de souligner que chez le kangourou le choix de la mesure de condition corporelle est encore plus important puisqu'il s'agit d'une espèce à la croissance indéterminée. Un indice de condition corporelle se veut un reflet de l'état de santé, des réserves énergétiques d'un individu (Green, 2001; Schulte-Hostedde et al. 2005; Peig et Green, 2010). Les indices de condition utilisant une mesure de longueur corporelle et de masse d'un individu tentent de quantifier la masse relative à la taille, qui devrait représenter les réserves énergétiques d'un

individu (Green, 2001, Peig et Green, 2009; Peig et Green, 2010). Un bon indice de condition corporelle devrait impliquer une taille standardisée adéquatement, faisant en sorte qu'une comparaison entre les individus d'une population soit possible, en plus de refléter un maximum de variabilité entre les individus, mais aussi pour un même individu d'une capture à l'autre (Peig et Green, 2010; Taillon et al. 2011).

Il n'existe pas de consensus actuellement sur l'utilisation préférentielle d'un indice de condition liant une longueur corporelle avec la masse d'un individu plutôt qu'un autre. De plus, des revues de littérature ont montré qu'il existe une grande hétérogénéité parmi les mesures de condition corporelle d'un individu utilisées par les études sur la variation du sex-ratio. Le moment où la mesure de condition corporelle est mesurée a aussi une grande incidence sur l'appui d'une étude à l'hypothèse de Trivers et Willard (Cameron, 2004; Sheldon et West, 2004). Chez les ongulés, l'importance de la taille d'effet de la condition corporelle de la mère sur le sexe de son jeune est quatre fois supérieure lorsque la mesure de la condition corporelle est prise avant ou lors de la conception (Sheldon et West, 2004). La revue de littérature de Cameron et collègues (2004) montre quant à elle, que seulement 34% de 422 études supportent l'hypothèse de Trivers et Willard et que ce nombre grimpe à 74% si la mesure de condition corporelle est prise au moment de la conception. Prenant ceci en considération, j'ai utilisé une mesure de condition corporelle prise quelques semaines avant la conception. J'ai aussi testé deux indices de condition différents, soit le « scaled mass index » et l'indice de condition relative (Le Cren, 1951; Peig et Green, 2009).

Les deux indices de condition corporelle ont générés des résultats forts différents pour les kangourous. En effet, le « scaled mass index » présente une corrélation négative ($r = -0.35$, $P < 0.0001$) avec la taille d'un individu alors que l'indice de condition relative lui, présente une corrélation positive ($r = 0.18$, $P = 0.013$). Ceci illustre donc la différence entre les deux indices

au niveau de la prise en compte de la taille. J'ai sélectionné l'indice de condition relative puisqu'il présentait la plus faible corrélation avec la taille. Ceci étant dit, peu importe l'indice utilisé, la condition de la mère au moment de la conception, n'a pas d'effet sur le sexe de son jeune.

La différence entre les deux indices de condition corporelle force tout de même le questionnement suivant; pour une espèce ayant une croissance indéterminée, quel indice de condition serait le plus efficace. De plus, le taux de croissance annuel des différents membres des kangourous est variable. Par exemple, notre suivi individuel suggère que le pied semble ralentir sa croissance plus rapidement que le bras et la jambe. Le choix de la mesure squelettique utilisée pour calculer un indice de condition corporelle est donc important. À titre d'exemple, un indice de condition corporelle basé sur la longueur du pied a été utilisé par Schwanz et Robert (2014). Dans l'éventualité où la variation en croissance des différents membres est comparable à celle observée chez les kangourous, l'âge devrait avoir un grand impact sur l'indice de condition puisque le pied connaît une faible croissance après un certain âge alors que la masse, la longueur de la jambe et celle du bras varient grandement.

De plus, le dynamisme de la croissance d'un kangourou gris de l'Est au cours de sa vie est peu documenté. En effet, il n'y a que très peu de mesures répétées chez les mêmes individus, surtout des individus d'âge connu. Il nous est présentement impossible d'estimer la variabilité en croissance attribuable au sexe, à l'âge et aux variations environnementales. Il est donc très difficile de prendre en compte la taille structurelle d'un individu afin de calculer un indice de condition corporelle. Ne pouvant toujours pas offrir de réponse quant à l'indice corporel idéal à l'étude du kangourou gris de l'Est, mon projet de maîtrise a permis de constater que leur croissance indéterminée est un élément important à considérer dans le choix d'un indice corporel adéquat. Il est donc possible qu'un indice de longueur corporelle liée à la masse ne soit pas approprié pour cette espèce puisque les deux peuvent varier annuellement.

