# Effets de la taille des meutes de loups et des conditions hivernales sur la mortalité des wapitis

The Journal of Wildlife Management 83(5):1103–1116; 2019; DOI: 10.1002/jwmg.21689

*Research Article*

## Effects of Wolf Pack Size and Winter Conditions on Elk Mortality

**JON S. HORNE,**[1] *Idaho Department of Fish and Game, 3316 16th Street, Lewiston, ID 83501, USA*
**MARK A. HURLEY,** *Idaho Department of Fish and Game, 600 South Walnut Street, Boise, ID 83712, USA*
**CRAIG G. WHITE,** *Idaho Department of Fish and Game, 324 South 417 East, Suite 1, Jerome, ID 83338, USA*
**JON RACHAEL,** *Idaho Department of Fish and Game, 600 South Walnut Street, Boise, ID 83712, USA*

**Résumé**

Le cerf wapiti (*Cervus canadensis*) est un gibier très prisé dans de nombreux États de l'ouest des États-Unis, mais au cours des dernières décennies, certaines populations ont connu un déclin persistant et généralisé de leur **recrutement**. Au cours de cette même période, les loups gris (*Canis lupus*) sont devenus une composante intégrante de nombreux paysages occidentaux et les agences sont de plus en plus mises au défi de maximiser les possibilités de chasse aux ongulés grâce à la gestion des prédateurs, tout en assurant simultanément la conservation des loups. Afin de mieux comprendre les implications de la gestion des prédateurs sur les populations de cerfs wapiti, nous avons suivi la survie de 1 244 wapitis femelles adultes et de 806 wapitis âgés de 6 mois issus de 29 populations réparties dans tout l'Idaho, aux États-Unis, entre 2004 et 2016. Nous avons développé des **modèles prédictifs** de mortalité qui reliaient le risque de mortalité à la taille des meutes de loups, aux conditions hivernales et aux caractéristiques individuelles. Les taux de mortalité annuels (hors chasse) pour les femelles adultes et les petits étaient respectivement de 0,09 et 0,40. La mortalité des petits était mieux prédite par un modèle qui incluait les effets additifs du tour de poitrine au moment de la capture, de la taille moyenne des meutes de loups environnantes et de la profondeur de la neige. La mortalité des femelles adultes était mieux prédite par un modèle incluant l'âge des femelles, la taille moyenne des meutes de loups environnantes et la profondeur de la neige. D'après une analyse de sensibilité, le tour de poitrine avait le plus grand effet sur le risque de mortalité des petits, suivi de la taille de la meute et de la profondeur de la neige. **Outre** l'effet de la sénescence chez les individus les plus âgés (> 15 ans), la taille de la meute et la profondeur de la neige avaient le plus grand effet sur le risque de mortalité des femelles adultes. Nous avons estimé que la mortalité spécifique à une cause et la prédation étaient les causes dominantes des mortalités connues chez les femelles adultes (35% pour les pumas *Puma concolor* et 32% pour les loups) et les faons (45% pour les pumas et 28% pour les loups), tandis que la malnutrition représentait respectivement 9% et 10% des mortalités chez les femelles adultes et les faons. Les loups ont préférentiellement sélectionné les petits faons et les femelles adultes plus âgées, tandis que les pumas n'ont montré que peu de préférence pour la taille des faons ou la classe d'âge des femelles adultes. Notre étude indique que les gestionnaires peuvent augmenter la survie des wapitis en réduisant la taille des meutes de loups dans les zones d'hivernage environnantes, en particulier dans les régions où la neige est profonde ou pendant les années où elle l'est. **En outre**, les gestionnaires souhaitant améliorer la survie des faons pendant l'hiver peuvent mettre en

œuvre des mesures visant à augmenter la taille des faons entrant dans l'hiver en améliorant la qualité nutritionnelle des ressources fourragères en été et au début de l'automne. Bien que notre étude ait été motivée par des questions de gestion liées aux loups, les pumas ont tué plus de wapitis que les loups et les différences dans la sélection des wapitis individuels indiquent que les pumas pourraient avoir un effet comparativement plus important sur leurs dynamique de populations. Bien que nous n'ayons pas pu établir de lien entre les changements dans les populations de pumas et la survie des wapitis dans notre étude, les recherches futures devraient chercher à mieux comprendre les systèmes à prédateurs multiples, notamment comment la gestion d'un prédateur affecte les autres et, en fin de compte, comment ces interactions affectent la survie des wapitis. © 2019 The Wildlife Society.

**MOTS CLÉS** : wapiti, Idaho, gestion, mortalité, rigueur de l'hiver, prédation par les loups.

## INTRODUCTION

Après avoir été pratiquement absents pendant des décennies, les grands carnivores (c'est-à-dire les ours [*Ursus* spp.], les loups gris [*Canis lupus*] et les pumas [*Puma concolor*]) font désormais partie intégrante du paysage de l'ouest des États-Unis, et cela devrait rester le cas dans un avenir prévisible (Linnell et al. 2001, Gompper et al. 2015). Traditionnellement, **seuls** les effets négatifs des grands carnivores sur les populations de proies étaient pris en compte dans la recherche et la gestion. Les points de vue contemporains sur l'écologie des carnivores suggèrent que leurs rôles sont complexes, varient considérablement d'un système à l'autre et comprennent de nombreux avantages sociaux, économiques et écologiques (Ripple et al. 2014). Les organismes de gestion sont donc confrontés au défi de recueillir des informations fiables qui favorisent à la fois la conservation et la gestion des carnivores et des ongulés (Peek et al. 2012). Idéalement, les décisions de gestion devraient être fondées sur une compréhension du degré d'influence des prédateurs sur les populations de proies et vice versa. Les modèles de dynamique prédateur-proie indiquent que les carnivores **peuvent** limiter l'abondance des proies (Eberhardt 1997).

**Cependant**, le potentiel et l'ampleur de cette limitation ne sont pas simples et dépendent d'une multitude de **facteurs atténuants** (Ballard et al. 2001, Gervasi et al. 2012) tels que les conditions météorologiques (Hebblewhite 2005), les relations spatiales entre les prédateurs et les proies (Skogland 1991), la productivité primaire de l'environnement (Melis et al. 2009, 2010), la répartition et la disponibilité d'autres espèces de proies (Cooley et al. 2008), la répartition de la prédation entre les classes d'âge des proies (Gervasi et al. 2012) et la présence d'autres espèces de prédateurs (Sih et al. 1998, Salo et al. 2010). **De plus**, ces facteurs peuvent interagir avec d'autres sources de mortalité (par exemple, différentes espèces de prédateurs, la chasse humaine, la mortalité naturelle) de manière **additive** ou partiellement **compensatoire** (Iveraa et al. 2003, Vucetich et al. 2005). **Ainsi**, les effets de la prédation au niveau des populations **dépendent** souvent du **système**, ce qui rend les généralisations entre les systèmes peu fiables.

Les loups et les wapitis (*Cervus canadensis*) dans le nord des Rocheuses illustrent le défi que représente la gestion de deux espèces très médiatisées dans le contexte d'une relation prédateur-proie complexe et **dynamique**. Les wapitis sont des animaux de chasse importants qui sont généralement gérés de manière à maximiser les possibilités de chasse (Manfredo et

al. 2004) ; **cependant**, dans certaines régions, les préoccupations liées aux ravages causés à l'agriculture sont une considération essentielle pour les gestionnaires (Van Tassell et al. 1999). **De plus**, les wapitis sont gérés en raison de leur importance sociale (McCorquodale 1997), de leur valeur économique (Fried et al. 1995, Schorr et al. 2014) et de leurs divers effets écologiques (Kauffman et al. 2010, Mech 2012). Au cours des dernières décennies, on a observé un déclin à grande échelle du recrutement des wapitis dans l'ouest des États-Unis (Lukacs et al. 2018). Parallèlement, les loups se sont bien implantés dans de nombreuses régions de l'ouest des États-Unis depuis leur réintroduction en 1995 (Jimenez et al. 2017) et les agences étatiques de gestion de la faune sauvage subissent des pressions pour gérer les loups de manière à favoriser les populations d'ongulés. Bien que des études établissant un lien entre la dynamique des wapitis et les populations de loups commencent à voir le jour (Hebblewhite et al. 2002*a*, Hebblewhite 2005, White et Garrott 2005), il n'existe pratiquement pas de modèles quantitatifs permettant de prédire comment la survie des wapitis pourrait évoluer en fonction des changements numériques des populations de loups. Par exemple, des études à grande échelle sur la survie des wapitis (Griffin et al. 2011, Brodie et al. 2013) n'ont pu évaluer que l'effet de la présence ou de l'absence de loups, tandis que des études plus locales (Evans et al. 2006, Eacker et al. 2016) n'avaient pas une portée spatio-temporelle suffisante pour couvrir efficacement toute une gamme de densités de population de loups et de conditions environnementales.

Dans les systèmes où les loups sont présents, la mortalité due à la prédation par les loups peut être une source importante de variation dans la survie globale des wapitis (Hebblewhite et al. 20026, White et Garrott 2005, Evans et al. 2006). Les chercheurs ont suggéré que les taux de mortalité des grands ongulés (c'est-à-dire les wapitis et les orignaux [*Alces alces*]) peuvent être prédits par le rapport entre le nombre de loups et le nombre de proies, la survie devant diminuer à mesure que le rapport prédateurs/proies augmente (Vucetich et al. 2011, Proffitt et al. 2014). **Cependant**, la surveillance simultanée de la taille des populations de prédateurs et de proies sur une longue période est difficile sur le plan logistique. Par ailleurs, comme la taille du territoire reste généralement **stable** alors que la taille des meutes fluctue dans une région (Fuller 1989, Thurber et Peterson 1993, Jedrzejewski et al. 2007, Kittle et al. 2015), les changements dans la taille moyenne des meutes dans une zone pourraient être liés au risque de mortalité via des changements dans la densité des loups.

Aux latitudes nordiques, les **conditions hivernales** peuvent jouer un rôle important dans la survie des wapitis, même dans les systèmes sans prédation par les loups (Singer et al. 1997, Smith et Anderson 1998). Les conditions hivernales peuvent influencer la survie des ongulés indépendamment de la prédation par les loups en affectant la thermorégulation (Parker et Robbins 1985), en réduisant l'accès à la nourriture (Sabine et al. 2002) et en augmentant le coût énergétique des déplacements dans la neige profonde (Parker et al. 1984). Dans les écosystèmes où les loups chassent, les mêmes facteurs qui ont un effet négatif sur la condition physique des wapitis peuvent également augmenter leur vulnérabilité face aux prédateurs. La neige peut aider les loups à trouver leurs proies, soit en leur permettant de suivre leurs traces, soit parce que les proies ont tendance à se regrouper dans des zones plus petites lorsque la neige s'épaissit ailleurs (Huggard 1993*a*). **Enfin**, lorsque les wapitis ne peuvent plus trouver de zones sans neige profonde, leur capacité à échapper aux prédateurs diminue, ce qui entraîne une mortalité élevée en raison de l'augmentation du taux de réussite des prédateurs (Huggard 1993*a*).

**Au-delà** des effets de la prédation par les loups et de la profondeur de la neige, certaines caractéristiques individuelles peuvent influencer le risque de mortalité. De nombreux chercheurs ont rapporté que les faons ayant un poids inférieur à la naissance, que ce soit en raison d'une mise bas tardive, d'une alimentation insuffisante ou d'un autre facteur limitant, présentent un risque de mortalité plus élevé que les faons plus gros (Singer et al. 1997, Loison et Langvatn 1998, Smith et Anderson 1998, White et al. 2010, Griffin et al. 2011). Les faons plus petits peuvent être plus vulnérables en raison de leur capacité réduite à tolérer les carences nutritionnelles et les conditions hivernales (Cook et al. 2004) ou parce qu'ils sont plus exposés à la prédation (Huggard 1993*a*). Chez les adultes, les femelles plus jeunes sont susceptibles d'avoir un risque de mortalité accru en raison de leur inexpérience et de leur taille plus petite, tandis que les femelles plus âgées et sénescentes ont un risque de mortalité plus élevé en raison de leur condition physique qui se détériore progressivement.

