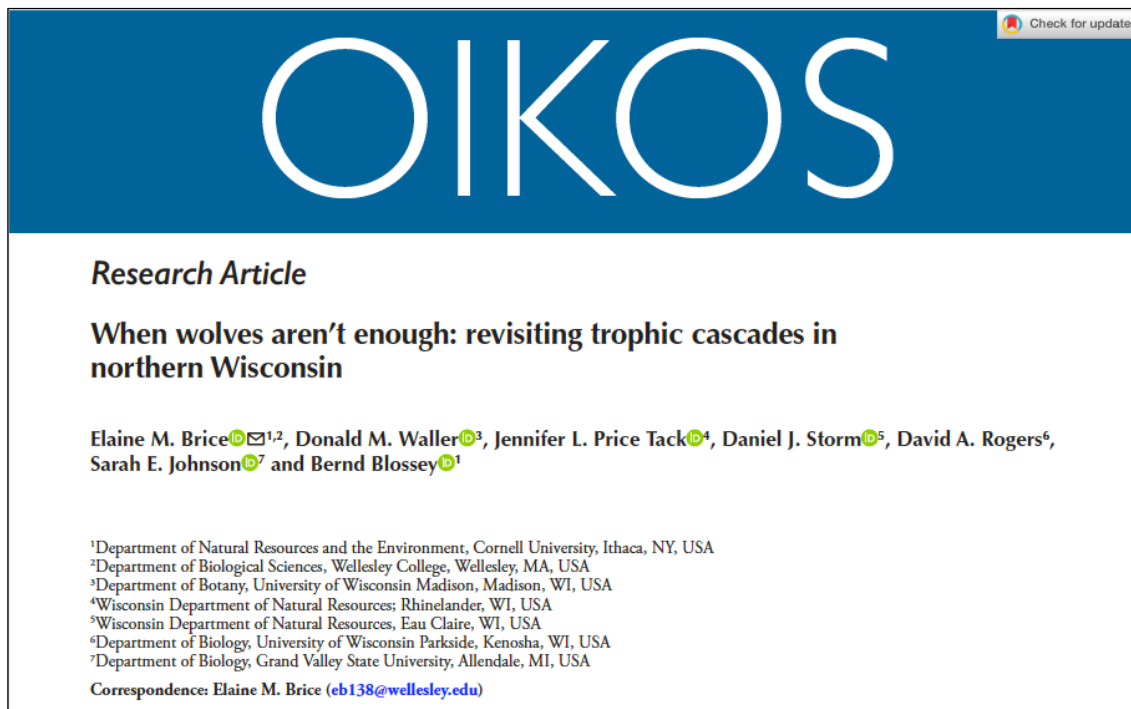


Quand les loups ne suffisent pas : retour sur les cascades trophiques dans le nord du Wisconsin



Oikos 2026: e12258, doi: 10.1002/oik.12258

Résumé

L'élimination des grands prédateurs a permis aux grands herbivores de prospérer dans de nombreux écosystèmes terrestres, transformant ainsi les réseaux trophiques et les fonctions écosystémiques. On espère que la restauration des communautés de grands prédateurs permettra d'inverser les effets négatifs de ce « déclin trophique », mais les preuves de ces effets restent difficiles à établir. Les loups avaient disparu du nord du Wisconsin, mais ils y sont revenus par dispersion naturelle dans les années 1970. Nous utilisons des informations spatialement explicites sur l'expansion de l'aire de répartition des loups ainsi que des données sur les communautés végétales recueillies dans les années 1950 puis à nouveau au début des années 2000 afin d'évaluer si les loups ont déclenché une **cascade trophique**. Nous avons évalué l'hypothèse selon laquelle le retour des loups profiterait aux espèces végétales indigènes en les protégeant d'un broutage excessif par les cerfs. Étonnamment, la diversité, la richesse et la fréquence des plantes du sous-bois ont davantage diminué dans les zones où la présence des loups est plus ancienne, ce qui ne fournit aucune preuve que les loups aient la capacité de protéger la végétation du sous-bois forestier. **Au contraire**, les données suggèrent un **processus ascendant** : les cerfs occupent les zones où leurs plantes nourricières préférées sont abondantes, et les loups suivent les cerfs. Les loups ne semblent pas posséder la capacité, souvent supposée, de réguler à la baisse les populations importantes de cerfs ou leur pression de broutage afin de jouer le rôle de gardiens de la biodiversité.

Mots-clés : broutage par les cerfs, régénération forestière, cascade trophique, cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), loups (*Canis lupus*)

INTRODUCTION

La disparition généralisée des grands carnivores peut entraîner un appauvrissement trophique ayant des répercussions négatives profondes sur les écosystèmes terrestres et aquatiques (Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014). Les effets en cascade de la disparition des carnivores peuvent affecter les populations d'oiseaux, de mammifères, d'herpétofaune, d'invertébrés et de plantes ; modifier la dynamique des maladies et la séquestration du carbone (affectant ainsi notre capacité à protéger la biodiversité) ; et nuire au fonctionnement des écosystèmes ainsi qu'aux services écosystémiques issus d'écosystèmes sains et diversifiés (Wardle et al. 2011). En Amérique du Nord, la persécution des loups (*Canis lupus*) et des couguars (*Puma concolor*), combinée à la protection de leurs proies herbivores — en particulier le wapiti (*Cervus canadensis*) ainsi que le cerf de Virginie et le cerf mulet (*Odocoileus virginianus* et *O. hemionus* ; ci-après « cerfs ») —, a entraîné une augmentation substantielle des populations d'ongulés (Leopold et al. 1947, Côté et al. 2004). Libérées de toute pression prédatrice et favorisées par les subventions accordées à l'agriculture, à la sylviculture et au jardinage, les populations élevées de cerfs peuvent désormais avoir des effets néfastes généralisés sur les producteurs primaires, les réseaux trophiques et la santé humaine (Côté et al. 2004, Miller et al. 2023, Blossey et al. 2024).

La reconnaissance du rôle clé des grands prédateurs et l'évolution des mentalités concernant la relation entre l'homme et la nature ont contribué à la mise en place de protections juridiques facilitant la réintroduction des prédateurs dans certaines de leurs aires de répartition ancestrales en Amérique du Nord et en Europe (Wydeven et al. 2009, Chapron et al. 2014, Smith et al. 2020). Le retour des prédateurs devrait réduire les populations d'herbivores ou influencer leur comportement alimentaire de manière à diminuer la pression d'abrutissement et de pâturage sur les producteurs primaires — un processus connu sous le nom de **cascade trophique**. Bien que de telles hypothèses soient régulièrement invoquées pour justifier la réintroduction de prédateurs, la concrétisation effective de ces effets doit faire l'objet d'une évaluation critique (Blossey et Hare 2022). **De plus**, cette « renaturation trophique » (Svenning et al. 2016) concerne des paysages contemporains où les populations vivent et travaillent, ce qui accroît le risque de conflits liés à la protection des prédateurs et à l'extension de leur aire de répartition.

Malheureusement, les études évaluant les conséquences de l'extension de l'aire de répartition des prédateurs ou de leur réintroduction sont encore rares, et les écologistes et les défenseurs de la nature ont besoin de meilleures données empiriques sur les avantages, les coûts et les conséquences imprévues potentielles de la renaturation (Svenning et al. 2016, Tanentzap et Smith 2018, Blossey et Hare 2022).