3.2. Hypothèse de Trivers et Willard

L'objectif principal de ma maîtrise qui était de vérifier l'hypothèse de Trivers et Willard chez le kangourou gris de l'Est a été atteint. Ce projet m'a aussi permis de tester deux des trois suppositions de cette hypothèse. Considérant qu'il existe un très grand nombre d'études sur le sex-ratio, il est intéressant de constater que peu d'entre elles ont expérimenté les suppositions de l'hypothèse de Trivers et Willard avant de la tester (Hewison et Gaillard, 1999). Tel que souligné par Hewison et Gaillard (1999) les données nécessaires à la vérification des trois suppositions sont difficiles à obtenir.

Grâce à un suivi de 6 ans de la population de kangourou gris de l'Est située au Wilson Promontory National Park, j'ai pu tester les deux premières suppositions de l'hypothèse de Trivers et Willard à savoir que la condition de la mère est corrélée à celle de son jeune à la fin de la période d'investissement parental et que cette condition perdure jusqu'à l'âge adulte (Trivers et Willard, 1973). Malheureusement, la troisième supposition stipulant que le succès reproducteur des individus d'un sexe (généralement mâle) soit plus variable que l'autre n'a pu être testée dans le cadre de mon projet. Tel que souligné par Hewison et Gaillard (1999), les données pour tester cette dernière supposition sont particulièrement difficiles à obtenir et il est nécessaire de connaître le succès reproducteur des deux sexes. L'une des rares études ayant permis d'offrir un test satisfaisant de cette supposition a été publiée en 1986, sur une population de cerf élaphe de l'île de Rum (Clutton-Brock et al. 1986). Dans le cadre de mon projet, les données ne sont accumulées que depuis 6 ans sur l'aire d'étude principale. Il est alors trop tôt pour connaître le succès reproducteur à vie des individus des deux sexes. Cependant, une étude réalisée par Miller *et al.* (2010) a lié le succès reproducteur des mâles chez le kangourou gris de l'Est au statut de dominance et la taille d'un individu par rapport aux autres. Cette corrélation génère souvent une variation en succès reproducteur des mâles

plus grande que pour les femelles (Clutton-Brock et al. 1986). On pourrait donc raisonnablement s'attendre à ce que la troisième supposition s'applique pour cette espèce.

Mon projet de maîtrise démontre que le sex-ratio dans la population du Wilsons Promontory varie en fonction des caractéristiques de la mère, soit la masse et la longueur de la jambe. Les femelles plus lourdes ainsi que les femelles ayant une jambe plus longue ont une plus grande probabilité de donner naissance à des fils. Ces deux variables sont aussi fortement corrélées: une mère plus lourde a généralement aussi une taille structurelle plus importante. Ces résultats sont très intéressants puisque la condition corporelle de la mère, elle, n'est pas liée au sex-ratio. Les résultats de ce projet de maîtrise n'appuient donc pas l'hypothèse de Triver et Willard au sens strict, car ils ne soutiennent pas la prédiction d'une corrélation positive entre la condition corporelle de la mère et la production de fils. Ici, nous suggérons plutôt que la taille structurelle ainsi que la masse d'une femelle sont liées à son potentiel reproducteur, c'est-à-dire qu'une grande femelle aurait aussi un grand potentiel reproducteur. Une femelle ayant un plus grand succès reproducteur pourrait être en mesure d'offrir de meilleurs soins maternels. Il nous est difficile d'identifier pour le kangourou gris de l'Est comment pourrait se traduire un plus grand succès reproduction. Toutefois, certains exemples peuvent être tirés du Wallaby de l'île d'Eugène, espèce chez qui le potentiel reproducteur a été lié au sex-ratio dans quelques études. D'abord, Green et al. (1988) ont trouvé une corrélation entre la masse maternelle ainsi que la production de lait et la croissance de son jeune. Puis, lors d'une étude utilisant l'« adoption croisée » Robert et al. 2010, ont fourni des évidences à savoir qu'une femelle ayant produit un fils est plus en mesure d'élever son jeune adoptif jusqu'au sevrage et ce, peu importe le sexe du jeune adoptif. Finalement, une étude a révélé que le lait produit par les mères de fils contenait plus de protéines que le lait des mères de filles (Robert et Braun, 2012). Chez le kangourou gris de l'Est, au sein de la même population que le présent projet de maîtrise, Gélín et al (2015), a d'ailleurs suggéré que les femelles ayant un plus grand potentiel reproducteur avaient une plus grande probabilité de concevoir des fils. Aussi, tel que souligné précédemment, un indice de condition corporelle liant une longueur corporelle avec la masse