Dans l'Idaho, comme dans de nombreux États de l'ouest des États-Unis, la manipulation de la chasse aux wapitis est le principal moyen utilisé par les agences pour gérer leurs populations. Pour les populations de wapitis qui atteignent ou dépassent les objectifs de gestion, la chasse réglementée des femelles adultes est généralement ouverte au public. Des réglementations libéralisées visant à augmenter la chasse des femelles adultes et à réduire la taille des populations sont souvent utilisées lorsqu'il y a des craintes que les populations de wapitis aient dépassé la capacité de charge de l'habitat ou en réponse à des déprédations agricoles (Idaho Department of Fish and Game [IDFG] 2014). **Cependant**, lorsque les populations tombent en dessous des objectifs de gestion, la chasse des femelles adultes est généralement très limitée (par exemple, tir à l'arc uniquement) ou interdite (IDFG 2014 : Tableaux 4 et 6).

Notre objectif était de construire un **modèle de survie** des wapitis qui pourrait ensuite être utilisé pour prédire les effets des mesures de gestion. Comme notre étude a été motivée par des préoccupations concernant les populations en déclin ou inférieures aux objectifs de gestion (c'est-à-dire que la chasse des femelles adultes avait déjà été réduite ou éliminée), nous nous sommes concentrés sur les facteurs influençant la mortalité non liée à la chasse. Bien que nous nous soyons principalement intéressés à la relation entre les changements dans la survie et les loups, nous avons également inclus des facteurs atténuants tels que les conditions météorologiques hivernales, l'âge des femelles et l'état physique des faons. Nous avons structuré nos modèles de mortalité de manière à évaluer **quatre hypothèses** : la mortalité des wapitis augmentera avec l'augmentation de la taille des meutes de loups dans la région, la mortalité des wapitis augmentera avec l'augmentation de l'épaisseur de la neige, la mortalité hivernale des petits augmentera avec la diminution de la taille des petits, et le risque de mortalité des femelles adultes variera avec l'âge, les jeunes et les vieux connaissant une mortalité plus élevée. **De plus**, nous avons reconnu que les facteurs que nous avons évalués pouvaient affecter la mortalité de manière indépendante, mais qu'il était possible que certains facteurs individuels atténuent ou exacerbent la mortalité lorsqu'ils agissent de concert avec d'autres facteurs. Nous avons donc étudié les interactions potentielles entre les principaux effets de la taille de la meute, de l'épaisseur de la neige, de l'âge des femelles et de la taille des petits. **Enfin**, afin de replacer l'effet de la prédation par les loups dans le contexte des autres sources de mortalité (par exemple, la chasse, la prédation par les pumas, la malnutrition),

nous avons estimé la mortalité par cause spécifique et étudié les schémas de sélection des loups et des pumas en fonction de l'âge des femelles et de la taille des petits.

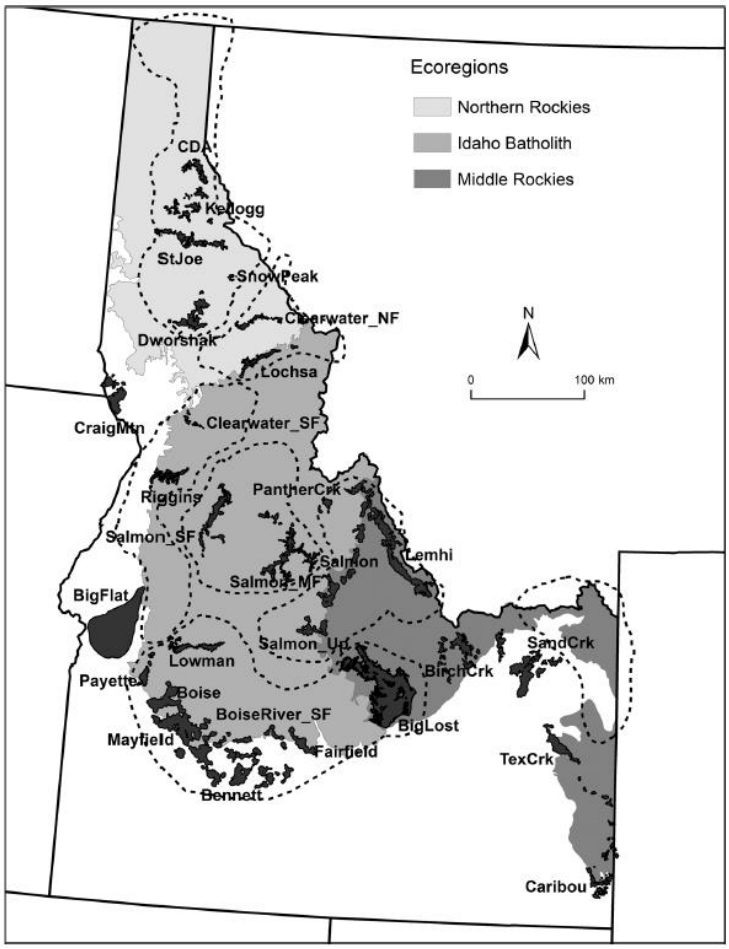


**Figure 1.** Emplacement des trois principales écorégions, des 29 populations de cerfs wapitis (polygones gris foncé) et des sept zones de loups (lignes pointillées) utilisées pour étudier les facteurs écologiques déterminants pour la survie des élans dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016

## ZONE D'ÉTUDE

Nous avons mené nos analyses de survie à partir de wapitis capturés dans tout l'Idaho. L'Idaho est un paysage diversifié avec de vastes zones agricoles au sud, des zones de production de bois au nord et de grandes étendues sauvages au centre de l'État. L'altitude varie de 216 m à 3 859 m, la température varie de -30°C en hiver à 40°C en été, et les précipitations annuelles moyennes dans l'État varient de 25 cm à 100 cm.

Les précipitations en haute altitude se présentent sous forme de neige, qui commence à s'accumuler en octobre et atteint son maximum en février, les endroits les plus élevés recevant 250 cm. Les populations de wapitis utilisées dans cette étude présentaient des variations importantes en termes de trajectoires démographiques, de densité des prédateurs et de complexes d'habitats. La plupart de nos wapitis occupaient trois écorégions principales (Fig. 1) : les Rocheuses du Nord, le batholite de l'Idaho et les Rocheuses centrales https://www.epa.gov/eco-research/ecoregions, consulté le 04 avril 2019). Ces écorégions s'étendent sur un large gradient latitudinal, créant une mosaïque de types de couverture terrestre qui abritent une faune diversifiée.

L'écorégion des Rocheuses septentrionales est accidentée et montagneuse, avec des altitudes allant de 915 m à 3 954 m. La région est dominée par des forêts mixtes de conifères avec des

espèces caractéristiques des climats d'influence maritime (c'est-à-dire le pin blanc occidental [*Pinus monticola*], le tsuga occidental [*Tsuga heterophylla*] et le tsuga de Mertens [*T. mertensiana*], et le cèdre rouge occidental [*Thuja plicata*]). Le batholite de l'Idaho se caractérise par des montagnes escarpées et des canyons profonds. Le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*) et le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) poussent à basse et moyenne altitude, laissant place à des forêts d'épicéas d'Engelmann (*Picea engelmanni*), de sapins subalpins (*A. lasiocarpa*) et de pins à écorce blanche (*Pinus albicaulis*) à plus haute altitude. Les Rocheuses centrales de l'est-centre de l'Idaho sont une région topographiquement diversifiée, avec des chaînes de montagnes escarpées parsemées d'herbes inter-montagnardes, de zones arbustives et de peuplements de pins tordus (*Pinus contorta*) à basse altitude. Malgré un relief un peu plus doux dans les vallées, l'altitude atteint 3 859 m et les communautés subalpines et alpines couvrent de vastes zones. La profondeur de la neige dans les aires d'hivernage des wapitis dans les Rocheuses septentrionales était environ deux fois plus importante que dans le batholite de l'Idaho et trois fois plus importante que dans les Rocheuses centrales.

Les wapitis, les cerfs mulets (*Odocoileus hemonius*), les cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) et les orignaux sont les herbivores dominants présents dans les trois écorégions. Les prédateurs comprennent les ours noirs (*Urus americanus*), les lynx roux (*Lynx rufus*), les pumas, les coyotes (*Canis latrans*) et les loups gris. Au cours de notre étude, la taille des meutes de loups dans les Rocheuses centrales était généralement environ deux fois moins importante que celle des meutes des Rocheuses septentrionales et du batholite de l'Idaho, bien qu'il y ait eu des variations importantes au fil du temps et au sein des écorégions. L'abondance des pumas était inconnue. **Cependant**, les données issues de récents pièges photographiques et des statistiques de chasse (IDFG, données non publiées) indiquent que l'écorégion des Rocheuses septentrionales abrite la plus forte densité de pumas de l'État.

## METHODES

### Capture, surveillance et enquête sur la mortalité

Nous avons capturé des femelles adultes (âgées d'au moins un an) et des faons âgés d'environ six mois, principalement pendant les mois d'hiver (95% des captures ont eu lieu entre décembre et mars), à l'aide de dards tirés depuis un hélicoptère ou de fusils à filet, de filets de rabattage, de pièges en forme d'enclos et de pièges Clover, entre mars 2004 et mars 2016. Les protocoles de capture et les procédures de manipulation étaient conformes aux directives de l'American Society of Mammalogists (Sikes et The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists 2016). Nous avons équipé les wapitis capturés d'un système de positionnement global (GPS) ou d'un collier radio à très haute fréquence (VHF) muni d'un capteur de mortalité. Nous avons identifié les faons et les femelles d'un an (environ 1,5 an au moment de la capture) sur le terrain. Pour certaines des femelles adultes capturées (51%), nous avons extrait une dent et déterminé l'âge de l'individu à partir des anneaux de cément. Dans les autres cas, nous avons attribué l'âge des femelles en fonction du point médian des catégories d'âge (2-9 et 10-15 ans) estimées à partir de l'usure dentaire. Nous avons surveillé la survie des faons jusqu'au 15 décembre (environ 9 à 12 mois selon la date de capture). Nous avons censuré les faons encore en vie au 15 décembre (~1,5 an) pour l'analyse de la survie des faons, et les faons femelles ont rejoint le groupe de risque des femelles adultes. Avec l'ajout des faons survivants au groupe de risque des femelles adultes, environ 70% des femelles adultes surveillées étaient des individus dont l'âge était connu.

Comme nous nous intéressions aux facteurs influençant la mortalité non liée à la chasse, nous avons censuré les individus le jour où ils ont été abattus.

Les wapitis capturés entre 2004 et 2013 portaient des colliers équipés d'une balise VHF qui signalait tout événement mortel, que les biologistes détectaient par télémétrie terrestre ou aérienne. **En général**, nous avons suivi les individus toutes les 1 à 3 semaines. La plupart des wapitis capturés entre 2014 et 2016 portaient des colliers équipés d'une liaison satellite pour signaler les cas de mortalité aux biologistes. Pour ces wapitis, les biologistes étaient avertis par e-mail dès que la mortalité était détectée. Dans la mesure du possible, nous avons déterminé la cause spécifique de la mortalité à partir d'autopsies réalisées sur le terrain. La plupart des autopsies (63%) ont été réalisées dans la semaine suivant la mortalité et 92% dans les trois semaines. Nous avons classé les causes de mortalité comme suit : blessure accidentelle (y compris automobile), maladie, infection parasitaire grave, malnutrition, coyote, puma, loup, prédation inconnue, non-prédation inconnue ou inconnue. Nous avons utilisé divers diagnostics pour déterminer la cause de la mortalité (Stonehouse et al. 2016). Nous avons classé la mortalité comme prédation uniquement en cas d'hémorragie sous-cutanée ou de présence de sang sur le collier émetteur, corroborée par des signes de lutte ou de poursuite (par exemple, branches cassées, sang répandu), une cache funéraire, des traces de prédateurs et des excréments. La prédation par un puma a été déduite à partir de perforations en forme de larme causées par des canines à l'arrière du cou, de la tête ou de la gorge ; de marques de griffes et d'égratignures le long du dos ou des épaules avec des signes d'hémorragie pré-mortem sur les bords des plaies cutanées ; de traces de traînée et de cachettes propres (sans saleté) ; de poils coupés sur le site d'alimentation ; et d'organes internes retirés. La prédation par des loups a été déduite à partir de preuves évidentes de poursuite ou de lutte et de lacérations, en particulier au niveau des membres postérieurs, y compris des hémorragies anté-mortem autour de marques rondes de canines dans la peau. Si la prédation n'était pas la cause présumée de la mort, nous avons alors examiné les animaux à la recherche de signes de malnutrition. Nous avons fracturé le fémur ou l'avons ouvert pour déterminer la teneur en graisse de la moelle osseuse, et l'avons décrite comme dure et blanche, molle et rose, ou rouge et gélatineuse (symptôme d'un animal gravement stressé). Nous avons également inspecté la carcasse à la recherche de viscères et de dépôts de graisse sous-cutanée, de tout signe de maladie ou de charge parasitaire excessive, ou de traumatisme lié à un accident. Nous avons considéré la malnutrition comme la cause du décès si la prédation, la maladie ou l'accident n'étaient pas évidents et si tous les dépôts de graisse étaient épuisés. Pour notre analyse spécifique des causes, nous avons inclus les causes désignées comme la prédation par les loups, la prédation par les lions, la malnutrition, les causes inconnues et autres, qui comprenaient toutes les autres causes désignées.