De nombreuses initiatives actuelles de renaturation s'inspirent de la réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone en 1995, souvent citée comme un exemple type de rétablissement rapide d'une cascade trophique (Estes et al. 2011). **Cependant**, les affirmations selon lesquelles les loups auraient rétabli le contrôle trophique en réduisant les populations de wapitis et en modifiant leur comportement au profit des communautés végétales (Ripple et Beschta 2012) font l'objet d'un examen de plus en plus critique. Les loups ne sont pas les seuls prédateurs de l'écosystème de Yellowstone à contribuer à la mortalité des wapitis ; ils ne constituent qu'un élément d'un ensemble de prédateurs de

wapitis comprenant les grizzlis (*Ursus arctos*), les couguars et les chasseurs amateurs qui abattent des wapitis en dehors du parc (Ruth et al. 2019, MacNulty et al. 2020). **De plus**, des plans d'échantillonnage problématiques compliquent les efforts visant à déterminer comment les communautés végétales de Yellowstone, notamment des espèces telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) et les saules riverains (*Salix* spp.), réagissent au rétablissement des loups dans le parc (Brice et al. 2022, Hobbs et al. 2024).

Les écologistes doivent évaluer avec soin comment le retour des prédateurs affecte les paysages actuels (Svenning et al. 2016) plutôt que de supposer que ces prédateurs exercent un contrôle trophique sur les communautés herbivores locales au profit des producteurs primaires. Les hypothèses selon lesquelles les réponses trophiques des producteurs primaires ou d'autres éléments du biote se concrétisent immédiatement, voire en l'espace de quelques années, doivent également être examinées de près.

Par exemple, de nombreuses espèces ligneuses et herbacées du sous-bois forestier poussent lentement et ont une longue durée de vie (Gilliam 2014). **Ainsi**, les réponses démographiques à une réduction de l'intensité de broutage des cerfs induite par les prédateurs mettront probablement du temps à se concrétiser, si un tel contrôle trophique existe réellement. **De plus**, l'intensité de broutage des cerfs n'est qu'un des nombreux facteurs auxquels les plantes et les autres éléments du biote réagissent (Chapin III et al. 2000). Des études rigoureuses doivent également prendre en compte et rendre compte de la manière dont les communautés végétales sont structurées par de nombreux facteurs anthropiques (par exemple, l'apport de nutriments, la pollution), abiotiques (par exemple, les propriétés du sol, les régimes pluviométriques, le climat) et biotiques (par exemple, les espèces envahissantes, la concurrence, les relations mutualistes). Ces interactions complexes compliquent considérablement notre capacité à saisir et à isoler les effets des prédateurs sur les niveaux trophiques inférieurs (Ford et Goheen 2015, Engeman et al. 2017).

Dans cette étude, nous utilisons des données spatiales détaillées et les variations temporelles d'une population de loups en expansion naturelle dans le nord du Wisconsin pour évaluer si le retour des loups a déclenché une cascade trophique qui a réduit les impacts négatifs du cerf de Virginie sur les plantes du sous-bois. **Plus précisément**, nous avons comparé les données relatives à la présence et à la fréquence des espèces végétales, recueillies lors d'inventaires de référence standardisés de la végétation réalisés dans les années 1950 (à une époque où les loups avaient disparu ou étaient extrêmement rares), à celles issues de nouveaux inventaires effectués 50 ans plus tard aux mêmes emplacements (après plusieurs décennies de présence des loups).

Nous avons testé les hypothèses concurrentes suivantes : **(H1)** la durée de présence des loups induit indirectement des changements dans les communautés végétales par le biais d'effets directs sur les cerfs (effet descendant), et **(H2)** les communautés végétales influencent indirectement la durée de présence des loups en fournissant un habitat aux cerfs, leurs proies préférées (effet ascendant, Fig. 1). Dans un scénario **descendant** (Top-down), nous nous attendions à ce que :

H1a. Que la diversité, la richesse et l'abondance des plantes du sous-bois augmentent entre les années 1950 et 2000 en fonction de la durée de présence des loups.

H1b. Que la fréquence des espèces et des groupes fonctionnels préférés par les cerfs (c'est-à-dire les plantes herbacées, les arbustes et les jeunes arbres) augmente entre les années 1950 et 2000 par rapport à celle des espèces et groupes que les cerfs **évitent** (c'est-à-dire les graminées et les fougères), en fonction de la durée de présence des loups.

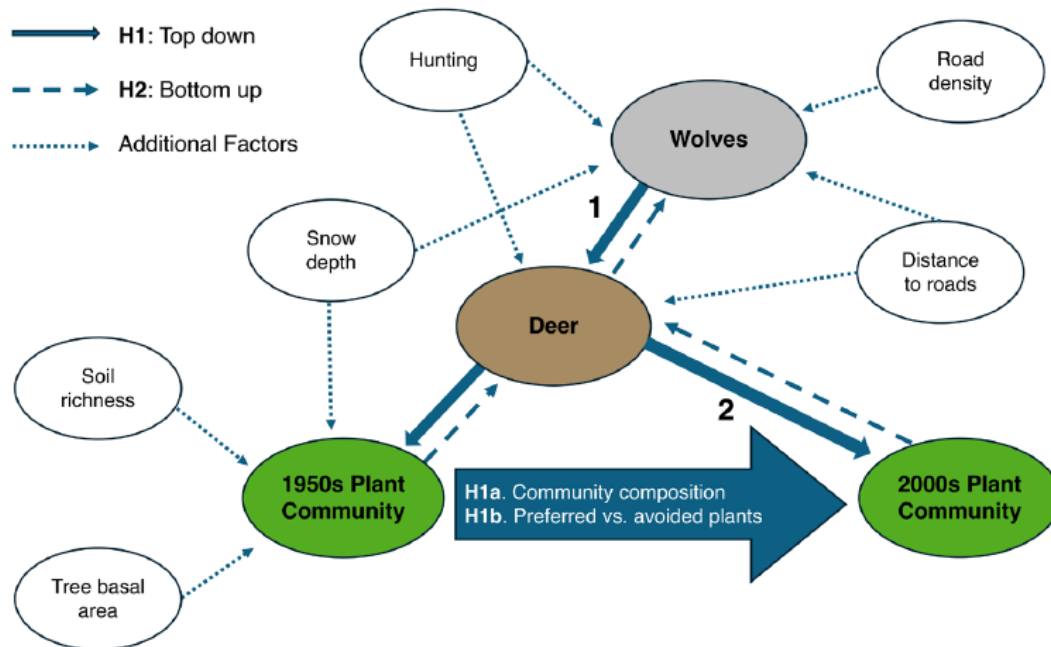


Figure 1. Schéma conceptuel illustrant les facteurs descendants, ascendants et supplémentaires influençant nos procédures expérimentales et analytiques visant à évaluer si une cascade trophique a été déclenchée par le retour des loups dans les forêts de feuillus du nord du Wisconsin, aux États-Unis. L'hypothèse 1 (H1, flèches pleines) prédit que le retour des loups profitera aux plantes grâce à une réduction de l'intensité de l'abrutissement par les cerfs, comme le prévoit la théorie de la cascade trophique. Bien que nous nous concentrons sur les effets des loups sur les communautés végétales du sous-bois (voie 2), ces réponses devraient se produire par le biais des effets des loups sur l'abondance ou le comportement des cerfs (voie 1). Dans le cadre de l'H1, nous prévoyons que la richesse et la diversité des communautés végétales augmenteront à mesure que la durée de présence des loups s'allongera (H1a). Nous prévoyons également qu'à mesure que la durée de présence des loups augmente, l'abondance des plantes que les cerfs préfèrent consommer augmentera par rapport à celle des plantes qu'ils évitent (H1b). À l'inverse, la durée de présence des loups pourrait être influencée par des forces ascendantes, en particulier la composition des communautés végétales (H2, flèches en pointillés). Étant donné que de nombreux facteurs influencent les loups, les cerfs ainsi que la composition et l'évolution des communautés végétales, nous avons inclus les effets d'autres covariables pertinentes dans nos analyses

Nous avons anticipé que ces changements prévus dans les communautés végétales prendraient un certain temps en raison des décalages temporels inhérents à la **démographie végétale**, mais que ces changements devraient devenir évidents dans les décennies suivant le retour des loups dans le nord du Wisconsin.

