

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

RÉGIMES D'APPARIEMENT DU RENARD ARCTIQUE (*VULPES LAGOPUS*)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Comme exigence partielle du programme de
Gestion de la faune et de ses habitats

PAR
CASSANDRA CAMERON

Août, 2009

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article rédigé en anglais destiné à être soumis à la revue scientifique *Molecular Ecology*, accompagné d'une introduction et d'une conclusion générale écrites en français, fournissant au lecteur un complément d'information sur le sujet d'étude. Les co-auteurs de l'article (Dominique Berteaux et France Dufresne) ont contribué à l'élaboration de l'étude et ont révisé le manuscrit. Cependant celui-ci doit être considéré comme le mémoire de l'étudiante.

Je tiens d'ailleurs à remercier mon directeur de recherche, Dominique, d'abord pour m'avoir donné la chance d'entreprendre un projet de recherche aussi excitant, et pour avoir su me guider tout au long de ma maîtrise, tout en me laissant la latitude et l'autonomie nécessaires pour vraiment développer mes qualités de chercheuse et de biologiste. Merci également à France, ma co-directrice, pour son aide et ses conseils dans ce domaine nouveau pour moi qu'est la génétique. Merci aussi à Joël Bêty et Steeve Côté qui ont généreusement accepté de faire partie du comité d'évaluation de mon mémoire. Un immense merci également à Aurélie-Bourbeau Lemieux, Adam Desjardins, Daniel Gallant, François Racine, Arnaud Tarroux et Élisabeth Tremblay, qui ont été d'une dévotion extraordinaire sur le terrain et avec qui j'ai eu la chance de passer de merveilleux moments sur la légendaire île Bylot. Merci également à Guillaume Szor, qui a été le pionnier de l'étude des renards à Bylot et qui a été d'un grand support pour tous les petits détails qui font la différence. Un gros merci également à Delphine Dittlecadet et Roland Vergilino qui m'ont patiemment appris les rudiments des analyses génétiques en laboratoire et à Alain

Caron pour ses précieux conseils statistiques. Merci également à tous ceux avec qui je n'ai pas eu la chance de travailler mais qui ont collaboré à enrichir la base données à long terme sur les renards de l'île Bylot : Patrick Bergeron, Vincent Careau, Simon Côté, Marie-Andrée Giroux, Ilya Klvana, Benoît Laliberté et Manon Morissette, ainsi qu'à tous les membres du labo Berteaux/Bêty et de l'équipe de recherche ArcticWOLVES et à tous ceux qui ont su, par leur commentaires et leurs questions, enrichir cette étude. Finalement, le plus gros des mercis à Jean-François « J » Therrien, pour avoir été une source quotidienne de support, de motivation et de folie.

Ce projet n'aurait pas été possible sans le support logistique et financier des organismes suivant : Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG), Fondation canadienne pour l'innovation (FCI), Chaires de recherche du Canada, Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), Programme canadien de l'Année polaire internationale (API), Programme du plateau continental polaire (PPCP), Réseau de centres d'excellence ArcticNet, Nunavut Wildlife Management Board (NWMB), Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN) du Ministère des Affaires indiennes et du Nord, Agence Parcs Canada, Initiative des écosystèmes du Nord (IEN) d'Environnement Canada, Université Laval et Université du Québec à Rimouski.

RÉSUMÉ

Le régime d'appariement des individus d'une espèce animale, défini comme l'ensemble des comportements liés à la relation entre les partenaires de reproduction, a une influence majeure sur tous les aspects de l'écologie animale. Les avancées récentes des techniques moléculaires ont démontré que chez de nombreuses espèces animales les observations des liens sociaux unissant les partenaires de reproduction ne fournissent pas une image juste des appariements réels. Les paternités extraconjugales représentent un exemple fréquent de cette disparité entre partenaires sociaux et partenaires génétiques. Chez le renard arctique (*Vulpes lagopus*), petit canidé typiquement socialement monogame, deux cas de paternité extraconjugale ont été récemment démontrés dans la population de l'île Bylot (Nunavut), mais l'étendue de tels comportements et les facteurs influençant la variabilité dans les régimes d'appariement entre les individus d'une même population restent méconnus. Les objectifs de cette étude étaient donc (1) de déterminer la fréquence des événements de paternité extraconjugale à l'intérieur d'une population de renards arctiques et (2) de déterminer l'influence des ressources alimentaires sur les comportements polyandres des femelles renards arctiques. Les régimes d'appariement du renard arctique de l'île Bylot ont été suivis à l'aide d'analyses génétiques et d'observations comportementales durant la période d'élevage des jeunes, de 2003 à 2008. La paternité extraconjugale était fréquente dans la population; 31% des 124 renardeaux dont le père social était connu, distribués dans 10 portées, avait été engendrés par un mâle hors du couple. De plus, la fréquence des événements de paternité extraconjugale étaient positivement corrélée à la proximité de la tanière à une colonie de grande oie des neiges (*Anser caerulescens*), l'une

des proies principales du renard arctique dans l'aire d'étude. Ce lien entre les ressources et le régime d'appariement des individus pourrait s'expliquer par un effet direct sur le comportement d'accouplement des femelles ou par un effet indirect via la densité de renards reproducteurs. Cette étude nous a permis de mieux connaître la variabilité dans les régimes d'appariement à l'intérieur d'une même population de renards arctiques et de montrer que la monogamie stricte y était négativement corrélée à l'abondance des ressources alimentaires.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
RÉSUMÉ	iv
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES TABLEAUX	vii
CHAPITRE 1	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE : STRATÉGIES DE REPRODUCTION ET RÉGIMES D'APPARIEMENT	1
Définitions	2
Régimes d'appariement social et génétique	4
Paternités extraconjugales : monogamie sociale et polyandrie génétique	5
Cas du renard arctique	10
CHAPITRE 2	14
REDEFINING MATING PATTERNS OF ARCTIC FOXES (<i>VULPES LAGOPUS</i>): SOCIAL MONOGAMY, EXTRA-PAIR PATERNITY AND INCEST	14
Résumé	15
Abstract	17
Introduction	19
Methods	22
Results	30
Discussion	38
Acknowledgments	42
CONCLUSION	44
BIBLIOGRAPHIE	47

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Summary of sampling effort (direct visual observations and recording of images using automatically triggered cameras) at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, 2003-2008.	24
Table 2. Summary of den attendance and food provisioning by social mothers at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, 2007-2008 recorded from direct observations and automatic cameras.	32
Table 3. Summary of den attendance and food provisioning by social fathers at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, 2007-2008 recorded from direct observations and automatic cameras.	33
Table 4. – Social and genetic parentage of marked cubs from arctic fox litters on Bylot Island, Nunavut (Canada) from 2003-2008 (Una = unassigned, IPP = Intra-pair paternity, EPP = extra-pair paternity, Multiple = multiple paternity, Single = single paternity). Extra-pair fathers are in bold.	Erreur ! Signet non défini.

LISTE DE FIGURES

- Figure 1.** Arctic fox study area (light shaded polygon) and goose colony (dark shaded polygon) on Bylot Island, Nunavut, Canada. Dens are indicated with a ▲ and numbered dens indicate litters with resolved mating strategy. Identification of numbered dens is as follows: den ID – last two digits of year – mating strategy (E = extra-pair paternity, I = intra-pair paternity). The star indicates the center of the goose colony.....28
- Figure 2.** Number of fox reproductive dens and number of snowy owl’s nests on Bylot Island, Nunavut, Canada, from 2003-2008.....29
- Figure 3.** Female mating strategy in relation to distance between den(s) and the center of goose colony in arctic foxes studied on Bylot Island, Nunavut, Canada, from 2003-2008 (0 = monogamy, 1 = extra-pair paternity). Dotted lines represent the shortest and largest distances between center and closest edge of the high density goose colony.37

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE : STRATÉGIES DE REPRODUCTION ET RÉGIMES D'APPARIEMENT

La reproduction constitue un point central dans l'étude de l'écologie et du comportement des espèces animales. La stratégie de reproduction employée par les individus d'une espèce, définie en grande partie par leur régime d'appariement, peut avoir de grandes répercussions sur leur succès reproducteur à vie. Chez les carnivores, et tout particulièrement chez les canidés, il existe une grande variabilité, intraspécifique et interspécifique, dans les régimes d'appariement adoptés par les individus, souvent associée à une variabilité au niveau de l'organisation sociale, du régime alimentaire, de la taille corporelle et des conditions environnementales. Les carnivores sont donc d'excellents modèles permettant de mieux comprendre la valeur adaptative des différents régimes d'appariement et la façon dont les caractéristiques du milieu ou de l'espèce les influencent. La connaissance et la compréhension des régimes d'appariement employées par les individus d'une population permettent alors de mieux décrire la dynamique de cette population et d'améliorer sa gestion ou sa conservation.

Définitions

Le ou les régimes d'appariement d'une espèce correspondent à l'ensemble des comportements liés à l'acquisition, au nombre et au choix des partenaires de reproduction, aux liens sociaux les unissant ainsi qu'à la répartition des soins parentaux entre ceux-ci (Reynolds, 1996). Le régime d'appariement des individus d'une espèce est le plus souvent nommé en fonction du nombre de partenaires acquis par les individus de chacun des sexes (Emlen et Oring, 1977). Une espèce est définie comme monogame lorsque les membres de chaque sexe s'accouplent avec un seul partenaire par événement de reproduction (Lack, 1968). La polygynie réfère à l'accouplement d'un mâle avec plusieurs femelles, chaque femelle ne s'accouplant pour sa part qu'avec un seul mâle. Par opposition, la polyandrie représente un système où les femelles possèdent plusieurs partenaires mais où les mâles ne s'accouplent qu'avec une femelle. La polyandrie peut mener à la paternité multiple si les jeunes d'une portée n'ont pas tous le même père. Finalement, la promiscuité est définie comme un système où les membres de chacun des sexes accumulent plusieurs partenaires.

La façon dont les partenaires sont acquis et la capacité de monopoliser les membres du sexe opposé peuvent influencer de façon importante le nombre de partenaires acquis (Emlen et Oring, 1977). Ainsi, la polygamie survient lorsque les membres d'un des sexes, ou des deux, peuvent contrôler, avoir accès ou subvenir aux besoins de plusieurs partenaires. Au contraire, dans le cas de la monogamie, les membres d'aucun des deux sexes n'ont l'opportunité d'acquérir des partenaires supplémentaires ou de tirer avantage de la polygamie. Ceci peut être dû à des facteurs sociaux (rapport des sexes opérationnel

(Emlen et Oring, 1977)), physiologiques (taille corporelle, dimorphisme sexuel, importance des soins parentaux dans la survie des jeunes (Moehlman, 1986)) ou environnementaux (disponibilité et distribution spatio-temporelle des ressources (Macdonald, 1983)).

La présence de soins parentaux et l'étendue de l'investissement parental par les membres de chaque sexe sont intimement liées au régime d'appariement des individus. Les soins parentaux, qui définissent tous soins prodigués à un jeune qui augmentent les chances de survie de celui-ci, représentent un investissement parental lorsqu'ils se font au dépend de l'habilité du parent à investir dans sa reproduction future (Trivers, 1972). Comme l'investissement parental nécessaire à la survie des jeunes est considérable chez beaucoup d'espèces, un conflit d'intérêt peut émerger entre les partenaires, puisque chacun peut avoir avantage à ce que les soins parentaux soient dispensés majoritairement par le ou les membres du sexe opposé. Chez les mammifères, à cause de l'allaitement, l'énergie nécessaire à la survie et la croissance des jeunes peut souvent être fournie par la femelle seule, si bien que les régimes d'appariement ont tendance à évoluer vers la polygynie (Kleiman et Malcolm, 1981). Lorsque les soins des deux parents sont requis pour assurer la survie des jeunes, le régime d'appariement prédominant est la monogamie (Clutton-Brock et Harvey, 1978). Dans des situations extrêmes, une femelle peut avoir besoin de l'aide de plus d'un mâle pour élever ses jeunes, menant à un régime polyandre. Les contraintes énergétiques qui modulent les coûts et bénéfices de chaque régime d'appariement sont liées à deux facteurs : les coûts d'acquisition des ressources pour les parents (Geffen et al., 1996), qui sont influencés, par exemple, par l'abondance des ressources ou la compétition

intra et interspécifique, et les besoins énergétiques totaux des jeunes pour la croissance (Moehlman, 1986), qui sont influencés par la taille de la portée, la taille corporelle de l'espèce et, chez les espèces présentant un dimorphisme sexuel, par le sexe des jeunes.

L'existence d'un lien social entre les partenaires de reproduction représente un élément important du comportement de reproduction des individus et a longtemps été utilisée pour nommer les différents régimes d'appariement. En effet, chez les mammifères, un lien durable entre deux partenaires, lié à des soins biparentaux, a souvent été directement assimilé à la monogamie (Kleiman, 1977).

Régimes d'appariement social et génétique

Les avancées récentes des techniques moléculaires ont complètement révolutionné l'étude des comportements d'appariement animaux en révélant que le régime d'appariement génétique des individus d'une espèce ne pouvait être inféré par de simples observations comportementales des liens sociaux entre les partenaires (Hughes, 1998). Ceci a remis en cause bon nombre d'hypothèses liées à l'adoption de stratégies de reproduction chez les vertébrés. Ainsi, des individus socialement monogames peuvent s'investir dans des événements de reproduction extraconjugaux, ce qui engendre un régime d'appariement génétique de polygamie (Sillero-Zubiri et al., 1996). Au contraire, comme c'est le cas chez beaucoup de canidés de petite taille, le groupe de reproduction peut être caractérisé par la présence d'un mâle pour plusieurs femelles (polygynie sociale), mais d'un seul couple reproducteur (monogamie génétique) (Kleiman, 1977). En fait, tous les régimes

d'appariement sociaux peuvent être reliés à n'importe lequel des régimes d'appariement génétique. Les individus font donc face à un double choix dans l'adoption des comportements d'appariement, soit l'obtention d'un ou plusieurs partenaires sociaux mais aussi l'obtention d'un ou plusieurs partenaires génétiques. De plus les partenaires sociaux et génétiques peuvent être identiques ou différents. Il est très important de tenir compte de la distinction entre partenaires sociaux et partenaires génétiques dans l'étude des comportements de reproduction, puisque les paramètres évolutifs façonnant les régimes d'appariement génétiques et les régimes d'appariement sociaux d'une même espèce peuvent être totalement différents. Par exemple, chez le loup d'Abyssinie (*Canis simensis*), les groupes sociaux sont formés de plusieurs individus proches parents en raison de fortes contraintes de dispersion, mais les femelles s'engagent dans des événements de copulation à l'extérieur du groupe afin de limiter la dépression consanguine (Sillero-Zubiri et al., 1996).

Paternités extraconjugales : monogamie sociale et polyandrie génétique

Les cas de paternités extraconjugales, où des femelles socialement monogames sont fécondées par des mâles hors du couple, sont des exemples fréquents de la disparité entre partenaires sociaux et partenaires génétiques. La liste des espèces génétiquement monogames se révèle de plus en plus courte, et il semble que la monogamie stricte (sociale et génétique) représente un cas rare où un ensemble de contraintes force les individus de chacun des sexes à n'avoir qu'un seul partenaire. Les régimes d'appariement d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux, canidés, rongeurs et primates classifiées comme monogames ont ainsi dû être reconsidérés à la lumière des nouvelles connaissances sur les

comportements menant à la polyandrie. Ceci a fait naître un vif débat sur la valeur évolutive de tels comportements et sur les avantages que les femelles pourraient retirer de la polyandrie. Les principales hypothèses proposées concernent les bénéfices directs pour la femelle et la qualité, diversité et compatibilité des gènes des jeunes produits (Reynolds, 1996).

