

Sévérité de l'hiver et prédation par les loups dans un troupeau de wapitis anciennement exempt de loups

WINTER SEVERITY AND WOLF PREDATION ON A FORMERLY WOLF-FREE ELK HERD

L. DAVID MECH,^{1,2} Biological Resources Division, U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street, S.E., Jamestown, ND 58401, USA

DOUGLAS W. SMITH, National Park Service, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA

KERRY M. MURPHY, National Park Service, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 82190, USA

DANIEL R. MACNULTY, Department of Fisheries and Wildlife, University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, USA

JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT 65(4):998–1003

Résumé

Nous avons étudié la prédation des loups (*Canis lupus*) sur les cerfs wapitis (*Cervus elaphus*) dans le parc national de Yellowstone du 17 mars au 15 avril 1997 (conditions hivernales sévères) et du 2 au 31 mars 1998 (conditions hivernales douces), 2 à 3 ans après la réintroduction des loups dans le parc. Les wapitis représentaient 91% des 117 animaux tués. Les données comparées pour 1997 et 1998 sont les suivantes : taux de réussite de la chasse, 26% contre 15% ; taux d'abattage, 17,1 kg/loup/jour contre 6,1 kg/loup/jour ; pourcentage de la proie consommée le premier jour, 7 contre 86 ; pourcentage de graisse dans la moelle du fémur des adultes tués, 27 contre 70 ; rapport faons/adultes des animaux tués, 2:33 contre 17:23 ; rapport des sexes des animaux tués, 14M:19F contre 17M:6F ; âge moyen des wapitis tués, mâles 6,1 ans, femelles 15,2 contre mâles, 4,8, femelles 13,0. La sévérité de l'hiver a influencé la relation loup-wapitis plus que la naïveté du troupeau de wapitis face à la prédation des loups.

INTRODUCTION

La réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone (YNP) a fourni de nouvelles opportunités pour étudier plusieurs aspects de la prédation par les loups, tels que les effets de la sévérité de l'hiver sur les patrons de prédation (Mech et Frenzel 1971, Mech et Karns 1977, Peterson 1977, DelGiudice 1998, Mech et al. 1998). Cependant, à l'exception de la région du parc national de Glacier (où les loups colonisateurs s'attaquaient principalement aux cerfs à queue blanche [*Odocoileus virginianus*] ; Boyd et al. 1994), les études précédentes ont porté sur des systèmes proies-loups existant depuis longtemps. Il est concevable que la sévérité de l'hiver soit un facteur si important qu'indépendamment du ratio proie/loup élevé ou du nombre de proies non abattues dans un tel troupeau, la sévérité de l'hiver pourrait encore fortement influencer la prédation des loups.

La réintroduction de loups dans le YNP a permis de poser les 5 questions suivantes : (1) Comment la rigueur de l'hiver affecterait-elle la prédation des loups sur un troupeau de wapitis auparavant exempt de loups ? (2) Les loups introduits auraient-ils tendance à prendre des wapitis plus âgés, mal nourris ou vulnérables comme ils le font avec d'autres proies (résumé par Mech 1970 et Mech et al. 1998) ? (3) Quel est le taux de mortalité et la quantité de proies consommées ? En général, le degré de consommation des loups dépend de la vulnérabilité des proies à ce moment-là. Pendant les rares périodes où les proies sont particulièrement vulnérables et abondantes, les loups tuent souvent et peuvent ne pas

consommer complètement chaque carcasse (Pimlott et al. 1969, Mech et Frenzel 1971, Peterson et Allen 1974, Carbyn 1983, Miller et al. 1985, Boyd et al. 1994, DelGiudice 1998, Mech et al. 1998). Ce schéma est également commun à d'autres carnivores (Kruuk 1972). (4) Les loups de Yellowstone réintroduits trouveraient-ils la prédation si facile qu'ils mangeraient de petites quantités de chaque animal tué ? (5) Enfin, comment ces relations seraient-elles affectées par la sévérité de l'hiver ?