d'un individu chez une espèce où ces deux variables peuvent varier annuellement est discutable. En effet, il est possible qu'une petite femelle bien qu'étant en bonne condition corporelle puisse avoir des difficultés à élever un fils, le sexe le plus coûteux (Gélin et al 2013), simplement car elle est de plus petite taille. Elle pourrait donc être obligée de forcer son jeune à quitter de façon permanente sa poche plus tôt qu'une grande femelle. Étant donné la taille plus importante des fils que des filles à cet âge, cette sortie prématurée pourrait avoir des conséquences négatives plus importantes pour un fils. Il est donc également possible qu'un indice de condition corporelle chez le kangourou gris de l'Est ne soit pas un bon reflet du potentiel reproducteur d'un individu. Le présent projet de maîtrise ne présente pas un appui à l'hypothèse de Trivers et Willard, telle quelle fut énoncée par les auteurs, mais il en supporte l'idée générale, à savoir que les femelles ayant un potentiel reproducteur relativement fort ont tendance à donner naissance à des fils.

3.3. Primipares

Un résultat inattendu de ce projet de maîtrise est le cas particulier des primipares qui ne suivent pas la tendance des autres femelles par rapport à la variation du sex-ratio. Alors que les femelles plus lourdes et les femelles ayant les jambes plus longues ont tendance à donner naissance à des fils, les primipares ont des probabilités équivalentes de donner naissance tant à un fils qu'à une fille. Ce résultat est surprenant puisque les primipares sont plus légères (masse moyenne, primipares : 20.2 kg; multipares : 27.5 kg) et ont des jambes plus courtes que les multipares (longueur moyenne, primipares : 469 mm; multipares : 520.5 mm). Ce projet n'est pas le premier à souligner un effet différent des primipares sur le sex-ratio chez les marsupiaux puisqu'une étude sur l'opossum à queue en brosse a montré que les primipares ont tendance à produire plus de mâles que les multipares (Isaac et al. 2005). Bien que le présent projet ne soit pas en mesure de fournir l'explication qui exprime pourquoi les primipares échappent à la tendance populationnelle, il a tout de même permis de l'identifier et pourrait

orienter de nouvelles recherches dans le futur. Il serait aussi intéressant de déterminer si la primiparité ou l'âge de la mère a un effet sur la survie du jeune selon son sexe.

3.4. Conditions environnementales

Plusieurs études ont soulevé l'importance des conditions environnementales sur le sex-ratio. En effet, des variables comme la densité de la population, le climat ainsi que la productivité végétale lors de la saison de reproduction ont tous eu des effets sur le sex-ratio de différentes espèces (Kruuk et al. 1999; Post et al. 1999; Mysterud et al. 2000; Weladji et Holand, 2003). À l'instar de ces études, mon projet de maîtrise a aussi permis de dénoter l'influence des conditions environnementales sur le sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est. Mes analyses ont suggéré que certaines années ont un effet significatif sur le sexe du jeune. En 2009 et 2010, les jeunes avaient une plus forte probabilité d'être de sexe mâle par rapport aux autres années de l'étude. De plus, en 2009 le sex-ratio populationnel des juvéniles était biaisé en faveur des mâles, leurs proportion était de 70% (40 mâle et 17 femelles, test exacte binomial $P = 0.003$, CI 0.18-0.43). Les autres années ne présentaient pas de divergence en termes de sex-ratio au niveau de la population par rapport à un ratio égalitaire. Ces différences entre les années suggèrent la présence de facteurs environnementaux qui pourraient influencer le sex-ratio.

Aussi, si on classifie les saisons de reproduction selon le succès reproducteur moyen, tel que suggéré par Baeta *et al.* (2012), il est possible de constater que les années 2009-2010 sont de « bonnes » années en terme de reproduction. En effet, parmi toutes les femelle marquées, plus de 77% d'entre elles se sont reproduites et plus de 83% des jeunes produits durant ces années ont survécus jusqu'au stade de LPY. En comparaison avec 2011 et 2013 où moins de 73% des femelles s'étaient reproduites et moins de 53% des jeunes avaient survécu jusqu'au stade de

LPY. Ces années peuvent être considérées comme inférieures en terme de qualité de la saison de reproduction. Ainsi, il semble que les « bonnes années » en termes de reproduction sont biaisées en faveur des fils (2009 : 70% ; 2010 60% de mâles) comparativement à des années inférieures en succès reproducteur (2011 : 54% et 2013 : 42% de mâles).