La polyandrie peut d'abord être avantageuse pour les femelles, par les gains directs qu'elles en retirent de la part des mâles. Ces bénéfices peuvent être sous forme de soins paternels additionnels (Davies et Hatchwell, 1992), d'un approvisionnement en sperme suffisant (Ridley, 1988) ou de dons nutritifs de spermatophores ou de liquide séminal (Zeh et Smith, 1985). Par contre, chez bien des espèces, ces bénéfices ne peuvent s'appliquer et la présence de bénéfices indirects pour les femelles est requise pour expliquer les comportements polyandres.

L'hypothèse des « bons gènes » (Orlans, 1969) est prédominante dans l'étude du choix du ou des partenaires chez les femelles, et donc de la polyandrie et des comportements extraconjugaux. Selon cette hypothèse, les femelles s'accouplant avec plus d'un mâle pourraient être en mesure de sélectionner le sperme du mâle de meilleure qualité génétique, c'est-à-dire celui qui transporte les allèles procurant la valeur adaptative la plus élevée. L'effet des bons allèles est additif, c'est-à-dire que les femelles devraient toutes préférer les mêmes mâles, indépendamment de leur propre constitution génétique (Neff et Pitcher, 2005). Ces bons allèles pourraient améliorer, chez les jeunes produits, la survie

(e.g. résistance aux maladies), la fertilité (qualité du sperme), la compétitivité (condition, vigueur, etc.) ou l'attractivité pour le sexe opposé. Un allèle pourrait également avoir un effet bénéfique chez l'un des sexes et être neutre ou même négatif chez l'autre (Chippindale et al., 2001).

Il est également possible que le choix des femelles se fasse sur la base de leur compatibilité génétique avec leur partenaire (Zeh et Zeh, 1996, Tregenza et Wedell, 2000). Une femelle baserait alors son choix de partenaire de reproduction génétique par rapport à sa propre composition génétique, et ainsi, le meilleur mâle pour une femelle ne serait pas nécessairement le meilleur pour une autre. Contrairement à l'hypothèse des « bons gènes », cette hypothèse ne mène donc pas à une sélection de certaines caractéristiques reflétant la qualité génétique du mâle, mais à une sélection des comportements favorisant le choix de partenaires compatibles (Kempnaers, 2007). Un exemple largement discuté de ce type de comportements est l'évitement de la consanguinité (Tregenza et Wedell, 2002), qui est caractérisé par l'évitement de l'accouplement avec des individus fortement apparentés (Blouin et Blouin, 1988). Ce faisant, les femelles augmenteraient l'hétérozygotie de leurs jeunes et potentiellement leur valeur adaptative (Foerster et al., 2003), si on prend pour acquis que les deux traits sont liés (Allendorf et Leary, 1986). Il a été démontré que l'hétérozygotie au complexe majeur d'histocompatibilité (CMH), un ensemble de gènes impliqués dans la régulation des réponses immunitaires, pouvait être corrélée positivement à des composantes liées à la valeur adaptative telles que la résistance aux pathogènes et la

fertilité (Apanius et al., 1997) et faisait l'objet d'une sélection sexuelle chez plusieurs espèces (Tregenza et Wedell, 2000).

La diversité génétique au sein d'une portée, plutôt que l'hétérozygotie des jeunes, est un bénéfice potentiel pour les femelles ayant été fréquemment proposé pour expliquer la polyandrie. Il a en effet été suggéré que par la polyandrie, les femelles pourraient augmenter la diversité génétique à l'intérieur de leur portée, et ainsi réduire les risques d'échecs reproductifs, et à plus juste titre pour les femelles qui font face à des environnements variables et inconnus (Watson, 1991). Cette hypothèse pourrait s'appliquer particulièrement chez les espèces produisant un grand nombre de jeunes par portée et pour lesquelles le nombre d'événements de reproduction au cours de la vie est restreint.

Afin d'évaluer les facteurs ayant mené à l'évolution de la polyandrie génétique, il importe d'utiliser des modèles d'études chez lesquels on retrouve non seulement une grande variabilité dans les régimes d'appariement, mais également dans les paramètres physiologiques et environnementaux pouvant influencer ceux-ci. Plusieurs espèces de canidés regroupent ces caractéristiques et en font donc de bons modèles dans l'étude de l'évolution des paternités extraconjugales.

Régimes d'appariement des canidés

Les canidés font partie, avec certaines espèces de rongeurs et de primates, des rares mammifères étant considérés comme monogames (Kleiman, 1977). Cette classification

vient de l'observation du grand chevauchement de domaines vitaux entre les membres d'un couple (Geffen et Macdonald, 1992) et de la coopération des partenaires dans les soins parentaux (Bekoff et al., 1981). Le groupe social typique chez les canidés comprendrait un couple dominant reproducteur et facultativement un ou plusieurs individus subordonnés non reproducteurs (Geffen et al., 1996; Asa et Valdespino, 1998), habituellement fortement apparentés à un ou aux deux membres du couple reproducteur (Lehman et al., 1991).

Par contre, plusieurs espèces de petite taille telles que le renard roux (*Vulpes vulpes* (Baker et al., 2004)) et l'otocyon (*Otocyon megalotis*, (Pauw, 2000)), montrent des signes de polygynie occasionnelle. En effet, des analyses génétiques ont révélé que chez ces espèces, les femelles subordonnées, qui jusqu'alors était présumées non reproductrices, pouvaient elles aussi produire des jeunes en s'accouplant avec le même mâle que les femelles dominantes de leur groupe social. De plus, des preuves de paternités extraconjugales et de paternités multiples s'accumulent chez beaucoup d'espèces de canidés (lycaon, *Lycaon pictus* (Girman et al., 1997), loup d'Abyssinie, (Sillero-Zubiri et al., 1996), renard insulaire, *Urocyon littoralis* (Roemer et al., 2001), renard roux (Baker et al., 2004), renard véloce, *Vulpes velox* (Kitchen et al., 2006)).

On retrouve donc chez les canidés une grande variabilité dans les régimes d'appariement sociaux et génétiques, à la fois entre les espèces et à l'intérieur d'une même espèce (Moehlman, 1989). Par exemple, chez le renard véloce, Kitchen *et al.* (2006) ont démontré une très forte prévalence de paternité extra-paire ainsi qu'une certaine variabilité dans la taille des groupes de reproduction, avec la présence de plusieurs trios d'individus.

Des cas de reproduction multiple ont également été observés chez le loup gris *Canis lupus* (Meier et al., 1995) et le lycaon (Girman et al., 1997). En règle générale, il semble que l'inclusion nouvelle d'analyses génétiques dans l'étude de la reproduction des canidés révèle une variabilité et une complexité des régimes d'appariement supérieures à celles préalablement proposées.

Cas du renard arctique

À l'instar de la plupart des canidés, le renard arctique (*Vulpes lagopus*) a longtemps été considéré comme une espèce entièrement monogame où le groupe social était formé uniquement du couple reproducteur et de sa progéniture (Audet et al., 2002). Dans certains cas, on a rapporté des tailles de groupe légèrement supérieures, avec l'incorporation d'une femelle supplémentaire dans le groupe, habituellement une fille de la femelle reproductrice (Eberhardt et al., 1983). Par contre, cette femelle est considérée comme étant une aide non reproductrice (Kullberg et Angerbjörn, 1992). Strand et al. (2000) ont par contre observé des tailles de groupe pouvant aller jusqu'à quatre adultes avec des jeunes, avec dans un cas la présence de deux femelles allaitantes dans le même groupe. Récemment, Carmichael et al. (2007) ont démontré génétiquement la présence de polyandrie associée à de la paternité multiple à l'intérieur de la population de renard arctique de l'île Bylot (Nunavut, Canada). Par contre, ces données demeurent anecdotiques (Carmichael et al. (2007) n'ont étudié que 8 familles) et l'étendue de tels comportements chez le renard arctique demeure à explorer.

Le renard arctique est retrouvé dans deux types d'habitat principaux, liés à des différences marquées dans le régime alimentaire et les patrons de reproduction (Angerbjörn et al., 2004; Bantle et Alisauskas, 1998). Le premier type, côtier, vit près des côtes libres de glace et a accès à la fois à des proies terrestres et à des proies liées au milieu marin tels que les oiseaux marins, les phoques, les poissons et les invertébrés. Les individus de ces populations sont des prédateurs plutôt généralistes et peuvent compter sur une ressource relativement stable dans le temps. Au contraire, le deuxième type, terrestre, s'alimente surtout de micromammifères, est plutôt généraliste ou semi-généraliste et fait face à une variation importante de la quantité de nourriture entre les années en raison de la fluctuation d'abondance des populations de proies. Ceci affecte grandement les stratégies de reproduction des individus. Les renards pour lesquels la disponibilité des ressources est stable et prévisible produisent des portées relativement petites à chaque année, alors que les renards qui sont dépendants des fluctuations de petits mammifères produisent des portées de grande taille mais se reproduisent uniquement dans les périodes de forte abondance de leurs proies (Frafjord, 1993; Angerbjörn et al., 1999).

La population de renards arctiques de l'île Bylot représente un cas intermédiaire. Elle dépend en grande partie de la présence de micromammifères et sa reproduction est fortement reliée à l'abondance de ses deux espèces de proies principales, soit le lemming brun (*Lemmus sibiricus*) et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*) (Gauthier et al., 2004). La présence d'une colonie de grande oie des neiges (*Anser caerulescens*) de taille importante sur une partie de l'île apporte cependant une proie alternative aux renards

en période de faible densité de lemmings, pendant lesquelles ils s'alimentent alors en grande partie des œufs et des oisons (Bêty et al., 2001). Par contre, seuls les renards dont la tanière est située à proximité de la colonie d'oies peuvent profiter de cette ressource alternative, ce qui pourrait créer une dichotomie dans les patrons d'alimentation, comme il a été observé chez la population de renards arctiques de Karrak lake dans les Territoires du Nord-Ouest (Bantle et Alisauskas, 1998). La reproduction du renard arctique (taille des portées, nombre d'individus reproducteurs, survie juvénile) étant fortement affectée par l'abondance de nourriture (Tannerfeldt et al., 1994; Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998; Angerbjörn et al., 2004), il est possible que ces variations dans la disponibilité de ses proies principales se reflètent dans les régimes d'appariement des individus. Les régimes d'appariement déviants de la monogamie génétique, et notamment les événements de paternité extra-conjugales pourraient ainsi être plus fréquents chez les renards dont la tanière est située à proximité de la colonie de grande oie des neiges et lors des périodes de forte abondance de lemming.

Ainsi, le renard arctique, en raison de la variabilité spatiale et temporelle de ses ressources, et à la lumière des nouvelles données génétiques sur sa reproduction, semble être un excellent modèle pour tester certaines hypothèses liées à la variation intraspécifique des stratégies de reproduction.

Objectifs de l'étude

Les objectifs de cette étude étaient donc les suivants:

- 1) Décrire les systèmes d'appariement utilisés par les renards arctiques de l'île Bylot.

- 2) Évaluer l'influence des variations spatiales et temporelles dans la disponibilité de nourriture sur les régimes d'appariement des renards arctiques de l'île Bylot.

CHAPITRE 2

REDEFINING MATING PATTERNS OF ARCTIC FOXES (*VULPES LAGOPUS*): SOCIAL MONOGAMY, EXTRA-PAIR PATERNITY AND INCEST

Manuscrit en préparation pour une soumission à *Molecular Ecology*.

Cassandra Cameron¹, Dominique Berteaux¹ and France Dufresne²

¹ Chaire de recherche du Canada en conservation des écosystèmes nordiques, Département de biologie, chimie et géographie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Qc, Canada, G5L 3A1

² Département de biologie, chimie et géographie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Qc, Canada, G5L 3A1

Corresponding author: Dominique Berteaux: dominique.bertheaux@uqar.qc.ca, Tel. 418-723-1986 ext. 1910, Fax. 418-724-1849

Résumé

Les preuves de nombreux cas de paternités extraconjugales s'accumulent chez plusieurs espèces socialement monogames, mais une grande variabilité dans l'adoption de tels comportements demeure observée entre les femelles d'une même population.

L'abondance et la répartition des ressources alimentaires pourraient affecter la fréquence des comportements polyandres, que ce soit directement, en raison de son influence sur l'importance de l'investissement paternel, ou indirectement, par son impact sur les mouvements et la densité d'individus reproducteurs, et donc la fréquence des opportunités de copulation extraconjugales. L'objectif premier de cette étude était de déterminer la prévalence des événements de paternité extraconjugale dans une population de renard arctique (*Vulpes lagopus*), une espèce socialement monogame chez laquelle l'investissement paternel est particulièrement élevé. Notre second objectif était d'évaluer les liens entre les comportements extraconjugaux des femelles renard arctique et les importantes fluctuations spatiales (présence d'une colonie d'oiseaux) et temporelles (pics de lemmings) d'abondance de nourriture auxquelles fait face la population d'étude. De 2003 à 2008, nous avons étudié les régimes d'appariement sociaux et génétiques des renards arctique sur l'île Bylot (Nunavut, Canada) en combinant des analyses moléculaires à des observations comportementales durant l'élevage des jeunes. Bien que le régime d'appariement social dominant dans cette population était la monogamie, au moins 43 renardeaux (soit 31% des renardeaux échantillonnés dont le père social était connu) étaient nés d'une fécondation extraconjugale, ce qui représente 10 portées sur les

38 échantillonnées. La disponibilité en nourriture était fortement corrélée à l'occurrence de paternité extraconjugale. En effet, la probabilité de paternité extraconjugale était maximale (86%) au centre d'une zone de forte abondance en ressources (colonie d'oie) et diminuait rapidement pour devenir pratiquement nulle à 10 km de la bordure de la colonie. Nos résultats montrent clairement que les événements de paternité extraconjugale peuvent être fréquents chez le renard arctique et suggèrent que la variabilité intraspécifique dans les régimes d'appariement des femelles est fortement liée à la disponibilité en ressources.

Abstract

Numerous instances of extra-pair paternity are accumulating in many socially monogamous species, but there remains a lot of variability in polyandrous mating behaviour among females from a same population. Resource availability and distribution may affect deeply the frequency of polyandrous behaviours, either directly, by affecting the need for paternal care in young survival, or indirectly, via its influence on movements and density of reproductive individuals, which in turn will affect the level of extra-pair mating opportunities. The first objective of this study was to determine the frequency of extra-pair paternities in a population of arctic foxes (*Vulpes lagopus*), a predominantly socially monogamous species showing intense paternal investment. We also tested whether the large spatial (presence of a bird colony) and temporal (cycles of lemmings) variation in food availability faced by the studied population could be linked to intra-specific variations in mating systems. From 2003-2008, we studied the mating systems of arctic foxes on Bylot Island (Nunavut, Canada) by combining molecular analyses with behavioural observations during cub rearing. Even if the dominant social mating system in the population was monogamy, at least 43 cubs (representing 31% of sampled cubs) with known social father resulted from extra-pair fecundations, representing 10 out of 38 litters sampled. Food availability was strongly associated with the frequency of extra-pair paternity, since extra-pair paternity probability was the highest (86%) at the center of a high food abundance area (goose colony) and decreased sharply with distance to reach almost zero 10 km away from the closest edge of the colony. Our results clearly show

that extra-pair paternity can be frequent in this species, and that intra-specific variability in the mating systems of females is strongly correlated with food availability.

