

# La prédation des juvéniles l'emporte sur les effets nutritionnels sur les réserves de graisse des femelles ongulées dans un système à forte prédation



Received: 30 April 2025 | Accepted: 25 March 2026

DOI: 10.1111/1365-2435.70343

RESEARCH ARTICLE

 Functional Ecology

## Juvenile predation overwhelms nutritional effects on female ungulate fat reserves in a high-predation system

Nicole P. Bealer<sup>1</sup>  | Mark Hebblewhite<sup>1</sup> | Sara H. Williams<sup>1</sup>  | Jodi E. Berg<sup>2</sup> | Hans W. Martin<sup>1</sup> | Evelyn H. Merrill<sup>2</sup>

### Résumé

1. Les réserves de graisse corporelle des ongulés reflètent l'environnement nutritionnel et constituent souvent un indicateur utile de la disponibilité des ressources selon une approche ascendante. **Cependant**, ces réserves intègrent également les coûts énergétiques liés à la prévention du risque de prédation et à l'effort reproductif, et on ignore comment les facteurs ascendants et descendants s'interagissent pour influencer les réserves de graisse corporelle.

2. Nous avons utilisé des **modèles à effets mixtes généralisés** pour évaluer dans quelle mesure les facteurs ascendants, descendants et intrinsèques expliquaient la variation de la graisse corporelle hors alimentation hivernale (IBF) chez les femelles wapitis (*Cervus canadensis*) près du parc national de Banff, en Alberta (Canada), de 2015 à 2021.

3. Nous avons constaté que deux modèles principaux étaient compétitifs, la survie des faons au cours des quatre premiers mois de vie et l'âge des femelles figurant dans les deux modèles. **Les effets ascendants liés au fourrage ont été davantage mis en avant que les effets indirects liés au risque de prédation.** D'après les prédictions du modèle, les femelles dont un faon avait survécu à l'été précédent présentaient une IBF inférieure de 3,6 points de pourcentage (IC à 95% : 2,4%, 4,9%) l'hiver suivant par rapport aux femelles n'ayant pas de faon survivant.

4. Étant donné que la survie des faons au cours des 3 à 4 premiers mois de vie est largement déterminée par la prédation dans ce système, **nous suggérons que les effets descendants de la prédation, par le biais de la mortalité des faons, ont influencé la graisse corporelle environ neuf fois plus que les facteurs ascendants dans notre étude.**

5. En cas de forte prédation, la variation des niveaux de graisse corporelle chez les femelles ongulées au sein d'une population peut ne pas refléter uniquement les influences ascendantes sur l'état corporel, mais également les différences de prédation. **Ainsi**, les facteurs ascendants et descendants doivent être pris en compte lors de l'évaluation de l'environnement nutritionnel.

**MOTS-CLÉS** : réserves de graisse corporelle, ascendant *vs.* descendant, coûts énergétiques de la reproduction, prédation des nouveau-nés, écologie nutritionnelle des ongulés

## 1. INTRODUCTION

Les dynamiques énergétiques influencent la plupart des aspects de l'écologie individuelle et ont un impact sur la dynamique et les taux de croissance des populations animales (Parker et al., 2009). Par exemple, il a été démontré que la taille corporelle et/ou les réserves de graisse des femelles de grands herbivores influencent les taux de gestation, l'état de santé et la survie des nouveau-nés et des adultes, ainsi que la croissance de la population (Cook et al., 2016 ; Cook, Johnson, et al., 2004 ; Monteith et al., 2014). Les réserves énergétiques ont été principalement considérées comme un reflet ascendant de l'environnement nutritionnel. Cependant, elles représentent l'intégration physiologique de tous les coûts et bénéfices énergétiques subis par un individu (Cook, Cook et Mech, 2004 ; Parker et al. 2009) qui reflètent à la fois les processus écologiques **descendants** et **ascendants**. La dichotomie entre les effets ascendants, déterminés par la nutrition, et les effets descendants, déterminés par les prédateurs, a constitué un cadre courant dans l'étude de la dynamique des grands herbivores (Hebblewhite et al., 2018 ; Paterson et al., 2022 ; Sinclair et al., 2000).

Les influences **ascendantes** et **descendantes** peuvent avoir un impact sur la démographie des populations, les compromis liés au cycle de vie, ainsi que sur des paramètres tels que l'état corporel (Griffin et al., 2011 ; Watkins et al., 2023). Les données disponibles confirment l'importance des influences régulatrices tant ascendantes (Cook, Johnson, et al., 2004 ; Watkins et al., 2023) que descendantes sur les populations d'ongulés (Hebblewhite et al., 2018) et soulignent en fin de compte que ces influences interagissent de manière complexe dans la dynamique des grands herbivores (Sinclair et al., 2000 ; Testa, 2004). Les recherches antérieures se sont concentrées sur les relations entre les ressources nutritionnelles en tant que facteurs ascendants influençant la taille corporelle et les réserves de graisse (Cook et al., 2016 ; Cook, Cook et Mech, 2004 ; Watkins et al., 2023). Les animaux exposés à des ressources alimentaires de meilleure qualité présentent généralement des réserves de graisse corporelle plus importantes (Cook, Johnson et al., 2004 ; Couturier et al., 2008 ; Festa-Bianchet et al., 2000 ; Proffitt et al., 2016). Lorsque la graisse corporelle n'est pas mesurée, la masse corporelle (un indicateur de la graisse corporelle) peut mettre en évidence des relations similaires (Stephenson et al., 1998). Cependant, la graisse corporelle peut également être influencée par des facteurs indirects et directs de type « top-down », ce qui complique son utilisation comme indicateur de l'environnement nutritionnel. Par exemple, la présence de prédateurs peut modifier le comportement alimentaire des grands herbivores, ce qui peut avoir un impact négatif sur l'apport énergétique et la prise de masse (Cloutier et al., 2024 ; Creel et al., 2009). Cependant, les données étayant les effets non liés à la consommation du risque de prédation sur les niveaux de graisse corporelle sont mitigées chez les grands herbivores (Paterson et al., 2022 ; White et al., 2011). En revanche, la prédation directe sur les juvéniles peut libérer les femelles des exigences énergétiques élevées de la lactation (Cook et al., 2013 ; Testa & Adams, 1998). L'allaitement est extrêmement exigeant sur le plan énergétique, et les femelles allaitantes de toutes les espèces ont une masse graisseuse (ou une masse corporelle) inférieure à celle des femelles non allaitantes (Christiansen et al., 2016 ; Festa-Bianchet et al., 1998 ; Middleton, Kauffman, McWhirter, Cook, et al., 2013), et les femelles ayant réussi à élever des petits ont des réserves de graisse corporelle ou une masse corporelle inférieures à celles des femelles qui n'y sont pas parvenues (Gelin et al., 2015 ; Monteith et al., 2014). Pour les grands herbivores, le fait de s'appuyer sur les données relatives au statut de lactation recueillies lors des captures hivernales pour évaluer les coûts de

reproduction (sans suivi préalable des individus) laisse planer une incertitude quant à savoir si le statut de non-lactation résulte du sevrage, de la mortalité juvénile ou d'un manque de reproduction (Cook et al., 2013 ; Robbins et al., 1981 ; Watkins et al., 2023). **Ainsi, les données sur la survie juvénile** spécifique à chaque individu sont essentielles pour étudier les besoins énergétiques de la reproduction et mieux comprendre les causes de l'arrêt de la lactation (Monteith et al., 2014).