Par ailleurs, dans le cadre d'un scénario ascendant (H2), nous nous attendions à ce que l'expansion de la population de cerfs depuis les années 1950 (Fig. 2) se produise de préférence sur des sites présentant un habitat favorable, notamment une abondance d'espèces fourragères préférées (Rutherford et Schmitz 2010), les loups suivant ces changements. Nous nous attendions à ce que les loups aient sélectionné des sites présentant une forte abondance

de cerfs, faisant ainsi de la densité locale de loups une fonction de la biomasse des proies ongulées (Pimlott 1967, Fuller 1989). Plus précisément, nous avons **prédit** :

H2. Les loups occuperont de manière préférentielle des sites présentant une forte abondance de plantes préférées des cerfs (un indicateur d'une plus grande densité de cerfs), de sorte que la durée de séjour des loups soit fonction de l'abondance de ces plantes.

Nous reconnaissons que de nombreux autres facteurs peuvent contribuer à l'abondance des producteurs primaires, des cerfs et des loups ; c'est pourquoi nous avons intégré certains de ces facteurs dans nos analyses lorsque les données étaient disponibles (Fig. 1).

MATERIEL et METHODES

Les loups, les cerfs et les communautés forestières des Grands Lacs

Avant que les Européens ne s'installent dans la région du haut des Grands Lacs (Michigan, Wisconsin, Minnesota), les loups occupaient cette zone aux côtés des Amérindiens, pour qui cette espèce revêt une grande importance culturelle (David 2009). Historiquement, les principales proies des loups étaient le bison (*Bison bison*), le wapiti et le cerf de Virginie dans les prairies et les savanes du sud, ainsi que le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) et l'orignal (*Alces alces*) dans les forêts du nord (Wydeven et al. 2009). La colonisation Européenne a bouleversé ces équilibres dans le Wisconsin, d'abord en éliminant les bisons, les wapitis et les caribous au XIX^{ème} siècle, puis les loups dans les années 1960 (Wydeven et al. 2009). L'exploitation forestière intensive, notamment les coupes à blanc au début du XX^{ème} siècle, a généré d'abondantes ressources fourragères au sein des forêts de seconde génération en cours de régénération (Rhemtulla et al. 2007). Ce phénomène, associé à une réglementation stricte de la chasse, a permis aux populations de cerfs de se reconstituer rapidement et de s'étendre vers le nord tout au long des années 1940 (Christensen 1959, Rogers et al. 1981). **L'orignal est présent mais rare dans le Wisconsin, tandis que le wapiti a été réintroduit et compte aujourd'hui quelques centaines d'individus** (WIDNR 2024).

La protection accordée par la loi sur les espèces menacées d'extinction (Endangered Species Act, ESA) a permis aux loups de recoloniser la région dans les années 1970, s'étendant du Minnesota vers le nord du Wisconsin et du Michigan, peut-être avec l'aide de loups venus du Canada (Wydeven et al. 2009). La population de loups est passée de quelques individus colonisateurs dans les années 1970 à 435 loups répartis en 113 meutes en 2005 (Fig. 2-3), pour atteindre 1 000 individus et près de 300 meutes en 2022 (Fischer et al. 2022).

Les loups ont été protégés pendant la majeure partie de cette période en vertu de l'ESA, sauf lorsqu'ils ont été retirés de la liste des espèces menacées en 2012-2014 et en 2020. Lors de ces retraits, la chasse au loup a immédiatement repris (conformément à la législation des États), notamment lors d'une chasse controversée en 2021 qui a entraîné la mort de plus de 200 loups en trois jours (McNamara et al. 2021). **La protection juridique fédérale des loups du Midwest a depuis été rétablie** (US Fish and Wildlife Service 2023).

Lorsque les loups sont revenus dans le Wisconsin à la fin des années 1970, ils ont rencontré des populations de cerfs importantes et en augmentation (Fig. 2), protégées par une réglementation cynégétique stricte, au sein d'un paysage composé principalement de jeunes forêts gérées offrant un broutage abondant. Le cerf est considéré comme le principal

responsable de la dégradation rapide des communautés végétales du sous-bois et des échecs fréquents de la régénération forestière dans le Wisconsin (Wiegmann et Waller 2006, Freker et al. 2014, Bradshaw et Waller 2016). La théorie classique de la cascade trophique (Terborgh et Estes 2010) prédit que le retour des loups dans le nord du Wisconsin réduirait suffisamment le nombre de cerfs et leurs impacts pour permettre aux espèces végétales vulnérables de se rétablir. Les cerfs continuent toutefois de menacer la régénération forestière dans toute la région des Grands Lacs (Patton et al. 2021), et les preuves d'un contrôle trophique sont mitigées (Bouchard et al. 2013, Callan et al. 2013).

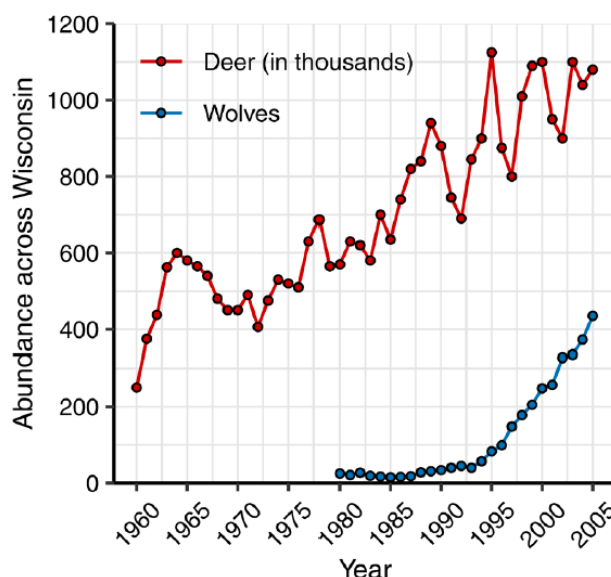


Figure 2. Abondance des cerfs et des loups dans le Wisconsin entre 1960 et 2005. Données fournies par le Département des ressources naturelles du Wisconsin. Les données relatives aux cerfs sont des estimations issues de modèles (modèles « sexe-âge-chasse » ; Wojcik et al. 2021) basées sur les taux annuels de prélèvement par les chasseurs. Les données relatives aux loups sont des estimations issues du suivi au sol, d'observations aériennes et des données de localisation provenant de loups équipés de colliers émetteurs (Fischer et al. 2022)