Introduction

Up until the advent of molecular markers in ecology, birds were thought to be predominantly monogamous whereas mammals were thought to be mostly polygamous (Lack, 1968). Less than 3% of mammal species are socially monogamous, and these mostly belong to primates, rodents, and canids (Kleiman, 1977). Evidence of monogamy in mammals comes mostly from long-term pair bonds, high territoriality, cooperative care of young, and intra-sexual hostility (Kleiman, 1977; Moehlman, 1986). It has been shown, however, that high levels of paternal investment do not necessarily reflect mating exclusivity. In fact, genetic evidence of extra-pair paternities (EPPs) is accumulating in many socially monogamous birds and mammals (e.g. mountain brushtail possums, *Trichosurus cunninghami*, Martin et al., 2007; alpine marmots, *Marmota marmota*, Cohas et al., 2006; prairie voles *Microtus ochrogaster*, Solomon et al. 2004). Life-long pair bonds can no longer be linked to life-long sexual fidelity (Hughes, 1998). However, information about the extent of and the ecological correlates to extra-pair paternity is still partial or anecdotal for many species, particularly in mammals, making it difficult to test hypotheses about the evolutionary forces leading to extra-pair copulations (but see Griffith et al., 2002 for a great review in birds).

For socially monogamous females, potential benefits of extra-pair fertilizations include higher individual or within-brood genetic diversity of offspring (Jennions and Petrie, 2000; Neff and Pitcher, 2005), higher quality of genes transmitted to offspring (Orians, 1969; Neff and Pitcher, 2005), higher genetic compatibility of females with their mating partner (Zeh and Zeh, 1996), and fertility insurance (Hoogland, 1998). Extra-pair

fertilization can also be costly for females, and they are expected to solicit or refuse extra-pair copulations depending of the net benefits on those behaviours (Westneat, 1990). In addition to the increased risk of disease transmission during copulations (Poiani and Wilks, 2000), extra-pair copulations can potentially lead to a reduction of paternal care from cuckolded males. It is argued that, in some cases, reduced paternal investment may overwhelm potential genetic benefits of EPCs, thus limiting the potential for extra-pair copulations in species in which paternal investment is important (Griffith et al 2002). However, the importance of paternal investment does not only vary between species, it may also vary at the intraspecific level.

Resources abundance and distribution are likely to be influential on female mating behaviour, either directly or indirectly. First, the constrained female hypothesis (Gowaty, 1996), suggests that environmental quality influences the benefit incurred by females from paternal care to its offspring, which in turn may explain part of the variation in the frequency of EPP. Resource abundance and spatial distribution can also affect deeply the distribution and movements of individuals, potentially affecting indirectly mating behaviours. Higher food abundance is likely to increase the density of breeding animals, thus increasing the probability of encounters with males for females seeking extra-pair copulations. Hoi-Leitner et al. (1999) manipulated food abundance in serins (*Serinus serinus*) and found that higher food abundance resulted in higher incidence of EPPs in female's broods. Spatial and temporal variability in food abundance may therefore be a good predictor of the occurrence of EPPs, but studies linking these two parameters are still scarce, especially in the wild (but see e.g. Vaclav et al., 2003; Humbird and Neudorf, 2008).

The arctic fox (*Vulpes lagopus*) is a solitary carnivore known to be socially monogamous (Macpherson, 1969; Strand et al., 2000). The social group consists of the breeding pair and their young, with occasionally an additional non breeding female (Strand et al., 2000). Arctic foxes have long been considered strictly monogamous (Hersteinsson et al., 1989; Audet et al., 2002), but a recent genetic study, although based on small sample sizes, revealed two instances of extra-pair and multiple paternities (Carmichael et al., 2007). Since there is evidence that paternal investment may be a major determinant of survival in some fox species (Wright, 2006), it is unclear whether EPPs are only rare events in arctic foxes or if they result from a common mating system. Most populations of arctic fox face tremendous variations in resource abundance in both time and space, which has important effects on reproductive output and demography of populations (Frafjord, 1993; Tannerfeldt and Angerbjörn, 1998; Angerbjörn et al., 1999; Angerbjörn et al., 2004). This species is therefore an excellent model to investigate the links between variations in resource availability and EPPs.

Our study population inhabits Bylot Island (Nunavut, Canada) where arctic foxes feed primarily on collared (*Dicrostonyx groenlandicus*) and brown (*Lemmus sibiricus*) lemmings exhibiting strong multi-annual fluctuations in abundance (Gruyer et al., 2008). Part of the population also feeds heavily on eggs and birds at a large greater snow goose (*Anser caerulescens*) colony, especially when lemming abundance is low (Bêty et al., 2001; Gauthier et al., 2004).

Our first objective was to resolve, through a 6-year study of arctic fox mating systems, the contradiction between the general acceptance of monogamy in the species

(Macpherson, 1969; Hersteinsson et al., 1989; Audet et al., 2002) and the recent observation of 2 instances of extra-pair paternity on Bylot Island (Carmichael et al., 2007). Our second objective was to test the two following predictions: (a) the frequency of extra-pair paternity is higher in years of high lemming abundance, and (b) the frequency of extra-pair paternity is higher when dens are located close to the goose colony.

Methods

Captures and sampling

We monitored arctic foxes on the south plain of Bylot Island (73°N, 80W), located in Sirmilik National Park of Canada, during the summers of 2003 to 2008. In the summers 2003-2004, an area of 650 km² was systematically searched for arctic fox dens, (62 dens were already recorded on the study site prior to 2003, from previous work). From 2003-2008, all dens recorded were visited at least twice a year (early June and early July) for signs of reproduction. We trapped adults using collapsible live traps (Tomahawk cage traps #205, Tomahawk Live Trap Company, Tomakawk, WI, USA) or padded leghold traps (Softcatch #1, Oneida Victor Inc. Ltd. Cleveland, OH, USA) visited every 6 to 12 hours. We trapped cubs with collapsible live traps (see above) placed directly on the den and kept under continuous surveillance. Each individual was sexed and tagged on both ears using a unique set of color and numbered plastic tags (Dalton Rototags). Tissue samples from the resulting ear plugs were collected and kept in 70% ethanol for genetic analyses.

Behavioural observations

In order to determine the minimum litter size for each den, the number and identity of adults attending the litter, and the occurrence of parental care from members of each sex, we collected behavioural data during cub rearing period (mid-June to mid-August) at dens showing signs of reproduction (Table 1). We used two techniques. First, we performed focal observations from blinds located 350-700m from the dens, using a 10 X 60 spotting scope. At least one focal period lasting between 8-42 hours (mean \pm SD = 22.1 ± 9.6) was performed for each den used in the analysis. For all years, we kept the den under continuous surveillance during focal observations and we recorded the identity of adult and minimum number of young seen during those periods. In 2007-2008 we also recorded each occasion an adult was seen on the den as well as the type and number of prey brought to the den.

Second, starting in 2007 we used infrared automatic color cameras (Silent Image PM35C31 and RapidFire Professional PC85, Reconyx, Holmen, USA) to record behaviour at the dens (Table 1). We programmed cameras to take 5 pictures per second when movements were detected. To obtain a full view of dens, we set cameras alone or in pairs, depending on size and configuration of dens. We operated cameras at each den for ca. 4 days in 2007 and 10 days in 2008. We analysed each picture to retrieve information on number of young present at the den, as well as identity, food provisioning and attendance at the dens of adults.

Table 1. Summary of sampling effort (direct visual observations and recording of images using automatically triggered cameras) at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, 2003-2008.

	2003	2004	2005	2006	2007	2008	Total
Nbr of monitored dens	99	100	101	111	99	103	613*
Number of litters found on the study site	3	17	7	2	10	23	62*
Nbr of dens where at least one visual observation period was performed	3	8	5	2	9	11	38*
Nbr of hours of visual observation per den (mean \pm SD)	15.0 \pm 5.3	18.0 \pm 7.0	24.0 \pm 9.3	12.0 \pm 5.7	27.6 \pm 9.2	23.5 \pm 10.7	841
Nbr of dens with automatic camera	0	0	0	0	9	11	20*
- Number of hours with a camera (mean \pm SD?)	-	-	-	-	94,4 \pm 49,6	232,7 \pm 193,5	3410
- Nbr of pictures taken (mean \pm SD?)	-	-	-	-	1344 \pm 1077	6159 \pm 5563	79846

*These sample sizes correspond to “den-years” since most dens were monitored every year

DNA extraction and paternity analyses

DNA was extracted from ear plug samples using Qiagen tissue protocol (QIAGEN, Hilden, Germany). Ten independently-assorting biparentally-inherited microsatellite markers designed from domestic dogs (CPH5, CPH9, CPH15, Fredholm and Wintero 1995; CXX733, CXX745, CXX758, Mellersh et al. 1997; CXX140, CXX147, CXX173, CXX250, Ostrander et al. 1993) and tested in arctic fox by Carmichael et al. (2006) were labelled with fluorescent tags (FAM, TET, or HEX; Applied Biosystems, Foster City, California). Amplification solutions contained 0.2 μ M of each primer, 0.50 mM dNTPs, 1 mg/ml BSA, 2.5 mM MgCl₂, 1 x PCR buffer (50 mM KCl, 10 mM Tris-HCl, pH 8.8, 0.1% Triton X100), 1 U of Taq polymerase and

approximately 40 ng of template in a total volume of 15 μ l. All amplifications were conducted in Biometra T1 thermocycler (Biotechnica, Hannover, Germany). PCR programs were the followings : 3 minutes at 94°C; 35 cycles of 45 sec at 94°, 30 sec at T_m (50°-59°), 30 sec at 72°; and 30 min at 72°. Reaction products were loaded and migrated on 6% polyacrylamid gels. All individuals from the same den/year were migrated alongside so that their genotypes could be directly compared. Gels were visualized with FMBio scanner (Hitachi Software Engineering) and manually genotyped with the software Image Analysis 3.0.0.21 (MiraiBio).

We tested for deviations from Hardy-Weinberg equilibrium per locus, and for linkage equilibrium, between pair of loci, using exact tests in Genepop 3.4 (Raymond and Rousset, 1995). Parentage was determined through a likelihood-based approach using PASOS 1.0 (Duchesne et al., 2005). PASOS is especially designated for parental allocations when a proportion of the potential parents has not been genotyped and so makes it possible to obtain estimates of the proportion of missing parents. In contrast to exclusion methods, which may result in exclusion of the true parent if errors or mutations are present (Marshall et al., 1998), PASOS is designed to tolerate some degree of mistyping of alleles, that is it maintains its retrieving capacity despite imperfect scoring, and gives reliable estimates of the probability that allocations are correct. We thus estimated the proportion of loci that were typed incorrectly by re-genotyping 10% of the population and by entering this information in the calculations. Of the 520 single-locus genotypes compared, we observed 1 allelic dropout and 10 false alleles, giving an estimate of 2% of loci typed incorrectly.

Due to the presence of several siblings from different cohorts in the population, we restricted candidate parents as adult males and females observed or captured the same year or the year before the cubs were born, in order to have sufficient power of resolution. Genotypes were first analysed with PASOS to assign a parent pair. If a pair could not be assigned, we assigned either maternity or paternity alone. When no adult was assigned as a potential parent of the litter, the minimal number of parents was estimated from the number of unique alleles in the cub's genotype. This approach allowed us to determine the identity and minimum number of sexual partners of each sex for most litters.

Effect of food availability

We classified spatial and temporal variability in food availability for each litter, based on goose and lemming availability, respectively. We defined goose availability as the distance between the den and the center point of the goose colony (Figure 1). This center point was estimated from a mean contour polygon of the high density nesting geese located from helicopter in 2007 and 2008. We used this continuous variable, instead of a dichotomous variable, to take into account the fact that the edges of the goose colony are variable through time and that foxes outside the goose colony may also have access to geese. In cases where more than one den (always less than 4 km away from each other) was used by the same individual for a single year, the mean point between dens was used. Lemming availability was classified for each year as high or low based on several parameters measured on a concomitant long-term study of Bylot Island ecosystem (Gauthier et al., 2004; Gruyer et al., 2008). Reproductive effort of avian and terrestrial

predators, which is highly correlated to lemming abundance, especially in foxes and snowy owls (Gauthier et al., 2004), strongly suggest that 2004, 2007, and 2008 were years of high lemming abundance (Fig. 2).

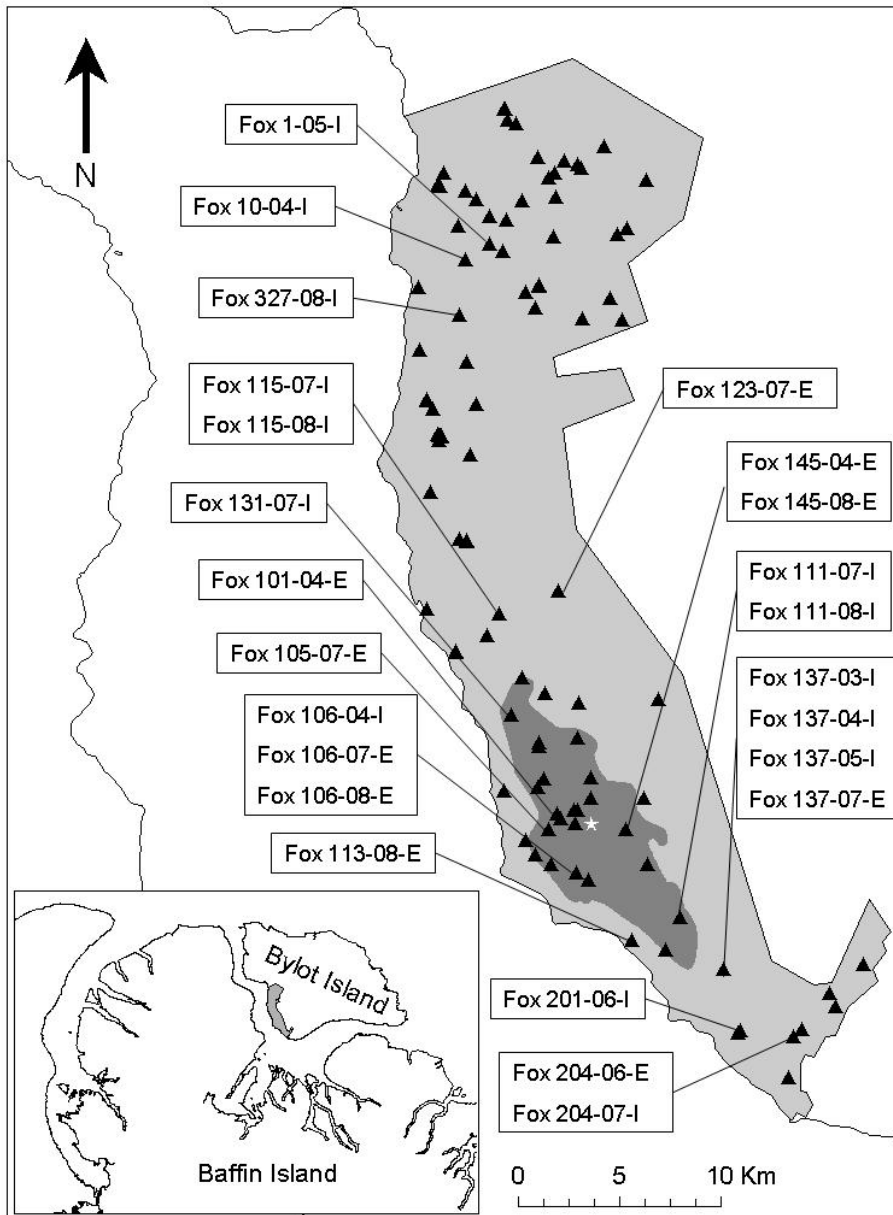


Fig. 1 Arctic fox study area (light shaded polygon) and goose colony (dark shaded polygon) on Bylot Island, Nunavut, Canada. Dens are indicated with a ▲ and numbered dens indicate litters with resolved mating strategy. Identification of numbered dens is as follows: den ID – last two digits of year – mating strategy (E = extra-pair paternity, I = intra-pair paternity). The star indicates the center of the goose colony.