Des **facteurs individuels** tels que **l'âge** peuvent également contribuer à la variation des niveaux de graisse corporelle, mais les preuves sont mitigées et peuvent être faussées par la reproduction (Bergman et al., 2018 ; Cook, Cook et Mech, 2004 ; Cook, Johnson et al., 2004). **Par exemple, Cook, Cook et Mech (2004) ont constaté que la graisse corporelle chez les femelles wapitis (*Cervus canadensis*) n'était pas liée à l'âge, ce qui suggère l'absence de sénescence de la graisse corporelle.** Ils ont émis l'hypothèse que les femelles plus âgées pourraient avoir des taux de reproduction plus faibles, ce qui correspondrait à la sénescence, augmentant ainsi leurs réserves de graisse corporelle. **À l'inverse**, Bérubé et al. (1999) ont trouvé des preuves d'une diminution de la masse corporelle associée à la sénescence chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). **Des recherches plus récentes sur les wapitis ont montré que la graisse corporelle diminuait de manière linéaire chez les femelles allaitantes et de manière quadratique chez les femelles non allaitantes** (Watkins et al., 2023). Les réserves de graisse corporelle ayant été associées aux taux vitaux chez les ongulés (Monteith et al., 2014 ; Ortega et al., 2026), il est important de comprendre l'importance relative des facteurs ascendants, descendants et intrinsèques sur la graisse corporelle chez les ongulés.

Nous avons examiné comment la variation de la graisse corporelle sans prise alimentaire (IFBF) chez les femelles, mesurée en hiver au sein de la population de cerfs wapitis de Ya Ha Tinda (YHT), était liée à leur exposition antérieure à la biomasse fourragère estivale, au risque de prédation par le grizzli (*Ursus arctos*) et le loup (*Canis lupus*), à leur âge et à la survie de leurs petits l'été précédent. **Nous avons émis l'hypothèse que les facteurs descendants seraient des variables explicatives plus importantes que les facteurs ascendants en raison des taux de prédation élevés dans notre système d'étude** (Berg et al., 2022).

## 2. MATERIEL et METHODES

### 2.1. Zone d'étude

La zone d'étude a été délimitée par les aires de répartition estivales et hivernales de la population de cerfs wapitis du YHT, situées à l'intérieur et à proximité du parc national de Banff (BNP), en Alberta (Canada). La population de wapitis du YHT passe l'hiver (de novembre à avril) sur le ranch YHT, une prairie montagnarde d'environ 20 km<sup>2</sup> recouverte de fétuque des champs (*Festuca campestris*), le long de la rivière Red Deer. La population de wapitis de YHT a atteint un pic de 2 200 individus en 1992, mais a diminué pour s'établir à environ 450 individus depuis 2016 (Williams et al., 2024). La zone d'étude est un **système à prédateurs et proies multiples** qui comprend de grands prédateurs tels que les loups, les grizzlis, les coyotes (*Canis latrans*), les ours noirs (*Ursus americanus*) et les cougars (*Puma concolor*). La densité des grands prédateurs comme les grizzlis et les loups diminue à mesure que l'on s'éloigne vers l'est de la limite du parc en raison d'une mortalité croissante due à l'activité humaine (Berg et al., 2022 ; Hebblewhite & Whittington, 2020).

Parmi les autres espèces proies figurent le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), l'orignal (*Alces alces*), le mouflon d'Amérique et la chèvre de montagne

(*Oreamnos americanus*) (Williams et al., 2024). Historiquement, la plupart des animaux migraient en été, mais aujourd'hui, la majorité reste dans l'aire d'hivernage de HT. Les wapitis migrants et sédentaires sont exposés à des conditions différentes en matière de qualité du fourrage et de risque de prédation, les animaux migrants bénéficiant en moyenne d'un fourrage de meilleure qualité, tandis que le risque de prédation par les loups et les grizzlis était plus variable selon la saison et l'espace (Berg et al., 2022 ; Williams et al., 2024).

## 2.2. Capture et suivi des wapitis

Nous avons utilisé des données sur 7 ans (2015-2021) provenant de femelles wapitis adultes capturées en hiver à l'aide de fléchettes au sol (Berg et al., 2022). Nous avons équipé les wapitis de colliers GPS ou VHF, mesuré leur tour de poitrine et prélevé une canine vestigiale afin de déterminer leur âge grâce aux anneaux de ciment (précision de 97,3% ; Hamlin et al., 2000). **L'épaisseur maximale de la graisse de croupe (cm) a été mesurée par ultrasons (système Sonovet avec sonde de 5,0 MHz et 7,0 cm, Universal Medical Systems, Bedford Hills, NY, États-Unis) par deux techniciens formés.** L'épaisseur de la graisse de croupe et le tour de poitrine ont été utilisés pour calculer le pourcentage de graisse sous-cutanée interne (IBF) selon le modèle MAXFAT pour les wapitis décrit par Cook et al. (2010). De nombreux wapitis capturés et mesurés pour l'évaluation de l'IBF avaient déjà été capturés et marqués auparavant. Ces animaux recapturés nous ont permis de relier les données de l'été précédent (survie des faons, données des colliers GPS) à leurs mesures de graisse corporelle de l'hiver suivant. Comme ces types de données ne pouvaient être obtenus qu'à partir d'animaux recapturés, la taille de nos échantillons pour ces types de données a été réduite. Tous les protocoles de capture et de manipulation ont respecté les protocoles des comités institutionnels de protection et d'utilisation des animaux de l'Université du Montana (AUP-MH-004-16, 066-21) et de l'Université de l'Alberta (AUP00000624), ainsi que les permis de capture et de recherche délivrés par Alberta Environment and Parks et Parcs Canada.

**Nous avons suivi la survie des faons à l'aide de deux méthodes complémentaires : les données de réobservation des juvéniles femelles et la surveillance directe de la survie des faons par VHF.** Ces deux approches ont permis de mesurer la survie au cours des 3 à 4 premiers mois de la vie des juvéniles, période qui correspond à la fois au pic de mortalité dans ce système (Berg et al., 2022) et à la période de lactation la plus coûteuse en énergie pour les ongulés (Cook et al., 2013 ; Thompson et al., 2024). Pendant 3 ans (2014-2016), la survie des nouveau-nés jusqu'à 90 jours a été suivie à l'aide de marques auriculaires VHF placées sur les nouveau-nés après que les naissances aient été détectées à l'aide d'émetteurs implantés par voie vaginale (Berg et al., 2022). Nous avons classé les faons selon deux catégories binaires : « le faon a survécu à l'été » ou « le faon n'a pas survécu à l'été », en fonction de leur statut à la fin de la période de suivi de 90 jours (qui s'est déroulée en août-septembre).