Les analyses effectuées dans le cadre de mon projet de maîtrise ont permis de suggérer qu'un effet annuel, probablement d'origine environnementale, affecte le sex-ratio du kangourou gris de l'Est (Kruuk et al. 1999; Post et al. 1999; Mysterud et al. 2000; Weladji et Holand, 2003). Il a notamment été suggéré que si des effets maternels comme la condition corporelle d'un individu sur le sex-ratio pouvaient être adaptatifs, les effets de variables extrinsèques telles les conditions environnementales pourraient ne pas être adaptatifs, donnant ainsi lieu à une action complexe de différents types de variables sur le sex-ratio. Par exemple, il est possible que les effets maternels, liés à l'aptitude phénotypique des individus, sur le sex-ratio requièrent de bonnes conditions environnementales pour être détectables dans une population. Toutefois, de mauvaises conditions environnementales pourraient affecter le sex-ratio à la naissance par un mécanisme différent comme une mortalité qui ne serait pas adaptative. Bien que les données actuelles ne permettent pas de préciser la nature extrinsèque de la ou des variables ayant un effet sur le sex-ratio chez le kangourou gris de l'Est, ceci souligne le grand intérêt des études populationnelles de type capture-marquage-recapture afin de démêler l'action de différentes variables sur le sex-ratio.

Mon projet de maîtrise a aussi permis de comparer deux populations distinctes quant à la variation du sex-ratio. Les conditions environnementales de ces deux sites sont très différentes; au Wilsons Promontory les kangourous se retrouvent à forte densité et le climat peut grandement affecter la disponibilité des ressources, alors que pour la population du Anglesea Golf Club la densité de la population est moins élevée et l'herbe est maintenue et

arrosée fréquemment. On pourrait donc s'attendre à ce que les kangourous de cette population soient en meilleure condition. Tel que l'on pouvait s'y attendre les résultats quant à la variation du sex-ratio pour ces deux populations sont très différents. Il est toutefois important de rappeler que les données disponibles afin d'effectuer les analyses ne permettaient qu'une relativement faible puissance statistique. Pour la population du Anglesea Golf Club, aucune caractéristique maternelle testée ne semble affecter le sex-ratio. Ceci, à l'instar de plusieurs études précédentes, peut suggérer que certaines conditions environnementales peuvent masquer l'effet de certaines variables sur le sex-ratio (Kruuk et al. 1999; Post et al. 1999; Mysterud et al. 2000; Weladji et Holand, 2003). Ce résultat souligne aussi que le présent projet représente un cas typique d'étude sur le sex-ratio où l'on suspecte l'action de plusieurs variables et l'on retrouve des résultats incohérents autant au sein d'une même espèce que pour des espèces différentes (Clutton-Brock et Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991; Hewison et Gaillard, 1999).

3.5. Conclusion

En conclusion, mon projet de maîtrise a testé l'hypothèse de Trivers et Willard pour une espèce présentant des caractéristiques permettant une comparaison avec les ongulés, un groupe taxonomique sur lequel de nombreuses études ont été réalisées, mais aussi d'autres caractéristiques uniques aux Macropodes. Ceci permet évidemment d'étendre les connaissances sur le kangourou gris de l'Est, mais aussi de mettre mes résultats en perspective avec ceux des marsupiaux, un groupe taxonomique sur lequel l'effet, parfois fort, de nombreuses variables sur le sex-ratio ont été identifiés. Les résultats de ma maîtrise présentent de forts effets de la masse ainsi que de la longueur de jambe des mères sur le sex-ratio et soulignent l'absence d'effet de la condition corporelle sur celui-ci. De ces résultats ressort un questionnement à savoir s'il n'existe aucun effet de la condition corporelle sur le sex-ratio ou si ceci n'est dû qu'au choix d'un indice de condition corporelle variable puisque la masse et la taille de cette espèce varient annuellement. Ce qui signale d'ailleurs un manque d'information