Données sur les communautés végétales

Les forêts de feuillus du nord dominent le nord du Wisconsin, couvrant 75% de la superficie terrestre (WIDNR 2020). La plupart des meutes de loups résident dans cette région de l'État (Fig. 3). À la fin des années 1940 et au début des années 1950, Curtis (1959) et ses collègues du Wisconsin Plant Ecology Lab (PEL) ont mené une étude systématique de la végétation à travers le Wisconsin, incluant de nombreux sites de forêts de feuillus du nord. Ils ont sélectionné des forêts d'une superficie supérieure à 6 ha, présentant une topographie uniforme et ne montrant aucun signe d'exploitation forestière récente ou d'autres perturbations majeures. Au début des années 2000, des chercheurs ont utilisé les archives détaillées du PEL pour localiser à nouveau et réétudier 83 sites de forêts de feuillus du nord qui étaient restés en bon état, exempts de perturbations majeures (Waller et al. 2012). Les nouvelles études ont fait l'objet d'une double vérification afin de s'assurer qu'elles portaient sur les mêmes emplacements que les études initiales. Ces sites couvrent un large gradient de durée de présence des loups, y compris des sites où les loups étaient encore absents en 2005 (Fig. 3).

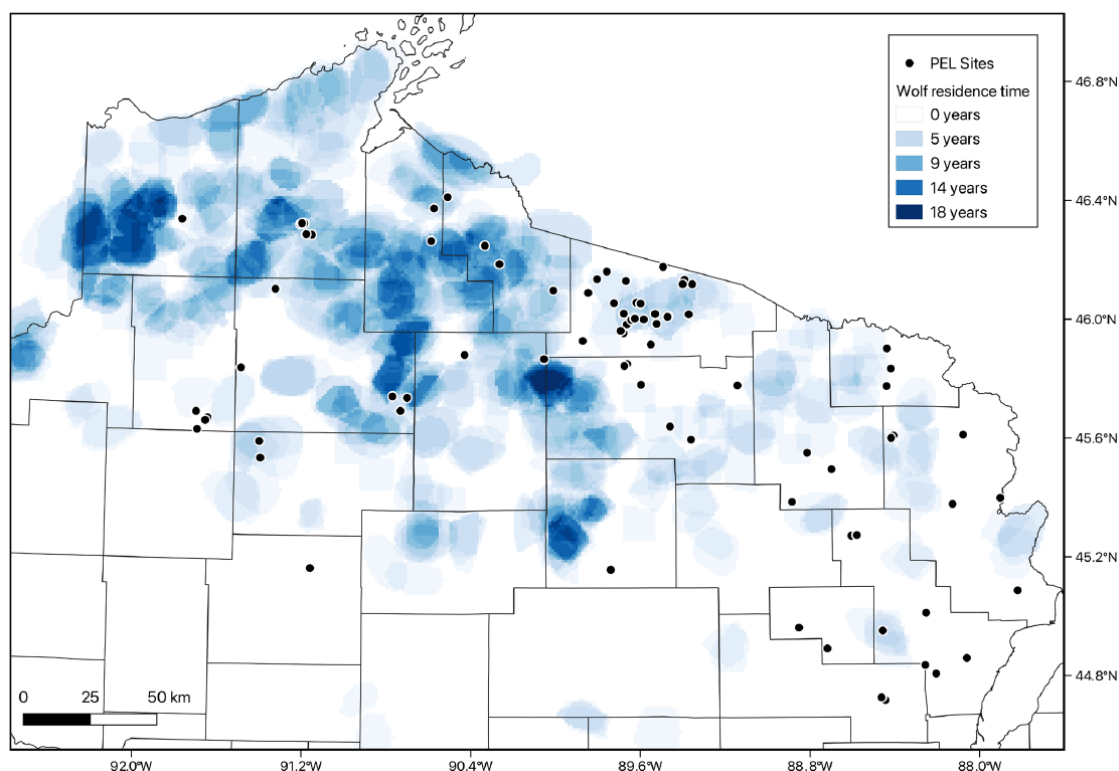


Figure 3. Répartition des sites d'étude dans le nord du Wisconsin. Sur les quelque 500 sites initialement étudiés dans les années 1950 par Curtis et ses collaborateurs, nous avons retenu 83 sites qui ont fait l'objet d'une nouvelle étude au début des années 2000 et qui ont été classés comme « forêts de haute terre du nord ». Ces sites couvrent un gradient de durée de présence des loups, tel que déterminé par la superposition de cartes des territoires des meutes datant de 1980, 1982, 1983, 1986, 1987 et 1991–2005. Ces cartes ont été établies par le Département des ressources naturelles du Wisconsin (Wisconsin DNR) en combinant des données de suivi au sol, des observations aériennes et les données de localisation issues des colliers émetteurs portés par les loups, afin de cartographier les zones occupées par les meutes et d'estimer la taille de celles-ci

Les relevés initiaux avaient évalué la composition, la densité et la dominance des arbres de la canopée à l'aide de la méthode des paires aléatoires (Cottam et Curtis 1956) en 40 points espacés de manière régulière de 15 à 20 m le long d'un transect en forme de U situé à au moins 30 m de la lisière de la forêt. Ils ont caractérisé la végétation du sous-bois en enregistrant la présence ou l'absence de toutes les espèces de plantes herbacées, d'arbustes, de lianes et de semis d'arbres au sein de quadrats de 1 m² situés à 20 m de ces points. De nouvelles enquêtes sur ces sites forestiers ont été menées entre 2000 et 2005. Les chercheurs ont rééchantillonné le sous-bois en 80 à 120 points afin de tenir compte de l'incertitude liée à l'emplacement de l'étude initiale et de tester la variabilité entre les parcelles (Rooney et al. 2004, Waller et al. 2012). Les chercheurs ont implanté des parcelles dans des parties homogènes du peuplement et ont enregistré la présence de toutes les plantes vasculaires de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) inférieur à 2,5 cm dans chacune des 80 parcelles de 1 m² réparties le long de quatre transects. Les chercheurs du projet PEL ont également prélevé, lors des nouvelles enquêtes, des échantillons de sol provenant des 10 premiers centimètres de profondeur sur 78 sites et les ont analysés pour déterminer le pH, le pourcentage de matière organique, le pourcentage de sable, de limon, d'argile, ainsi que les teneurs en N, P (ppm), K (ppm), Ca (ppm) et Mg (ppm). Ici, nous harmonisons la taille des échantillons entre les relevés en utilisant les 20 quadrats de réplication qui correspondent le mieux à l'emplacement d'origine.

Les listes finales d'espèces pour les 83 sites comprenaient un total de 241 taxons (233 identifiés au niveau de l'espèce et 8 au niveau du genre). Celles-ci ont été soigneusement mises en correspondance entre les deux relevés, en tenant compte des changements de nomenclature et des erreurs d'identification. On comptait entre 7 et 58 espèces par site en 1950 (moyenne $\pm$ SE = $34,7 \pm 1,1$), et entre 9 et 53 espèces par site dans les années 2000 ($31,3 \pm 0,93$).