La survie estivale des faons a également été suivie par des relevés individuels de juvéniles et de femelles marqués et revus entre 2014 et 2020 (Bonenfant et al., 2005 ; Hebblewhite et al., 2018). Les données de réobservation des juvéniles et des femelles consistaient en des observations visuelles de femelles marquées afin de déterminer si la femelle avait un faon survivant en août, septembre ou octobre. Nous avons classé une femelle comme ayant un « faon survivant » si elle était observée avec un faon au moins une fois au cours de cette

période et comme n'ayant « aucun faon survivant » si elle était observée au moins une fois au cours de cette période et n'avait pas de faon.

Les femelles qui n'étaient pas gestantes et n'ont pas mis bas ont pu être incluses dans le groupe « sans faon survivant », mais les taux de gestation élevés dans cette population (93,5% des femelles adultes mesurées âgées de 3 à 18 ans [moyenne = 9,7 ans] étaient gestantes ; Berg et al., 2022) indiquent qu'il y avait peu de femelles non gestantes. Pour les 12 années-animal pour lesquelles les deux sources de données sur la survie des faons ont été collectées, il y avait une concordance de 100% entre la surveillance de la survie des faons par VHF et les données de réobservation des faons.

### 2.3. Méthodes statistiques

Nous avons déterminé le modèle linéaire généralisé à effets mixtes le plus probant pour expliquer les réserves de graisse corporelle (IFBF) en fonction de facteurs ascendants, descendants et intrinsèques (Tableau 1). **Tout d'abord**, nous avons examiné les effets du moment de la capture sur l'IFBF, mais comme nous n'avons trouvé aucune preuve d'un effet ( $p = 0,92$ ,  $\beta = 0,002$ ,  $n = 198$ ), nous n'avons pas inclus la date de capture dans les analyses ultérieures. **Deuxièmement**, nous avons examiné les relations univariées entre chaque covariable et l'IFBF, en évaluant à la fois les formes fonctionnelles linéaires et quadratiques et en retenant la structure de covariables la plus étayée. Nous avons utilisé toutes les données disponibles pour chaque modèle univarié, de sorte que la taille des échantillons variait d'une covariable à l'autre (Tableau 2). Les covariables qui ne pouvaient être collectées qu'auprès d'animaux recapturés (survie des faons, biomasse fourragère et risque de prédation) présentaient des échantillons de taille réduite (Tableau 2). **Troisièmement**, nous avons utilisé les 47 années-animaux avec des cas complets pour toutes les covariables afin de relier l'IFBF hivernal aux facteurs descendants, ascendants et intrinsèques. Nous avons normalisé les variables explicatives continues afin de permettre la comparaison des tailles d'effet entre les covariables. Nous avons examiné la colinéarité des covariables et n'avons inclus que les variables non corrélées en utilisant un seuil relativement conservateur de  $r > |0,6|$  (Dormann et al., 2013). Nous avons inclus un effet aléatoire d'interception pour l'individu (ID) afin de tenir compte des mesures répétées chez sept individus ; six individus ont été échantillonnés deux fois et un individu trois fois. En raison de la taille modeste de notre échantillon, nous avons limité à trois le nombre de covariables à effets fixes dans chaque modèle afin de ne pas dépasser environ un paramètre pour 10 observations (Harrell Jr. et al., 1984). Nous n'avons pas non plus pris en compte les interactions potentielles afin d'éviter un surajustement. Nous avons sélectionné les modèles multivariés les plus probants sur la base du critère d'information d'Akaike (AICc), en utilisant des modèles avec un  $\Delta AICc > 2$  pour distinguer les modèles concurrents (Anderson & Burnham, 2002).

**TABLEAU 1.** Description de l'échelle d'inférence et de réplification dans l'analyse de la masse grasseuse hors ingestive (IFBF) chez les femelles wapitis de la population de Ya Ha Tinda, en Alberta (Canada), entre 2015 et 2021

Scale of inference	Scale at which the factor of interest is applied	Number of replicates at the appropriate scale
Individual-year	Individual-year	47 individual-years

**TABLEAU 2.** Statistiques sommaires décrivant chaque variable d'intérêt utilisée dans la modélisation univariée et multivariée pour l'analyse de la masse grasseuse hors apport alimentaire (IFBF) chez les femelles de la population d'élan de Ya Ha Tinda, en Alberta (Canada), entre 2015 et 2021. Voir le texte pour plus de détails sur les covariables

	IFBF (%)	Age (years)	Forage (g/m <sup>2</sup> )	Calf survival	Wolf risk (predicted value)	Griz risk (predicted value)
Univariate modelling						
<i>n</i>	198	182	67	88	67	67
Mean	11.2	8.3	152.5	0.30	9.1	1.8 × 10 <sup>-6</sup>
SD	2.6	4.3	47.3		3.5	3.2 × 10 <sup>-7</sup>
Min	5.8	1	57.5		2.0	9.2 × 10 <sup>-7</sup>
Max	17.1	21	244.1		15.9	2.3 × 10 <sup>-6</sup>
Multivariable modelling						
<i>n</i>	47	47	47	47	47	47
Mean	11.6	8.9	157.8	0.36	9.2	1.7 × 10 <sup>-6</sup>
SD	2.7	4.1	45.7		3.7	3.2 × 10 <sup>-7</sup>
Min	6.5	3	76.4		2.0	9.4 × 10 <sup>-7</sup>
Max	17.1	19	244.1		15.9	2.1 × 10 <sup>-6</sup>

## 2.4. Données sur les covariables

Les influences **ascendantes** du fourrage ont été représentées par l'exposition estivale à la biomasse fourragère, qui a servi de proxy inverse de la qualité du fourrage, **une biomasse fourragère plus importante reflétant une digestibilité de la matière sèche plus faible**, d'après des recherches antérieures dans ce domaine ( $r = -0,60$ ,  $p < 0,0005$  ; Hebblewhite et al., 2008). Nous avons défini l'été comme la période du 24 avril au 19 octobre, en nous basant respectivement sur les dates de départ migratoire et de retour vers l'aire d'hivernage (Williams et al., 2024).

La biomasse fourragère (g/m<sup>2</sup>) a été dérivée d'un modèle dynamique de biomasse herbacée (graminoïdes et plantes non graminées) pour la zone d'étude (voir Hebblewhite et al., 2008 pour plus de détails). Ce modèle prédit la biomasse fourragère par intervalles de 16 jours à partir de données provenant d'environ 1 000 placettes de végétation, de covariables spatiales liées au type de couverture terrestre, de variables topographiques et de l'indice MODIS NDVI variant dans le temps à une résolution de 250 m (Hebblewhite et al., 2008). **Les estimations issues du modèle précédemment développé ont été mises à jour à l'aide de données annuelles sur la couverture terrestre afin de tenir compte des perturbations liées aux incendies et à l'exploitation forestière** (Williams et al., 2024). Nous avons mesuré l'exposition de chaque femelle wapiti équipée d'un collier GPS l'été précédant sa recapture et la mesure de sa graisse corporelle en échantillonnant aléatoirement 2 500 de ses positions GPS cet été-là. Nous avons extrait les valeurs de biomasse fourragère de ces emplacements et utilisé la valeur moyenne de la biomasse fourragère pour représenter de manière inverse l'exposition à la qualité du fourrage pour l'été précédant la mesure de la graisse corporelle. **Par conséquent**, nous avons prédit qu'une biomasse fourragère plus élevée (c'est-à-dire de qualité inférieure) aurait un effet négatif sur l'IFBF l'hiver suivant.