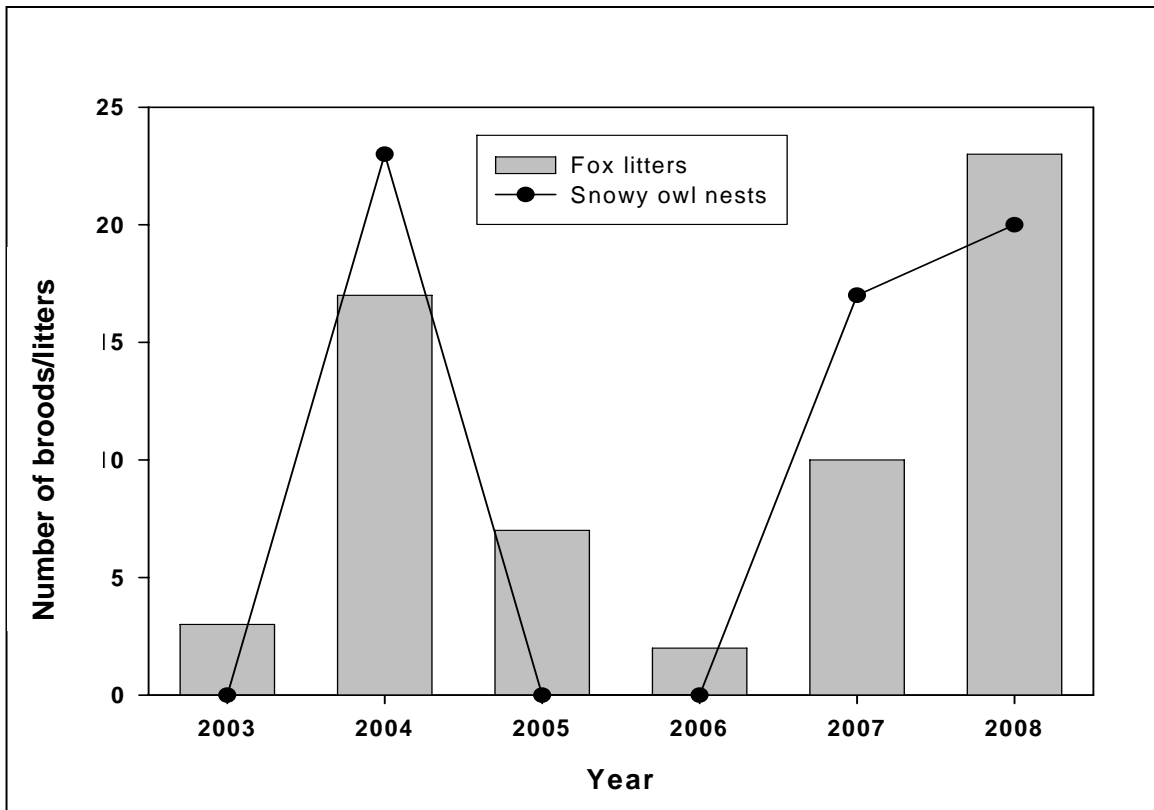


Fig. 2 Number of fox reproductive dens and number of snowy owl's nests on Bylot Island, Nunavut, Canada, from 2003-2008.

Statistical analyses

Distance between reproductive dens and the center of the goose colony was used as the predictor variable of dichotomous mating system (intra-pair paternity vs. extra-pair paternity) in a logistic regression. We compared frequency of extra-pair paternity between years of high and low lemming abundance using a Fisher exact test. All means are reported ± 1 SD. Statistical analyses were conducted using SAS software (9.1.3)

Results

Description of the arctic fox mating system

We captured and sampled 62 adults (28 females and 34 males) and 176 cubs (88 females and 88 males) from 38 litters. Sampling effort corresponded to 70 % of cubs observed at dens. The minimum litter size ranged from 1 to 12 (mean = 6.6 ± 2.8). The number of reproductive dens in the study area varied greatly from year to year (from 2 to 23, mean = 10.3 ± 8.2 , Table 1). Due to logistic constraints, the proportion of reproductive dens where we captured adults and cubs also varied from year to year (e.g. 100% in 2003 and 2006 but 48% in 2008, tables 1 and 2), but in years where only part of the dens were sampled, captures were made throughout the study area without regard to litter sizes.

From 2003-2006, only opportunistic observations were performed at dens, so quantitative behavioural data were not available, but identity of 10 social fathers and 10 social mothers was assigned. In 2007 and 2008, we observed a marked male directly at 12 dens and by means of automatic cameras at 11 dens for a total of 13 different dens with an identified male. We also observed a marked female visually at nine dens and by means of automatic cameras at eight dens for a total of 11 dens with an identified female. For an additional two dens in 2007 and 2008, only qualitative information about identity of adults at den was available. Overall, 23 social mothers and 26 social fathers have been assigned to a den.

The breeding pair and their cubs of the year was the dominant social unit, but we observed two cases in which an additional female was present at the den and took care of the young. We never observed more than one male at a reproductive den.

Data from direct observations performed in 2007 and 2008 suggested that both parents were assiduous at the den. Those data show that both males and females attended the den and provided food to young during the rearing period (Tables 2 and 3). During visual observations, social mothers were seen on the den on average 9.0 times/day (± 7.6 , $n = 9$) and provided food to young on average at least 2.3 times/day (± 2.2 , $n = 9$) and social fathers were seen on the den on average 5.9 times/day (± 4.3 , $n = 12$) and provided food to the female or to young, on average at least 2.0 times/day (± 2.5 , $n = 12$). On pictures taken with automatic cameras, social mothers were seen on the den on average 6.9 times/day (± 4.3 , $n = 8$) and provided food to young on average 1.5 times/day (± 1.4 , $n = 8$) and social fathers were seen on the den on average 3.4 times/day (± 4.8 , $n = 11$) and provided food to the female or to the young on average 1.6 times/day (± 1.7 , $n = 11$). The fact that direct observations were performed mostly at times of day when foxes are more active (mostly between 3pm and 6am) while automatic cameras were in function throughout the day, may explain why observed frequency of behaviours are consistently lower with automatic cameras.

Table 2. Summary of den attendance and food provisioning by social mothers at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, 2007-2008 recorded from direct observations and automatic cameras.

Year	Den	Direct observations			Automatic cameras			Mean*	
		Frequency of den attendance (times/day)	Frequency of food provisioning (times/day)	Duration of the observation period (days)	Frequency of den attendance (times/day)	Frequency of food provisioning (times/day)	Duration of the observation period (days)	Frequency of den attendance (times/day)	Frequency of food provisioning (times/day)
7	105	8.8	2.9	0.7	4.7	1.9	3.2	6.8	2.4
7	106	9.4	6.0	1.5	14.9	4.2	3.4	12.2	5.1
7	114	16.0	4.0	0.3	-	-	-	10.0	4.0
7	131	2.8	0.6	1.8	-	-	-	2.8	0.6
7	137	4.8	0	0.2	-	-	-	4.8	0
7	204	0	0	0.3	0.5	0.5	2.0	0.3	0.3
8	1	-	-	-	8.3	0.7	3.0	1.6	0.7
8	106	23.8	2.9	1.1	5.1	0	2.3	14.5	1.5
8	111	-	-	-	4.2	0.8	2.6	4.2	0.8
8	131	2.5	0	0.4	8.5	1.1	24.3	5.5	0.6
8	145	13.1	4.1	1.2	9.2	3.1	6.5	11.2	3.6
Mean \pm SD		9.0 \pm 7.6	2.3 \pm 2.2	0.8 \pm 0.6	6.9 \pm 4.3	1.5 \pm 1.4	5.9 \pm 7.6	6.7 \pm 4.6	1.8 \pm 1.7

* Unweighted mean

Table 3. Summary of den attendance and food provisioning by social fathers at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, 2007-2008 recorded from direct observations and automatic cameras.

Year	Den	Direct observations			Automatic cameras			Frequency of den attendance (times/day)	Frequency of food provisioning (times/day)
		Frequency of den attendance (times/day)	Frequency of food provisioning (times/day)	Duration of the observation period (days)	Frequency of den attendance (times/day)	Frequency of food provisioning (times/day)	Duration of the observation period (days)		
7	105	0	0	0.7	0.6	0.3	3.2	0.3	0.2
7	106	0	0	1.5	0.3	0.3	3.4	0.2	0.2
7	115	6.5	3.9	0.8	4.5	1.8	2.2	5.5	2.9
7	123	7.4	7.4	0.3	1.0	0.2	4.8	4.2	3.8
7	131	2.8	0.6	1.8	-	-	-	2.8	0.6
7	204	9.6	3.2	0.3	2.6	1.5	2.0	6.1	4.7
8	106	13.3	5.7	1.1	3.6	0.3	3.0	8.5	3.0
8	111	-	-	-	0.4	0.4	2.6	0.4	0.4
8	113	4.9	0.8	1.2	16.9	5.4	1.3	10.9	3.1
8	115	1.8	0.6	1.7	-	-	-	1.8	0.6-
8	131	4.9	0	0.4	4.1	3.1	24.3	4.5	1.6
8	145	10.7	1.6	1.2	7.1	3.1	6.5	8.9	2.4
8	327	8.6	0.8	1.3	1.7	1.2	6.9	5.2	1.0
Mean ± SD		5.9 ± 4.3	2.1 ± 2.5	1.0 ± 0.5	3.9 ± 4.8	1.6 ± 1.7	5.5 ± 6.5	4.6 ± 3.5	1.9 ± 1.5

The genotyping of the 238 sampled foxes was 99.8% complete and no individual was typed for fewer than 9 loci. No microsatellite deviated significantly from Hardy-Weinberg equilibrium among adult foxes, suggesting that null alleles were rare or absent in our sample. We assigned both parents to 56 (32%) cubs at 95% confidence. We assigned paternity only to 31 (18%) cubs, resulting in 87 (49%) cubs that were assigned a father. We assigned maternity only to 56 (32%) cubs, resulting in 112 (64%) cubs that were assigned to a mother.

Of the 124 cubs (from 26 litters) with known social father, 38 (31%) (from 8 litters) were born from an extra-pair male (Table 4). In three of the 8 litters, all cubs could have been fathered by a single male (likelihood 95%), so that the social male fathered none of the cubs of the litter. In the 5 other cases, the social father had sired a portion of the litter and the cubs were therefore separated in two (4 litters) or three (1 litter) groups of half-siblings (multiple paternities). We identified the father of the extra-pair offspring in one of these litters. The extra-pair cub of den 106 (2008) was born from female 33 and male 64, the latter being a reproducing neighbour at den 145, located ca. 3 km from den 106. Interestingly, male 64 was also the four year-old son of female 33. It must be noted that the social partner of female 33 (2008) was not the father of male 64, which died during the winter 2006-2007, so miss-assignment due to close relatedness is excluded. This therefore represents a case of incest between two foxes otherwise socially paired with unrelated partners.

All cubs sampled were assigned to their social father in the remaining 18 litters with a marked male observed at the den. In two litters with unknown social father (litter 101 of 2004 and litter 137 of 2007, table 4), at least two males were required to explain the genotypes of the cubs. Since we never found evidence in this study that more than one male attended a den, we consider that part of the cubs from these two dens was likely born from EPPs. In the 10 remaining litters, the social father was unknown and the fidelity of the female thus could not be assessed. However, in all cases only one male was required to explain the genotypes of the cubs.

Correlation between food resources and arctic fox mating systems

Sampling a low proportion of cubs in a given litter leads to potential underestimation of the frequency of extra-pair paternity. In 4 out of 28 sampled litters with resolved mating system, we genotyped less than 50% of the minimum number of cubs known to be alive. We decided to remove these litters from subsequent analyses, and thus kept only 24 litters (14 and 10 litters resulting from monogamy and alternative mating strategies, respectively).

The distance from the center of the goose colony was a good predictor of female mating system (logistic regression: $\text{khi}^2 = 4.60$, $p = 0.03$, $n = 24$, $\text{pseudoR}^2 = 16\%$, Fig. 2). The probability of female extra-pair paternity decreased by 23% for each increase in distance of 1 km between the den and the center of the goose colony (Odd ratio = 0.77 IC^{95} : 0.61 – 0.98). The logistic regression curve shows that the probability of extra-pair paternity is high in the goose colony but very low outside the polygon of high geese density. Extra-pair paternity is almost absent 10 km away from the nearest edge of the goose colony.

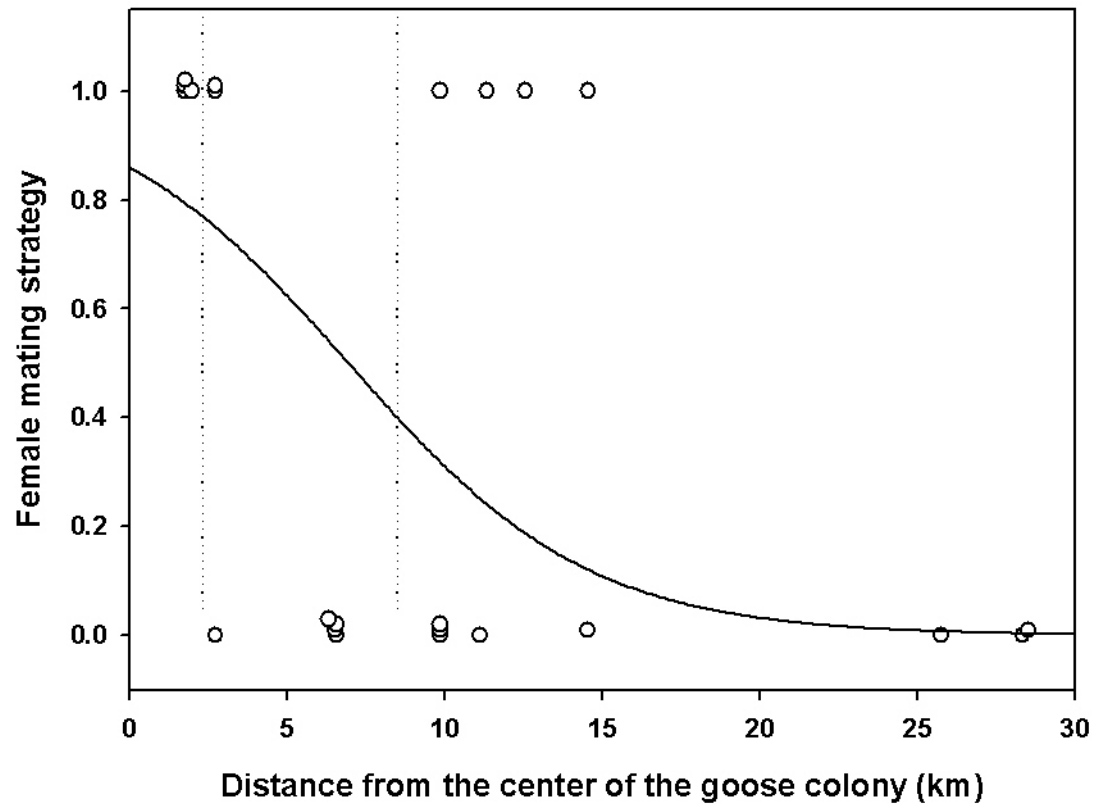


Fig. 3 Female mating strategy in relation to distance between den(s) and the center of goose colony in arctic foxes studied on Bylot Island, Nunavut, Canada, from 2003-2008 (0 = monogamy, 1 = extra-pair paternity). Dotted lines represent the shortest and largest distances between center and closest edge of the high density goose colony.