**Facteurs de risque**

Nous avons concentré nos mesures des facteurs de risque sur les **zones d'hivernage**, car la plupart des décès non liés à la chasse se produisaient pendant l'hiver. Afin d'associer les conditions hivernales et la taille des meutes de loups à chaque wapiti, nous avons attribué à chaque wapiti l'une des 29 zones d'hivernage en fonction de son lieu de capture et des données télémétriques associées (Fig. 1). Nous avons estimé les limites des zones en combinant les emplacements (20 décembre-20 mars) des individus au sein d'une population et en délimitant le contour de probabilité cumulative à 95% d'une estimation de densité par noyau. Pour six populations (Lochsa, Salmon South Fork, Salmon Middle Fork, Big Flat, Big

Lost, Riggins), nous avons équipé d'un collier un nombre insuffisant d'individus pour produire une zone hivernale continue. Dans ces cas, nous avons utilisé un modèle d'habitat hivernal (Bergen et al. 2016) pour délimiter une aire de répartition hivernale contiguë. Nous avons utilisé ces aires de répartition hivernales pour dériver les valeurs des covariables spatiales, que nous avons ensuite attribuées aux individus associés.

Malgré des efforts de surveillance considérables tout au long de la période de rétablissement et de retrait de la liste des espèces menacées des loups, il a été impossible de suivre la taille et la répartition de toutes les meutes de loups dans l'Idaho au cours de cette étude. À la place, les biologistes de l'IDFG et de la tribu Nez Perce (NPT) ont équipé les loups de colliers émetteurs et ont compté la taille des meutes afin de se conformer à la surveillance basée sur le rétablissement. Afin d'obtenir des estimations fiables de la taille des meutes, nous avons utilisé les résultats d'un modèle de population intégré (IPM) pour les loups de l'Idaho (Horne et al. 2019). L'IPM a combiné le nombre de loups par meute avec des informations sur la survie, la mortalité et les taux de prélèvement des loups équipés de colliers GPS afin d'estimer la taille mensuelle de 121 meutes surveillées. Nous avons calculé la taille moyenne des meutes dans 7 zones de loups (Fig. 1) et, comme les plans de gestion des loups sont définis et mis en œuvre sur une base annuelle, nous avons calculé la moyenne des estimations mensuelles pour chaque année civile. Nous avons ensuite attribué des estimations annuelles de la taille moyenne des meutes (loups) aux wapitis dont l'aire de répartition hivernale se trouvait dans chaque zone de loups. Si l'aire de répartition hivernale des wapitis se trouvait en dehors de toute zone de loups (c'est-à-dire que les loups n'habitaient pas de manière constante la zone), nous avons attribué une valeur de zéro aux wapitis associés à ces aires de répartition hivernales.

Pour estimer la profondeur de la neige (m) pour chaque aire de répartition hivernale, nous avons utilisé les données du programme SNODAS (Snow Data Assimilation) du Service météorologique national (https://www.nohrsc.noaa.gov/nsal, consulté le 12 avril 2019). Nous avons téléchargé les tuiles SNODAS à partir d'un référentiel en ligne (ftp://sidads.colorado.edu/DATASETS/NOAA/G02158/masked/, consulté le 12 avril 2019) entre le 1er janvier 2005 et le 1er juin 2016. Nous avons superposé les aires de répartition hivernales des wapitis sur les rasters de profondeur de neige et avons extrait la valeur et la proportion de chaque cellule de 250 $m^2$ chevauchant les polygones des aires de répartition hivernales. Cette procédure a permis de créer un enregistrement quotidien de la profondeur de neige dans chaque aire de répartition hivernale. Nous avons créé la covariable finale de profondeur de neige (neige) en calculant une moyenne hebdomadaire pondérée qui tenait compte de la couverture fractionnaire des polygones des aires de répartition hivernales par les cellules raster.

Outre les effets de la neige et de la taille des meutes de loups, nous avons tenté de tenir compte des variations potentielles au niveau individuel du risque de mortalité des femelles adultes et des faons. Comme notre analyse utilisait des données de capture et de survie provenant de plusieurs projets de gestion et de recherche sur une longue période, les seules mesures individuelles qui ont été mesurées de manière cohérente dans tous les projets étaient le sexe (sexe) et la taille des faons et l'âge (âge) des femelles. Nous avons utilisé le tour de poitrine (CG) mesuré au moment de la capture comme substitut de la masse, car ces deux mesures sont corrélées (Cook et al. 2003). Pour 15 des 806 faons utilisés dans cette analyse,

les biologistes n'ont pas mesuré le tour de poitrine, mais ont mesuré la longueur du pied arrière. Pour ces individus, nous avons estimé leur tour de poitrine à partir d'un modèle linéaire ajusté à 723 faons pour lesquels nous disposions des deux mesures. Nous ne disposions pas des mesures corporelles de 44 faons. Au lieu de censurer ou d'attribuer une mesure moyenne à ces individus, nous avons imputé leur circonférence thoracique en supposant qu'il s'agissait d'un paramètre modèle inconnu et nous les avons estimés dans le cadre de la maximisation de la vraisemblance bayésienne (voir la section Modèles de survie ci-dessous ; Kéry et Royle 2016). Nous avons utilisé des a priori normaux ($\mu_{CG}$, $\sigma_{CG}$) pour les circonférences thoraciques imputées, où $\mu_{CG}$ et $\sigma_{CG}$ étaient la moyenne et les écarts-types des circonférences thoraciques observées chez les faons capturés.

**Modèles de survie**

Nous avons modélisé la survie des wapitis du 1er janvier 2005 au 1er juin 2016 à l'aide d'une approche à destin connu et à temps discret avec des intervalles hebdomadaires. Bon nombre des facteurs susceptibles d'influencer la probabilité de mortalité variaient en fonction de la date calendaire (par exemple, l'épaisseur de la neige en hiver). **Par conséquent**, pour les femelles adultes, nous avons utilisé un modèle récurrent (Fieberg et DelGiu-dice 2009) dans lequel nous avons mesuré le temps en semaines à partir du 1er janvier. Comme nous avons suivi les faons pendant moins d'un an, le temps représentait la semaine calendaire, mais aussi l'âge approximatif du faon, en fonction de sa date de naissance.

Nous avons modélisé le fait que l'individu *i* soit mort ou non au cours de la semaine *t* comme une variable aléatoire de Bernoulli avec une probabilité $\rho_{i,t}$ où $y_{i,t} = 1$ si l'individu est mort et 0 dans le cas contraire (Lehman et al. 2018).

$$y_{i,t} \sim Bernoulli\,[\rho_{i,t}]. \qquad (1)$$

Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé avec un lien logit pour estimer les effets des covariables au niveau individuel et spatio-temporelles ($X_{i,t}$). Afin de tenir compte des variations temporelles de la mortalité non prises en compte par les covariables, nous avons ajouté une fonction spline à 5 nœuds pour les faons (Rupert et al. 2003, Crainiceanu et al. 2005) et une fonction spline cyclique à 5 nœuds pour les adultes (Wood 2019) :

$$logit(\rho_{i,t}) = \boldsymbol{\beta}'\mathbf{X}_{i,t} + Spline_t + E_t \qquad (2)$$

$$E_t \sim normal\ (0, \sigma^2).$$

Dans l'équation (3), $\sigma^2$ représente la variation du processus dans les taux de mortalité hebdomadaires.

Nous avons évalué nos hypothèses relatives aux facteurs influençant la survie des wapitis et quantifié les effets de ces facteurs en ajustant des modèles avec diverses combinaisons de covariables. Pour les faons, nous avons ajusté des modèles incluant les effets additifs du tour de poitrine, de la profondeur de la neige et de la taille du groupe, ainsi que toutes les interactions bidirectionnelles possibles entre ces covariables. Nous n'avons inclus le sexe dans aucun de nos modèles candidats, car l'intervalle de crédibilité de cette covariable chevauchait considérablement zéro sur la base d'un modèle univarié (voir Résultats). Pour les femelles adultes, nous avons évalué des modèles incluant les effets additifs de l'âge, de la profondeur de la neige et de la taille du groupe, ainsi que toutes les interactions

bidirectionnelles possibles entre ces covariables. Pour l'âge, nous avons inclus un terme au carré afin de tenir compte de la relation hyperbolique biologiquement intuitive entre l'âge et le risque de mortalité.

Dans le cadre d'une analyse de sensibilité, nous avons estimé les changements dans la mortalité annuelle lorsque la covariable cible prenait des valeurs représentant les quantiles 10% et 90% des valeurs observées, tandis que nous maintenions les autres à leurs valeurs moyennes. Nous avons basé nos prédictions des effets des différents niveaux de covariables sur le modèle présentant le critère d'information de déviance (DIC) le plus faible (van der Linde 2005, Abadi et al. 2010, Spiegelhalter et al. 2014).

Nous avons modélisé la mortalité par cause spécifique de manière similaire à la mortalité générale, à l'exception du fait que la variable de réponse était un vecteur d'états possibles qu'un individu pouvait assumer au moment $t$, 1 pour chaque cause de mortalité plus l'état de survie. Dans ce cas, $c_{i,t,s}$ était égal à 1 si l'individu $i$ se trouvait dans les états au moment $t$ et 0 dans le cas contraire. Nous avons modélisé $c_{i,t}$ comme une réponse multinomiale avec un vecteur de probabilités $\varphi$ pour les états (Servanty et al. 2010) :

$$\mathbf{c}_{i,t} \sim Multinomial\ [\boldsymbol{\varphi}_{i,t},\ 1].$$

En raison du grand nombre de paramètres dans les modèles spécifiques à une cause et de la taille réduite de l'échantillon pour chaque cause de décès, nous n'avons pas tenté d'estimer la variance du processus ni d'inclure des covariables explicatives comme nous l'avons fait dans les modèles de mortalité générale. Nous avons toutefois étudié la sélection potentielle des proies par les loups et les pumas à l'aide de l'indice de sélection de Manly (Manly et al. 2002). Nous avons évalué les préférences de prédation parmi 4 classes d'âge de femelles adultes (1,5-2,5, >2,5-10,5, >10,5-13,5 et >13,5 ans) et 3 classes de taille de veaux (tour de poitrine <110, 110-125 et >125 cm). La sélection préférentielle d'une classe particulière de proies est indiquée lorsque les valeurs de l'indice sont > 1 (la proie est capturée dans une proportion supérieure à celle disponible), aucune sélection lorsque les valeurs de l'indice sont égales à 1, et évitement lorsque les valeurs de l'indice sont comprises entre 0 et < 1.