**Les facteurs descendants** comprenaient l'exposition au risque de prédation par les loups et les grizzlis l'été précédant la mesure de l'IFBF. Pour ces deux mesures de risque, nous avons utilisé les mêmes 2 500 localisations de télémétrie pour chaque animal-année que celles utilisées pour la biomasse fourragère décrite ci-dessus. Les valeurs du risque de prédation par les loups ont été générées à partir de fonctions de sélection des ressources (RSF) pondérées par la taille de la meute, élaborées à partir de données GPS et VHF de 2002 à 2005 (Hebblewhite & Merrill, 2007). Ce **modèle** a été mis à jour avec des informations annuelles sur la couverture végétale jusqu'en 2018 (Berg et al., 2022 ; Williams et al., 2024). Une validation croisée indépendante hors échantillon en K-plis, utilisant les emplacements de

wapitis adultes et de faons tués par des loups de 2001 à 2020, a confirmé la précision prédictive du modèle de risque lié aux loups (voir Williams et al., 2024). Les valeurs du risque de prédation par les grizzlis ont été dérivées des RSFs des grizzlis pour la période de juin à octobre à partir des données GPS de 1999 à 2006 et pondérées par des estimations de l'abondance des grizzlis. Comme pour le **modèle** de risque de prédation par les loups, le modèle de risque de prédation par les grizzlis a été mis à jour avec des informations annuelles sur la couverture végétale jusqu'en 2018 (Berg et al., 2022). Nous avons validé de la même manière le modèle de risque lié au grizzli, confirmant ainsi sa précision prédictive (Williams et al., 2024). **Nous avons prédit que les wapitis exposés à un risque de prédation par le loup et/ou le grizzli plus élevé présenteraient un IFBF plus faible l'hiver suivant en raison des coûts énergétiques indirects liés au risque de prédation.**

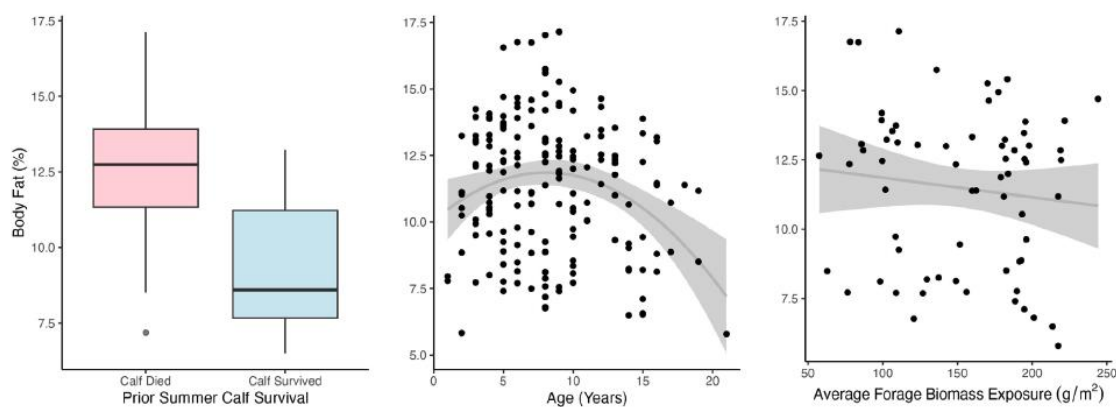
Les covariables intrinsèques comprenaient la survie des faons l'été précédent et l'âge des wapitis au moment de la mesure de l'IFBF. La survie des faons l'été précédent a été mesurée comme une variable binaire, soit à partir des données de recension « juvénile : femelle », soit par un suivi direct de la survie des faons par VHF, comme décrit ci-dessus. Nous avons prédit un effet négatif de la survie d'un faon sur l'IFBF de l'hiver suivant. L'âge a été ajusté en fonction du temps si nécessaire pour refléter l'âge au moment de la recapture, lorsque l'IFBF a été mesuré. Nous avons prédit que les wapitis plus âgés auraient un IFBF plus faible, reflétant la sénescence.

### 3. RESULTATS

Nous avons recueilli des mesures de la fréquence interbattante (IBF) correspondant à 198 années-animal chez des femelles adultes de l'élan entre 2015 et 2021 (Tableau 2). Nous avons prélevé une canine vestigiale à des fins d'estimation de l'âge sur 182 de ces années-animal. Pour les covariables dépendant de la recapture des animaux (survie des petits, ressources alimentaires, risque de prédation), la taille de notre échantillon a nécessairement diminué (Tableau 2). Nous avons recueilli 34 années-animal de données sur la survie des faons par VHF et 66 années-animal de données sur la survie des faons par repérage chez des femelles adultes recapturées l'hiver suivant. Comme 12 de ces années-animal se chevauchaient entre les deux méthodes de suivi de la survie des faons, ces deux ensembles de données ont fourni 88 années-animal de données sur la survie des faons chez des femelles adultes dont l'IFBF a été mesuré l'hiver suivant. Nous avons collecté des données GPS (utilisées pour les covariables relatives au fourrage et au risque de prédation) auprès de 67 femelles adultes avant leur recapture et la mesure de l'IFBF. Ces tailles d'échantillon pour chaque covariable ont abouti à un ensemble final de 47 années-animal de mesures de l'IFBF avec des cas complets pour toutes les covariables.

L'IFBF moyen des femelles adultes était de 11,2% (écart-type = 2,6%,  $n = 198$ ) et variait de 5,8% à 17,1% (Tableau 2). Dans les modèles univariés, la survie d'un faon l'été précédent était négativement corrélée à l'IFBF, celui-ci s'établissant en moyenne à 9,3% (écart-type = 2,0%, intervalle = 6,5%–13,2%) chez les femelles ayant un faon survivant et de 12,1% (écart-type = 2,4%, intervalle = 7,2%–17,1%) chez les femelles n'ayant pas de faon survivant ( $p < 0,0005$ ; Figure 1). Une relation quadratique univariée n'a été mise en évidence qu'entre l'IFBF et l'âge ( $\beta_{\text{age}} = 0,45$ ,  $p = 0,001$ ,  $\beta_{\text{age}^2} = -0,03$ ,  $p = 0,008$ ; Figure 1, voir le Tableau S1 dans les informations complémentaires). Il n'y avait aucune preuve d'une relation univariée entre

l'IFBF et la biomasse fourragère ( $p = 0,35$ ,  $\beta = -0,007$ ; **Figure 1**) ou le risque de prédation par les loups ( $p = 0,85$ ,  $\beta = 0,019$ ) et des indices marginaux selon lesquels l'IFBF était positivement et linéairement liée au risque de prédation par les grizzlis ( $p = 0,15$ ,  $\beta = 1,6 \times 10^6$ , voir le Tableau S1).