Five and 19 litters with resolved mating system were produced during years of low and high lemming abundance, respectively. The low reproductive output of foxes during years of low lemming abundance thus resulted in an unbalanced design which complicated the test of the effect of lemming abundance on arctic fox mating strategy. However, the fact that only one litter (20%) showed extra-pair paternity in years of low lemming abundance whereas 9 litters (47%) showed extra-pair paternity when lemmings

were abundant, does suggest that high resource abundance increases the likelihood of multiple paternity, even though the difference is not statistically significant (Fisher's exact test, $p = 0.24$).

Discussion

Results from this study suggest that, in the population of arctic foxes from Bylot Island, the dominant social mating system is monogamy with biparental care. This is similar to findings from other arctic fox populations (Macpherson, 1969; Strand et al., 2000). Of all dens recorded, only two had an extra adult, in each case a non reproductive female. However, despite their predominantly socially monogamous behaviour, arctic foxes from Bylot Island had high levels of extra-pair paternities; almost the third (31%) of cubs were born from a male from outside of the social unit, and 31 % of litters with known social father presented EPPs. This is coherent with data from other canid species, in which evidences of extra-pair or extra-group copulations/paternities have been found each time it was investigated (Ethiopian wolf, *Canis simensis*, Sillero-Zubiri et al. 1996; African wild dog, *Lycaon pictus*, Girman et al. 1997; swift fox, *Vulpes velox*, Kitchen et al., 2006; red fox, *Vulpes vulpes*, Baker et al. 2004; island fox, *Urocyon littoralis*, Roemer et al. 2001). But the level of EPP observed in arctic foxes from Bylot Island, even if considerably high for a socially monogamous mammal, is still lower than that of some closely related canids for which it has been estimated (swift fox: 52%, Kitchen et al., 2006; red fox: 80%, Baker et al., 2004).

It has often been suggested that female mammals may perform extra-pair copulations in order to avoid inbreeding, and to increase their offspring heterozygosity

(Tregenza and Wedell, 2002; Foerster et al., 2003). However, in a meta-analysis of 55 bird species, Ackay et al. (2007) found no correlation between the genetic similarity and extra-pair paternity. In the population of arctic foxes of Bylot Island, the fact that at least one case of extra-pair paternity involved incest suggests that inbreeding avoidance cannot explain all cases of EPPs. Incest is thought to occur when individuals have incomplete knowledge of relatedness and the costs of avoiding inbreeding are high (Wheelwright et al., 2006). This was most probably not the case in this study, since the male was raised by the female, they were both otherwise socially paired with an unrelated partner, and they were holding a territory located in an area of high resource abundance.

Enhanced within-brood genetic diversity rather than offspring heterozygosity seems more likely to have been influential in the evolution of polyandrous behaviours in arctic foxes. As proposed by Yasui (1998), if the environmental conditions in which the offspring will develop are predictable, the fitter genes for the next generation are predictable. In those cases, female's mate choice is expected to go toward males of higher quality (genetic quality or heterozygosity, Orians, 1969; Kempenaers, 2007). On the other hand, in a fluctuating environment, females may not be able to predict the fitter genes for the next generation as she may have little cues about future environmental conditions. The increased within-brood genetic diversity of polyandrous females may therefore enhance the probability that at least one young survives and reproduces successfully in an unpredictable environment (Jennions and Petrie, 2000). This may be particularly adaptive in environments such as high arctic ecosystems, where harsh and changing conditions prevail.

However, certain circumstances seem to limit the opportunity for EPPs in arctic foxes, as there was a strong correlation between the frequency of EPP and food availability. This may be explained either by variations in need for paternal care or in opportunities for extra-pair copulations. Since EPPs may be linked to threat of reduced paternal care, females who can not afford this cost are assumed to avoid extra-pair copulations (Petrie and Kempenaers, 1998). As proposed by Gowaty (1996), the females who have most to lose from reduction of male investment are low quality females in low quality environments. Age, a trait often linked to female quality, may impact the potential for extra-pair paternity, but those data are too scarce in our dataset to perform further analyses. At the species level, the variations in the extent of extra-pair paternity observed between arctic foxes and other canids may be due to differential requirements in paternal care. Harsh conditions and low food abundance associated with arctic life may explain, at least in part, why arctic foxes seem to be more genetically monogamous than other closely related canids. Inside the population of arctic foxes of Bylot Island, proximity to the concentrated food patch created by the goose colony was linked to the higher occurrence of EPPs. The fact that EPPs were less frequent at the edges of the goose colony than in the center may be due to the recurrently higher resource availability in the center of the goose colony than at the edges, since the extent of the goose colony may change slightly from one year to another (Bêty et al., 2001). Variations in lemming abundance seemed to have a similar impact on the prevalence of EPPs. However, low prey availability, either in years of low lemming abundance or in areas without access to the goose colony, thus appears to limit the opportunities for female arctic foxes to perform or to take advantage of extra-pair copulations. Those results are similar to

experimental results obtained by Humbird and Neudorf, (2008), who found that female Northern Cardinals (*Cardinal cardinalis*) were more likely to perform extra-territorial movements when oil supplemented. Their study showed a good example that resource abundance may influence individual mating systems, not only due to variation in the requirement for biparental care, but also to its influence on animal movements.

In the population of arctic foxes of Bylot Island, the correlation between resource abundance on EPP may be explained through a density effect rather than through the direct effect of resources. Indeed, the density of adult foxes, either breeders or lone wanderers may be higher in the vicinity of the goose colony (Szor, 2006, Giroux et al. in prep.) due to the attractiveness of such a concentrated patch of food, which is extended throughout winter due to hoarding behaviours of arctic foxes (Bantle and Alisauskas, 1998; Samelius et al., 2007; Careau et al., 2008). Higher density may increase the opportunities for extra-pair copulations for females in territories with high resource availability (Griffith et al., 2002). This would be coherent with the fact that more EPPs are found in the center of the goose colony than at the edges. During the breeding period, unpaired males may also be attracted by higher density of female foxes, which may result in more solicitations for extra-pair copulations in areas of high food abundance. In this study, only one out of 11 extra-pair fathers was a male we had sampled and genotyped, even if we had a high proportion of marked individuals in the population. It seems likely that a proportion of extra-pair fathers are males who are not present during summer in the population of Bylot Island. Recent satellite tracking shows that even foxes defending territories are making periodic movements over the ice during mating period (early to late

spring, D. Berteaux, unpublished). These extra-territorial excursions may represent opportunities for foxes from different populations to perform extra-pair copulations.

Therefore, EPPs could have an important effect on effective population size, by allowing the introduction of genes from males which otherwise would not have reproduced on Bylot Island. Effective population size can impact greatly population fitness (Reed, 2005) by increasing inbreeding, which in turn has proved to reduce growth rate and to increase extinction rate in many wild populations (Keller and Waller, 2002). In a meta-analysis using 34 data sets, Reed and Frankham (2003) estimated that genetic diversity of a population could explain 15-20% of variation in a population fitness. In arctic foxes, behavioural strategies which allow increases in gene flow are of particular relevance in the context of climate change, given that insular arctic fox populations at the Southern margin of their range may become more geographically isolated as maximum sea ice extent declines and winter movements of foxes may be reduced.

Acknowledgments

We are grateful to P. Bergeron, A. Bourbeau-Lemieux, V. Careau, G. Darou, A. Desjardins, D. Gallant, M.-A. Giroux, I Klava, B. Laliberté, M. Morrissette, J. Pitseolak, F. Racine, A. Tarroux, B. Tremblay, E. on the field, Delphine Dittlecadet and Roland Vergilino for help with genetical analyses and all members of ArcticWolves IPY project. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs, Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, Natural Sciences and

Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Ecosystem Initiative (Environment Canada), Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada Agency, Polar Continental Shelf Program (PCSP), Université du Québec à Rimouski (UQAR), and Université Laval. Capture techniques and immobilization procedures were approved by the UQAR Animal Care Committee (permit # CPA15-02-01) and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit # SNP-2004-003). This is PCSP contribution no xxx-xx.

CONCLUSION

Les régimes d'appariement employés par les individus d'une espèce sont susceptibles d'avoir un impact profond sur plusieurs aspects de son écologie. Les paternités extraconjugales, notamment, entraînent des changements considérables dans la génétique et la dynamique des populations animales. Cette étude a permis d'établir que les comportements extraconjugaux des femelles du renard arctique sont des événements fréquents, et qu'ils peuvent donc influencer de façon marquée l'écologie de l'espèce, en particulier la dynamique et la diversité génétique des populations, ainsi que les déplacements et les comportements territoriaux. Les événements de paternité extraconjugale, en augmentant la diversité génétique des jeunes produits, pourraient permettre d'augmenter les chances qu'au moins un jeune survive aux conditions difficiles et changeantes de l'Arctique. Ceci prend d'autant plus de sens dans l'optique des changements climatiques alors qu'un nombre accru de réponses potentielles aux modifications de l'environnement pourraient permettre à l'espèce de s'adapter plus rapidement. De plus, nos résultats ont montré que les comportements polyandres des femelles semblent augmenter le nombre de mâles reproducteurs dans la population pour un même nombre de femelles reproductrices, entraînant ainsi une augmentation de la taille effective des populations. Ce paramètre peut avoir des impacts majeurs sur la valeur adaptative d'une population (nombre d'adultes produits ou taux de croissance de la population) ou a des traits qui y sont liés tels que la fécondité, la survie ou le taux de croissance individuel (Reed et Frankham, 2003). Les mouvements hivernaux des renards arctiques sur la glace de mer pourraient donc revêtir une importance nouvelle pour cette espèce, en contribuant au maintien de la diversité génétique des populations.

Les résultats de cette étude montrent également que l'environnement, et plus particulièrement la disponibilité des ressources alimentaires, peut avoir une influence importante sur les régimes d'appariement des individus. Chez le renard arctique, une forte proportion de la variabilité intraspécifique des systèmes d'appariement semble être directement liée à la disponibilité de ses proies principales : les lemmings brun et variable et la grande oie des neiges. Ainsi, l'importance des soins paternels pourrait être un facteur déterminant dans l'adoption de régimes d'appariement polyandres chez des espèces socialement monogames. Les ressources alimentaires, en affectant la densité et les mouvements individuels, pourraient aussi moduler la fréquence des rencontres entre les renards reproducteurs et donc les opportunités de fécondations extraconjugales.

L'étude des comportements de reproduction peut se révéler très ardue, puisqu'il est souvent laborieux d'observer directement les événements de copulations entre les partenaires de reproduction. Dans l'Arctique, les conditions d'observation sont difficiles durant la période d'accouplement des renards (mars), et les données sur le sujet sont donc rares. Grâce aux techniques moléculaires, les résultats de cette période de reproduction cruciale mais méconnue sont maintenant accessibles. Ces techniques, jumelées à des suivis satellitaires, nous permettent peu à peu de mieux définir les stratégies de reproduction réelles des espèces animales, et ainsi de mieux comprendre leur écologie et la dynamique de leurs populations. Les observations comportementales seront toujours cruciales pour l'étude de la reproduction des espèces animales, mais les avancées

technologiques récentes nous permettent d'élargir l'étendue de nos études et de notre questionnement.

BIBLIOGRAPHIE

- Akçaya E. et Roughgarden J. 2007. "Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits". **Evolutionary Ecology Research** 9:855-868.
- Allendorf F. et Leary R. 1986. "Heterozygosity and fitness in natural populations of animals". In: Soulé, M. (Ed) **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 57-76.
- Angerbjörn A., Hersteinsson P. et Tannerfeldt M. 2004. "Consequences of resource predictability in the Arctic fox - two life history strategies". In: Macdonald, D. et Sillero-Zubiri, C. (Eds) **Biology and conservation of wild canids**. Oxford University Press, Oxford. pp. 163-172.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M. et Erlinge S. 1999. "Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings". **Journal of Animal Ecology** 68:34-49.
- Apanius V., Penn D., Slev P. R., Ruff L. R. et Potts W. K. 1997. "The nature of selection on the major histocompatibility complex". **Critical Reviews in Immunology** 17:179-224.
- Asa C. et Valdespino C. 1998. "Canid reproductive biology: an integration of proximate mechanisms and ultimate causes". **American Zoologist** 38:251-259.
- Audet A., Robbins C. et Larivière S. 2002. "Alopex lagopus". **Mammalian species** 713:1-10.
- Baker P., Funk S., Bruford M. et Harris S. 2004. "Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids ?" **Behavioral Ecology** 15:766-778.
- Bantle J. et Alisauskas R. 1998. "Spatial and temporal patterns in Arctic fox diets at a large goose colony". **Arctic** 51:231-236.

- Bekoff M., Diamond J. et Mitton J. 1981. "Life-history patterns and sociality in canids: body size, reproduction, and behavior". **Oecologia** 50:386-390.
- Bêty J., Gauthier G., Giroux J. et Korpimäki E. 2001. "Are goose nesting success and lemming cycles linked ? Interplay between nest density and predators". **Oikos** 93:388-400.
- Blouin S. et Blouin M. 1988. "Inbreeding avoidance behaviors". **Trends in Ecology and Evolution** 3:230-233.
- Careau V., Lecomte N., Bety J., Giroux J. F., Gauthier G. et Berteaux D. 2008. "Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox". **Ecoscience** 15:268-276.
- Carmichael L., Berteaux D., Dumond M., Fuglei E., Johnson D., Krizan J., Nagy J., Veitch A. et Strobeck C. 2006. "Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids". **submitted**
- Carmichael L., Szor G., Berteaux D., Giroux M., Cameron C. et Strobeck C. 2007. "Free love in the far north : Plural breeding, polygyny, and polyandry of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut". **Canadian Journal of Zoology** 85:338-343.
- Chippindale A. K., Gibson J. R. et Rice W. R. 2001. "Negative genetic correlation for adult fitness between sexes reveals ontogenetic conflict in *Drosophila*". **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 98:1671-1675.
- Clutton-Brock T. et Harvey P. 1978. "Mammals resources and reproductive strategies". **Nature** 273:191-195.

- Cohas A., Yoccoz N., Da Silva A., Goossens B. et Allainé D. 2006. "Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot (*Marmota marmota*): the roles of social setting and female mate choice." **Behavioral Ecology and Sociobiology** 59:597-605.
- Davies N. B. et Hatchwell B. J. 1992. "The value of male parental care and its influence on reproductive allocation by male and female dunnocks". **Journal of Animal Ecology** 61:259-272.
- Duchesne P., Castric T. et Bernatchez L. 2005. "PASOS (parental allocation of singles in open systems): a computer program for individual parental allocation with missing parents". **Molecular Ecology Notes** 5:701-704.
- Eberhardt L., Garrott R. et Hanson W. 1983. "Den use by arctic foxes in northern Alaska". **Journal of Mammalogy** 64:97-102.
- Emlen S. et Oring L. 1977. "Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems". **Science** 197:215-223.
- Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J. et Kempenaers B. 2003. "Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings". **Nature** 425:714-717.
- Frafjord K. 1993. "Reproductive effort in the arctic fox *Alopex lagopus*: A review." **Norwegian Journal of Agricultural Sciences** 7:301-309.
- Fredholm M. et Wintero A. K. 1995. "Variation of Short Tandem Repeats within and between Species Belonging to the Canidae Family". **Mammalian Genome** 6:11-18.
- Gauthier G., Bêty J., Giroux J. et Rochefort L. 2004. "Trophic interactions in a high arctic snow goose colony". **Integrative and comparative biology** 44:119-129.