Nous avons cherché à répondre à ces questions en étudiant la prédation des loups sur les wapitis dans le YNP 2 à 3 ans après la réintroduction des premiers loups. A l'exception d'éventuels solitaires traversant la région, les loups étaient éteints dans le YNP après 1930 (Weaver 1978) mais ont été réintroduits en 1995 et 1996 (Bangs et Fritts 1996, Bangs et al. 1998). Jusqu'à la réintroduction des loups, la mortalité de la plupart des ongulés de Yellowstone en hiver, en particulier des wapitis, était due à la malnutrition (Houston 1982, Singer et al. 1997). **De plus, le troupeau de wapitis du YNP était proche ou à la capacité de charge écologique** (Singer et al. 1997) et contenait sans aucun doute au moins autant d'individus âgés et vulnérables (Mech 1970 : 248-261, Mech et al. 1998 : 121-137) que d'autres troupeaux de wapitis.

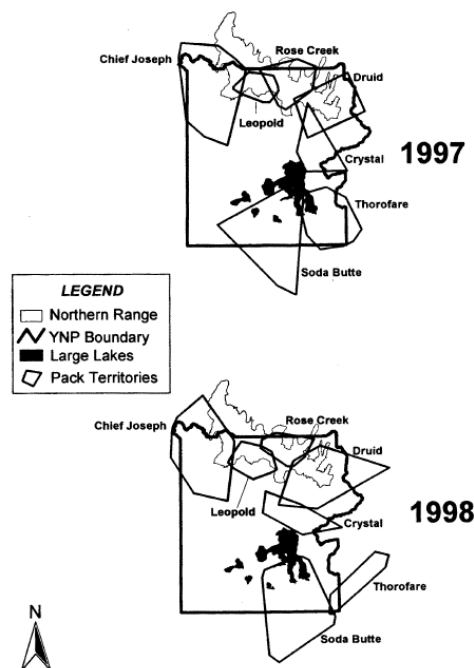


Fig. 1. La zone d'étude de l'aire de répartition nord dans le nord-est du parc national de Yellowstone avec les territoires des meutes de loups définis, 1997-1998

AIRE D'ETUDE

Le parc national de Yellowstone est une zone protégée de 891 000 hectares située principalement dans le nord-ouest du Wyoming, aux États-Unis. Il présente une variété d'habitats allant de la haute montagne (3 800 m) aux prairies d'armoise (1 500 m ; Despain 1990, Cook 1993). Le climat se caractérise par des hivers longs et froids, avec beaucoup de neige, et des étés courts et frais. Les précipitations annuelles varient de 26 à 205 cm et tombent principalement sous forme de neige. Les températures mensuelles moyennes vont de -12°C à 13°C (Cook 1993).

Le parc abrite environ 22 000 cerfs wapitis, 4 000 cerfs muets (*Odocoileus hemionus*), 2 800 bisons (*Bison bison*), 700 orignaux (*Alces alces*), 300 mouflons (*Ovis canadensis*), 600 pronghorns

(*Antilocapra americana*) et quelques chèvres de montagne (*Oreammus americanus* ; Singer et Mack 1993). Au cours de notre étude, 48 loups étaient présents dans 9 meutes en 1997, tandis que 68 loups étaient présents dans 8 meutes en 1998. Environ la moitié des loups portaient des colliers émetteurs. Dans le coin nord-est du parc (Fig. 1), où la plupart des wapitis passent la fin de l'hiver et le printemps, nous avons étudié la meute de Druid Peak (5 membres en 1997, 8 en 1998), la meute de Rose Creek (10 membres en 1997, 15 en 1998) et la meute de Leopold (5 en 1997, 9 en 1998). La densité de loups dans le nord de l'aire de répartition était de 25 loups/1 000 km² en 1997 et de 46/1 000 km² en 1998.

METHODE

Nous avons mené notre étude du 17 mars au 15 avril 1997 et du 2 au 31 mars 1998. Il s'agit de périodes où les proies sont généralement dans un état nutritionnel médiocre et donc plus vulnérables à la prédation du loup (Mech et Frenzel 1971, Mech 1977, DelGiudice 1998, Mech et al. 1998).