Données sur les loups

Nous avons déterminé le nombre d'années pendant lesquelles un site a été occupé par des loups (durée de résidence) pour la zone d'étude à partir de la superposition de cartes indiquant la localisation des meutes de loups en 1980, 1982, 1983, 1986, 1987 et 1991-2005 (Fig. 3). Le WIDNR a utilisé des relevés de traces dans la neige effectués au sol, des observations aériennes et des données de localisation provenant de loups équipés de colliers émetteurs pour créer des cartes de répartition, délimiter les territoires des meutes et estimer la taille de celles-ci (Wydeven et al. 2009, Fischer et al. 2022). Nous avons obtenu ces cartes à partir de rapports historiques, les avons géoréférencées dans QGIS (QGIS Development Team 2023), puis avons délimité manuellement les territoires. Nous avons ajouté une zone tampon de 1 km autour de chaque territoire afin de tenir compte des erreurs liées au processus de géoréférencement. Nous avons ensuite estimé la durée de résidence comme étant le nombre d'années pendant lesquelles chaque site se trouvait à l'intérieur du territoire d'une meute (Fig. 3), ce chiffre variant entre 0 et 12 ans (occupation pas nécessairement continue).

Analyses statistiques...

Hypothèse 1. Effets descendants...

Hypothèse 2. Effets ascendants...

RESULTATS

Hypothèse 1. Effets descendants

Sur l'ensemble des sites, la richesse en espèces végétales (Hill 0) a diminué, passant de $34,65 \pm 1,12$ (moyenne $\pm$ SE) espèces dans les années 1950 à $31,25 \pm 0,94$ espèces dans les années 2000 ($t_{82} = 3,36$, $p = 0,001$), tandis que la diversité (Hill 1) a diminué, passant de $28,03 \pm 0,97$ dans les années 1950 à $25,77 \pm 0,91$ espèces dans les années 2000 ($t_{82} = 2,51$, $p = 0,01$). La fréquence totale des plantes n'a pas varié au cours de cette période ($t_{82} = 0,85$, $p = 0,39$, informations complémentaires). Ces changements dans la richesse en espèces du sous-bois ($\beta = 0,020$ [$-0,055$, $0,094$]), la diversité ($\beta = 0,020$ [IC à 95 % = $-0,053$, $0,092$]), ainsi que de la fréquence totale des plantes ($\beta = 0,0074$ [$-0,042$, $0,057$]) n'étaient pas associées au moment où les loups ont colonisé le site (H1a, Fig. 4a).

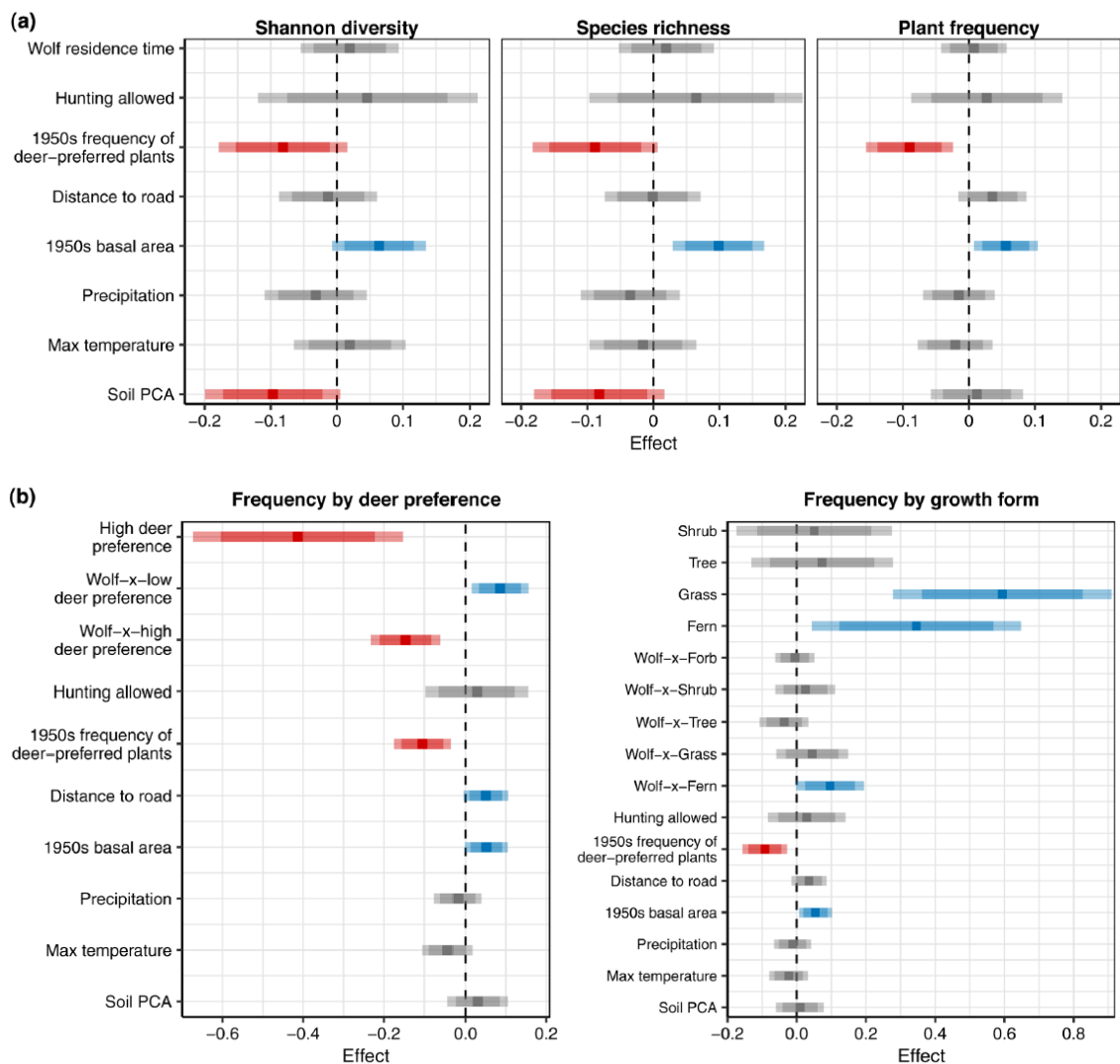


Figure 4. Coefficients des covariables pour la variation (log du rapport de réponse) des communautés végétales entre les années 1950 et 2000, tels qu'estimés dans les modèles portant sur la diversité des sites, la richesse en espèces et la fréquence totale des plantes (a), ainsi que sur la fréquence des plantes regroupées selon la préférence des cerfs et le type de croissance (b). Les carrés indiquent les estimations des paramètres ; les barres d'erreur plus foncées représentent les intervalles de confiance à 85%, et les barres d'erreur plus claires, les intervalles de confiance à 95%. Les prédicteurs sont colorés en fonction du sens de l'effet selon l'intervalle de confiance à 85% : le rouge indique un effet négatif, le bleu un effet positif et le gris l'absence d'effet. Tous les prédicteurs continus ont été mis à l'échelle pour avoir une moyenne de 0 et un écart-type de 1. Le groupe de référence pour la préférence des cerfs était « faible préférence », et le coefficient correspondant à une forte préférence des cerfs représente la différence du logarithme du rapport de réponse entre les plantes à faible préférence et celles à forte préférence. Le terme « Loup-x-faible préférence des cerfs » représente l'effet de la durée de présence des loups sur le logarithme du rapport de réponse des plantes à faible préférence, et « Loup-x-forte préférence des cerfs » représente la différence d'effet des loups sur les plantes à faible préférence et celles à forte préférence. Le groupe de référence pour le type de croissance était « plantes herbacées », et les coefficients relatifs aux arbustes, aux arbres, aux graminées et aux fougères représentent la différence du logarithme du rapport de réponse entre les plantes herbacées et chacune de ces formes de croissance. « Loup-x-plantes herbacées » correspond à l'effet de la durée de présence des loups sur l'évolution des plantes herbacées au fil du temps, et les interactions entre les loups et les autres formes de croissance représentent la différence de l'effet des loups entre les plantes herbacées et chacune des formes de croissance respectives.