Nous avons ajusté nos modèles de survie à l'aide des méthodes bayésiennes de Markov chain Monte Carlo (MCMC) dans le programme R (version 3.3.1 ; R Foundation for Statistical Computing, Vienne, Autriche) en utilisant JAGS (version 3.4.0 ; Plummer 2003) et le package R JagsUI (version 1.1). Nous avons exécuté 2 chaînes MCMC pour 100 000 itérations, en utilisant 20 000 pour la phase adaptative et 80 000 comme burn-in. Le code est disponible en ligne dans les informations complémentaires. Nous avons assuré un burn-in et une convergence suffisants en inspectant visuellement les chaînes et en confirmant que $\hat{R} \leq 1{,}1$ (Gelman et al. 2014). Nous avons utilisé des a priori vagues, normaux (0, 1,7), pour les paramètres prédicteurs linéaires ($\beta$) et les paramètres spline. Un écart type de 1,7 se traduit par une distribution presque uniforme de 0 à 1 sur l'échelle logit.

## RESULTATS

Nous avons capturé 1 244 femelles adultes et 806 (398 femelles et 408 mâles) faons. Étant donné que de nombreux faons femelles ont survécu jusqu'à l'âge adulte et que la plupart des femelles adultes ont survécu plus d'un an, notre taille d'échantillon effective pour les femelles

adultes était nettement supérieure au nombre d'adultes capturés (années-wapitis = 3 912). Nous avons surveillé tous les faons capturés pour cette étude afin de déterminer les causes spécifiques de mortalité. **Cependant**, les chercheurs n'ont pas surveillé toutes les femelles adultes capturées pour déterminer la mortalité par cause spécifique (1 126 sur 1 244). **Ainsi**, notre taille d'échantillon effective pour la mortalité par cause spécifique des femelles adultes était de 2 775 années-wapitis. L'âge moyen des femelles adultes à risque était de 7,0 ans et variait entre 1,5 et 21,5 ans (Fig. 2). Le tour de poitrine des faons au moment de leur capture était similaire chez les mâles ($\bar{X}$ = 119,8 ± 8,1 SD cm) et les femelles ($\bar{X}$ = 119,7 ± 10,1 cm).

**Tableau 1.** Nombre de wapitis capturés, à risque et morts sans avoir été chassés dans l'Idaho, aux États-Unis, entre mars 2004 et juin 2016

| | Adult females | | | Calves | |
|---|---|---|---|---|---|
| Year | Captured | At risk[a] | Mortalities | Captured | Mortalities |
| 2004 | 41 | 0 | | 0 | |
| 2005 | 269 | 265 | 25 | 104 | 34 |
| 2006 | 139 | 391 | 38 | 47 | 24 |
| 2007 | 73 | 398 | 34 | 38 | 18 |
| 2008 | 46 | 348 | 48 | 20 | 14 |
| 2009 | 17 | 248 | 17 | 29 | 24 |
| 2010 | 67 | 273 | 12 | 34 | 13 |
| 2011 | 22 | 271 | 31 | 35 | 25 |
| 2012 | 8 | 209 | 17 | 0 | |
| 2013 | 50 | 158 | 10 | 13 | 4 |
| 2014 | 181 | 294 | 8 | 83 | 17 |
| 2015 | 271 | 559 | 24 | 258 | 56 |
| 2016 | 60 | 498 | 21 | 145 | 36 |
| Total | 1,244 | 3,912 | 285 | 806 | 265 |

[a] Le nombre d'animaux à risque correspond au nombre de femelles adultes qui ont fait l'objet d'un suivi cette année-là pour déterminer leur mortalité. Il comprend les petits qui ont survécu jusqu'au 1er janvier de l'année suivant leur naissance et les femelles adultes qui ont survécu plusieurs années

**Tableau 2.** Estimations des paramètres pour l'effet des covariables sur le risque de mortalité des veaux, Idaho, États-Unis, 2005-2016. Les astérisques indiquent que les intervalles de crédibilité à 90% ne chevauchent pas zéro

| Model[a] | CG | Snow | Wolf | Wolf × snow | Wolf × CG | CG × snow | DIC[b] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CG + snow + wolf + wolf × snow | −0.39* | 0.31 | 0.09* | 0.59* | | | 4,855 |
| CG + snow + wolf | −0.37* | 2.66* | 0.12* | | | | 4,856 |
| CG + snow + wolf + wolf × CG | −0.22 | 2.66* | 0.12* | | −0.03 | | 4,857 |
| CG + snow + wolf + CG × snow | −0.38* | 2.60* | 0.12* | | | 0.09 | 4,858 |

[a] Les covariables comprennent le tour de poitrine des faons (CG), la profondeur de la neige (snow) et la taille moyenne des meutes de loups (wolf)
[b] Critère d'information de déviance

## Mortalité des faons

Nous avons modélisé le risque de mortalité des faons à partir des 265 cas de mortalité non liée à la chasse parmi les 806 faons suivis dans le cadre de cette étude (Tableau 1). Sur la base d'un modèle de mortalité ajusté à l'aide de la fonction spline (par exemple 2), le taux de mortalité annuel des faons (hors chasse) entre le 15 décembre et le 14 décembre de l'année suivante (c'est-à-dire la période où les faons étaient âgés de 6 à 18 mois environ) était de 0,40 (intervalle de crédibilité à 90% = 0,37-0,44). La mortalité a atteint son pic à la mi-mars, lorsque les faons étaient âgés d'environ 9,5 mois, et la mortalité hebdomadaire des faons était environ trois fois plus variable que celle des femelles adultes (Figure 3).

Sur la base d'un modèle univarié, nous n'avons pas trouvé de preuve substantielle d'une relation entre la mortalité des faons et le sexe ($\beta$ = 0,09, intervalle de crédibilité à 90% = -0,11 à 0,29). Nous avons constaté que la variation du risque de mortalité des petits était négativement corrélée à la circonférence thoracique et positivement corrélée à la profondeur de la neige et à la taille de la meute de loups (Tableau 2 ; liste complète des estimations des

paramètres fournie dans le Tableau S1, disponible en ligne dans les informations complémentaires). Nous avons trouvé des preuves d'une interaction positive entre la profondeur de la neige et la taille de la meute (Tableau 2 ; Figure S1, disponible en ligne dans les informations complémentaires), mais des preuves faibles (les intervalles de crédibilité à 90% chevauchaient zéro) d'une interaction positive entre la taille de la meute et le tour de poitrine et entre la profondeur de la neige et le tour de poitrine (Tableau 2). Nous avons basé notre analyse de sensibilité sur le modèle qui incluait les effets additifs de la circonférence thoracique, de la profondeur de la neige et de la taille de la meute, ainsi que l'interaction entre la profondeur de la neige et la taille de la meute. Les changements dans la circonférence thoracique ont eu le plus grand effet sur le risque de mortalité, suivis par la taille de la meute de loups et la profondeur de la neige (Tableau 3, Figure 4). L'effet de l'interaction entre la taille de la meute et la profondeur de la neige était faible, n'ajoutant que 0,01 au risque de mortalité annuel au-delà des effets additifs combinés (Tableau 3).

**Tableau 3.** Effet des variations des valeurs des covariables sur le risque annuel de mortalité des faons et des femelles wapitis adultes, Idaho, États-Unis, 2005-2016

| | Annual mortality rate[b] | | |
|---|---|---|---|
| Covariate[a] | Covariate = 10% quantile | Covariate = 90% quantile | Change |
| Calves | | | |
| Chest girth | 0.53 | 0.28 | −0.25 |
| Wolf | 0.30 | 0.50 | +0.20 |
| Snow | 0.36 | 0.43 | +0.07 |
| Snow × wolf[c] | 0.29 | 0.57 | +0.28 |
| Adult females | | | |
| Wolf | 0.06 | 0.11 | +0.05 |
| Snow | 0.07 | 0.09 | +0.02 |
| Snow × wolf[c] | 0.06 | 0.14 | +0.08 |

[a] Les valeurs des covariables utilisées pour les 10e et 90e centiles étaient respectivement les suivantes : tour de poitrine des faons (110, 130 cm), taille moyenne des meutes (loups ; 3, 9) et profondeur de la neige (neige ; 0,025, 0,133 m à la mi-janvier)

[b] À titre de référence, la mortalité annuelle des faons était de 0,40 et celle des femelles adultes de 0,08 lorsque les covariables étaient maintenues à leurs valeurs moyennes

[c] Neige × loup inclut l'effet supplémentaire de l'interaction entre les covariables neige et loup. Ainsi, la différence entre le changement rapporté pour neige × loup et le changement rapporté par la neige seule ajouté au changement rapporté par le loup seul est l'effet de l'interaction

Nous avons recensé 300 décès de **faons** (265 non chassés et 35 chassés). Nous avons pu déterminer la cause du décès de 186 des 265 faons non chassés (Tableau 4). La prédation par les pumas représentait la plupart des décès dont la cause était connue (45%), suivie par la prédation par les loups (28%) et la malnutrition (10%). Au-delà de ces causes, d'autres causes de mortalité (par exemple, prédation inconnue, maladie, accident) représentaient 17%. Sur la base du modèle multinomial de mortalité spécifique à la cause, nous avons estimé (intervalle de crédibilité à 95% entre parenthèses) une probabilité de 0,14 (0,11, 0,16) qu'un veau (âgé de ~6 mois à ~1,5 an) meure à cause de la prédation par les pumas. 0,09 (0,07, 0,11) de mourir à cause de la prédation par les loups, 0,03 (0,02, 0,04) de mourir de malnutrition, 0,05 (0,03, 0,06) de mourir d'autres causes et 0,11 (0,09, 0,13) de mourir d'une cause inconnue (Fig. 5).

Nous avons déterminé que les loups sélectionnaient préférentiellement la catégorie des faons les plus petits (< 110 cm) plutôt que les faons > 110 cm, tandis que les taux de sélection pour les autres catégories (110-125 cm et > 125 cm) étaient similaires (Fig. 6). Les pumas avaient des indices de préférence similaires (~1) pour toutes les classes de taille de faons, ce qui indique que les pumas tuaient généralement les faons proportionnellement à leur disponibilité (Fig. 6).

**Tableau 4.** Pourcentage (nombre d'individus entre parenthèses) de faons wapitis surveillés (âgés d'environ 6 mois au moment de leur capture) et de femelles adultes morts de diverses causes dans l'Idaho, entre 2004 et 2016

| Area[a] | Number monitored | Wolf | Mountain lion | Malnutrition | Other[b] | Unknown | Harvest[c] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Calves | | | | | | | |
| North Idaho | 324 | 5.6% (18) | 8.3% (27) | 0.6% (2) | 4.6% (15) | 12.3% (40) | 2.5% (8) |
| Central Idaho | 286 | 11.2% (32) | 12.6% (36) | 3.1% (9) | 4.5% (13) | 11.5% (33) | 7.7% (22) |
| Southern Idaho | 196 | 1.5% (3) | 10.2% (20) | 4.1% (8) | 1.5% (3) | 3.1% (6) | 2.6% (5) |
| Total | 806 | 6.6% (53) | 10.3% (83) | 2.4% (19) | 3.8% (31) | 9.8% (79) | 4.3% (35) |
| Adult females | | | | | | | |
| North Idaho | 339 | 5.0% (17) | 2.1% (7) | 0.9% (3) | 1.2% (4) | 15.9% (54) | 0.3% (1) |
| Central Idaho | 306 | 4.9% (15) | 5.2% (16) | 2.3% (7) | 1.3% (4) | 7.8% (24) | 3.9% (12) |
| Southern Idaho | 481 | 1.5% (7) | 4.0% (19) | 0.2% (1) | 1.7% (8) | 6.4% (31) | 15.0% (72) |
| Total | 1,126 | 3.5% (39) | 3.7% (42) | 1.0% (11) | 1.4% (16) | 9.7% (109) | 7.5% (85) |

[a] Par souci de concision, nous avons regroupé les populations en trois zones : nord de l'Idaho (CDA, Kellogg, St Joe, Dworshak, Clearwater_NF, Lochsa, Clearwater_SF) ; centre de l'Idaho (Panther Crk, Salmon_MF, Salmon, Lowman) ; et sud de l'Idaho (Lemhi, Salmon_Up, Payette, Boise, Birch Crk, Mayfield, Bennett, Fairfield)

[b] Les autres causes comprenaient les morts accidentelles, les collisions automobiles, la prédation par les coyotes, les maladies, la forte charge parasitaire, la prédation inconnue et la prédation inconnue