- Geffen E., Gompper M., Gittleman J., Luh H., Macdonald D. et Wayne R. 1996. "Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation." **The American Naturalist** 147:140-160.
- Geffen E. et Macdonald D. 1992. "Small size and monogamy: spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana*". **Animal behaviour** 44:1123-1130.
- Girman D., Mills M., Geffen E. et Wayne R. 1997. "A molecular genetic analysis of social structure, dispersal and interpack relationships of the African wild dog (*Lycaon pictus*)". **Behavioral Ecology and Sociobiology** 40:187-198.
- Gowaty P. 1996. "Battles of the sexes and origins of monogamy". In: Black, J. (Ed) **Partnerships in birds : The Study of Monogamy**. Oxford University Press, Oxford. pp. 21-52.
- Griffith S., Owens I. et Thuman K. 2002. "Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function: an invited review". **Molecular Ecology** 11:2195-2212.
- Gruyer N., Gauthier G. et Berteaux D. 2008. "Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada". **Canadian Journal of Zoology** 86:910-917.
- Hersteinsson P., Angerbjorn A., Frafjord K. et Kaikusalo A. 1989. "The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems". **Biological Conservation** 49:67-81.
- Hoi-Leitner M., Hoi H., Romero-Pujante M. et Valera F. 1999. "Female extra-pair behaviour and environmental quality in the serin (*Serinus serinus*): a test of the 'constrained female hypothesis'". **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences** 266:1021-1026.

- Hoogland J. 1998. "Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male ?" **Animal behaviour** 55:351-359.
- Hughes C. 1998. "Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results". **Ecology** 79:383-399.
- Humbird S. K. et Neudorf D. L. H. 2008. "The effects of food supplementation on extraterritorial behavior in female Northern Cardinals". **Condor** 110:392-395.
- Institute" S. 2005. "The SAS system for Windows, Release 9.1.3." "SAS Institute", Cary, NC.
- Jennions M. D. et Petrie M. 2000. "Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits". **Biological Reviews** 75:21-64.
- Keller L. et Waller D. 2002. "Inbreeding effects in wild populations". **Trends in Ecology and Evolution** 17:230-241.
- Kempenaers B. 2007. "Mate choice and genetic quality : a review of the heterozygosity theory". **Advances in the study of behavior** 37:189-278.
- Kitchen A., Gese E., Waits L., Karki S. et Schauster E. 2006. "Multiple breeding strategies in the swift fox, *Vulpes velox*". **Animal behaviour** 71:1029-1038.
- Kleiman D. 1977. "Monogamy in mammals". **The Quarterly Review of Biology** 52:39-69.
- Kleiman D. et Malcolm J. 1981. "The evolution of male parental investment in mammals". In: Gubernick, D. et Klopfer, P. (Eds) **Parental care in mammals**. Plenum Press, New York. pp. 347-387.

- Kullberg C. et Angerbjörn A. 1992. "Social behaviour and cooperative breeding in arctic foxes, *Alopex lagopus* (L.), in a semi-natural environment". **Ethology** 90:321-335.
- Lack D. 1968. **Ecological adaptations for breeding in birds**. Methuen, London, UK.
- Lehman N., Clarkson P., Mech L., Meier T. et Wayne R. 1991. "A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA." **Behavioral Ecology and Sociobiology** 30:83-94.
- Macdonald D. 1983. "The ecology of carnivore social behaviour". **Nature** 301:379-384.
- Macpherson A. 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations, *Canadian wildlife service report series*, pp. 49.
- Marshall T., Slate J., Kruuk L. et Pemberton J. 1998. "Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations." **Molecular Ecology** 7:639-655.
- Martin J., Handasyde K., Taylor A. et Coulson G. 2007. "Long-term pair bonds without mating fidelity in a mammal". **Behaviour** 144:1419-1445.
- Meier T., Burch J., Mech L. et Adams L. 1995. Pack structure and genetic relatedness among wolf packs in a naturally regulated population. Proceedings of the 2nd North American symposium on wolves, Edmonton, Canada. pp. 293-302
- Mellersh C. S., Langston A., Acland G., Fleming M., Kunal R., Wiegand N., Francisco L., Gibbs M., Aguirre G. et Ostrander E. A. 1997. "A linkage map of the canine genome". **Genomics** 46:326-336.
- Moehlman P. 1986. "Ecology of cooperation in canids". In: Rubenstein, D. et Wrangham, R. (Eds) **Ecological aspects of social evolution**. Princeton University Press, Princeton. pp. 64-86.

- Moehlman P. 1989. "Intraspecific variation in canid social system". In: Gittleman, J. (Ed) **Carnivore behaviour, ecology and evolution**. Cornell University Press, Ithaca, NY. pp. 143-163.
- Neff B. et Pitcher T. 2005. "Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes". **Molecular Ecology** 14:19-38.
- Orians G. 1969. "On the evolution of mating systems in birds and mammals". **The American Naturalist** 103:589-603.
- Ostrander E. A., Sprague G. F. et Rine J. 1993. "Identification and Characterization of Dinucleotide Repeat (Ca)N Markers for Genetic-Mapping in Dog". **Genomics** 16:207-213.
- Pauw A. 2000. "Parental care in a polygynous group of bat-eared foxes, *Otocyon megalotis* (Carnivora: canidae)". **African Zoology** 35:139-145.
- Petrie M. et Kempenaers B. 1998. "Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations". **Trends in Ecology & Evolution** 13:52-58.
- Poiani A. et Wilks C. 2000. "Sexually transmitted diseases: A possible cost of promiscuity in birds?" **Auk** 117:1061-1065.
- Raymond M. et Rousset F. 1995. "Genepop (version-1.2) - Population-genetics software for exact tests and ecumenicism ". **Journal of Heredity** 86:248-249.
- Reed D. H. 2005. "Relationship between population size and fitness". **Conservation biology** 19:563-568.
- Reed D. H. et Frankham R. 2003. "Correlation between fitness and genetic diversity". **Conservation biology** 17:230-237.

- Reynolds J. 1996. "Animal breeding systems". **Trends in Ecology and Evolution** 11:68-72.
- Ridley M. 1988. "Mating frequency and fecundity in insects". **Biological Reviews** 63:509-549.
- Roemer G., Smith D., Garcelon D. et Wayne R. 2001. "The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*)". **Journal of Zoology** 255:1-14.
- Samelius G., Alisauskas R. T., Hobson K. A. et Lariviere S. 2007. "Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce". **Journal of Animal Ecology** 76:873-880.
- Sillero-Zubiri C., Gottelli D. et Macdonald D. 1996. "Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*)". **Behavioral Ecology and Sociobiology** 38:331-340.
- Solomon N., Keane B., Knoch L. et Hogan P. 2004. "Multiple paternity in socially monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*)". **Canadian Journal of Zoology** 82:1667-1671.
- Strand O., Landa A., Linnell J., Zimmermann B. et Skogland T. 2000. "Social organization and parental behavior in the arctic fox". **Journal of Mammalogy** 81:223-233.
- Szor G. 2006. Sélection des sites de tanières et des tanières de reproduction chez le renard arctique à l'île Bylot, Nunavut, *Chaire du Canada de conservation des écosystèmes nordiques*, Université du Québec à Rimouski.
- Tannerfeldt M. et Angerbjörn A. 1998. "Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox". **Oikos** 83:545-559.

- Tannerfeldt M., Angerbjorn A. et Arvidson B. 1994. "The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival - a field experiment". **Ecography** 17:88-96.
- Tregenza T. et Wedell N. 2000. "Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review". **Molecular Ecology** 9:1013-1027.
- Tregenza T. et Wedell N. 2002. "Polyandrous females avoid costs of inbreeding". **Nature** 415:71-73.
- Trivers R. 1972. "Parental investment and sexual selection". In: Campbell, B. (Ed) **Sexual selection and the descent of man**. Aldine Press, Chicago. pp. 136-179.
- Vaclav R., Hoi H. et Blomqvist D. 2003. "Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*)". **Behavioral Ecology** 14:730-735.
- Watson P. J. 1991. "Multiple paternity as genetic bet-hedging in female sierra dome spiders, *Linyphia-litigiosa* (linyphiidae)". **Animal behaviour** 41:343-360.
- Westneat D. F. 1990. "Genetic Parentage in the Indigo Bunting - a Study Using DNA Fingerprinting". **Behavioral Ecology and Sociobiology** 27:67-76.
- Wheelwright N. T., Freeman-Gallant C. R. et Mauck R. A. 2006. "Asymmetrical incest avoidance in the choice of social and genetic mates". **Animal behaviour** 71:631-639.
- Wright H. 2006. "Paternal den attendance is the best predictor of offspring survival in the socially monogamous bat-eared fox." **Animal behaviour** 71:503-510.
- Yasui Y. 1998. "The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered". **Trends in Ecology & Evolution** 13:246-250.

Zeh D. et Smith R. 1985. "Paternal investment by terrestrial arthropods". **Integrative and comparative biology** 25:785-805.

Zeh J. et Zeh D. 1996. "The evolution of polyandry I : Intragenomic conflict and genetic incompatibility". **Proceedings of the Royal Society of London B** 263:1711-1717.

Appendix 1. Microsatellite DNA fingerprints of adult and young foxes from 38 litters sampled on Bylot Island, Nunavut, Canada, from 2003-2008. For each cub, presumed paternal alleles are given in bold and presumed maternal alleles are given in italics. Shaded alleles imply extra-pair paternity. In cases where the genotype of the social father is unknown, alleles in boxes imply multiple male parents.

Year 2003	Den ID 113	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age Adult	Sex Female	33	129	151	155	146	177	121	130	275	237	100
			131	155	157	148	181	121	132	275	241	102
Juvenile	Male		<i>131</i>	<i>155</i>	<i>155</i>	<i>146</i>	<i>177</i>	<i>121</i>	124	275	219	<i>100</i>
			121	155	157	148	181	121	130	277	241	102
Juvenile	Male		121	155	155	146	177	121	124	275	219	100
			129	155	157	148	181	121	130	277	241	102
Year 2003	Den ID 115	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Juvenile	Male	21	127	153	151	148	169	121	128	271	227	98
			131	157	155	154	175	123	132	271	233	100
Juvenile	Female	22	125	155	155	144	169	121	124	271	233	100
			127	155	163	148	175	123	134	271	237	100
Juvenile	Male	23	125	155	155	144	177	121	128	271	235	98
			127	155	163	146	177	125	134	271	237	104
Juvenile	Male	25	119	153	155	146	169	121	128	271	227	98
			125	155	163	154	177	125	132	279	235	104
Juvenile	Female	26	125	155	155	144	169	121	124	271	227	98
			127	157	163	148	177	125	132	271	233	104
Juvenile	Male	27	125	153	155	146	169	121	128	271	227	98
			127	155	163	154	175	125	132	271	235	100

Year 2003		Den ID 137											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771	
Adult	Male	20	113	151	155	142	175	125	124	265	219	96	
			131	151	157	148	181	127	132	271	237	102	
Juvenile		29	113	151	155	144	165	121	128	271	237	96	
			133	151	159	148	181	125	132	275	241	108	
Juvenile		31	113	151	155	142	181	121	124	271	227	96	
			133	155	159	144	181	125	128	271	237	104	
Juvenile		32	131	151	155	142	175	125	128	271	219	96	
			133	155	157	144	181	127	132	271	241	104	
Juvenile		34	131	151	155	144	181	121	124	265	237	102	
			133	151	157	148	181	125	128	275	241	104	
Year 2004		Den ID 010											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771	
Adult	Male	67	125	151	151	146	169	121	126	269	235	98	
			133	157	155	148	177	123	128	275	241	104	
Adult	Female	75	131	151	157	144	177	121	122	273	237	94	
			133	155	159	148	181	125	126	275	241	104	
Juvenile	Male	66	125	<i>151</i>	155	146	169	<i>121</i>	<i>122</i>	269	241	98	
			<i>131</i>	157	<i>159</i>	<i>148</i>	<i>177</i>	123	126	<i>273</i>	<i>241</i>	<i>104</i>	
Juvenile	Male	68	<i>131</i>	151	155	148	177	123	<i>122</i>	269	241	<i>94</i>	
			133	<i>155</i>	<i>157</i>	<i>148</i>	<i>177</i>	<i>125</i>	126	<i>275</i>	<i>241</i>	104	
Juvenile	Male	69	<i>131</i>	<i>151</i>	155	<i>144</i>	169	121	<i>122</i>	275	235	<i>94</i>	
			133	157	<i>157</i>	146	<i>177</i>	<i>121</i>	128	<i>275</i>	<i>237</i>	104	
Juvenile	Male	70	125	151	155	146	177	121	<i>126</i>	269	235	104	
			<i>133</i>	<i>151</i>	<i>159</i>	<i>148</i>	<i>177</i>	<i>125</i>	128	<i>273</i>	<i>241</i>	<i>104</i>	
Juvenile	Male	71	125	151	155	148	177	<i>121</i>	<i>122</i>	269	<i>237</i>	104	
			<i>131</i>	<i>155</i>	<i>159</i>	<i>148</i>	<i>177</i>	123	126	<i>275</i>	241	<i>104</i>	
Juvenile	Male	72	125	<i>151</i>	151	148	177	121	<i>122</i>	275	235	<i>94</i>	
			<i>131</i>	157	<i>157</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	<i>121</i>	128	<i>275</i>	<i>237</i>	104	

Year 2004	Den ID 101	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Female	56	121	151	155	152	175	123	122	277	225	98
			129	155	155	154	177	125	132	281	237	106
Juvenile	Male	49	121	155	155	146	175	121	122	271	225	98
			127	155	157	154	179	125	132	281	237	106
Juvenile	Female	50	121	151	155	148	175	121	122	273	237	98
			127	155	157	154	181	123	122	277	237	98
Juvenile	Female	51	127	151	155	146	177	121	122	273	237	98
			129	155	157	152	181	125	122	277	237	106
Juvenile	Female	52	121	151	155	148	175	121	132	277	225	106
			129	155	155	152	177	125	132	281	231	106
Juvenile	Female	53	121	155	155	146	175	121	124	273	221	98
			127	155	157	152	185	123	132	281	225	98
Juvenile	Male	54	127	151	155	146	175	121	122	271	237	98
			129	155	157	152	185	123	122	281	237	98
Juvenile	Female	55	121	155	155	148	177	121	124	273	221	98
			127	155	157	152	181	125	132	277	225	98
Juvenile	Male	57	121	155	155	146	177	121	122	273	225	106
			127	155	157	154	181	125	132	277	237	106
Juvenile	Male	58	127	151	155	146	177	121	122	273	237	106
			129	155	157	152	181	125	122	281	237	106