Chaque jour, nous avons tenté de localiser chaque meute. Trois équipes (1 par meute) de 2 personnes chacune ont été chargées de trouver et d'observer les meutes de loups entre l'aube et le crépuscule de chaque jour à l'aide d'équipements de radio-tracking et de lunettes d'observation. Lorsque les conditions météorologiques le permettaient, un avion a été utilisé quotidiennement pour localiser et observer les trois meutes étudiées. Si des loups ont été vus en train de chasser des wapitis, nous avons tenté de suivre les chasses et d'en déterminer les résultats. Les distances entre les observateurs au sol et les loups variaient de 200 à 2000 m. Les emplacements des carcasses ont été enregistrés sur des cartes USGS à l'échelle 1/24 000. Quatre autres meutes du YNP ont été localisées à partir d'un avion aussi souvent que le temps et les conditions météorologiques le permettaient, mais les seules données que nous avons utilisées pour ces loups concernaient les taux de prédation.

Lorsqu'il apparaissait qu'une meute avait abandonné un animal tué, nous essayions de déterminer si les loups charognaient ou s'ils avaient tué (à partir de sang frais et de traces ; Mech et al. 1998 : 35). Les prédatons **probables** étaient définis comme des carcasses pour lesquelles ces preuves n'étaient pas aussi certaines. Les équipes ont également vérifié l'espèce, l'âge (faon ou adulte) et le sexe de chaque carcasse, estimé la quantité consommée et collecté la moelle osseuse et les mandibules. Les taux de prédation et les quantités consommées ont été estimés sur la base des poids supposés suivants (kg) pour les wapitis : femelle, 226 ; jeune d'un an, 165 ; faon, 103 ; et mâle, 266 (K. M. Murphy, National Park Service, données non publiées). La moelle du fémur a été analysée pour déterminer la teneur en graisse (Neiland 1970). L'âge des proies a été estimé en examinant les annulations des dents incisives (Matson's Laboratory, Milltown, Montana, USA).

L'hiver 1997 a été l'un des plus rigoureux jamais enregistrés avec un indice de sévérité hivernale (WSI) de -2,6 sur une échelle de -4,0 à +4,0. L'hiver 1998 a été relativement doux avec un WSI de +2,9 (P. Farnes, Snowcap Hydrology, communication personnelle). La rigueur de l'hiver 1997 a été exacerbée par les pluies verglaçantes du 1^{er} janvier qui ont empêché les ongulés d'accéder au fourrage jusqu'au dégel du printemps.

Pour une grande partie de notre étude, les données représentaient des comptages complets ou presque complets plutôt que des échantillons aléatoires. Par exemple, nous avons localisé presque tous les animaux tués par chacune de nos trois principales meutes au cours de notre

étude. Par conséquent, les différences observées sont réelles et ne résultent pas d'une erreur d'échantillonnage.

RESULTATS

Effort d'observation

Nous avons localisé et/ou observé les 3 meutes de l'étude en moyenne 28 jours et 29 jours en 1997 et 1998, respectivement. Nous avons pu voler 19 jours en 1997 et 17 jours en 1998. Lors de la plupart de ces vols, nous avons également observé les 4 autres meutes qui ne pouvaient pas être localisées depuis le sol. Nous avons observé 24 loups en 1997 et 57 loups en 1998 sur les restes de 55 et 62 animaux tués ou probablement tués, respectivement.

Succès de la chasse au loup

Pendant l'étude de 1997, les 3 principales meutes de l'étude ont fait au moins 65 tentatives pour tuer des wapitis. Elles ont réussi dans 16 tentatives (26 ± 5 [SE] %). La plupart des wapitis chassés par les loups se trouvaient dans des hardes allant jusqu'à 150, soit un total de 1 052 animaux. Sur ces 1 052 wapitis, les loups en ont tué 16, soit $3,0 \pm 0,4$ (SE) % (Tableau 1). Au cours de l'étude de 1998, les loups ont fait au moins 37 tentatives pour tuer un wapiti et en ont réussi 5 ($15 + 6$ [SE]%). La plupart des élans poursuivis faisaient partie de troupeaux comptant jusqu'à 147 animaux, soit un total de 480 animaux. Sur ces 480 wapitis, les loups en ont tué 5, soit $1 \pm 0,5$ (SE) % (Tableau 1).