[c] Il convient d'être prudent lorsque l'on compare directement le pourcentage de bêtes abattues avec d'autres sources, car tous les individus abattus ont été attribués à cette cause, tandis que les causes inconnues ont probablement été réparties entre les autres causes non liées à l'abattage. En outre, la plupart des veaux abattus (72 %) étaient des mâles

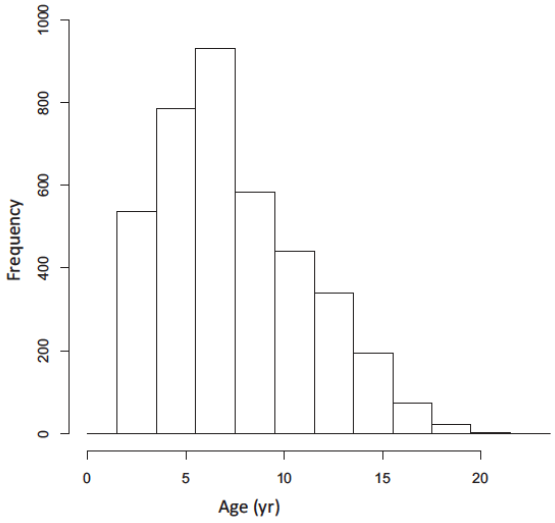


**Figure 2.** Répartition par âge des femelles adultes à risque suivies dans le cadre d'une étude sur les facteurs écologiques influençant la survie des wapitis dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016

## Mortalité des femelles adultes

Nous avons modélisé le risque de mortalité des femelles adultes à partir de 288 cas de mortalité non liée à la chasse parmi les 1 244 femelles suivies dans le cadre de cette étude. Sur la base du modèle incluant uniquement la fonction spline (équation 2), le taux de mortalité annuel estimé pour les femelles adultes (hors chasse) était de 0,09 (intervalle de crédibilité à 90% = 0,08-0,10). La mortalité des femelles adultes a atteint son pic vers le 1er mai, environ 1,5 mois après celle des petits, et la mortalité hebdomadaire des femelles adultes était nettement moins variable que celle des petits (Fig. 3).

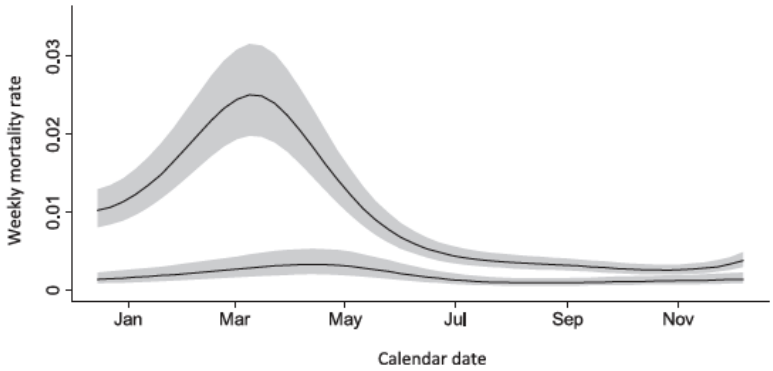


**Figure 3.** Taux de mortalité hebdomadaires prévus (lignes pleines) des wapitis mâles (en haut) et femelles adultes (en bas) dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016. Les zones ombrées représentent la variation hebdomadaire des taux de mortalité et correspondent aux limites de la distribution cumulative à 95%. Le taux de mortalité annuel cumulé était de 0,40 pour les mâles et de 0,09 pour les femelles adultes

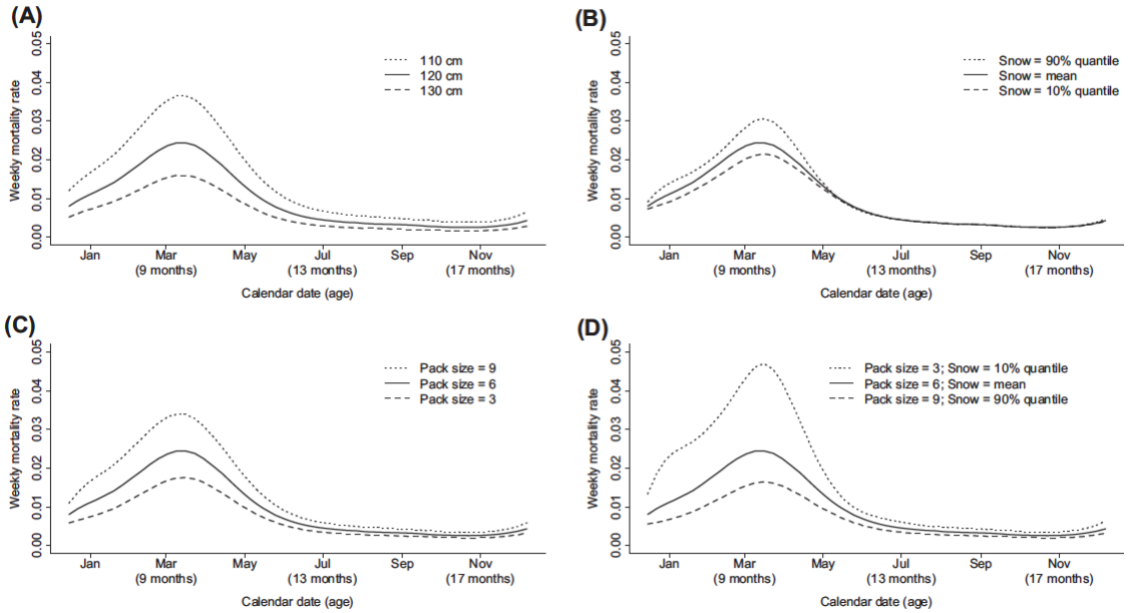


**Figure 4.** Effet de différentes valeurs de circonférence thoracique (**A**), d'épaisseur de neige (**B**), de taille moyenne des meutes de loups (**C**) et de l'interaction entre l'épaisseur de neige et la taille des meutes (**D**) sur les taux de mortalité hebdomadaires des veaux dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016. Pour chaque scénario, nous avons maintenu les valeurs des covariables non ciblées à leurs valeurs moyennes observées

La variation du risque de mortalité était positivement corrélée à la profondeur de la neige et à la taille de la meute de loups, et il existait des preuves d'une interaction positive entre ces deux variables (Tableau 5 ; Figure S1, disponible en ligne dans les informations complémentaires). Nous avons constaté une relation parabolique entre l'âge et la probabilité de mortalité, qui diminuait initialement entre 1,5 et environ 7,5 ans, puis augmentait (Tableau 5 ; Figure 7). Nous n'avons pas trouvé de preuves solides (les intervalles de crédibilité à 90% chevauchaient zéro) d'une interaction entre la taille de la meute et l'âge, ou entre l'épaisseur de la neige et l'âge (Tableau 5 ; liste complète des estimations des paramètres fournie dans le tableau S2, disponible en ligne dans les informations complémentaires). Nous avons basé notre analyse de sensibilité sur le modèle qui incluait les effets additifs de l'âge des femelles, de l'épaisseur de la neige et de la taille de la meute, ainsi que l'interaction entre l'épaisseur de la neige et la taille de la meute. Les changements dans l'âge des femelles ont eu le plus grand effet sur le risque de mortalité, suivis par la taille de la meute de loups et la profondeur de la neige (Tableau 3, Figure 8).

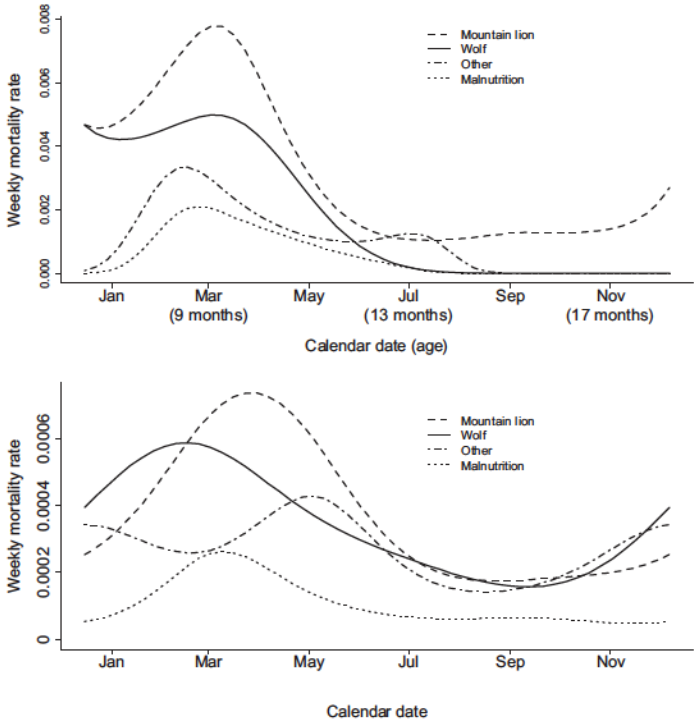


**Figure 5.** Taux hebdomadaires de mortalité par cause chez les wapitis juvéniles (en haut ; âgés d'environ 6 mois au début du mois de janvier) et les wapitis femelles adultes (en bas) dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016. Les autres causes comprenaient les morts accidentelles, les collisions avec des véhicules, la prédation par les coyotes, les maladies, les infestations parasitaires importantes, les prédations inconnues et les prédations inconnues

Nous avons documenté 302 décès (85 ont été chassés et 217 n'ont pas été chassés) parmi les 1 126 **femelles adultes** surveillées pour déterminer la cause spécifique de leur mortalité. Nous avons pu attribuer une cause de décès à 108 des 217 femelles autopsiées (Tableau 4). La prédation par les pumas représentait la plupart des décès dont la cause était connue (39%), suivie par la prédation par les loups (36%) et la malnutrition (10%). Au-delà de ces causes, d'autres causes de décès (par exemple, prédation inconnue, maladie, accident) représentaient 15% des décès dont la cause était connue. Sur la base du modèle multinomial de mortalité spécifique à une cause, nous avons estimé (intervalle de crédibilité à 95% entre parenthèses) une probabilité de 0,018 (0,006, 0,035) qu'une femelle adulte meure au cours de l'année à cause de la prédation par un puma, de 0,017 (0,006, 0,033) à cause de la prédation par un loup, de 0,004 (0,001, 0,013) de malnutrition, 0,013 (0,004, 0,028) d'autres causes et 0,042 (0,016, 0,067) d'une cause inconnue (Fig. 5).

Nous avons trouvé certaines preuves (intervalles de confiance à 95% légèrement supérieurs à 0) indiquant que les loups sélectionnaient préférentiellement la catégorie la plus âgée des femelles adultes (> 13,5 ans), tandis que les taux de sélection pour les trois autres catégories étaient similaires et légèrement inférieurs à 1 (Fig. 9). Les pumas avaient des indices de préférence similaires (~1) parmi toutes les classes d'âge des femelles adultes, ce qui indique que les pumas tuaient généralement les femelles adultes proportionnellement à leur disponibilité (Fig. 9).