Year 2004	Den ID 106	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	44	113 131	155 155	155 157	146 148	175 181	123 123	124 134	271 279	219 231	106 110
Adult	Female	43	121 131	151 155	155 163	148 148	175 177	121 121	132 132	265 275	231 237	102 106
Juvenile	Male	45	131 <i>131</i>	155 <i>155</i>	155 <i>163</i>	148 <i>148</i>	<i>175</i> 181	<i>121</i> 123	<i>132</i> 134	271 <i>275</i>	219 <i>237</i>	<i>102</i> 106
Juvenile	Female	46	131 <i>131</i>	155 <i>155</i>	155 <i>163</i>	146 <i>148</i>	175 <i>175</i>	<i>121</i> 123	<i>132</i> 134	265 279	219 <i>231</i>	<i>106</i> 110
Juvenile	Male	47	113 <i>121</i>	<i>151</i> 155	155 <i>163</i>	146 <i>148</i>	175 <i>175</i>	<i>121</i> 123	<i>132</i> 134	275 279	219 <i>231</i>	<i>102</i> 110
Juvenile	Male	48	<i>121</i> 131	<i>151</i> 155	155 <i>163</i>	148 <i>148</i>	175 <i>177</i>	<i>121</i> 123	<i>132</i> 134	271 <i>275</i>	219 <i>237</i>	<i>102</i> 110

Year 2004	Den ID 108	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Female	33	129 131	151 155	155 157	146 148	177 181	121 121	130 132	275 275	237 241	100 102
Juvenile	Female	59	123 <i>131</i>	<i>151</i> <i>155</i>	<i>155</i> <i>157</i>	<i>148</i> 148	<i>181</i> 181	<i>121</i> 121	124 <i>132</i>	275 <i>277</i>	219 <i>237</i>	<i>102</i> 102
Juvenile	Female	60	123 <i>129</i>	<i>155</i> 155	<i>157</i> 163	<i>146</i> <i>148</i>	<i>177</i> <i>181</i>	<i>121</i> 121	<i>132</i> 132	275 <i>277</i>	231 <i>237</i>	<i>102</i> 106
Juvenile	Female	61	121 <i>129</i>	<i>155</i> 155	<i>155</i> 163	<i>146</i> <i>148</i>	175 <i>181</i>	<i>121</i> 121	124 <i>130</i>	265 <i>275</i>	219 <i>241</i>	<i>102</i> 102
Juvenile	Male	62	121 <i>131</i>	<i>155</i> 155	<i>155</i> <i>157</i>	<i>146</i> <i>148</i>	175 <i>181</i>	<i>121</i> 121	<i>132</i> 132	275 <i>277</i>	231 <i>237</i>	<i>102</i> 106
Juvenile	Female	63	123 <i>131</i>	<i>151</i> <i>155</i>	<i>155</i> <i>157</i>	<i>146</i> 146	<i>177</i> <i>181</i>	<i>121</i> 121	124 <i>132</i>	275 <i>277</i>	219 <i>237</i>	<i>100</i> <i>102</i>
Juvenile	Male	64	123 <i>131</i>	<i>151</i> <i>155</i>	<i>155</i> 163	<i>148</i> 148	175 <i>181</i>	<i>121</i> 121	124 <i>132</i>	275 <i>277</i>	219 <i>237</i>	<i>100</i> <i>102</i>
Juvenile	Female	65	121 <i>131</i>	<i>151</i> <i>155</i>	<i>155</i> 155	<i>146</i> <i>148</i>	<i>177</i> <i>181</i>	<i>121</i> 121	<i>130</i> <i>132</i>	265 <i>275</i>	231 <i>241</i>	<i>102</i> 106

Year 2004	Den ID 112	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Female	91	119 127	151 155	155 157	136 136	169 177	125 127	124 132	265 275	235 237	98 106
Juvenile	Female	36	127 133	151 155	155 155	136 148	169 175	125 125	126 132	265 269	237 237	102 106
Juvenile	Female	37	127 133	151 151	155 155	136 148	175 177	125 127	124 126	269 275	235 237	94 98
Juvenile	Female	38	127 133	151 155	155 155	136 148	169 175	125 127	126 132	269 275	237 237	102 106
Juvenile	Female	39	119 133	151 151	155 157	136 148	175 177	125 127	124 126	269 275	235 237	94 98
Juvenile	Male	40	127 133	151 155	155 157	136 148	169 175	125 125	126 132	269 275	237 237	98 102
Juvenile	Male	42	127 133	151 155	155 157	136 148	175 177	125 127	124 126	265 269	235 237	94 106
Year 2004	Den ID 137	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	20	113 131	151 151	155 157	142 148	175 181	125 127	124 132	265 271	219 237	96 102
Juvenile	Male	19	117 131	151 155	155 155	142 144	175 181	121 127	122 132	265 275	219 227	96 104

Year 2004	Den ID 145	Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	13		121	151	157	142	175	125	124	265	225	98	
				121	155	163	144	185	125	126	275	237	100	
Juvenile	Female	10		121	151	151	140	177	125	122	275	233	98	
				129	151	163	142	185	129	126	277	237	100	
Juvenile	Male	11		131	151	151	140	177	123	122	269	221	102	
				133	157	155	146	181	127	124	277	239	102	
Juvenile	Male	12		121	155	157	140	165	123	124	275	225	98	
				129	155	159	144	175	125	124	277	239	98	
Juvenile	Female	14		131	155	151	146	169	127	122	269	233	102	
				133	157	155	150	177	129	132	277	233	102	
Juvenile	Male	15		131	155	151	140	169	127	122	269	233	98	
				133	155	155	148	177	129	132	271	233	102	
Juvenile	Female	16		131	151	155	148	165	127	124	269	233	96	
				133	155	159	150	169	129	132	277	239	102	

Year 2004	Den ID 327	Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Juvenile	Female	17		113	151	153	148	173	121	122	269	235	100	
				131	155	155	148	177	127	126	275	241	102	
Juvenile	Male	73		117	151	151	146	173	121	122	269	235	98	
				133	155	155	146	181	127	126	275	241	100	

Year 2005	Den ID 001	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	67	125	151	151	146	169	121	126	269	235	98
			133	157	155	148	177	123	128	275	241	104
Adult	Female	75	131	151	157	144	177	121	122	273	237	94
			133	155	159	148	181	125	126	275	241	104
Juvenile	Female	79	133	<i>155</i>	151	<i>144</i>	169	121	<i>126</i>	269	235	<i>94</i>
			<i>133</i>	157	<i>159</i>	146	<i>177</i>	<i>125</i>	128	<i>273</i>	<i>237</i>	98
Juvenile	Female	80	125	<i>155</i>	151	<i>144</i>	177	<i>121</i>	126	269	<i>237</i>	<i>94</i>
			<i>133</i>	157	<i>157</i>	146	<i>177</i>	123	<i>126</i>	<i>275</i>	241	98
Juvenile	Male	81	125	<i>151</i>	151	<i>144</i>	177	123	<i>122</i>	275	241	98
			<i>131</i>	157	<i>159</i>	148	<i>181</i>	<i>125</i>	126	<i>275</i>	<i>241</i>	<i>104</i>
Juvenile	Female	82	<i>131</i>	<i>151</i>	155	148	177	121	<i>122</i>	<i>273</i>	235	104
			133	157	<i>157</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	<i>121</i>	128	275	<i>241</i>	<i>104</i>
Juvenile	Female	83	125	<i>155</i>	155	<i>144</i>	169	121	<i>122</i>	269	235	104
			<i>131</i>	157	<i>159</i>	146	<i>181</i>	<i>121</i>	128	<i>275</i>	<i>237</i>	<i>104</i>
Juvenile	Male	84	133	151	151	148	169	<i>121</i>	<i>122</i>	<i>273</i>	<i>237</i>	98
			<i>133</i>	<i>151</i>	<i>159</i>	<i>148</i>	<i>177</i>	123	126	275	241	<i>104</i>

Year 2005	Den ID 106	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Female	33	129	151	155	146	177	121	130	275	237	100
			131	155	157	148	181	121	132	275	241	102
Juvenile	Female	85	123	151	155	148	175	121	124	265	219	102
			131	155	157	148	181	121	130	275	241	102
Juvenile	Male	86	123	151	155	146	177	121	124	275	219	100
			131	155	157	148	177	121	130	275	241	106
Juvenile	Male	87	123	155	155	148	175	121	132	265	231	102
			129	155	155	148	177	121	132	275	237	106
Juvenile	Female	88	121	155	157	148	181	121	132	265	231	100
			131	155	163	148	181	121	132	275	237	102
Juvenile	Male	89	123	155	155	146	175	121	132	265	231	100
			131	155	157	148	177	121	132	275	237	106
Juvenile	Male	90	121	151	155	146	175	121	124	275	219	102
			129	155	163	148	177	121	132	275	237	102

Year 2005	Den ID 115	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	94	121	155	155	146	181	121	130	275	231	100
			131	155	155	148	181	121	132	277	241	102
Adult	Female	93	125	155	155	146	169	123	132	271	227	98
			131	157	155	148	177	125	134	271	237	100
Juvenile	Female	92	125	155	155	148	177	121	132	271	227	98
			131	155	155	148	181	125	132	275	231	102

Year 2005	Den ID 134	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Juvenile	Male	95	133	155	151	144	171	123	122	269	227	94
			133	157	155	146	177	127	128	273	239	98
Juvenile	Male	96	133	151	151	148	177	123	122	269	227	100
			133	151	155	150	181	127	128	273	237	106

Year 2005	Den ID 137											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	20	113	151	155	142	175	125	124	265	219	96
			131	151	157	148	181	127	132	271	237	102
Juvenile	Female	97	117	151	155	144	175	125	122	271	227	96
			131	151	155	148	181	125	124	275	237	108
Juvenile	Female	98	131	151	155	144	175	121	122	271	227	102
			133	155	155	148	181	125	124	275	237	104

Year 2006	Den ID 201											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	99	117	155	155	144	173	121	126	269	235	96
			131	157	161	148	181	125	132	275	239	102
Juvenile	Male	117	117	151	157	144	173	121	126	265	237	102
			133	157	161	148	181	125	128	275	239	102

Year 2006	Den ID 204											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	111	113	153	151	142	175	121	124	271	235	94
			137	155	155	148	179	123	130	277	235	102
Adult	Female	123	125	155	159	146	169	121	128	269	225	98
			129	155	161	152	177	121	128	273	237	100
Juvenile	Female	112	<i>125</i>	153	155	<i>146</i>	<i>169</i>	<i>121</i>	<i>128</i>	<i>269</i>	<i>237</i>	<i>100</i>
			131	<i>155</i>	<i>161</i>	154	173	125	130	<i>275</i>	<i>237</i>	102
Juvenile	Female	119	<i>125</i>	<i>155</i>	157	<i>146</i>	173	<i>121</i>	124	269	<i>225</i>	98
			<i>129</i>	155	<i>159</i>	154	<i>177</i>	127	<i>128</i>	271	<i>237</i>	102
Juvenile	Male	120	<i>125</i>	<i>155</i>	157	<i>146</i>	<i>169</i>	<i>121</i>	<i>128</i>	<i>273</i>	<i>231</i>	<i>98</i>
			131	155	<i>161</i>	154	173	125	130	<i>275</i>	<i>237</i>	<i>104</i>
Juvenile	Male	121	<i>129</i>	153	157	<i>152</i>	<i>169</i>	<i>121</i>	<i>128</i>	<i>273</i>	<i>231</i>	<i>100</i>
			131	<i>155</i>	<i>161</i>	154	<i>177</i>	125	130	<i>275</i>	<i>237</i>	102
Juvenile	Female	122	<i>129</i>	153	155	<i>152</i>	<i>169</i>	<i>121</i>	<i>128</i>	269	<i>225</i>	<i>100</i>
			<i>129</i>	<i>155</i>	<i>159</i>	154	173	125	130	271	<i>231</i>	102

Year 2007	Den ID 105	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	64	123	151	155	148	175	121	124	275	219	100
			131	155	163	148	181	121	132	277	237	102
Adult	Female	77	119	153	155	148	177	121	130	271	227	98
			129	161	159	152	179	123	132	275	241	104
Juvenile	Male	130	129	151	155	148	179	121	132	271	237	100
			131	153	163	152	181	121	132	277	241	104
Juvenile	Male	135	129	155	155	148	175	121	130	271	227	102
			131	161	163	148	177	123	132	277	237	104
Juvenile	Male	136	119	151	155	148	175	121	124	275	219	102
			123	153	159	148	177	123	130	277	227	104
Juvenile	Male	137	129	155	155	144	169	121	126	271	231	98
			129	161	159	152	177	123	132	275	241	98
Juvenile	Female	138	129	153	155	148	175	121	132	275	237	102
			131	155	163	152	177	123	132	275	241	104
Juvenile	Female	139	123	153	155	144	169	121	124	271	237	102
			129	155	159	148	177	123	130	275	241	104

Year 2007	Den ID 106											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	190	131	153	155	146	177	123	122	271	225	100
			131	155	157	148	177	127	124	279	231	106
Adult	Female	33	129	151	155	146	177	121	130	275	237	100
			131	155	157	148	181	121	132	275	241	102
Juvenile	Male	140	119	151	155	146	175	121	130	271	237	102
			131	155	159	148	181	123	130	275	241	102
Juvenile	Male	141	119	151	155	146	175	121	130	271	227	102
			129	155	155	146	177	123	130	275	241	102
Juvenile	Female	142	119	151	155	144	175	121	130	271	237	100
			129	155	157	146	177	127	132	275	237	102
Juvenile	Female	143	119	151	155	144	175	121	130	271	237	100
			129	151	155	148	181	127	132	275	237	102
Juvenile	Male	144	119	151	155	146	173	121	130	271	237	100
			129	151	155	146	177	127	132	275	237	102
Juvenile	Female	145	119	151	157	146	173	121	130	271	237	100
			131	151	159	148	177	123	130	275	241	102
Juvenile	Female	146	119	151	157	144	175	121	130	275	237	100
			131	155	159	146	177	123	132	277	237	100

Year 2007	Den ID 111											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	20	113	151	155	142	175	125	124	265	219	96
			131	151	157	148	181	127	132	271	237	102
Juvenile	Female	147	121	151	157	148	175	121	124	271	237	96
			131	155	163	148	181	125	130	279	241	102
Juvenile	Male	149	131	151	157	148	181	121	124	265	237	96
			131	155	157	148	183	125	130	279	241	102
Juvenile	Female	151	121	151	155	142	181	121	130	271	219	96
			131	155	163	148	181	127	132	277	241	102
Juvenile	Male	152	121	151	157	142	181	121	124	265	219	102
			131	155	163	148	181	125	123	275	237	102

Year 2007	Den ID 114	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	173	133	151	155	148	175	125	126	269	235	94
			133	151	155	148	175	127	128	269	237	102
Adult	Female	154	113	151	157	140	173	121	132	271	235	100
			129	155	157	148	175	123	132	277	237	100
Juvenile	Female	153	<i>129</i>	151	155	148	175	<i>123</i>	126	269	235	94
			133	<i>155</i>	<i>157</i>	<i>148</i>	<i>175</i>	125	<i>132</i>	<i>271</i>	<i>237</i>	<i>100</i>
Year 2007	Den ID 115	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	116	129	155	153	152	171	121	122	271	231	98
			137	155	155	156	181	121	126	271	241	102
Juvenile	Male	155	129	151	153	148	171	121	122	271	231	100
			133	155	155	156	177	125	124	277	235	102
Juvenile	Female	156	133	151	153	146	171	121	122	269	231	98
			137	155	155	152	181	125	124	271	241	100
Juvenile	Male	157	129	151	153	148	171	121	122	269	231	100
			133	155	155	152	177	125	124	271	235	102
Juvenile	Female	158	133	155	155	148	171	121	122	271	231	100
			137	155	155	152	181	125	124	277	235	102
Juvenile	Male	159	129	151	153	146	171	121	122	269	231	100
			133	155	155	152	177	129	124	271	235	102
Juvenile	Male	160	129	151	153	146	181	121	124	269	241	98
			137	155	155	156	181	125	126	271	241	100
Juvenile	Male	161	129	151	153	148	177	121	122	269	231	100
			137	155	155	152	181	129	124	271	235	102