quant à la dynamique de la croissance corporelle des kangourous et les variables morphologiques pouvant refléter le potentiel reproducteur des mères. Aussi, l'importance des conditions environnementales est mise en évidence dans ce projet, à la fois au sein d'une population, mais aussi pour deux populations aux conditions environnementales différentes présentant des résultats distincts. À ce sujet, l'ajout de plusieurs années dans la taille d'échantillons permettra de préciser l'effet des conditions environnementales notamment avec une fluctuation du climat et en densité de la population. Des résultats surprenants quant aux primipares ont aussi été relevés dans ce projet de maîtrise. Il existe un projet en cours sur la même population qui porte sur l'importance de la masse des femelles sur leurs reproductions et il pourrait bien expliquer ce résultat. Aussi, ce projet permettra d'établir si la masse ou la taille des femelles auraient des effets différents sur la survie ou la croissance des jeunes selon leur sexe.

BIBLIOGRAPHIE

Anderson, S. S. & Fedak, M. A. (1987). Grey seal, *Halichoerus grypus*, energetics: females invest more in male offspring. *Journal of Zoology* 211, 667-679.

Arnbom, T., Fedak, M. A. & Rothery, P. (1994). Offspring sex ratio in relation to female size in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35, 373-378.

Baeta, R., Bélisle, M. & Garant, D. (2012). Importance of breeding season and maternal investment in studies of sex-ratio adjustment: a case study using tree swallows. *Biology Letters* 8, 401-404.

Berube, C. H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J. T. (1996). Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology* 7, 60-68.

Bird, E. & Contreras, R. J. (1986). Maternal dietary sodium chloride levels affect the sex ratio in rat litters. *Physiology & Behavior* 36, 307-310.

Birgersson, B. (1998). Adaptive adjustment of the sex ratio: more data and considerations from a fallow deer population. *Behavioral Ecology* 9, 404-408.

Blanchard, P., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Jorgenson, J. T. (2005). Maternal condition and offspring sex ratio in polygynous ungulates: a case study of bighorn sheep. *Behavioral Ecology* 16, 274-279.

Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J. & Veltman, C. J. (1999). Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behavioral Ecology* 10, 472-475.

Cameron, E. Z. (2004). Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers–Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, 1723-1728.

Cameron, E. Z. & Linklater, W. L. (2007). Extreme sex ratio variation in relation to change in condition around conception. *Biology Letters* 3, 395-397.

Cameron, E. Z., Lemons, P. R., Bateman, P. W. & Bennett, N. C. (2008). Experimental alteration of litter sex ratios in a mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 323-327.

Caughley G, Kean R. 1964. Sex ratios in marsupial pouch young. *Nature* 204:491.

Clark, A. B. (1978). Sex Ratio and Local Resource Competition in a Prosimian Primate. *Science* 201, 163-165.

Clutton-Brock, T., Albon, S. & Guinness, F. (1981). Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature* 289, 487-489.

Clutton-Brock, T., Albon, S. & Guinness, F. (1984). Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308, 358-360.

Clutton-Brock, T. H. (1984b). Reproductive Effort and Terminal Investment in Iteroparous Animals. *The American Naturalist* 123, 212-229.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. (1985). Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313, 131-133.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. (1986). Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behaviour* 34, 460-471.

Clutton-Brock, T. H. & Iason, G. R. (1986). Sex Ratio Variation in Mammals. *The Quarterly Review of Biology* 61, 339-374.

Clutton-Brock, T. (1991). *The evolution of parental care*, (Princeton University Press).

Cockburn, A. (1989). Sex-Ratio Variation in Marsupials. *Australian Journal of Zoology* 37, 467-479.

Cockburn, A., Legge, S. & Double, M. C. (2002). Sex ratios in birds and mammals: can the hypotheses be disentangled? In *Sex Ratios : Concepts and Research Methods* (Hardy, I., ed.), pp. 266-286. (NY, USA: Cambridge University Press).

Côté, S. D. & Festa-Bianchet, M. (2001). Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49, 260-265.

Coulson, J. & Hickling, G. (1961). Variation in the secondary sex-ratio of the grey seal *Halichoerus grypus* (Fab.) during the breeding season. *Nature* 190, 281.

Coulson, G., MacFarlane, A. M., Parsons, S. E. & Cutter, J. (2006). Evolution of sexual segregation in mammalian herbivores: kangaroos as marsupial models. *Australian Journal of Zoology* 54, 217-224.