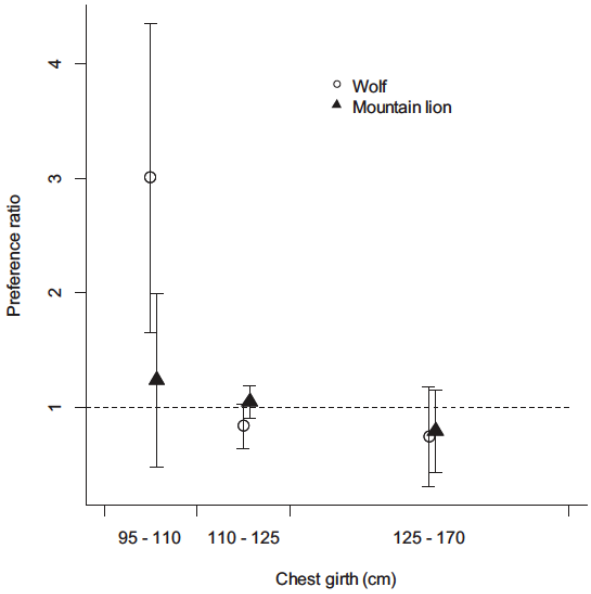


**Figure 6.** Ratios de préférence avec intervalles de confiance à 95% pour la prédation des faons d'élan par les loups et les pumas dans l'Idaho, États-Unis, 2005-2016

**Tableau 5.** Estimations des paramètres pour l'effet des covariables sur le risque de mortalité des wapitis femelles adultes dans l'Idaho, 2004-2016. Les astérisques indiquent que les intervalles de crédibilité à 90% ne chevauchent pas zéro

| Model[a] | Age | Age$^2$ | Snow | Wolf | Wolf × snow | Wolf × age | Age × snow | DIC[b] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Age | −0.25* | 0.02* | | | | | | 4,091 |
| Age + snow + wolf | −0.23* | 0.02* | 2.55* | 0.11* | | | | 4,054 |
| Age + snow + wolf + wolf × snow | −0.22* | 0.02* | −1.51 | 0.08* | 0.89* | | | 4,046 |
| Age + snow + wolf + wolf × age | −0.26* | 0.02* | 2.52* | 0.06 | | 0.01 | | 4,057 |
| Age + snow + wolf + age × snow | −0.23* | 0.02* | 2.01* | 0.11* | | | 0.05 | 4,061 |

[a] Les covariables comprennent l'âge (ans) des femelles adultes (âge), la profondeur de la neige (neige) et la taille moyenne des meutes de loups (loup)
[b] Critère d'information de déviance

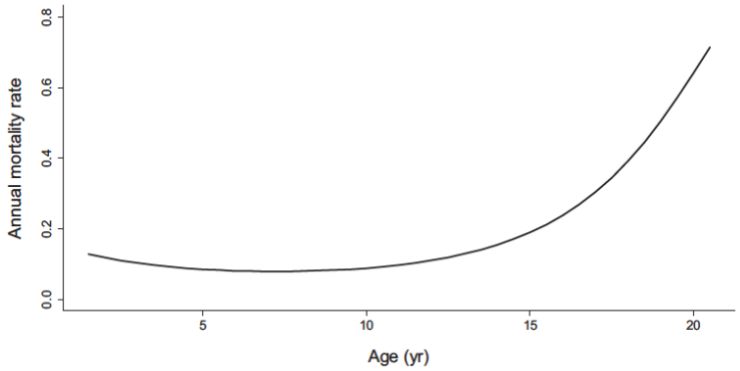


**Figure 7.** Effet de l'âge des femelles adultes sur le taux de mortalité annuel dans l'Idaho, États-Unis, 2005-2016

## DISCUSSION

Nous avons développé des **modèles prédictifs** de mortalité des wapitis en combinant les données issues de plusieurs projets de recherche et de gestion menés dans l'Idaho. Nous avons utilisé 12 années de données sur la survie de 29 populations de wapitis réparties dans divers paysages et communautés biotiques. Notre étude était similaire à des méta-analyses récentes sur la survie des femelles adultes (Brodie et al. 2013) et des nouveau-nés (Griffin et al. 2011) de cerfs wapitis, qui ont toutes deux démontré l'intérêt de combiner les données issues de plusieurs études couvrant de vastes zones spatiales et temporelles. En tirant parti de la taille importante des échantillons et de la variation spatio-temporelle substantielle de la survie des wapitis et des facteurs qui influencent le risque de mortalité, nous avons pu estimer comment les changements dans les populations de loups, les conditions hivernales et les

caractéristiques individuelles affectent la mortalité des wapitis. Nous avons constaté que le risque de mortalité des wapitis était positivement associé à la taille moyenne des meutes de loups pour les femelles adultes et les petits, et que les conditions hivernales, la taille des petits et l'âge des femelles étaient également des facteurs importants expliquant la variation de la mortalité. La portée spatio-temporelle de notre étude était relativement large et nos données ont été recueillies à partir d'une variété d'écosystèmes, de densités de prédateurs et d'assemblages de proies, ce qui nous a permis de caractériser les relations générales entre les variables influençant la survie des wapitis dans l'Idaho. **Cependant**, il convient d'être prudent lorsqu'on extrapole nos résultats à d'autres systèmes qui ne sont pas caractéristiques de notre zone d'étude.

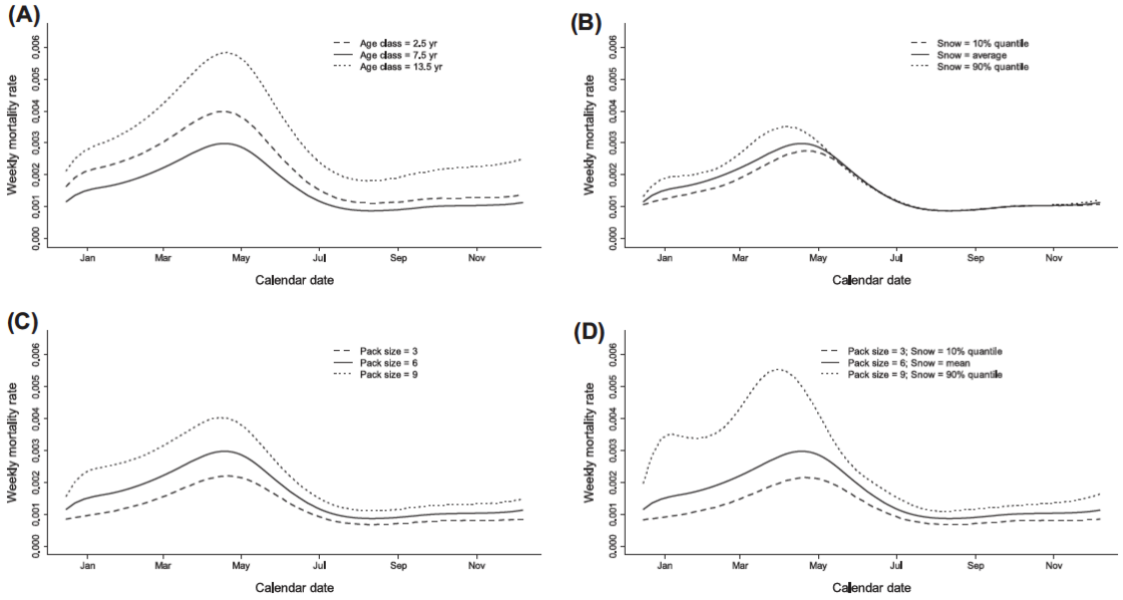


**Figure 8.** Effet de la variation des valeurs d'âge (**A**), de la profondeur de la neige (**B**), de la taille moyenne des meutes de loups (**C**) et de la variation simultanée de la profondeur de la neige et de la taille moyenne des meutes (**D**) sur les taux de mortalité des femelles adultes dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016

L'un des principaux objectifs de cette étude était de déterminer comment les changements dans la taille des populations de loups affectent la survie des wapitis. Il existe de plus en plus de preuves que les loups peuvent **limiter** l'abondance des proies (Boertje et al. 1996, Bergerud et Elliott 1998, Hebblewhite et al. 2002*a*, Hayes et al. 2003) ; **cependant**, l'effet de la prédation des loups sur les populations de proies est complexe (Mech et Peterson 2003) et il est difficile de formuler des recommandations simples sur l'influence des loups sur la dynamique des populations d'ongulés. La prédation des loups sur les faons nouveau-nés est généralement faible (taux de mortalité des loups de 0,04 sur trois mois ; Griffin et al. 2011) et au moins partiellement compensatoire ; **ainsi**, bien que la mortalité des nouveau-nés puisse avoir une influence sur les populations wapitis (Eacker et al. 2017), il est peu probable que la prédation des loups sur les nouveau-nés ait un effet important sur la dynamique des populations de wapitis (Lukacs et al. 2018). **En revanche**, la prédation des loups pendant l'hiver sur les faons juvéniles (> 6 mois) et les femelles adultes pourrait avoir un effet substantiel en raison de l'importance de ces stades pour la dynamique des populations de wapitis (Raithel et al. 2007). Nous avons déterminé que le risque de mortalité était positivement lié à la taille moyenne des meutes de loups environnantes et à la profondeur de la neige. Nous avons également trouvé des preuves d'une interaction positive entre la taille des meutes et la profondeur de la neige, bien que la force de cette interaction soit faible (c'est-

à-dire que l'interaction a ajouté 0,01 au risque de mortalité annuel au-delà des effets additifs ; Tableau 3). Lorsque les conditions passent d'une neige peu profonde avec des meutes de petite taille à une neige profonde avec des meutes de grande taille, nous pouvons nous attendre à une augmentation substantielle du risque de mortalité prévu pour les femelles adultes (0,06 à 0,14) et les petits (0,29 à 0,57), ces deux effets pouvant modifier le taux de croissance global de la population, qui passerait d'une croissance prévue à un déclin probable (Raithel et al. 2007).

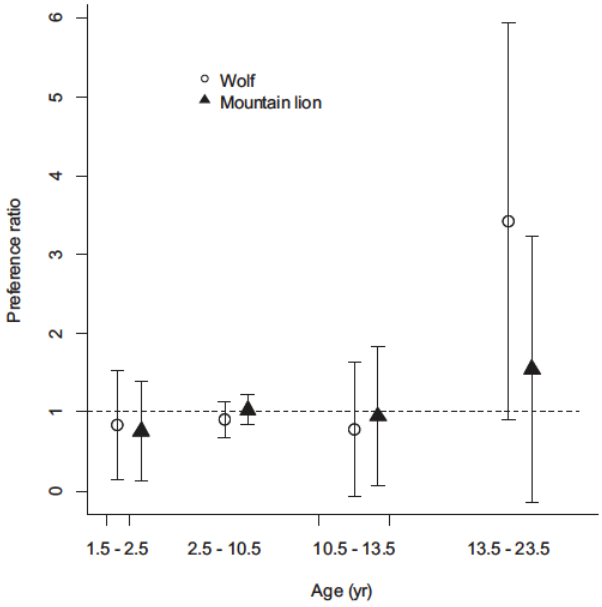


**Figure 9.** Ratios de préférence avec intervalles de confiance à 95% pour la prédation des femelles wapitis adultes par les loups et les pumas dans l'Idaho, aux États-Unis, entre 2005 et 2016

Nos résultats corroborent d'autres études qui ont suggéré des taux de survie **plus faibles** chez les wapitis en présence de loups, en particulier lorsque cela est facilité par une neige profonde. Dans une étude à grande échelle sur la survie des femelles adultes dans l'ouest de l'Amérique du Nord, Brodie et al. (2013) ont déterminé que le risque de mortalité était positivement corrélé à la présence de loups, en particulier pendant les hivers rigoureux. Evans et al. (2006) ont rapporté que le taux de survie annuel des femelles adultes dans le nord du parc national de Yellowstone, aux États-Unis, était relativement faible (0,83), les loups étant responsables d'environ un tiers des mortalités. Kunkel et Pletscher (1999) ont rapporté des résultats similaires, les loups étant responsables de 11% des mortalités chez les femelles adultes dans le parc national de Glacier, dans le Montana, aux États-Unis. À ce jour, peu d'études ont évalué la survie des faons à la fin de l'hiver lorsqu'ils cohabitent avec des loups ; la plupart des études se sont concentrées sur la survie des nouveau-nés pendant l'été. Parmi les exceptions, citons Barber-Meyer et al. (2008), qui ont observé une survie relativement élevée des faons dans le parc national de Yellowstone pendant une période d'hivers doux (~0,85 ; 0,02 mortalité due à la prédation par les loups), et Eacker et al. (2016), qui ont estimé la survie hivernale à 0,73 avec un taux de mortalité de 1% dû à la prédation par les loups dans une région du sud-ouest du Montana où la population de loups est en voie de rétablissement et vraisemblablement peu dense.