**FIGURE 1.** Relations univariées entre la masse grasseuse hors alimentation (IFBF%) chez les femelles wapitis et la survie des faons ( $n = 88$ ), l'âge ( $n = 182$ ) et l'exposition à la biomasse fourragère moyenne ( $\text{g/m}^2$ ) ( $n = 67$ ) au sein de la population de Ya Ha Tinda en Alberta, au Canada, entre 2015 et 2021. L'IFBF était en moyenne de 9,3% (écart-type = 2,0%, intervalle = 6,5%–13,2%) chez les femelles ayant un faon survivant et de 12,1% (écart-type = 2,4%, intervalle = 7,2%–17,1%) chez les femelles n'ayant pas de faon survivant ( $P < 0,0005$ ). L'IFBF était en relation quadratique avec l'âge ( $\beta_{\text{âge}} = 0,45$ ,  $p = 0,001$ ,  $\beta_{\text{âge}^2} = -0,03$ ,  $p = 0,008$ ). L'IFBF n'était pas en relation avec la biomasse fourragère ( $p = 0,35$ ,  $\beta = -0,007$ )

### 3.1. Modélisation multivariée

Aucune covariable ne s'est avérée colinéaire ( $r > |0,6|$ ). Nous avons comparé 25 modèles candidats, incluant toutes les combinaisons possibles d'effets fixes ne dépassant pas trois effets fixes, ainsi qu'un modèle nul (voir Tableau S2). Lors de la sélection des modèles, nous avons identifié deux modèles principaux qui étaient compétitifs (c'est-à-dire  $\Delta\text{AICc} < 2$ ). Ces deux modèles de premier plan reflétaient les effets négatifs de la survie des petits l'été précédent et l'effet de sénescence de l'âge sur l'IFBF, et la biomasse fourragère était incluse dans le deuxième des deux modèles compétitifs (**Tableau 3**). Les résultats de la sélection des modèles ont indiqué un soutien légèrement plus important pour le risque de prédation par le loup que pour celui par le grizzli (**Tableau 3**; **Tableau S2**). Les estimations des coefficients pour la survie des faons étaient très similaires entre ces deux meilleurs modèles et prédisaient qu'une biche ayant un faon survivant aurait un IFBF inférieur d'environ 3,6 points de pourcentage l'hiver suivant par rapport à une biche sans faon survivant (**Tableau 4**). Les estimations des coefficients pour les termes linéaires et quadratiques relatifs à l'âge étaient également similaires entre ces deux modèles principaux, reflétant des niveaux de graisse corporelle atteignant leur maximum chez les individus en âge de reproduction (**Tableau 4**). Alors que l'estimation du coefficient pour la biomasse fourragère dans le deuxième modèle était négative, l'intervalle de confiance à 95% chevauchait zéro (**Tableau 4**).

**TABLEAU 3.** Sélection des modèles et résultats des coefficients comparant les 25 meilleurs modèles (0–4  $\Delta\text{AICc}$ ) expliquant la masse grasseuse hors alimentation (IFBF) chez les femelles de la population de wapitis de Ya Ha Tinda, en Alberta (Canada), entre 2015 et 2021

Calf survival	Age, Age <sup>2</sup>	Wolf risk	Grizzly risk	Forage	K	AICc	ΔAICc
-3.63 (0.60)	2.79 (1.36) -3.17 (1.37)				5	206.2	0
-3.61 (0.60)	2.37 (1.40) -2.77 (1.40)			-0.40 (0.30)	6	207.9	1.7
-3.68 (0.61)	2.76 (1.37) -3.12 (1.38)	-0.22 (0.31)			6	209.0	2.8
-3.60 (0.63)					3	209.1	2.9
-3.59 (0.61)				-0.51 (0.30)	4	209.4	3.2
-3.62 (0.63)	2.78 (1.39) -3.17 (1.39)		0.01 (0.32)		6	209.4	3.2

**Remarque :** chaque ligne correspond à un modèle candidat, la présence d'un coefficient indiquant que l'effet fixe a été inclus dans ce modèle. Les modèles ont été limités à trois effets fixes. Les modèles ont été comparés à l'aide du critère d'information d'Akaike ajusté pour les petits échantillons (AICc). L'erreur-type est indiquée entre parenthèses après chaque coefficient. Dans la colonne Âge/Âge<sup>2</sup>, le premier coefficient représente le terme linéaire de l'âge et le second coefficient représente le terme quadratique de l'âge. Voir le texte pour plus de détails sur les covariables

## 4. DISCUSSION

Il est essentiel de déterminer l'influence des facteurs ascendants, descendants et intrinsèques sur l'état corporel des femelles et ses conséquences sur les taux de survie pour comprendre les compromis liés au cycle de vie et la dynamique des populations des grands herbivores. Nous avons constaté que la survie d'un petit pendant la période de lactation, très exigeante sur le plan énergétique, au cours de l'été précédent avait l'effet le plus marqué sur les niveaux de graisse corporelle à l'approche de l'hiver. L'âge a également influencé l'état corporel dans nos modèles principaux, ce qui corrobore les effets bien documentés de la sénescence mis en évidence dans d'autres études (Bérubé et al., 1999 ; Watkins et al., 2023). La relation entre l'âge et la graisse corporelle s'est avérée non linéaire (voir Tableau S1), avec une courbe relativement plate pour les individus en âge de reproduction, qui a commencé à diminuer plus rapidement après environ 12 ans (Figure 1). En comparaison, nous n'avons constaté aucun effet statistique du risque de prédation ni du fourrage sur l'IFBF.

L'effet du risque de prédation par les grizzlis était très proche de zéro, tandis que l'effet du risque de prédation par les loups, bien que négatif (ce qui correspond à des effets indirects), était très faible. Si une biomasse fourragère plus élevée (et une qualité fourragère plus faible) avait un effet négatif sur l'IFBF, celui-ci n'était pas non plus statistiquement significatif. Il n'y avait donc aucune preuve que la biomasse fourragère influençait l'IFBF. D'après les coefficients des deux meilleurs modèles (Tableau 4), l'exposition à la biomasse fourragère estivale devrait augmenter de 414 g/m<sup>2</sup> pour que la qualité du fourrage diminue suffisamment et entraîne la même réduction de l'IFBF chez les femelles que celle observée chez un faon ayant survécu l'été précédent. Pour replacer les choses dans leur contexte, les valeurs moyennes de la biomasse fourragère estivale dans notre étude variaient de 58 à 244 g/m<sup>2</sup> avec un écart-type de 47,3 g/m<sup>2</sup>, de sorte qu'une augmentation de 414 g/m<sup>2</sup> représenterait une différence d'environ neuf écarts-types et dépasserait toute variation plausible de la qualité du fourrage possible dans ce système. Dans le même temps, la faible relation inverse entre la biomasse fourragère et la graisse corporelle semblait constante entre les femelles ayant un faon survivant et celles n'en ayant pas (voir Figure S1), écartant ainsi toute interaction potentielle entre la biomasse fourragère et la survie des faons. Nous concluons que le principal facteur déterminant l'IFBF dans notre système à forte prédation était simplement le fait que le faon d'une femelle ait survécu ou non à la période de forte prédation.