Tableau 1. Taux de réussite des loups du parc national de Yellowstone chassant le wapiti, du 17 mars au 15 avril 1997 et du 2 au 31 mars 1998

Pack	Hunting attempts observed		Prey encountered		Prey killed		Prey killed/hunting attempts		Prey killed/total prey encountered	
	1997	1998	1997	1998	1997	1998	1997	1998	1997	1998
Leopold	35	15	620	71	7	1	0.20	0.07	0.01	0.01
Rose Creek	8	8	32	322	2	2	0.25	0.25	0.06	0.01
Druid	22	14	400	87	7	2	0.32	0.14	0.02	0.02
Total	65	37	1,052	480	16	5				
Weighted mean (SE)							0.26 (0.05)	0.15 (0.06)	0.03 (0.004)	0.01 (0.005)

Composition des animaux tués

Les wapitis constituaient 45 (87%) des animaux tués en 1997 et 61 (98%) en 1998. Les autres animaux tués comprenaient 6 orignaux et 1 cerf mullet en 1997 et 1 bison en 1998. Une plus grande proportion de wapitis mâles a été tuée en 1998 qu'en 1997 (Tableau 2).

Taux de prédation

Le taux de prédation moyen de 17,1 kg de proies/loup/jour en 1997 était plus élevé que le taux de 6,1 en 1998, une différence qui était constante entre les meutes (Tableau 3). En plus de tuer plus de proies sur la base de la biomasse/loup en 1997, les loups ont également tué plus d'animaux individuels (1,9/loup en 1997 contre 1,1/loup en 1998).

Au cours de notre étude de 1997, la meute de Druid Peak, la meute de Rose Creek, la meute de Leopold et les charognards ont consommé en moyenne 7% de la nourriture disponible le jour où ils ont tué ($n = 5$) et 23% après un jour supplémentaire ($n = 15$; Tableau 4) ; 5 animaux tués sont restés intacts jusqu'à ce qu'ils aient été mangés à environ 5%. En 1998, les

loups et les charognards ont consommé en moyenne 86% de la nourriture disponible le jour où ils ont tué ($n = 14$), et 89% après un jour supplémentaire. Tous les animaux tués ont été nourris ($n = 23$).

Tableau 2. Sexe et âge (année) des wapitis adultes tués par 3 meutes de loups dans le nord du parc national de Yellowstone du 17 mars au 15 avril 1997 et du 2 au 31 mars 1998. (Les wapitis de sexe inconnu ne sont pas inclus)

Variable	7 March to 15 April 1997 ^a		2 March to 31 March 1998 ^b	
	Bulls	Cows ^c	Bulls	Cows ^c
<i>n</i>	14 ^c	19	17	6
mean ^d	6.1	15.2	4.8	13.0
range ^d	2.0–16.0	9.0–21.0	1.0–8.0	2.0–19.0

^a Plus 2 calves and 1 yearling.

^b Plus 17 calves.

^c Male:female versus expected 50:50—not significant.

^d Based on 10 bulls and 18 cows in 1997 and 17 bulls and 4 cows in 1998 whose ages could be determined by tooth sections.

Tableau 3. Kill rate minimum moyen des loups du parc national de Yellowstone du 17 mars au 15 avril 1997 et du 2 au 31 mars 1998. (Seules les meutes pour lesquelles des données sur les kills rate ont été recueillies sont incluses)

Pack	No. wolves		No. elk kills		Biomass (kg) killed		Mean prey(kg/wolf/day)	
	1997	1998	1997	1998	1997	1998	1997	1998
Druid	5	8	11 ^a	16	3,324	3,676	22.2	15.3
Rose	8	14	14 ^b	19	3,645	2,522	15.2	6.0
Leopold	5	8	12	9	2,558	1,988	17.1	8.3
Thorofare	2	5	2 ^c	3	1,204	500	20.0	3.3
Soda Butte	4	8	6	4	1,342	547	11.2	2.3
Chief Joseph	-	6	-	6	-	615	-	3.4
Crystal	-	8	-	4 ^d	-	1,042	-	4.3
Total	24	57	45	61			17.1	6.1

^a Plus 2 moose.

^b Plus 1 moose and 1 mule deer.

^c Plus 3 moose.

^d Plus 1 bison.