Year 2007	Den ID 123	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	125	129	155	159	136	171	121	126	269	229	98
			129	157	161	140	177	127	132	277	231	100
Juvenile	Female	162	125	151	155	136	173	121	128	269	235	100
			129	153	159	148	175	125	140	275	235	102
Juvenile	Male	163	125	151	155	136	175	123	130	269	235	94
			129	155	157	142	175	125	140	275	237	100
Juvenile	Male	164	129	151	155	136	175	123	130	269	235	94
			131	155	157	148	181	125	138	269	237	100
Juvenile	Male	165	129	151	155	136	175	121	128	269	237	94
			131	155	159	148	181	125	138	275	237	100
Juvenile	Female	166	125	151	155	142	175	121	128	269	237	100
			129	155	159	146	175	125	140	275	237	102
Juvenile	Male	167	125	151	155	142	175	121	128	269	237	100
			125	153	157	146	175	125	140	275	237	100
Juvenile	Male	168	125	155	155	146	173	123	-	269	237	100
			131	155	159	148	181	125	-	275	237	102
Juvenile	Male	169	125	151	155	136	175	123	128	269	235	100
			131	153	159	148	175	125	138	275	237	102
Juvenile	Male	170	125	153	155	136	173	121	130	269	235	96
			131	155	159	142	175	125	140	275	237	100
Juvenile	Male	171	129	151	155	136	175	121	128	269	235	100
			131	153	159	142	181	125	138	269	235	100
Juvenile	Female	172	125	151	155	142	175	123	130	269	235	100
			131	153	157	146	175	125	140	269	237	102

Year 2007	Den ID 131	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	179	125 133	151 155	155 155	148 148	171 175	123 129	122 130	277 277	233 239	96 104
Adult	Female	181	123 135	151 155	155 155	146 156	169 177	121 125	136 138	275 279	225 235	104 104
Juvenile	Female	174	123 125	151 151	155 155	146 148	169 171	121 129	122 138	275 277	235 239	96 104
Juvenile	Male	175	133 135	151 155	155 155	148 156	169 171	121 123	122 136	275 277	235 239	104 104
Juvenile	Male	176	133 135	151 155	155 155	148 156	169 175	125 129	122 136	277 279	235 239	104 104
Juvenile	Female	177	125 135	151 151	155 155	148 156	169 175	125 129	122 136	275 277	225 233	104 104
Juvenile	Female	178	123 133	151 155	155 155	146 148	175 177	123 125	130 136	275 277	225 239	96 104
Juvenile	Female	180	125 135	155 155	155 155	148 156	169 175	121 129	122 138	275 277	233 235	104 104
Juvenile	Female	182	123 125	151 155	155 155	148 156	169 175	121 123	130 136	275 277	235 239	96 104
Year 2007	Den ID 137	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Female	185	125 133	151 159	155 155	148 152	165 175	121 125	126 126	265 273	237 239	104 108
Juvenile	Female	148	113 125	151 159	155 155	144 148	169 175	121 127	124 126	273 277	231 239	102 108
Juvenile	Female	183	113 133	155 159	155 155	148 152	169 175	121 121	124 126	273 275	225 239	98 104
Juvenile	Male	184	127 133	155 159	155 155	146 148	175 175	125 125	126 132	271 273	237 239	98 104
Juvenile	Male	186	121 133	151 155	155 155	146 152	175 181	121 125	126 132	265 271	237 239	106 108

Year 2007	Den ID 204											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	49	121	155	155	146	175	121	122	271	225	98
			127	155	157	154	179	125	132	281	237	106
Adult	Female	123	125	155	159	146	169	121	128	269	225	98
			129	155	161	152	177	121	128	273	237	100
Juvenile	Female	187	121	155	155	<i>152</i>	175	121	122	269	237	98
			<i>129</i>	<i>155</i>	<i>161</i>	154	<i>177</i>	<i>121</i>	<i>128</i>	281	<i>237</i>	106
Juvenile	Male	188	127	155	157	146	<i>169</i>	121	122	273	225	98
			<i>129</i>	<i>155</i>	<i>161</i>	<i>146</i>	175	<i>121</i>	<i>128</i>	281	<i>237</i>	98
Juvenile	Female	189	<i>125</i>	155	155	<i>146</i>	175	121	<i>128</i>	269	225	98
			127	<i>155</i>	<i>161</i>	154	<i>177</i>	<i>121</i>	132	271	<i>225</i>	106
Year 2008	Den ID 001											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Female	249	121	151	155	136	167	123	122	277	235	100
			131	155	155	152	181	125	136	279	239	102
Juvenile	Female	247	<i>121</i>	<i>151</i>	<i>155</i>	148	177	<i>123</i>	126	275	235	<i>102</i>
			133	<i>155</i>	155	<i>152</i>	<i>181</i>	123	<i>136</i>	279	241	104
Juvenile	Female	248	<i>121</i>	<i>151</i>	151	<i>136</i>	<i>167</i>	<i>123</i>	126	275	235	98
			133	157	<i>155</i>	148	<i>181</i>	123	<i>136</i>	277	241	<i>102</i>
Juvenile	Female	224	<i>121</i>	<i>155</i>	<i>155</i>	<i>136</i>	<i>167</i>	<i>125</i>	-	275	239	<i>100</i>
			133	157	155	148	167	127	-	279	241	104
Juvenile	Male	225	<i>121</i>	<i>151</i>	151	148	<i>167</i>	<i>123</i>	122	271	235	98
			133	157	<i>155</i>	<i>152</i>	167	123	126	277	235	<i>100</i>
Year 2008	Den ID 003											
Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Juvenile	Female	223	125	155	155	148	167	123	126	275	235	100
			131	157	155	152	177	125	136	277	241	104
Juvenile	Female	226	121	155	155	136	167	123	126	271	235	100
			125	157	155	146	177	125	136	277	241	104
Juvenile	Male	227	131	151	155	148	177	125	122	271	235	100
			131	151	155	152	181	127	126	277	239	100

Year 2008	Den ID 106	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	190	131	153	155	146	177	123	122	271	225	100
			131	155	157	148	177	127	124	279	231	106
Adult	Female	33	129	151	155	146	177	121	130	275	237	100
			131	155	157	148	181	121	132	275	241	102
Juvenile	Female	215	129	151	155	148	177	121	124	271	225	100
			131	155	155	148	177	123	130	275	241	100
Juvenile	Female	216	129	151	155	146	177	121	122	275	225	100
			131	153	155	148	177	123	132	279	241	102
Juvenile	Female	217	129	155	157	146	177	121	122	271	231	100
			131	155	157	148	177	127	132	275	237	106
Juvenile	Female	218	131	151	155	146	177	121	122	275	231	102
			131	155	157	146	181	127	130	279	241	106
Juvenile	Male	219	123	155	157	148	175	121	124	275	219	100
			129	155	163	148	181	121	132	275	237	102
Juvenile	Female	220	129	151	157	146	177	121	122	271	231	102
			131	155	157	148	177	127	130	275	241	106

Year 2008	Den ID 111	Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	237			113	151	155	142	177	127	124	265	225	100
					117	155	159	144	181	127	126	269	237	106
Adult	Female	238			121	155	157	148	181	121	126	275	219	100
					131	157	163	148	181	121	132	275	241	102
Juvenile	Female	228			117	151	155	144	181	<i>121</i>	124	265	<i>219</i>	<i>102</i>
					<i>121</i>	<i>155</i>	<i>157</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>132</i>	<i>275</i>	237	106
Juvenile	Female	229			113	155	155	144	181	<i>121</i>	124	269	237	100
					<i>121</i>	<i>157</i>	<i>163</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>132</i>	<i>275</i>	<i>241</i>	<i>102</i>
Juvenile	Female	230			117	151	159	144	177	<i>121</i>	124	269	<i>219</i>	100
					<i>131</i>	<i>155</i>	<i>163</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>126</i>	<i>275</i>	237	<i>102</i>
Juvenile	Male	231			113	155	155	144	177	<i>121</i>	126	265	<i>219</i>	100
					<i>121</i>	<i>157</i>	<i>163</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>126</i>	<i>275</i>	225	<i>102</i>
Juvenile	Male	232			117	155	159	142	181	<i>121</i>	124	269	237	<i>102</i>
					<i>131</i>	<i>157</i>	<i>163</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>132</i>	<i>275</i>	<i>241</i>	106
Juvenile	Female	233			117	151	155	142	181	<i>121</i>	126	265	225	<i>102</i>
					<i>121</i>	<i>155</i>	<i>157</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>126</i>	<i>275</i>	<i>241</i>	106
Juvenile	Male	234			117	-	155	142	181	<i>121</i>	124	265	<i>219</i>	100
					<i>131</i>	-	<i>163</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>126</i>	<i>275</i>	237	<i>100</i>
Juvenile	Female	235			117	151	<i>157</i>	142	177	<i>121</i>	124	269	237	<i>100</i>
					<i>131</i>	<i>155</i>	159	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>132</i>	<i>275</i>	<i>241</i>	106
Juvenile	Male	236			113	155	155	144	177	<i>121</i>	124	269	237	100
					<i>131</i>	<i>157</i>	<i>163</i>	<i>148</i>	<i>181</i>	127	<i>132</i>	<i>275</i>	<i>241</i>	<i>100</i>

Year 2008	Den ID 113	Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	197		113	151	155	142	175	121	124	269	233	94	
				133	155	157	152	181	127	126	273	237	110	
Juvenile	Male	191		113	<i>153</i>	155	<i>136</i>	<i>173</i>	121	<i>122</i>	265	235	98	
				<i>129</i>	<i>157</i>	159	<i>144</i>	<i>177</i>	127	126	<i>277</i>	<i>235</i>	106	
Juvenile	Female	192		113	<i>153</i>	155	<i>136</i>	<i>171</i>	123	124	265	223	106	
				<i>123</i>	<i>157</i>	159	142	<i>177</i>	127	126	<i>277</i>	233	<i>118</i>	
Juvenile	Female	193		<i>119</i>	151	155	<i>136</i>	<i>171</i>	121	126	275	233	102	
				<i>123</i>	<i>151</i>	155	<i>144</i>	<i>173</i>	123	<i>130</i>	<i>275</i>	<i>235</i>	<i>118</i>	
Juvenile	Male	194		123	151	155	<i>136</i>	171	121	126	269	233	94	
				133	151	157	152	175	121	<i>126</i>	275	237	118	
Juvenile	Female	195		113	153	155	<i>144</i>	173	121	126	269	235	94	
				<i>129</i>	155	157	152	181	121	<i>136</i>	275	237	98	
Juvenile	Male	196		<i>119</i>	151	155	<i>144</i>	<i>173</i>	123	126	275	235	98	
				<i>129</i>	<i>153</i>	155	<i>146</i>	<i>173</i>	127	<i>130</i>	<i>275</i>	<i>235</i>	102	

Year 2008	Den ID 115	Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	116		129	155	153	152	171	121	122	271	231	98	
				137	155	155	156	181	121	126	271	241	102	
Juvenile	Female	250		129	155	155	146	169	121	124	269	235	100	
				131	155	155	156	181	129	126	271	241	102	
Juvenile	Female	251		129	151	155	146	177	121	124	271	241	98	
				<i>129</i>	155	155	156	181	125	126	275	241	100	

Year 2008	Den ID 131	Age	Sex	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Adult	Male	179		125	151	155	148	171	123	122	277	233	96	
				133	155	155	148	175	129	130	277	239	104	
Adult	Female	181		123	151	155	146	169	121	136	275	225	104	
				135	155	155	156	177	125	138	279	235	104	
Juvenile	Female	251		<i>123</i>	151	155	<i>146</i>	171	<i>121</i>	130	275	233	96	
				125	<i>151</i>	<i>155</i>	148	<i>177</i>	129	<i>136</i>	277	235	<i>104</i>	

Year 2008	Den ID 145	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	64	123 131	151 155	155 163	148 148	175 181	121 121	124 132	275 277	219 237	100 102
Adult	Female	201	127 131	151 151	157 159	142 142	173 177	125 125	124 126	265 275	235 237	102 106
Juvenile	Female	199	127 131	151 155	159 163	142 148	173 181	121 125	126 132	275 275	237 237	102 106
Juvenile	Female	200	131 131	151 153	151 157	142 148	177 181	125 125	122 124	265 265	235 235	102 104
Juvenile	Male	202	127 131	151 155	159 159	142 148	175 177	121 125	124 126	265 275	219 237	100 102
Juvenile	Male	203	123 131	151 155	157 163	142 148	173 181	121 125	124 132	275 275	235 237	102 102
Juvenile	Female	204	127 131	151 151	155 159	142 148	175 177	121 125	124 126	275 275	219 235	100 106
Juvenile	Male	205	127 131	151 155	159 163	142 148	173 181	121 125	126 132	275 275	235 237	102 102
Juvenile	Female	206	131 131	151 155	159 163	142 148	175 177	121 125	124 126	265 275	219 237	102 102
Juvenile	Female	207	127 131	151 151	155 157	142 148	177 181	121 125	124 124	275 275	219 237	100 102
Juvenile	Male	208	131 131	151 153	151 159	142 144	173 181	125 125	124 128	265 275	235 237	102 104
Juvenile	Female	209	123 131	151 155	157 163	142 148	177 181	121 125	124 124	275 275	219 235	100 106
Juvenile	Male	210	131 133	151 155	155 157	142 144	169 177	121 125	124 128	275 279	231 235	102 102

Year 2008	Den ID 204	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Juvenile	Male	214	125 131	153 155	151 155	144 148	175 181	- -	126 128	269 281	237 237	94 96

Year 2008	Den ID 207	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	212	121 137	155 155	155 157	148 150	175 181	121 121	124 132	269 275	219 239	102 102
Adult	Female	213	127 137	155 155	155 155	144 152	175 181	127 127	126 126	275 275	231 241	100 102
Juvenile	Female	211	<i>127</i> 137	155 <i>155</i>	<i>155</i> 157	<i>144</i> 150	175 <i>175</i>	121 <i>127</i>	<i>126</i> 132	269 <i>275</i>	239 <i>241</i>	102 <i>102</i>
Year 2008	Den ID 327	ID	5	9	15	140	147	173	250	745	758	771
Age	Sex											
Adult	Male	245	133 133	151 155	155 155	146 148	175 181	121 125	122 132	275 279	235 237	100 116
Juvenile	Male	239	125 133	151 155	151 155	136 146	181 181	121 123	122 132	271 279	235 239	100 106
Juvenile	Female	240	125 133	155 155	155 155	146 148	175 175	123 125	122 124	271 275	235 239	100 116
Juvenile	Male	241	125 133	151 151	155 155	136 146	175 181	125 127	122 132	279 279	237 239	100 106
Juvenile	Male	242	113 133	151 155	155 155	136 148	181 181	123 125	124 132	271 279	235 237	100 116
Juvenile	Female	243	125 133	151 155	155 155	136 146	181 181	123 125	122 124	279 279	235 235	100 100
Juvenile	Female	244	133 133	151 151	155 155	136 148	181 181	125 127	122 124	279 279	235 235	100 116