L'effet **marginal** de l'exposition au fourrage aurait pu être renforcé par une mesure plus directe de la qualité du fourrage, telle que les données individuelles sur l'azote fécal (Hebblewhite et al., 2008). Des essais de recherche de nourriture menés sur des wapitis apprivoisés ont confirmé que la biomasse des espèces végétales, basée sur des espèces **sélectionnées ou acceptées**, était plus fortement corrélée à la nutrition et constituait un meilleur prédicteur de la performance animale que la biomasse totale (Cook et al., 2016). Pourtant, des recherches antérieures menées dans notre zone d'étude ont documenté de fortes **réponses** de sélection de la part des wapitis en faveur de zones basées sur des mesures de la biomasse herbacée totale en été (Hebblewhite & Merrill, 2007). Nous aurions peut-être également constaté une influence plus forte des ressources fourragères si nous nous étions concentrés plus spécifiquement sur les ressources de fin d'été/début d'automne plutôt que sur la biomasse maximale, car les besoins liés à la lactation diminuent et le stockage des graisses peut être rapide pendant cette période, de petites différences de 10% à 20% en énergie digestible ayant un effet sur l'accumulation de graisse (Cook, Cook & Mech, 2004 ; Cook, Johnson, et al., 2004).

Les études qui déterminent la durée de survie d'un juvénile permettent de mieux évaluer les effets du moment de la mortalité des faons sur l'IFBF et, par conséquent, sur la gestation, la survie hivernale et la masse des juvéniles à la naissance (Cook, Cook, & Mech, 2004 ; Cook, Johnson, et al., 2004). L'effet **marginal** que nous avons constaté pour le risque de prédation par les loups et l'absence d'effet du risque de prédation par les grizzlis **contrastent** avec des études montrant que les réponses antiprédatrices peuvent réduire la production de nouveaux et le gain de masse chez les ongulés (Cloutier et al., 2024 ; Creel et al., 2009). Nous ne pouvons exclure que nos résultats peu probants reflètent la difficulté de mesurer le risque de prédation (Moll et al., 2017) ou que notre échantillon relativement restreint de mesures de la masse grasseuse des wapitis ait limité notre pouvoir explicatif. **Cependant**, nos résultats concordent avec des recherches détaillées faisant état de coûts indirects négligeables, voire nuls, associés au risque de prédation par les loups et les pumas sur la graisse corporelle des femelles wapitis et les taux de gestation (Middleton, Kauffman, McWhirter, Jimenez, et al., 2013 ; Paterson et al., 2022). **Par ailleurs**, les zones présentant un risque de prédation plus élevé peuvent être associées à une survie plus faible des petits ; **par conséquent**, l'augmentation de la graisse corporelle des femelles adultes pourrait en fin de compte **compenser** les coûts indirects potentiels du risque de prédation. **En effet**, les stratégies migratoires de notre population correspondaient bien aux taux de prédation élevés sur les jeunes wapitis sédentaires (avec une graisse corporelle interne moyenne plus élevée chez les femelles), mais aux taux de prédation plus faibles sur les jeunes wapitis migrants (avec une graisse corporelle interne moyenne plus faible chez les femelles ; Berg et al., 2022 ; Williams et al., 2024). **Cependant**, nous n'avons pas pu inclure explicitement le statut migratoire dans nos modèles d'IFBF en raison de cette colinéarité. **Néanmoins**, nos résultats confirment que, dans les populations d'herbivores partiellement migratrices, les différences d'IFBF entre les stratégies migratoires peuvent refléter davantage les différences de taux de prédation sur les juvéniles que les différences de ressources nutritionnelles.

**En revanche**, la prédation directe sur les juvéniles était le principal facteur déterminant des niveaux de graisse corporelle des femelles wapitis dans cette population. Alors que de nombreuses recherches ont démontré les coûts énergétiques de la reproduction (Festa-Bianchet et al., 1998 ; Middleton, Kauffman, McWhirter, Cook, et al., 2013 ; Monteith et al.,

2014), nos résultats soulignent que ce coût reproductif intrinsèque peut être déterminé par des processus descendants. Berg et al. (2022) ont démontré que la survie des petits était principalement le résultat de la prédation dans ce système (98% de toutes les mortalités de cause connue), la mortalité précoce des petits étant le plus souvent due aux grizzlis (taux de mortalité 0,31, IC à 95% = 0,22, 0,40). Notre échantillon comprenait des femelles dont les petits avaient survécu, celles dont les petits n'avaient pas survécu et probablement un petit nombre de femelles non gestantes. **Quoi qu'il en soit, dans notre système et dans bien d'autres, la plupart des femelles adultes ont produit des petits et, en mettant fin aux coûts énergétiques de la reproduction pour les femelles wapitis, la prédation des juvéniles a considérablement augmenté la masse grasseuse des femelles wapitis individuelles et les niveaux moyens de masse grasseuse de la population.** **En effet**, la prédation par les grizzlis pourrait avoir l'effet descendant le plus important sur l'IFBF, car elle est généralement la plus élevée lorsque les faons sont jeunes et immobiles (Berg et al., 2022 ; Griffin et al., 2011), et la perte **précoce** des faons aurait l'effet le plus important sur l'accumulation de graisse corporelle. **De plus**, la mortalité juvénile due à la prédation pourrait être plus indépendante de l'état de la mère que d'autres causes de mortalité juvénile (Berg et al., 2022 ; Côté & Festa-Bianchet, 2001). **Si les femelles en mauvaise condition étaient plus susceptibles de perdre leurs petits, la suppression des coûts de reproduction aiderait ces femelles à compenser leur mauvaise condition et à augmenter leurs réserves de graisse corporelle.** **Par conséquent**, le fait que la prédation des juvéniles soit indépendante de l'état de la mère réduit la compensation possible et augmente l'ampleur de l'effet de la perte des petits. L'implication est claire : les études futures devront peut-être tenir compte de la prédation des nouveau-nés lorsqu'elles compareront l'état nutritionnel dans l'espace ou dans le temps.