Enright, W. J., Spicer, L. J., Kelly, M., Culleton, N. & Prendiville, D. J. (2001). Energy level in winter diets of Fallow deer: effect on plasma levels of insulin-like growth factor-I and sex ratio of their offspring. *Small Ruminant Research* 39, 253-259.

Forchhammer, M. C. (2000). Timing of foetal growth spurts can explain sex ratio variation in polygynous mammals. *Ecology Letters* 3, 1-4.

Festa-Bianchet, M. (1996). Offspring sex ratio studies of mammals: Does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Ecoscience*. 3, 42-44.

Fisher RA. (1958). *The genetical theory of natural selection*. (New York: Dover Publications, Inc.) p. 158-160.

Frank, S. A. (1990). Sex Allocation Theory for Birds and Mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 13-55

Gadgil, M. & Bossert, W. H. (1970). Life Historical Consequences of Natural Selection. *The American Naturalist* 104, 1-24.

Gélin, U., M.E. Wilson, G.C. Coulson and M. Festa-Bianchet. (2013). Offspring sex, current and previous reproduction affect feeding behaviour in wild eastern grey kangaroos. *Animal Behaviour*, 86, 885-891.

Gélin, U., M.E. Wilson, G.C. Coulson and M. Festa-Bianchet. (2015). Experimental manipulation of female reproduction demonstrates its fitness costs in kangaroos. *Journal of Animal Ecology*, in press.

Gomendio, M., Malo, A. F., Soler, A. J., Fernández-Santos, M. R., Estes, M. C., García, A. J., Roldan, E. R. S. & Garde, J. (2006). Male Fertility and Sex Ratio at Birth in Red Deer. *Science* 314, 1445-1447.

Grant, V. J. (2007). Could maternal testosterone levels govern mammalian sex ratio deviations? *Journal of Theoretical Biology* 246, 708-719.

Green B, Merchant J, Newgrain K. (1988). Milk consumption and energetics of growth in pouch young of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Australian Journal of Zoology* 36, 217–227.

Green, A. J. (2001). Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82, 1473-1483.

Green, W. H. & Rothstein, A. (1991). Sex bias or equal opportunity? Patterns of maternal investment in bison. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29, 373-384.

Gutiérrez-Adán, A., Lonergan, P., Rizos, D., Ward, F. A., Boland, M. P., Pintado, B. & de la Fuente, J. (2001). Effect of the in vitro culture system on the kinetics of blastocyst development and sex ratio of bovine embryos. *Theriogenology* 55, 1117-1126.

Hamilton WD. (1967). Extraordinary Sex Ratios. *Science* 156:477-488.

Helle, S., Laaksonen, T., Adamsson, A., Paranko, J. & Huitu, O. (2008). Female field voles with high testosterone and glucose levels produce male-biased litters. *Animal Behaviour* 75, 1031-1039.

Hewison, A. J. M. & Gaillard, J.-M. (1999). Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 229-234.

Hewison, A. J. M., Gaillard, J.-M., Blanchard, P. & Festa-Bianchet, M. (2002). Maternal age is not a predominant determinant of progeny sex ratio variation in ungulates. *Oikos* 98, 334-339.

Hiraiwa-Hasegawa, M. (1993). Skewed birth sex ratios in primates: Should high-ranking mothers have daughters or sons? *Trends in Ecology & Evolution* 8, 395-400.

Isaac, J. L., Krockenberger, A. K. & Johnson, C. N. (2005). Adaptive sex allocation in relation to life-history in the common brushtail possum, *Trichosurus vulpecula*. *Journal of Animal Ecology* 74, 552-558.

James, W. H. (1996). Evidence that Mammalian Sex Ratios at Birth are Partially Controlled by Parental Hormone Levels at The Time of Conception. *Journal of Theoretical Biology* 180, 271-286.

Jarman, P. (1983). Mating system and sexual dimorphism in large terrestrial, mammalian herbivores. *Biological Reviews* 58, 485-520.

Jarman, P. J. (1991). Social behavior and organization in the Macropodoidea. *Advances in the Study of Behaviour* 20, 1-50.

Johnson, C. & Jarman, P. (1983). Geographical variation in offspring sex ratios in kangaroos. *Search* 14, 152-154.

Kimura, K., Spate, L. D., Green, M. P. & Roberts, R. M. (2005). Effects of D-glucose concentration, D-fructose, and inhibitors of enzymes of the pentose phosphate pathway on the development and sex ratio of bovine blastocysts. *Molecular Reproduction and Development* 72, 201-207.