Le **tour de poitrine** au moment de la capture était la covariable qui avait le plus grand effet sur le risque de mortalité ultérieur des faons âgés de 6 mois. Une diminution d'environ 20%

de la taille des faons (de 130 cm à 110 cm) se traduisait par un doublement approximatif du risque de mortalité (de 0,28 à 0,53), un effet d'une ampleur similaire à celle des effets combinés d'une neige profonde et de meutes de grande taille. Les faons plus petits étaient probablement **plus vulnérables** à la mortalité en raison de leur capacité réduite à tolérer les carences nutritionnelles et les conditions hivernales (Cook et al. 2004) ou parce qu'ils étaient plus exposés à la prédation (Huggard 1993*a*).

Compte tenu de l'importance de cette covariable pour expliquer la survie des faons, il est important de comprendre les conditions environnementales et de gestion qui influent sur la taille des faons à l'approche de l'hiver. Nous n'avons pas été en mesure d'évaluer directement les conditions à l'origine des variations de la circonférence thoracique dans le cadre de notre étude, et les recherches futures devraient identifier les mécanismes responsables des variations de taille des faons à l'approche de l'hiver. **Toutefois**, les influences potentielles comprennent la date de mise bas, les ressources nutritionnelles estivales et automnales, et une interaction entre ces variables (Cook et al. 1996, 2004). Les faons nés plus tard ont tendance à être plus petits à l'approche de l'hiver, et comme la durée de gestation chez les wapitis semble varier très peu ($\bar{x} = 247 \pm 5$ jours ; Haigh 2001), les dates de mise-bas plus tardives sont probablement le résultat de dates de conception plus tardives. Noyes et al. (1996, 2002) ont rapporté que les dates de conception des femelles étaient négativement corrélées à l'âge des mâles dans la population. **Par conséquent**, si seuls des mâles immatures étaient disponibles, on pourrait s'attendre à des dates de conception plus tardives, des dates de mise bas plus tardives et donc des faons plus petits à l'entrée de l'hiver. **Cependant**, les données sur les prélèvements en Idaho suggèrent qu'il est peu probable que les ratios d'âge soient suffisamment biaisés en faveur des mâles plus jeunes pour que ce mécanisme entraîne la naissance de petits plus petits. **Par ailleurs**, certaines études ont rapporté que la pression exercée par la chasse humaine peut perturber les activités de reproduction des wapitis, entraînant une distribution bimodale (Squibb et al. 1986) ou retardée (Davidson et al. 2012) des dates de conception. Dans l'Idaho, la saison de chasse à l'arc a lieu dans tout l'État pendant la période du rut, tandis que la saison de chasse au fusil a généralement lieu après le rut. On ignore dans quelle mesure la pression exercée par la chasse pourrait retarder la reproduction des populations de wapitis dans l'Idaho, et les recherches futures devraient chercher à établir un lien entre les dates de mise bas et les différents degrés de pression exercée par la chasse pendant le rut.

Bien que les **perturbations** du comportement reproductif, qu'elles soient dues à la structure d'âge des mâles ou à la pression de chasse, puissent expliquer les variations de taille des faons, il existe un lien établi entre la taille des faons à l'entrée de l'hiver et les ressources nutritionnelles disponibles dans le paysage. L'un des mécanismes à l'origine de ce lien est la relation entre la date de conception et la nutrition estivale et automnale dont dispose la femelle mère. Cook et al. (2001, 2004) ont rapporté que les dates de conception étaient retardées de 28 jours maximum lorsque la qualité nutritionnelle du régime alimentaire de la mère diminuait. **Ainsi**, on peut s'attendre à ce que les zones où la nutrition est pauvre aient des faons plus petits à l'entrée de l'hiver en raison de dates de conception plus tardives. Après la naissance des faons, leur taux de croissance est lié à la qualité nutritionnelle du paysage via l'assimilation des nutriments par la femelle et la consommation directe de fourrage par les faons plus âgés (Cook et al. 1996, 2004). À partir de trois groupes expérimentaux présentant

des niveaux nutritionnels faibles, moyens et élevés, Cook et al. (2004) ont montré que la masse corporelle des faons à la fin de l'automne avait presque doublé entre les niveaux faibles et élevés, ce qui se traduit par une différence similaire dans les tours de poitrine utilisés dans notre analyse de sensibilité. **Ainsi**, les variations nutritionnelles du paysage peuvent expliquer les variations observées dans les tours de poitrine et donc la différence dans les taux de mortalité attendus pour les faons.

**Mortalité par cause spécifique**

La prédation par les loups et les pumas était la principale cause de mortalité des wapitis dans l'Idaho, représentant respectivement 67% et 7% des décès connus chez les femelles adultes et les faons. Les pumas ont tué beaucoup plus de faons que les loups (83 contre 53) et légèrement plus de femelles adultes (42 contre 39). Les loups avaient tendance à s'attaquer de préférence aux petits faons et aux femelles plus âgées, tandis que les pumas ne montraient guère de préférence pour la taille des faons ou l'âge des adultes. Nos résultats sont conformes à l'hypothèse selon laquelle les prédateurs qui courent (par exemple les loups) sélectionnent de préférence des proies **plus vulnérables** que les prédateurs qui traquent (par exemple les pumas ; Kunkel et al. 1999) et corroborent d'autres études qui suggèrent que les loups ont tendance à s'attaquer aux jeunes, aux vieux ou aux individus moins aptes (Huggard 1993*b*, Mech et Peterson 2003).

La combinaison de taux de mortalité plus élevés dus aux pumas et de différents modèles de sélection suggère que la prédation par les pumas a probablement un effet plus important sur la dynamique des populations de wapitis que la prédation par les loups. Étant donné que la capacité reproductive des wapitis **commence à décliner** à partir de 14 ans (Raedeke et al. 2002), la prédation préférentielle des loups sur cette classe d'âge freinerait moins la croissance de la population que la prédation non sélective des pumas. **De plus**, la préférence des loups pour les petits faons suggère un plus grand potentiel de **mortalité compensatoire** causée par les loups, car les petits faons ont tendance à avoir des taux de mortalité plus élevés dans les populations sans prédation par les loups (Singer et al. 1997, Smith et Anderson 1998).

De nombreuses populations de loups dépendent des wapitis, voire s'en nourrissent exclusivement (Mech et Peterson 2003), et c'est pourquoi la prédation des loups sur les wapitis retient le plus l'attention dans la recherche et la gestion. **En effet**, notre étude a été motivée par le besoin des gestionnaires de disposer de **modèles prédictifs** sur la façon dont la survie des wapitis réagirait à une gestion potentielle des loups dans l'Idaho. **En revanche**, les pumas sont généralement considérés comme des prédateurs généralistes qui privilégient fortement les cerfs, et font donc l'objet d'une attention comparativement moindre lorsqu'il s'agit d'étudier les effets de la prédation sur les populations de wapitis (mais voir Lehman et al. 2018 pour une exception récente). **Malheureusement**, nous ne disposions pas d'une covariable fiable pour mesurer les changements spatio-temporels de la densité des pumas dans l'Idaho ; nous n'avons donc pas pu établir de lien entre les changements dans les populations de pumas et la survie des wapitis. **Cependant**, nos résultats suggèrent que les organismes de gestion devraient reconnaître l'importance potentielle de la prédation des pumas pour la dynamique des populations de wapitis dans l'ouest des États-Unis et que les recherches futures devraient chercher à mieux comprendre les systèmes multi-prédateurs et les interactions entre les loups, les pumas et la survie des wapitis.

## IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Pour les populations de wapitis dont les gestionnaires s'inquiètent du déclin ou qui sont en dessous des objectifs, notre étude suggère que la survie des wapitis peut être augmentée en réduisant la taille des meutes dans les zones d'hivernage environnantes, en particulier dans les régions où l'épaisseur de la neige est importante ou pendant les années où elle l'est. Bien que les gestionnaires puissent s'attendre à une augmentation de la survie avec des meutes de taille réduite, il est important de reconnaître que les loups n'étaient pas la seule cause de mortalité et que les pumas ont tué plus d'élans que les loups. **En outre**, plusieurs mécanismes liés aux ressources alimentaires estivales et automnales du territoire influent sur la taille des faons et leur survie ultérieure. **Ainsi**, la stratégie la plus efficace pour améliorer les populations de wapitis sera probablement celle qui tient compte des multiples facteurs qui influencent leur survie, notamment la prédation par les loups et les pumas et la qualité nutritionnelle des ressources alimentaires estivales et du début de l'automne.

## LITERATURE CITED


Abadi, F., O. Gimenez, B. Ullrich, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010. Estimation of immigration rate using integrated population models. Journal of Applied Ecology 47:393–400.

Ballard, W. B., D. Lutz, T. W. Keegan, L. H. Carpenter, and J. C. deVos Jr. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. Wildlife Society Bulletin 29:99–115.

Barber-Meyer, S. M., L. D. Mech, and P. J. White. 2008. Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. Wildlife Monographs 169:1–30.

Bergen, S., J. Horne, K. Anderson, and M. Hurley. 2016. Elk seasonal ranges in Idaho, v2 2016. Idaho Department of Fish and Game, Boise, USA.

Bergerud, A. T., and J. P. Elliott. 1998. Wolf predation in a multiple-ungulate system in northern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 76:1551–1569.

Boertje, R. D., P. Valkenburg, and M. E. McNay. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. Journal of Wildlife Management 60:474–489.

Brodie, J., H. Johnson, M. Mitchell, P. Zager, K. Proffitt, M. Hebblewhite, M. Kauffman, B. Johnson, J. Bissonette, C. Bishop, J. Gude, J. Herbert, K. Hersey, M. Hurley, P. M. Lukacs, S. McCorquodale, E. McIntire, J. Nowak, H. Sawyer, D. Smith, and P. J. White. 2013. Relative influence of human harvest, carnivores, and weather on adult female elk survival across western North America. Journal of Applied Ecology 50:295–305.

Cook, J. G., B. K. Johnson, R. C. Cook, R. A. Riggs, T. Delcurto, L. D. Bryant, and L. L. Irwin. 2004. Effects of summer-autumn nutrition and