La fréquence des plantes hautement appréciées a également diminué au fil du temps, tandis que celle des plantes peu appréciées a augmenté (informations complémentaires). **De même**, les groupes de plantes que les cerfs préfèrent souvent — les plantes herbacées ($t_{82} = 2,90$, p

= 0,005), les arbustes ($t_{82} = 1,10$, $p = 0,27$) et les arbres ($t_{82} = 2,01$, $p = 0,048$) - ont vu leur fréquence diminuer au fil du temps, tandis que les groupes de plantes que les cerfs évitent souvent – les graminées ($t_{82} = -9,40$, $p < 0,001$) et les fougères ($t_{82} = -1,17$, $p = 0,24$) ($\beta = -0,0054$ [IC à 95 % : $-0,061$, $0,051$]), les arbustes ($\beta = 0,025$) ont augmenté (informations complémentaires). **Contrairement à la richesse et à la diversité des espèces, ces variations de fréquence des plantes étaient associées à la présence des loups.** L'abondance des 21 espèces préférées des cerfs (H1b, informations complémentaires) a diminué de manière constante à mesure que la durée de présence des loups augmentait ($\beta = -0,15$ [$-0,23$, $0,060$]). **En revanche**, l'abondance des 15 plantes que les cerfs évitent a augmenté avec la durée de présence des loups ($\beta = 0,086$ [IC à 95% = $0,015$, $0,16$], Fig. 4b-5). **De même**, l'augmentation de la durée de présence des loups n'était pas associée à une augmentation des plantes herbacées [$-0,061$, $0,11$] ni des semis d'arbres préférés par les cerfs ($\beta = -0,036$ [$-0,11$, $0,034$]). **En revanche**, les sites où la durée de présence des loups était plus longue ont affiché une augmentation des graminées ($\beta = 0,045$ [$-0,058$, $0,15$]) et des fougères ($\beta = 0,096$ [$-0,0018$, $0,19$], Fig. 4b, informations complémentaires).

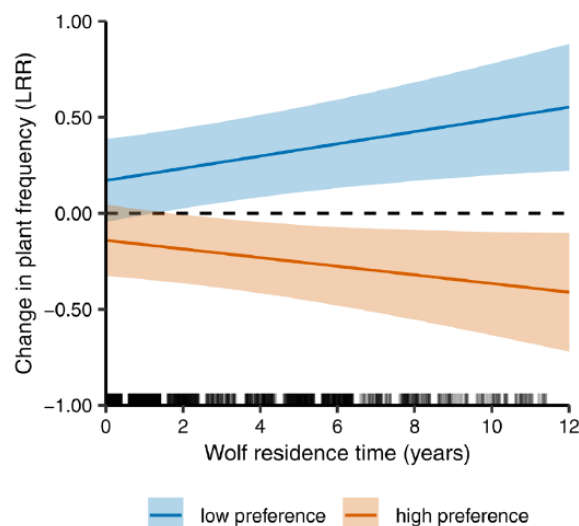


Figure 5. Évolution de la fréquence des plantes entre les années 1950 et les années 2000 en fonction de la durée de présence des loups et de la préférence des cerfs. Les plantes que les cerfs préfèrent consommer ont diminué davantage au fil du temps sur les sites où les loups sont présents depuis plus longtemps que celles moins prisées. Les estimations du modèle sont représentées par des lignes pleines, les intervalles de confiance à 95% étant indiqués par des bandes ombrées. Les prévisions ont été moyennées sur l'ensemble des prédicteurs catégoriels, les covariables continues étant maintenues à leurs valeurs moyennes. L'évolution est mesurée par le logarithme du rapport de réponse entre les fréquences des plantes en 2000 et en 1950, une valeur positive indiquant une augmentation de la fréquence au fil du temps et une valeur négative indiquant une diminution. La ligne pointillée indique l'absence d'évolution au fil du temps

De plus, les sites présentant davantage de plantes préférées par les cerfs dans les années 1950 se sont légèrement plus dégradés que les autres sites, l'intensité de ces associations variant selon les variables de réponse (Fig. 4). **Par exemple**, la fréquence totale des plantes a davantage diminué dans les communautés qui présentaient initialement une fréquence totale plus élevée ($\beta = -0,090$ [IC à 95% : $-0,16$, $-0,024$]), comme on pouvait s'y attendre compte tenu du fait que les systèmes écologiques reviennent régulièrement à leur moyenne (Mazalla et Diekmann 2022). La surface terrière des arbres dans les années 1950 et la distance par rapport aux routes avaient tendance à accroître l'ampleur des changements au sein des

communautés végétales, mais nous n'avons constaté aucune association entre l'accès à la chasse et les changements observés dans ces communautés végétales forestières (Fig. 4, informations complémentaires).