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

Komdeur, J. (1996). Facultative Sex Ratio Bias in the Offspring of Seychelles Warblers. *Biology letters* 263, 661-666.

Komdeur, J. (1998). Long-term fitness benefits of egg sex modification by the Seychelles warbler. *Ecology Letters* 1, 56-62.

Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J. & Mateman, C. (1997). Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* 385, 522-525.

Koskela, E., Mappes, T., Niskanen, T. & Rutkowska, J. (2009). Maternal investment in relation to sex ratio and offspring number in a small mammal – a case for Trivers and Willard theory? *Journal of Animal Ecology* 78, 1007-1014.

Krackow, S. (1995). The developmental asynchrony hypothesis for sex ratio manipulation. *Journal of Theoretical Biology* 176, 273-280.

Krackow, S. (2002). Why Parental Sex Ratio Manipulation is Rare in Higher Vertebrates (Invited Article). *Ethology* 108, 1041-1056.

Krackow, S., Schmidt, T. A. & Elepfandt, A. (2003). Sexual Growth Dimorphism Affects Birth Sex Ratio in House Mice. *Proceedings: Biological Sciences* 270, 943-947.

Kruuk, L. E., Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Pemberton, J. M. & Guinness, F. E. (1999). Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399, 459-461.

Laaksonen, T., Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. (2002). Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *Journal of Animal Ecology* 71, 23-31.

Larson, M. A., Kimura, K., Kubisch, H. M. & Roberts, R. M. (2001). Sexual dimorphism among bovine embryos in their ability to make the transition to expanded blastocyst and in the expression of the signaling molecule IFN- τ . *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 9677-9682.

Le Cren, E. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 201-219.

Martin, J. G., & Festa-Bianchet, M. (2011). Sex ratio bias and reproductive strategies: What sex to produce when? *Ecology*, 92, 441-449.

Mazur, A., Susman, E. J. & Edelbrock, S. (1997). Sex difference in testosterone response to a video game contest. *Evolution and Human Behavior* 18, 317-326.

Meikle, D., Tilford, B. & Vessey, S. (1984). Dominance rank, secondary sex ratio, and reproduction of offspring in polygynous primates. *The American Naturalist* 124, 173-188.

Meikle, D. B., Drickamer, L. C., Vessey, S. H., Rosenthal, T. L. & Fitzgerald, K. S. (1993). Maternal dominance rank and secondary sex ratio in domestic swine. *Animal Behaviour* 46, 79-85.

Miller, E. J., Eldridge, M. D. B., Cooper, D. W. & Herbert, C. A. (2010). Dominance, body size and internal relatedness influence male reproductive success in eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*). *Reproduction, Fertility and Development* 22, 539-549.

Myrsterud, A., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C. H. R. & Langvatn, R. (2000). Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. *Journal of Animal Ecology* 69, 959-974.

Peig, J. & Green, A. J. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118, 1883-1891.

Peig, J. & Green, A. J. (2010). The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24, 1323-1332.

Pen I, Weissing FJ. 2002. (2002). Sex ratios in birds and mammals: can the hypotheses be disentangled? In *Sex Ratios : Concepts and Research Methods* (Hardy, I., ed.), pp. 266-286. (NY, USA :Cambridge University Press). p. 26-45.

Poole, W. & Catling, P. (1974). Reproduction in the two species of grey kangaroo, *Macropus giganteus* Shaw and *M. fuliginosus* (Desmarest) I. Sexual maturity and oestrus. *Australian Journal of Zoology* 22, 277-302.

Post, E., Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C. & Langvatn, R. (1999). Extrinsic Modification of Vertebrate Sex Ratios by Climatic Variation. *The American Naturalist* 154, 194-204.

Powell, L. H., Lovallo, W. R., Matthews, K. A., Meyer, P., Midgley, A. R., Baum, A., Stone, A. A., Underwood, L., McCann, J. J., Janikula Herro, K. & Ory, M. G. (2002). Physiologic Markers of Chronic Stress in Premenopausal, Middle-Aged Women. *Psychosomatic Medicine* 64, 502-509.

Ralls, K., Brownell Jr, R. L. & Ballou, J. (1980). Differential mortality by sex and age in mammals, with specific reference to the sperm whale. Report of the International Whaling Commission, Special, 233-243.

Rivers, J. & Crawford, M. (1974). Maternal nutrition and the sex ratio at birth. *Nature* 252, 297-298.