État des animaux tués

La teneur moyenne en graisse de la moelle de 22 wapitis adultes tués était de 27% en 1997 et de 70% pour 20 wapitis adultes en 1998. En 1998, la teneur en graisse de la moelle des 12 faons et des jeunes d'un an tués était en moyenne de 22% (fourchette de 7 à 50%).

Âge des animaux tués

En 1997, tous les wapitis tués au cours de notre étude, sauf deux, étaient des adultes (dont un jeune d'un an), alors qu'en 1998, près de la moitié des wapitis tués en mars étaient des faons. Parmi les wapitis adultes tués, la plupart étaient des femelles âgées et des mâles d'âges divers (Tableau 2).

Tableau 4. Pourcentage des wapitis tués par les loups du parc national de Yellowstone qui ont été consommé, du 17 mars au 15 avril 1997 et du 2 au 31 mars 1998, d'après les carcasses qui ont pu être examinées dans les 36 heures après avoir été tuées en 1997 et 1998. (AM = mâle adulte ; AF = femelle adulte ; C = faon)

Pack	1997 kills examined			1998 kills examined		
	No. elk	Age-sex	% eaten	No. elk	Age-sex	% eaten
Druid	8	5AM, 3AF	19	8	5AM, 3AF	84
Leopold	4	1AM, 3AF	23	2	2AM	88
Rose Creek	3	2AM, 1AF	32	13	1AF, 12C	92
Weighted mean ± SE			23 ± 5			89 ± 5
Total	15	8AM, 7AF		23	7AM, 4AF, 12C	

DISCUSSION

Il était difficile de déterminer la quantité de chaque carcasse consommée par les loups de Yellowstone car on ne savait souvent pas quand les loups abandonnaient une carcasse. Lorsque les loups étaient loin d'une carcasse, les charognards tels que les coyotes (*Canis latrans*), les corbeaux (*Corvus corax*), les aigles (*Haliaeetus leucocephalus*, *Aquila chrysaetos*), et les grizzlis (*Ursus arctos*) se nourrissaient souvent des carcasses. De plus, même après l'évaluation d'une carcasse, les loups peuvent être revenus. Néanmoins, nous avons pu obtenir des informations sur l'utilisation immédiate des carcasses par les loups car ils consomment généralement une grande partie de la plupart des animaux tués en quelques heures (Mech 1970).

Les loups de notre étude ont tué des wapitis à des taux similaires à ceux des loups chassant le caribou (*Rangifer tarandus* ; Mech et al. 1998 : 110) et ont eu tendance à tuer les faons, les vieilles biches et les individus ayant un faible taux de graisse dans la moelle. Ce schéma est similaire à celui trouvé dans d'autres régions où les loups s'attaquent à une variété d'espèces d'ongulés (Mech 1970, Mech et al. 1998). De plus, la différence annuelle dans la sévérité de l'hiver a donné des résultats similaires à ceux d'autres études. **En 1997, à la fin d'un des hivers les plus rigoureux jamais enregistrés, les loups du Yellowstone ont eu un taux de réussite plus élevé, ont tué plus de proies et ont consommé moins de chaque carcasse qu'au cours de l'hiver doux de 1998.** L'état nutritionnel des proies tuées en 1997 était moins bon que celui des proies tuées en 1998.

En outre, les loups ont tué plus de faons en mars 1998 qu'en mars 1997. Il y a plusieurs raisons possibles à cela : (1) par rapport aux adultes, les faons étaient disproportionnellement plus vulnérables en 1998 qu'en 1997 parce que le temps doux a eu moins d'influence sur la condition des adultes en 1998 ; (2) les loups ont tué plus de faons à l'automne 1996 qu'à l'automne 1997 et plus de faons sont morts pendant l'hiver, de sorte qu'il en restait moins au printemps 1997 (D. W. Smith, données non publiées) ; et (3) les faons étaient plus abondants dans les territoires des meutes de loups au printemps 1998 qu'au printemps 1997 parce que plus de biches suitées migrent des territoires des meutes de loups vers des altitudes plus basses pendant les hivers rigoureux (Shoosmith 1979, Coughenour et Singer 1996).