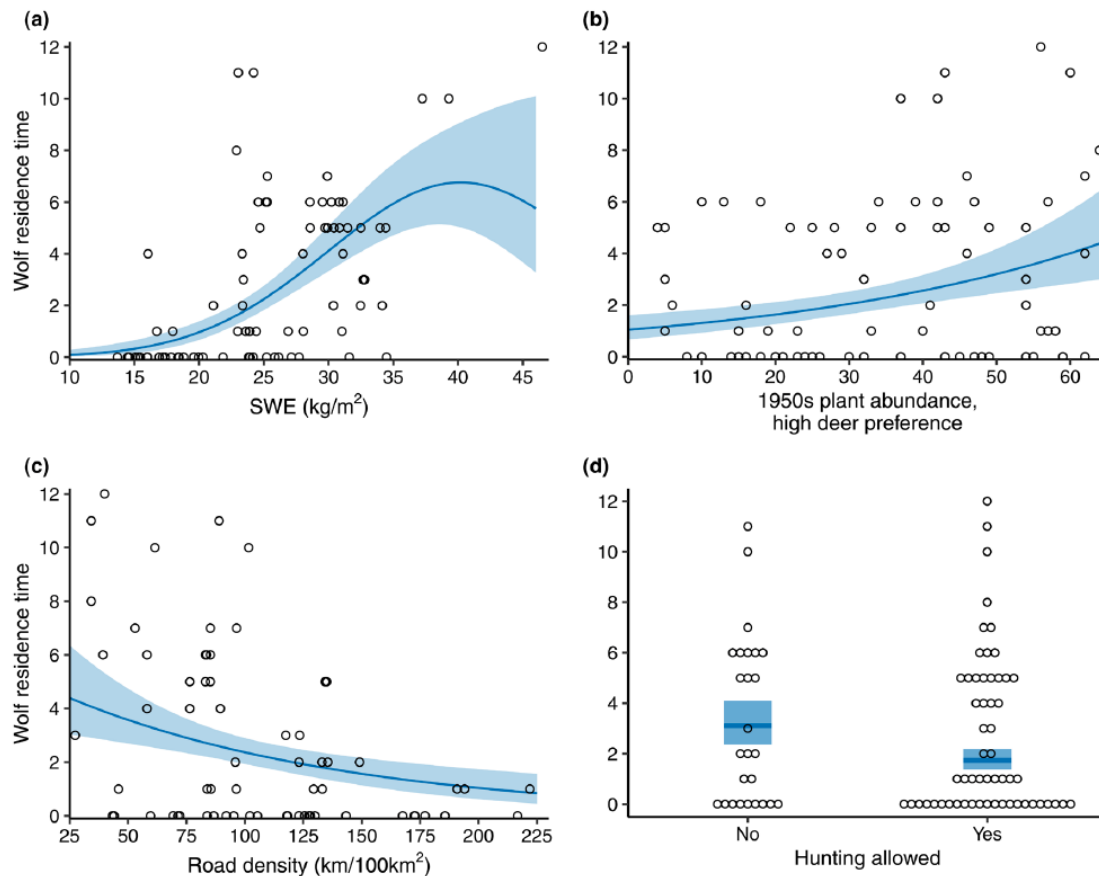


Figure 6. Durée de séjour des loups en fonction de facteurs « de bas en haut » et de l'évitement des humains. (a) Les loups occupaient de préférence des sites où la neige était plus abondante, ce qui améliore leur succès de chasse, et où (b) la densité des plantes que les cerfs préfèrent brouter était plus élevée, ce qui suggère que la colonisation par les loups a suivi les zones à forte abondance de cerfs, et que la densité locale de loups dépendrait alors de la disponibilité des proies ongulées. La durée de séjour des loups diminuait avec (c) l'augmentation de la densité routière et (d) l'accès des chasseurs, ce qui indique une tendance à éviter l'activité humaine. Les estimations du modèle sont représentées par des lignes pleines, les intervalles de confiance à 95% étant indiqués par des bandes ombrées. Les prévisions ont été moyennées sur l'ensemble des prédicteurs catégoriels, les covariables continues étant maintenues à leurs valeurs moyennes. Les points représentent les données observées

Hypothèse 2. Effets ascendants

Les loups ont colonisé plus rapidement les sites présentant davantage de plantes préférées par les cerfs dans les années 1950 ($\beta = 0,34 [0,20 ; 0,58]$; Fig. 6), ce qui corrobore l'hypothèse H2. La durée de séjour des loups a également augmenté sur les sites présentant davantage de neige (c'est-à-dire le SWE) jusqu'à des niveaux de neige modérés ($\text{SWE} \sim 40 \text{ kg m}^{-2}$), après quoi elle s'est stabilisée (Fig. 6, informations complémentaires). La durée de séjour des loups a diminué de manière marquée avec la densité du réseau routier ($\beta = -0,36 [-0,55, -0,16]$; Fig. 6), mais n'était pas liée à la distance par rapport aux routes non revêtues (informations complémentaires).

La chasse récréative était pratiquée sur 57 des 83 sites étudiés et semblait réduire de moitié environ la durée de séjour des loups, avec une durée de séjour moyenne prévue de 3,11 ans

(IC à 95% = 2,36-4,10 ans) sur les sites sans chasse, contre 1,73 an (IC à 95% = 1,37-2,19 ans) sur les sites où la chasse était pratiquée (Fig. 6d).

DISCUSSION

Hypothèse 1. Preuves d'un contrôle trophique

Nos travaux menés dans le nord du Wisconsin, qui combinent des ensembles de données uniques à long terme sur l'évolution de la composition des communautés végétales avec une chronoséquence détaillée du retour des loups, n'apportent guère d'éléments en faveur d'une cascade trophique induite par les loups qui pourrait profiter aux producteurs primaires (Fig. 1, voies 1 et 2). L'absence de données spatiales et temporelles détaillées sur l'abondance locale des cerfs nous a empêchés d'évaluer directement les réactions comportementales ou numériques des cerfs face à l'arrivée et à la présence des loups ; **cependant, contrairement à l'hypothèse 1b**, la réduction de l'abondance végétale est la plus marquée pour les espèces que les cerfs préfèrent consommer (Fig. 4-5). Ce déclin des espèces préférées par les cerfs et l'augmentation continue de la population de cerfs dans le nord du Wisconsin, alors que les loups étendaient leur aire de répartition (Fig. 2-3), **contredisent** les prévisions inhérentes à la théorie de la cascade trophique (Terborgh et Estes 2010).

Il n'est pas tout à fait surprenant que nos résultats indiquent que les loups sont incapables de réguler les populations de cerfs aux densités actuelles. Il y a plusieurs décennies déjà, Pimlott (1967) avait suggéré que les loups seraient incapables d'exercer une quelconque régulation sur les populations actuelles de cerfs, qui sont importantes et favorisées par les activités anthropiques. Un loup tue en moyenne 18 cerfs par an (Mech et Peterson 2003), ce qui implique que les 438 loups présents dans le nord du Wisconsin en 2005 auraient pu tuer environ ~8 000 cerfs (<2% de la population estimée de cerfs dans la région). Ce taux de mortalité suppose que la mortalité due à la prédation des loups est entièrement additive, alors qu'en réalité, celle-ci est souvent nettement inférieure et vient compenser les rigueurs de l'hiver (Norton et al. 2021). À titre de comparaison, les chasseurs amateurs ont abattu 108 105 cerfs en 2005 (soit 26% de la population estimée de cerfs dans la région, dont 40% étaient des mâles).

Même en combinant la mortalité due aux loups et aux chasseurs, le prélèvement de moins de 30% de la population de cerfs s'est avéré insuffisant pour réduire ces populations. La réintroduction de populations de prédateurs peut sembler à certains un outil de gestion alternatif, mais nos données suggèrent que l'ajout des loups aux facteurs de mortalité existants n'a probablement pas entraîné de réductions de la population de cerfs suffisantes pour protéger les membres vulnérables de la communauté végétale. **Au contraire**, les cerfs continuent d'être un facteur dominant (Fig. 4-5) dans la sélection des communautés végétales, distinguant les « perdants » (les espèces préférées des cerfs) des « gagnants » (celles qu'ils évitent) (Frerker et al. 2014).

Hypothèse 2. Dominance ascendante

L'arrivée et la propagation des loups dans le nord du Wisconsin n'ont ni stoppé ni inversé les déclinés de la diversité et de la richesse végétales du sous-bois induits par les cerfs. Bien que nous ayons constaté un effet de la durée de présence des loups sur l'abondance des plantes, celui-ci était contraire à ce que nous avions prévu sur la base de la théorie de la

cascade trophique (H1, Fig. 4-5). **Au lieu** que le retour des loups protège les plantes préférées des cerfs, ces espèces ont connu un déclin plus marqué à mesure que la durée de présence des loups augmentait, tandis que la tendance inverse a été observée pour les plantes que les cerfs évitent généralement (Fig. 4-5). Nos résultats **concordent** avec les prédictions de l'hypothèse 2 : les effets ascendants des producteurs primaires, en particulier l'abondance d'espèces fourragères très prisées, attirent les cerfs, ce qui, à son tour, influence l'histoire de l'implantation des loups. Si les loups, du moins au début, évitaient les zones présentant une activité humaine plus intense (par exemple, densité routière et chasse, Fig. 6c-d, van den Bosch et al. 2023), ils ont également montré une forte réponse positive à l'abondance, dans les années 1950, des plantes que les cerfs préfèrent particulièrement (Fig. 6b). Bien que les loups puissent consommer et digérer de la végétation, celle-ci ne constitue qu'une part mineure de leur régime alimentaire. À ce titre, cette relation entre les loups et les sites présentant une forte abondance de plantes préférées par les cerfs reflète probablement une densité plus élevée de cerfs sur ces sites, due à l'abondance d'une nourriture de haute qualité pour ces derniers (Rutherford et Schmitz 2010). **Ainsi**, l'histoire de l'implantation des loups dans les forêts de feuillus du nord du Wisconsin suggère que les loups privilégient les zones où leurs proies, les cerfs, sont plus abondantes, ce qui constitue un effet « de bas en haut ».