Malgré la taille modeste des échantillons de femelles suivies individuellement, les résultats de notre étude et des travaux antérieurs sur la mortalité des faons wapitis (Berg et al., 2022) indiquent que les **effets descendants** jouent un rôle clé à la fois directement en réduisant le recrutement des faons et indirectement en influençant la dynamique des graisses. **Les wapitis de notre étude présentaient des niveaux élevés de graisse corporelle, généralement supérieurs à 9%, seuil considéré comme adéquat pour une gestation.** **En effet**, les wapitis de notre étude présentaient une IFBF moyenne élevée par rapport à de nombreuses populations de wapitis du nord-ouest (White et al., 2011), ce qui pourrait refléter des taux de prédation élevés sur les juvéniles plutôt que les conditions nutritionnelles du fourrage. Les niveaux élevés d'IFBF dans cette population concordent également avec les taux de gestation élevés (~93%) observés au cours de la dernière décennie (Berg et al., 2022). L'influence de la prédation des juvéniles sur la **dynamique des graisses** suggère un mécanisme par lequel la reproduction pourrait être favorisée en présence de prédateurs, car des taux élevés de graisse corporelle chez les femelles conduisent à des taux de gestation élevés et peuvent potentiellement améliorer d'autres indicateurs de la qualité des juvéniles, comme le poids à la naissance. **En revanche**, les fluctuations des précipitations estivales dans des environnements plus arides, où la communauté de prédateurs est moins diversifiée, pourraient influencer la graisse corporelle des femelles, ainsi que les taux de gestation et les ratios faons/femelles (Watkins et al., 2023).

**Les coûts énergétiques de la reproduction sont importants pour toutes les femelles ongulées, mais l'interaction des facteurs descendants et ascendants sur les réserves de graisse corporelle dépendra du contexte.** Étant donné que les niveaux de graisse corporelle sont utilisés pour évaluer les environnements nutritionnels et influencent les taux vitaux, notamment les taux

de gestation, la survie hivernale et même la croissance démographique (Cook, Johnson, et al., 2004 ; Monteith et al., 2014 ; Watkins et al., 2023), ces **compromis** maternels ont des implications importantes pour la démographie des populations. Nos résultats indiquent que l'utilisation de mesures de la graisse corporelle au niveau de la population comme indicateur de l'adéquation nutritionnelle d'un environnement peut être biaisée à la hausse dans les systèmes à forte prédation et que, dans certaines situations, des réserves élevées de graisse corporelle peuvent refléter une capacité de croissance démographique plus faible plutôt que plus forte. Dans les systèmes à forte prédation, se concentrer sur les animaux reproductivement performants peut éliminer la variabilité et le biais des indices de graisse corporelle liés au moment de la perte des juvéniles, tout en représentant mieux la capacité de l'environnement nutritionnel à soutenir la population reproductrice. Dans le contexte de la recolonisation et de l'expansion de l'aire de répartition de grands carnivores tels que les loups et les grizzlis/ours bruns en Amérique du Nord et en Europe, les scientifiques et les gestionnaires peuvent s'attendre à ce que la dynamique de la graisse corporelle des ongulés reflète des interactions plus complexes que la simple qualité du fourrage. Les données sur la graisse corporelle constituent un outil précieux pour les chercheurs et les gestionnaires afin de comprendre la dynamique énergétique des populations d'ongulés, mais les réserves de graisse corporelle doivent être interprétées dans le contexte d'influences à la fois ascendantes et descendantes.

## **CONTRIBUTIONS DES AUTEURS**

Evelyn H. Merrill et Mark Hebblewhite ont conçu les idées et dirigé la collecte de données à long terme de 2015 à 2021 ; Nicole P. Bealer, Mark Hebblewhite, Sara H. Williams, Jodi E. Berg et Hans W. Martin ont collecté et analysé les données ; Nicole P. Bealer a dirigé l'élaboration et la rédaction du manuscrit. Tous les auteurs ont apporté une contribution critique aux versions préliminaires et ont donné leur accord final pour la publication. Notre étude a été menée au Canada par une équipe composée de coauteurs canadiens (Mark Hebblewhite, Evelyn H. Merrill) et américains (Nicole P. Bealer, Sara H. Williams, Jodi E. Berg, Hans W. Martin) à toutes les étapes de la collecte et de l'analyse des données.