parturition date on reproduction and survival of elk. Wildlife Monographs 155:1–61.
Cook, J. G., L. J. Quinlan, L. L. Irwin, L. D. Bryant, R. A. Riggs, and J. W. Thomas. 1996. Nutrition-growth relations of elk calves during late summer and fall. Journal of Wildlife Management 60:528–541.
Cook, R. C., J. G. Cook, and L. L. Irwin. 2003. Estimating elk body mass using chest-girth circumference. Wildlife Society Bulletin 31:536–543.
Cook, R. C., D. L. Murray, J. G. Cook, P. Zager, and S. L. Monfort. 2001. Nutritional influences on breeding dynamics in elk. Canadian Journal of Zoology 79:845–853.
Cooley, H. S., H. S. Robinson, R. B. Wielgus, and C. S. Lambert. 2008. Cougar prey selection in a white-tailed deer and mule deer community. Journal of Wildlife Management 72:99–106.
Crainiceanu, C. M., D. Ruppert, and M. P. Wand. 2005. Bayesian analysis for penalized spline regression using Win-BUGS. Journal of Statistical Software 14:1–24.
Davidson, G. A., B. K. Johnson, J. H. Noyes, B. L. Dick, and M. J. Wisdom. 2012. Effect of archer density on elk pregnancy rates and conception dates. Journal of Wildlife Management 76:1676–1685.
Eacker, D. R., M. Hebblewhite, K. M. Proffitt, B. S. Jimenez, M. S. Mitchell, and H. S. Robinson. 2016. Annual elk calf survival in a multiple carnivore system. Journal of Wildlife Management 80:1345–1359.
Eacker, D. R., P. M. Lukacs, K. M. Proffitt, and M. Hebblewhite. 2017. Assessing the importance of demographic parameters for population dynamics using Bayesian integrated population modeling. Ecological Applications 27:1280–1293.
Eberhardt, L. L. 1997. Is wolf predation ratio-dependent? Canadian Journal of Zoology 75:1940–1944.
Evans, S. B., L. D. Mech, P. J. White, and G. A. Sargeant. 2006. Survival of adult female elk in Yellowstone following wolf restoration. Journal of Wildlife Management 70:1372–1378.
Fieberg, J., and G. D. DelGiudice. 2009. What time is it? Choice of time origin and scale in extended proportional hazards models. Ecology 90:1687–1697.
Fried, B. M., R. M. Adams, R. P. Berrens, and O. Bergland. 1995. Willingness to pay for a change in elk hunting quality. Wildlife Society Bulletin 23:680–686.
Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. Wildlife Monographs 105:3–41.
Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern, and D. B. Rubin. 2014. Bayesian data analysis. Third edition. Chapman and Hall, Boca Raton, Florida, USA.
Gervasi, V., E. B. Nilsen, H. Sand, M. Panzacchi, G. R. Rauset, H. C. Pedersen, J. Kindberg, P. Wabakken, B. Zimmermann, J. Odden, O. Liberg, J. E. Swenson, and J. D. C. Linnell. 2012. Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore-ungulate systems in Scandinavia. Journal of Animal Ecology 81:443–454.
Gompper, M. E., J. L. Belant, and R. Kays. 2015. Carnivore coexistence: America's recovery. Science 347:382–383.
Griffin, K. A., M. Hebblewhite, H. S. Robinson, P. Zager, S. M. Barber-Meyer, D. Christianson, S. Creel, N. C. Harris, M. A. Hurley, D. H. Jackson, B. K. Johnson, W. L. Myers, J. D. Raithel, M. Schlegel, B. L. Smith, C. White, and P. J. White. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. Journal of Animal Ecology 80:1246–1257.
Haigh, J. C. 2001. The gestation length of wapiti (*Cervus elaphus*) revisited. Animal Reproduction Science 65:89–93.
Hayes, R. D., R. Farnell, R. M. P. Ward, J. Carey, M. Dehn, G. W. Kuzyk, A. M. Baer, C. L. Gardner, and M. O'Donoghue. 2003. Experimental reduction of wolves in the Yukon: ungulate responses and management implications. Wildlife Monographs 152:1–35.
Hebblewhite, M. 2005. Predation by wolves interacts with the North Pacific Oscillation (NPO) on a western North American elk population. Journal of Animal Ecology 74:226–233.
Hebblewhite, M., D. H. Pletscher, and P. C. Paquet. 2002*a*. Elk population dynamics in areas with and without predation by recolonizing wolves in Banff National Park, Alberta. Canadian Journal of Zoology 80:789–799.
Hebblewhite, M., D. H. Pletscher, and P. C. Paquet. 2002*b*. Elk population dynamics in areas with and without predation by recolonizing wolves in Banff National Park, Alberta. Canadian Journal of Zoology 80:789–799.
Horne, J. S., D. E. Ausband, M. A. Hurley, J. Struthers, J. E. Berg, and K. Groth. 2019. Integrated population model to improve knowledge and management of Idaho wolves. Journal of Wildlife Management 83:32–42.
Huggard, D. J. 1993*a*. Effect of snow depth on predation and scavenging of gray wolves. Journal of Wildlife Management 57:382–388.
Huggard, D. J. 1993*b*. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. I. Prey species. Canadian Journal of Zoology 71:130–139.
Idaho Department of Fish and Game [IDFG]. 2014. Idaho Elk Management Plan 2014-2024. Idaho Department of Fish and Game, Boise, USA.
Jimenez, M. D., E. E. Bangs, D. K. Boyd, D. W. Smith, S. A. Becker, D. E. Ausband, S. P. Woodruff, E. H. Bradley, J. Holyan, and K. Laudon. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. Journal of Wildlife Management 81:581–592.
Jędrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jędrzejewska, and R. Kowalczyk. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. Ecography 30:66–76.
Kauffman, M. J., J. F. Brodie, and E. S. Jules. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. Ecology 91:2742–2755.
Kéry, M., and J. A. Royle. 2016. Applied hierarchical modeling in ecology. Academic Press, New York, New York, USA.
Kittle, A. M., M. Anderson, T. Avgar, J. A. Baker, G. S. Brown, J. Hagens, E. Iwachewski, S. Moffatt, A. Mosser, B. R. Patterson, D. E. B. Reid, A. R. Rodgers, J. Shuter, G. M. Street, I. D. Thompson, L. M. Vander Vennen, and J. M. Fryxell. 2015. Wolves adapt territory size, not pack size to local habitat quality. Journal of Animal Ecology 84:1177–1186.
Kunkel, K., and D. H. Pletscher. 1999. Species-specific population dynamics of cervids in a multipredator ecosystem. Journal of Wildlife Management 63:1082–1093.
Kunkel, K. E., T. K. Ruth, D. H. Pletscher, and M. G. Hornocker. 1999. Winter prey selection by wolves and cougars in and near Glacier National Park Montana. Journal of Wildlife Management 63:901–910.
Lehman, C. P., C. T. Rota, J. D. Raithel, and J. J. Millspaugh. 2018. Pumas affect elk dynamics in absence of other large carnivores. Journal of Wildlife Management 82:344–353.
van der Linde, A. 2005. DIC in variable selection. Statistica Neerlandica 59:45–56.
Linnell, J. D. C., J. E. Swenson, and R. Anderson. 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. Animal Conservation 4:345–349.
Loison, A., and R. Langvatn. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. Oecologia 116:489–500.
Lukacs, P. M., M. S. Mitchell, M. Hebblewhite, B. K. Johnson, H. Johnson, M. Kauffman, K. M. Proffitt, P. Zager, J. Brodie, K. Hersey, A. A. Holland, M. Hurley, S. McCorquodale, A. Middleton, M. Nordhagen, J. J. Nowak, D. P. Walsh, and P. J. White. 2018. Factors influencing elk recruitment across ecotypes in the Western United States. Journal of Wildlife Management 82:698–710.
Manfredo, M. J., P. J. Fix, T. L. Teel, J. Smeltzer, and R. Kahn. 2004. Assessing demand for big-game hunting opportunities: applying the multiple-satisfaction concept. Wildlife Society Bulletin 32:1147–1155.
Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
McCorquodale, S. M. 1997. Cultural contexts of recreating hunting and native subsistence and ceremonial hunting: their significance for wildlife management. Wildlife Society Bulletin 25:568–573.
Mech, L. D. 2012. Is science in danger of sanctifying the wolf? Biological Conservation 150:143–149.
Mech, L. D., and R. O. Peterson. 2003. Wolf-prey relations. Pages 131–160 *in* L. D. Mech, and L. Boitani, editors. Wolves: behavior, ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
Melis, C., M. Basille, I. Herfindal, J. D. C. Linnell, J. Odden, J.-M. Gaillard, K.-A. Høgda, and R. Andersen. 2010. Roe deer population growth and lynx predation along a gradient of environmental productivity and climate in Norway. Ecoscience 17:166–174.
Melis, C., B. Jędrzejewska, M. Apollonio, K. A. Bartoń, W. Jędrzejewski, J. D. C. Linnell, I. Kojola, J. Kusak, M. Adamic, S. Ciuti, I. Delehan, I.

Dykyy, K. Krapinec, L. Mattioli, A. Sagaydak, N. Samchuk, K. Schmidt, M. Shkvyrya, V. E. Sidorovich, B. Zawadzka, and S. Zhyla. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. Global Ecology and Biogeography 18:724–734.

Noyes, J. H., B. K. Johnson, L. D. Bryant, S. L. Findholt, and J. W. Thomas. 1996. Effects of bull age on conception dates and pregnancy rates of cow elk. Journal of Wildlife Management 60:508–517.

Noyes, J. H., B. K. Johnson, B. L. Dick, and J. G. Kie. 2002. Effects of male age and remale nutritional condition on elk reproduction. Journal of Wildlife Management 66:1301–1307.

Parker, K. L., and C. T. Robbins. 1985. Thermoregulation in ungulates. Pages 161–182 *in* R. J. Hudson, and R. G. White, editors. Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

Parker, K. L., C. T. Robbins, and T. A. Hanley. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. Journal of Wildlife Management 48:474–488.

Peek, J., B. Dale, H. Hristienko, L. Kantar, K. A. Loyd, S. Mahoney, C. Miller, D. Murray, L. Olver, and C. Soulliere. 2012. Management of large mammalian carnivores in North America. The Wildlife Society Technical Review 12-1. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.

Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of bayesian graphical models using Gibbs sampling. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing, Vienna, Austria.

Proffitt, K. M., J. A. Cunningham, K. L. Hamlin, and R. A. Garrott. 2014. Bottom-up and top-down influences on pregnancy rates and recruitment of northern Yellowstone elk. Journal of Wildlife Management 78:1383–1393.

Raedeke, K. J., J. J. Millspaugh, and P. E. Clark. 2002. Population characteristics. Pages 449–491 *in* D. E. Toweill, and J. W. Thomas, editors. North American elk: ecology and management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.

Raithel, J. D., M. J. Kauffman, and D. H. Pletscher. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. Journal of Wildlife Management 71:795–803.

Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, C. C. Wilmers, E. G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M. P. Nelson, O. J. Schmitz, D. W. Smith, A. D. Wallach, and A. J. Wirsing. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. Science 343:1241484.

Ruppert, D., M. P. Wand, and R. J. Carroll. 2003. Semiparametric regression. Cambridge University Press, New York, New York, USA.

Sabine, D. L., S. F. Morrison, H. A. Whitlaw, W. B. Ballard, G. J. Forbes, and J. Bowman. 2002. Migration behavior of white-tailed deer under varying winter climate regimes in New Brunswick. Journal of Wildlife Management 66:718–728.

Salo, P., P. B. Banks, C. R. Dickman, and E. Korpimäki. 2010. Predator manipulation experiments: impacts on populations of terrestrial vertebrate prey. Ecological Monographs 80:531–546.

Schorr, R. A., P. M. Lukacs, and J. A. Gude. 2014. The Montana deer and elk hunting population: the importance of cohort group, license price, and population demographics on hunter retention, recruitment, and population change. Journal of Wildlife Management 78:944–952.

Servanty, S., R. Choquet, É. Baubet, S. Brandt, J. M. Gaillard, M. Schaub, C. Toïgo, J. D. Lebreton, M. Buoro, and O. Gimenez. 2010. Assessing whether mortality is additive using marked animals: a Bayesian state–space modeling approach. Ecology 91:1916–1923.

Sih, A., G. Englund, and D. Wooster. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. Trends in Ecology & Evolution 13:350–355.

Sikes, R. S., and The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. Journal of Mammalogy 97:663–688.

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.

Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? Oikos 61:401–411.

Smith, B. L., and S. H. Anderson. 1998. Juvenile survival and population regulation of the Jackson elk herd. Journal of Wildlife Management 62:1036–1045.

Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin, and A. van der Linde. 2014. The deviance information criterion: 12 years on (with discussion). Journal of the Royal Statistical Society: Series B 64:485–493.

Squibb, R. C., J. F. Kimball Jr., and D. R. Anderson. 1986. Bimodal distribution of estimated conception Dates in Rocky Mountain elk. Journal of Wildlife Management 50:118–122.

Stonehouse, K. F., C. R. Anderson, M. E. Peterson, and D. R. Collins. 2016. Approaches to field investigations of cause-specific mortality in mule deer: technical publication no. 48. Colorado Parks and Wildlife, Fort Collins, USA.

Van Tassell, L. W., C. Phillips, and B. Yang. 1999. Depredation claim settlements in Wyoming. Wildlife Society Bulletin 27:479–487.

Thurber, J. M., and R. O. Peterson. 1993. Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. Journal of Mammalogy 74:879–889.

Tveraa, T., P. Fauchald, C. Henaug, and N. G. Yoccoz. 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. Oecologia 137:370–376.

Vucetich, J. A., M. Hebblewhite, D. W. Smith, and R. O. Peterson. 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf-ungulate systems. Journal of Animal Ecology 80:1236–1245.

Vucetich, J. A., D. W. Smith, and D. R. Stahler. 2005. Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961-2004. Oikos 111:259–270.

White, C. G., P. Zager, and M. W. Gratson. 2010. Influence of predator harvest, biological factors, and landscape on elk calf survival in Idaho. Journal of Wildlife Management 74:355–369.

White, P. J., and R. A. Garrott. 2005. Northern Yellowstone elk after wolf restoration. Wildlife Society Bulletin 33:942–955.

Wood, S. 2019. Package 'mgcv': mixed GAM computation vehicle with automatic smoothness estimation. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

*Associate Editor: Grant Hilderbrand.*

## SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.