Robert KA, Braun S. (2012). Milk composition during lactation suggests a mechanism for male biased allocation of maternal resources in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *PLoS One* 7:e51099

Robert, K. A., Schwanz, L. E. & Mills, H. R. (2010). Offspring sex varies with maternal investment ability: empirical demonstration based on cross-fostering. *Biology Letters* 6, 242-245.

Robert, K. A. & Schwanz, L. E. (2011). Emerging sex allocation research in mammals: marsupials and the pouch advantage. *Mammal Review* 41, 1-22.

Roche, J. R., Lee, J. M. & Berry, D. P. (2006). Pre-Conception Energy Balance and Secondary Sex Ratio—Partial Support for the Trivers-Willard Hypothesis in Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 89, 2119-2125.

Rosenfeld, C. S. & Roberts, R. M. (2004). Maternal Diet and Other Factors Affecting Offspring Sex Ratio: A Review. *Biology of Reproduction* 71, 1063-1070.

Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S. & Hickling, G. J. (2005). Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86, 155-163.

Schmidt, C. M., Hood, W. R. & Bartell, P. A. (2012). Calcium Availability Influences Litter Size and Sex Ratio in White-Footed Mice (*Peromyscus leucopus*). *PLoS ONE* 7, 1-6.

Lisa E. Schwanz, Jason G. Bragg & Eric L. Charnov. (2006). Maternal Condition and Facultative Sex Ratios in Populations with Overlapping Generations. *The American Naturalist* 168, 521-530.

Schwanz, L. E. & Robert, K. A. (2014). Proximate and ultimate explanations of mammalian sex allocation in a marsupial model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1-12.

Silk, J. B. (1983). Local Resource Competition and Facultative Adjustment of Sex Ratios in Relation to Competitive Abilities. *The American Naturalist* 121, 56-66.

Simpson, M. & Simpson, A. (1982). Birth sex ratios and social rank in rhesus monkey mothers. *Nature* 300:440-441.

Sheldon, B. C. & Stuart A. West. (2004). Maternal Dominance, Maternal Condition, and Offspring Sex Ratio in Ungulate Mammals. *The American Naturalist* 163, 40-54.

Stuart-Dick, R. I. & Higginbottom, K. B. (1989). Strategies of parental investment in Macropodoids. In *Kangaroo, Wallabies and Rat-Kangaroos* (Grigg, G. C., Hume, I. D. & Jarman, P. J., eds.), (Sydney: Surrey Beatty and Sons). pp. 835.

Symington, M. M. (1987). Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20, 421-425.

Taillon, J., Brodeur, V., Festa-Bianchet, M. & Côté, S. D. (2011). Variation in body condition of migratory caribou at calving and weaning: which measures should we use? *Ecoscience* 18, 295-303.

Taillon, J., Brodeur, V., Festa-Bianchet, M. & Côté, S. D. (2012). Is mother condition related to offspring condition in migratory caribou (*Rangifer tarandus*) at calving and weaning? *Canadian Journal of Zoology* 90, 393-402.

Thomas, D. C., Barry, S. J. & Kiliaan, H. P. (1989). Fetal Sex Ratios in Caribou: Maternal Age and Condition Effects. *The Journal of Wildlife Management* 53, 885-890.

Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971* (Campbell, B., ed.). Aldine Press, Chicago. Access Via [<http://www4.nau.edu/shustercourses/BIO%20698/Literature/Trivers%201972.pdf>]

Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179, 90-92.

Tsuchiya, T. & Horii, I. (1995). Different effects of acute and chronic immobilization stress on plasma testosterone levels in male Syrian hamsters. *Psychoneuroendocrinology* 20, 95-102.

Verme, L. J. (1969). Reproductive Patterns of White-Tailed Deer Related to Nutritional Plane. *The Journal of Wildlife Management* 33, 881-887

Weladji, R. B., Mysterud, A., Holand, Ø. & Lenvik, D. (2002). Age-related reproductive effort in reindeer (*Rangifer tarandus*): evidence of senescence. *Oecologia* 131, 79-82.

Weladji, R. B. & Holand, Ø. (2003). Sex ratio variation in reindeer *Rangifer tarandus*: a test of the extrinsic modification hypothesis. *Wildlife Biology* 9, 29-36.

West, S. (2009). *Sex Allocation*, Princeton University Press. Available from:
[<http://lib.myilibrary.com?ID=2458>