## REFERENCES

- Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*, 66, 912.
- Bealer, N. P., Hebblewhite, M. H., Williams, S. H., Berg, J. E., Martin, H. W., & Merrill, E. H. (2026). *Data from: Juvenile predation overwhelms nutritional effects on female ungulate fat reserves in a high-predation system*. Dryad Digital Repository. <https://doi.org/10.5061/dryad.3fbfg7b0m>
- Berg, J. E., Eacker, D. R., Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2022). Summer elk calf survival in a partially migratory population. *The Journal of Wildlife Management*, 87, e22330.
- Bergman, E. J., Anderson, C. R., Bishop, C. J., Holland, A. A., & Northrup, J. M. (2018). Variation in ungulate body fat: Individual versus temporal effects. *The Journal of Wildlife Management*, 82, 130–137.
- Bérubé, C. H., Festa-Bianchet, M., & Jorgenson, J. T. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, 80(8), 2555–2565.
- Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Klein, F., & Hamann, J. L. (2005). Can we use the young: Female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using red deer *Cervus elaphus* as a model. *Journal of Applied Ecology*, 42, 361–370.
- Christiansen, F., Dujon, A. M., Sprogis, K. R., Arnould, J. P. Y., & Bejder, L. (2016). Noninvasive unmanned aerial vehicle provides estimates of the energetic cost of reproduction in humpback whales. *Ecosphere*, 7(10), e01468.
- Cloutier, Z., Festa-Bianchet, M., & Pelletier, F. (2024). Direct and indirect effects of cougar predation on bighorn sheep fitness. *Ecology*, 105, e4374.
- Cook, J. G., Cook, R. C., Davis, R. W., & Irwin, L. L. (2016). Nutritional ecology of elk during summer and autumn in the Pacific northwest. *Wildlife Monographs*, 195, 1–81.
- Cook, J. G., Johnson, B. K., Cook, R. C., Riggs, R. A., Delcurto, T., Bryant, L. D., & Irwin, L. L. (2004). Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs*, 155, 1–61.
- Cook, R. C., Cook, J. G., & Mech, L. D. (2004). Nutritional condition of northern Yellowstone elk. *Journal of Mammalogy*, 85, 714–722.
- Cook, R. C., Cook, J. G., Stephenson, T. R., Myers, W. L., Mccorquodale, S. M., Vales, D. J., Irwin, L. L., Briggs Hall, P., Spencer, R. D., Murphie, S. L., Schoenecker, K. A., & Miller, P. J. (2010). Revisions of rump fat and body fat scoring indices for deer, elk, and moose. *The Journal of Wildlife Management*, 74(4), 880–896.
- Cook, R. C., Cook, J. G., Vales, D. J., Johnson, B. K., Mccorquodale, S. M., Shipley, L. A., Riggs, R. A., Irwin, L. L., Murphie, S. L., Murphie, B. L., Schoenecker, K. A., Geyer, F., Hall, P. B., Spencer, R. D., Immell, D. A., Jackson, D. H., Tiller, B. L., Miller, P. J., & Schmitz, L. (2013). Regional and seasonal patterns of nutritional condition and reproduction in elk. *Wildlife Monographs*, 184, 1–45.
- Côté, S., & Festa-Bianchet, M. (2001). Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: Effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127, 230–238.
- Couturier, S., Côté, S. D., Huot, J., & Otto, R. D. (2008). Body-condition dynamics in a northern ungulate gaining fat in winter. *Canadian Journal of Zoology*, 87(5), 367–378. <https://doi.org/10.1139/Z09-020>
- Creel, S., Winnie, J. A., & Christianson, D. (2009). Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 12388–12393.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 27–46.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., & Jorgenson, J. T. (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *The American Naturalist*, 152(3), 367–379.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., & Réale, D. (2000). Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behavioral Ecology*, 11(6), 633–639.
- Gélin, U., Wilson, M. E., Coulson, G., & Festa-Bianchet, M. (2015). Experimental manipulation of female reproduction demonstrates its fitness costs in kangaroos. *Journal of Animal Ecology*, 84, 239–248.
- Griffin, K. A., Hebblewhite, M., Robinson, H. S., Zager, P., Barber-Meyer, S. M., Christianson, D., Creel, S., Harris, N. C., Hurley, M. A., Jackson, D. H., Johnson, B. K., Myers, W. L., Raithel, J. D., Schlegel, M., Smith, B. L., White, C., & White, P. J. (2011). Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. *Journal of Animal Ecology*, 80, 1246–1257.
- Hamlin, K. L., Pac, D. F., Sime, C. A., DeSimone, R. M., & Dusek, G. L. (2000). Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 64, 441–449.
- Harrell, F. E., Jr., Lee, K. L., Califf, R. M., Pryor, D. B., & Rosati, R. A. (1984). Regression modelling strategies for improved prognostic prediction. *Statistics in Medicine*, 3(2), 143–152.
- Hebblewhite, M., Eacker, D. R., Eggeman, S., Bohm, H., & Merrill, E. H. (2018). Density-independent predation affects migrants and residents equally in a declining partially migratory elk population. *Oikos*, 127, 1304–1318.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., & McDermid, G. (2008). A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, 78, 141–166.
- Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2007). Multiscale wolf predation risk for elk: Does migration reduce risk? *Oecologia*, 152, 377–387.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., Martin, H., Berg, J. E., Bohm, H., & Eggeman, S. L. (2020). *Data from: Study "Ya Ha Tinda elk project, Banff National Park, 2001–2020 (females)"*. Movebank Data Repository. <https://doi.org/10.5441/001/1.5g4h5t6c>
- Hebblewhite, M., & Whittington, J. (2020). Wolves without borders: Transboundary survival of wolves in Banff National Park over three decades. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01293.
- Middleton, A. D., Kauffman, M. J., McWhirter, D. E., Cook, J. G., Cook, R. C., Nelson, A. A., Jimenez, M. D., & Klaver, R. W. (2013). Animal migration amid shifting patterns of phenology and predation: Lessons from a Yellowstone elk herd. *Ecology*, 94, 1245–1256.
- Middleton, A. D., Kauffman, M. J., McWhirter, D. E., Jimenez, M. D., Cook, R. C., Cook, J. G., Albeke, S. E., Sawyer, H., & White, P. J. (2013). Linking anti-predator behaviour to prey demography reveals limited risk effects of an actively hunting large carnivore. *Ecology Letters*, 16, 1023–1030.
- Moll, J. R., Redilla, K. M., Mudumba, T., Muneza, A. B., Gray, S. M., Abade, L., Hayward, M. W., Millsap, J. J., & Montgomery, R. A. (2017). The many faces of fear: A synthesis of the methodological variation in characterizing predation risk. *Journal of Animal Ecology*, 86(4), 749–765.
- Monteith, K. L., Bleich, V. C., Stephenson, T. R., Pierce, B. M., Conner, M. M., Kie, J. G., & Bowyer, R. T. (2014). Life-history characteristics of mule deer: Effects of nutrition in a variable environment. *Wildlife Monographs*, 186, 1–62.
- Ortega, A. C., LaSharr, T. N., Burke, P. W., Lionberger, P., Valdez, M., Monteith, K. L., & Kauffman, M. J. (2026). Foraging benefits promote fitness in migratory mule deer. *Current Biology*, 36(3), 799–808.e795.
- Parker, K. L., Barboza, P. S., & Gillingham, M. P. (2009). Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23, 57–69.
- Paterson, J. T., Proffitt, K. M., DeCesare, N. J., Gude, J. A., & Hebblewhite, M. (2022). Evaluating the summer landscapes of predation risk and forage quality for elk (*Cervus canadensis*). *Ecology and Evolution*, 12, e9201.

- Proffitt, K. M., Hebblewhite, M., Peters, W., Hupp, N., & Shamhart, J. (2016). Linking landscape-scale differences in forage to ungulate nutritional ecology. *Ecological Applications*, 26, 2156–2174.
- Robbins, C. T., Podbielancik-Norman, R. S., Wilson, D. L., & Mould, E. D. (1981). Growth and nutrient consumption of elk calves compared to other ungulate species. *The Journal of Wildlife Management*, 45, 172.
- Sinclair, A. R. E., Mduma, S. A. R., & Arcese, P. (2000). What determines phenology and synchrony of ungulate breeding in Serengeti? *Ecology*, 81, 2100–2111.
- Stephenson, T. R., Hundertmark, K. J., Schwartz, C. C., & Ballenberghe, V. V. (1998). Predicting body fat and body mass in moose with ultrasonography. *Canadian Journal of Zoology*, 76(4), 717–722. <https://doi.org/10.1139/z97-248>
- Testa, J. W. (2004). Population dynamics and life history trade-offs of moose (*Alces alces*) in south-central Alaska. *Ecology*, 85, 1439–1452.
- Testa, J. W., & Adams, G. P. (1998). Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 79(4), 1345–1354.
- Thompson, D. P., Fowler, N. L., Crouse, J. A., McDonough, T. J., Badajos, O. H., Spathelf, M. O., Watts, D. E., & Rodman, S. U. (2024). Seasonal somatic reserves of a northern ungulate influenced by reproduction and a fire-mediated landscape. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 12, 1433485.
- Watkins, B. E., Bergman, E. J., Dhaseleer, L. C., & Bernal, L. J. (2023). Factors influencing productivity and recruitment of elk in northern New Mexico. *Journal of Wildlife Management*, 87, e22348.
- White, P. J., Garrott, R. A., Hamlin, K. L., Cook, R. C., Cook, J. G., & Cunningham, J. A. (2011). Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk: Evidence for predation risk effects? *Ecological Applications*, 21, 3–8.
- Williams, S., Hebblewhite, M., Martin, H., Meyer, C., Whittington, J., Killeen, J., Berg, J., MacAulay, K., Smolko, P., & Merrill, E. H. (2024). Predation risk drives long-term shifts in migratory behaviour and demography in a large herbivore population. *Journal of Animal Ecology*, 93, 21–35.

## SUPPORTING INFORMATION

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

Table S1. Functional form model selection results.

Table S2. Full multivariable model selection results.

Figure S1. Body fat and forage biomass relationship details.

**How to cite this article:** Bealer, N. P., Hebblewhite, M., Williams, S. H., Berg, J. E., Martin, H. W., & Merrill, E. H. (2026). Juvenile predation overwhelms nutritional effects on female ungulate fat reserves in a high-predation system. *Functional Ecology*, 00, 1–9. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.70343>