Les biches prédatées au cours des deux années étaient plus âgées que les mâles, ce qui correspond à leur plus grande longévité (Houston 1982) et est similaire aux conclusions de Boyd et al. (1994). Proportionnellement, l'âge des biches tuées correspondait en moyenne à environ 70% de leur durée de vie maximale d'environ 21 ans, alors que celui des mâles tués ne correspondait en moyenne qu'à environ 40% de leur âge maximal d'environ 15 ans

(Houston 1982). Cette disparité d'âge est similaire à celle d'autres populations d'ongulés victimes des loups (Mech 1970, Mech et al. 1998).

L'âge moyen de tous les wapitis tués et de tous les adultes tués en 1997 était plus élevé qu'en 1998. Ceci est contraire à ce que l'on pourrait attendre car l'hiver rigoureux de 1997 peut avoir prédisposé les jeunes wapitis adultes à la prédation comme dans le cas des caribous du parc Denali (Mech et al. 1998). D'autre part, durant aucun des deux hivers, les jeunes wapitis adultes n'ont représenté une proportion très importante des wapitis tués par les loups.

La comparaison entre l'hiver rigoureux de 1997 et l'hiver doux de 1998 nous a permis de distinguer les conditions qui ont pu contribuer à la consommation incomplète des carcasses. **A l'origine, nous avons émis l'hypothèse que, quelle que soit la rigueur de l'hiver, il y aurait suffisamment de wapitis en mauvais état nutritionnel pour que les loups en tuent plus qu'ils ne peuvent en manger à ce moment-là. Le fait que les loups se soient comportés comme prévu en 1997 mais pas en 1998 tend à réfuter cette hypothèse.** Bien que les loups du Yellowstone aient tué des proies en mauvais état pendant les hivers doux et rigoureux, ils ont eu un taux de réussite plus faible pendant l'hiver doux de 1998, ainsi qu'un taux de prédation plus faible (malgré une densité de loups accrue), et ils ont eu tendance à consommer rapidement tout ce qu'ils ont tué. Leur taux de prédation en 1998 était encore élevé par rapport aux données publiées (Schmidt et Mech 1997). De plus, ils n'étaient pas agressifs ou persistants dans la défense de leurs prises contre les charognards, ce qui indique qu'ils avaient des provisions suffisantes. Néanmoins, le degré de consommation de leurs prises montre qu'ils n'ont pas tué plus que ce qu'ils pouvaient manger immédiatement en 1998.

Les conditions d'enneigement semblent être le principal facteur influençant le taux de prédation et le degré de consommation des carcasses dans notre étude et ailleurs (Pimlott et al. 1969, Mech et Frenzel 1971, Peterson et Allen 1974, Boyd et al. 1994, DelGiudice 1998, Mech et al. 1998). La forte densité de wapitis et l'absence de prédation antérieure par les loups n'ont pas suffi à prédisposer les wapitis à une mise à mort facile, même à la fin de l'hiver, lorsque les wapitis sont dans leur état le plus médiocre de l'année.

Nos résultats démontrent également que les hivers rigoureux ne sont pas nécessaires pour que les wapitis deviennent mal nourris. La teneur en graisse de la moelle des wapitis adultes tués en mars 1998, après un hiver doux, était en moyenne de 70, ce qui est un indicateur direct d'un faible taux de graisse corporelle et d'une condition marginale (Mech et al. 1998 : 136).

En résumé, les relations entre les loups réintroduits dans le Yellowstone et les wapitis précédemment exempts de loups ne différaient en rien de ce que nous pouvions détecter dans les relations entre loups et proies dans les systèmes à longue durée de vie. Ceci était vrai malgré le ratio élevé de proies disponibles pour les loups et le grand nombre de proies non abattues. De plus, le **degré de sévérité de l'hiver** a affecté le nouveau système loups-wapitis de la même manière qu'il affecte les systèmes de longue durée. Ces résultats suggèrent une influence dominante de la sévérité de l'hiver sur les schémas de prédation des loups (Mech et al. 1998).

LITERATURE CITED

- BANGS, E. E., AND S. H. FRITTS. 1996. Reintroducing the gray wolf to central Idaho and Yellowstone National Park. *Wildlife Society Bulletin* 24:402–413.
- , J. A. FONTAINE, D. W. SMITH, K. M. MURPHY, C. M. MACK, AND C. C. NIEMEYER. 1998. Status of gray wolf restoration in Montana, Idaho, and Wyoming. *Wildlife Society Bulletin* 26:785–798.
- BOYD, D. K., R. R. REAM, D. H. PLETSCHER, AND M. W. FAIRCHILD. 1994. Prey taken by colonizing wolves and hunters in the Glacier National Park area. *Journal of Wildlife Management* 58:289–295.
- CARBYN, L. N. 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Wildlife Management* 47:963–976.
- COOK, R. S., editor. 1993. Ecological issues on reintroducing wolves into Yellowstone National Park. U.S. Department of the Interior, National Park Service Scientific Monograph NPS/NRYELL/NRSM-93/22.
- COUGHENOUR, M. B., AND F. J. SINGER. 1996. Elk population processes in Yellowstone National Park under the policy of natural regulation. *Ecological Applications* 6:573–593.
- DELGIUDICE, G. D. 1998. Surplus killing of white-tailed deer by wolves in northcentral Minnesota. *Journal of Mammalogy* 78:227–235.
- DESPAIN, D. G. 1990. Yellowstone vegetation: consequences of environment and history in a natural setting. Roberts Rinehart, Boulder, Colorado, USA.
- HOUSTON, D. B. 1982. The northern Yellowstone elk: ecology and management. Macmillan, New York, USA.
- KRUUK, H. 1972. Surplus killing by carnivores. *Journal of the Zoological Society of London* 166:233–244.
- MECH, L. D. 1970. The wolf: ecology and behavior of an endangered species. Natural History Press, Garden City, New York, USA.
- . 1977. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack. Pages 55–83 in R. L. Phillips and C. Jonkel, editors. *Proceedings of the 1975 Predator Symposium*. Montana Forestry and Conservation Experiment Station, Missoula, USA.
- , L. G. ADAMS, T. J. MEIER, J. W. BURCH, AND B. W. DALE. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis, USA.
- , AND L. D. FRENZEL, JR. 1971. Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota. North Central Forest Experiment Station, U.S. Forest Service Research Paper NC-52.
- , AND P. D. KARNS. 1977. Role of the wolf in a deer decline in the Superior National Forest. North Central Forest Experiment Station, U.S. Forest Service Research Report NC-148.
- MILLER, F. L., A. GUNN, AND E. BROUGHTON. 1985. Surplus killing as exemplified by wolf predation on newborn caribou. *Canadian Journal of Zoology* 63:295–300.
- NEILAND, K. A. 1970. Weight of dried marrow as indicator of fat in caribou femurs. *Journal of Wildlife Management* 34:904–907.
- PETERSON, R. O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. U.S. National Park Service Scientific Monograph Series 7.
- , AND D. L. ALLEN. 1974. Snow conditions as a parameter in moose–wolf relationships. *Naturaliste Canadien* 101:481–492.
- PIMLOTT, D. H., J. A. SHANNON, AND G. B. KOLENOSKY. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park. Ontario Department of Lands and Forest Research Report (Wildlife) Number 87.
- SCHMIDT, P. A., AND L. D. MECH. 1997. Wolf pack size and food acquisition. *American Naturalist* 150:513–517.
- SHOESMITH, M. W. 1979. Seasonal movements and social behavior of elk on Mirror Plateau, Yellowstone National Park. Pages 166–176 in M. S. Boyce and L. D. Hayden-Wing, editors. *North American elk: ecology, behavior, and management*. University of Wyoming, Laramie, USA.
- SINGER, F. J., A. HARTING, K. K. SYMONDS, AND M. B. COUGHENOUR. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 61:12–25.
- , AND J. A. MACK. 1993. Potential ungulate prey for gray wolves. Pages 75–102 in R. S. Cook, editor. *Ecological issues on reintroducing wolves into Yellowstone National Park*. U.S. Department of the Interior, National Park Service Scientific Monograph NPS/NRYELL/NRSM-93/22.
- WEAVER, J. L. 1978. The wolves of Yellowstone. U.S. National Park Service Natural Resources Report 14.

Received 17 July 2000.

Accepted 16 May 2001.

Associate Editor: Maehr.