Perspectives : cerfs, loups et gestion des cerfs

Notre ensemble de données unique ne corrobore pas l'existence d'effets « de haut en bas » des loups bénéfiques pour les plantes. Au contraire, nous trouvons des preuves d'effets « de bas en haut » des plantes préférées sur les cerfs et des cerfs sur les loups. La protection des communautés végétales du sous-bois et de la régénération forestière dans le Wisconsin, menacées par une population de cerfs en constante augmentation (Fig. 2) (Frerker et al. 2014, Bradshaw et Waller 2016, Patton et al. 2021), nécessitera des méthodes alternatives et supplémentaires pour contribuer à la préservation des espèces dépendantes d'un sous-bois forestier sain et diversifié (Côté et al. 2004, Blossey et al. 2024).

On ne peut pas s'attendre à ce que les populations de loups occupant des zones où la densité de cerfs est actuellement élevée réduisent de manière substantielle l'abondance des cerfs par elles-mêmes. **Cependant**, l'ajout d'autres mesures de gestion, telles que la chasse, l'abattage sélectif ou la chasse commerciale (VerCauteren et al. 2011), pourrait permettre aux loups de stabiliser les populations de cerfs à des niveaux bien plus bas (Passoni et al. 2024). **Par exemple**, à Yellowstone, de nombreux facteurs interdépendants, notamment l'abattage de femelles wapitis en dehors du parc, ont contribué au déclin des troupeaux de wapitis (MacNulty et al. 2020). De nouveaux modèles bioénergétiques suggèrent que les loups pourraient désormais, compte tenu de la baisse des populations de wapitis, exercer un contrôle trophique suffisant pour profiter aux producteurs primaires (Passoni et al. 2024). Si ces résultats nourrissent l'espoir que des effets descendants puissent contribuer à réduire l'impact des ongulés, les simulations théoriques simplifient toujours des systèmes complexes. **De plus**, la plupart des études empiriques sur les cascades trophiques des loups (y compris celles générant des données pour les études de modélisation et de simulation) reflètent des travaux de terrain menés dans des zones protégées qui ne représentent qu'une petite proportion des habitats terrestres (Allen et al. 2017). **En revanche**, nous avons directement évalué les impacts des loups sur les cerfs et les effets de ces derniers sur la végétation du sous-bois, sur des terres publiques largement ouvertes à la chasse, adjacentes à des zones d'habitation humaine, soumises à des pratiques forestières et/ou proches de zones agricoles.

Une telle mixité d'usage des terres complique notre capacité à gérer les dynamiques prédateur-proie, compte tenu des conflits entre l'homme et la faune sauvage ; des apports alimentaires aux cerfs provenant des parcelles fourragères, des résidus agricoles ou forestiers et du nourrissage direct ; ainsi que des effets de « bouclier humain », autant de facteurs susceptibles de réduire les effets descendants des carnivores par rapport aux zones protégées (Allen et al. 2017, Haswell et al. 2017).

La renaturation est parfois considérée comme une « solution miracle pour la conservation », partant du principe que le retour de prédateurs disparus suffira à protéger et à restaurer les fonctions écosystémiques souhaitées. **Nos résultats ne corroborent pas cette hypothèse.**

Si les populations d'ongulés capables d'une croissance rapide augmentent considérablement à la suite de la disparition des prédateurs, des **états stables** alternatifs peuvent émerger et persister longtemps après la réintroduction des prédateurs, comme cela a récemment été documenté à Yellowstone (Hobbs et al. 2024). Les loups qui reviennent dans le nord du Wisconsin occupent des paysages transformés, désormais soumis à des hivers plus doux et bénéficiant d'apports alimentaires substantiels provenant des cerfs, ce qui contribue à maintenir des populations élevées de cerfs. Dans ces circonstances, il se peut qu'il n'y ait pas suffisamment de loups et de chasseurs récréatifs dans le nord du Wisconsin pour réduire suffisamment la pression de broutage des cerfs au profit des plantes du sous-bois.

Ces résultats restent valables près de deux décennies plus tard, malgré une population de loups qui a doublé depuis 2005 (Brice et al. 2025). Pour que les loups jouent un rôle efficace dans la limitation des impacts des cerfs sur les producteurs primaires et la régénération forestière, des mesures supplémentaires de conservation et de gestion des cerfs sont nécessaires. Pour prendre des décisions éclairées et fondées sur des données probantes, nous devons avoir une vision précise de la manière dont les prédateurs influencent les herbivores et les plantes. Si le retour des prédateurs peut apporter une multitude d'avantages en raison de leurs valeurs écologiques, sociales et culturelles, il ne nous dispensera pas pour autant de gérer les populations élevées d'ongulés dans de nombreux paysages. Des attentes irréalistes quant à la capacité des loups ou d'autres prédateurs à contrôler les populations d'ongulés nuisent à la fois aux efforts de conservation et de restauration des populations de prédateurs et à notre capacité à gérer de manière responsable les écosystèmes transformés par l'homme.

References

- Allen, B. L., Allen, L. R., Andr  n, H., Ballard, G., Boitani, L., Engeman, R. M., Fleming, P. J. S., Ford, A. T., Haswell, P. M., Kowalczyk, R., Linnell, J. D. C., David Mech, L. and Parker, D. M. 2017. Can we save large carnivores without losing large carnivore science? – *Food Webs* 12: 64–75.
- Alverson, W. S., Waller, D. M. and Solheim, S. L. 1988. Forests too deer: edge effects in northern Wisconsin. – *Conserv. Biol.* 2: 348–358.
- Bates, D., M  chler, M., Bolker, B. and Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. – *J. Stat. Softw.* 67: 1–51.
- Blossey, B. and Hare, D. 2022. Myths, wishful thinking and accountability in predator conservation and management in the United States. – *Front. Conserv. Sci.* 3: 881483.
- Blossey, B., Hare, D. and Waller, D. M. 2024. Where have all the flowers gone? A call for federal leadership in deer management in the United States. – *Front. Conserv. Sci.* 5: 1382132.
- Bouchard, K., Wiedenhoeft, J. E., Wydeven, A. P. and Rooney, T. P. 2013. Wolves facilitate the recovery of browse-sensitive understory herbs in Wisconsin forests. – *Boreal Environ. Res.* 18: 7.
- Bradshaw, L. and Waller, D. M. 2016. Impacts of white-tailed deer on regional patterns of forest tree recruitment. – *For. Ecol. Manage.* 375: 1–11.
- Brice, E. M., Larsen, E. J. and MacNulty, D. R. 2022. Sampling bias exaggerates a textbook example of a trophic cascade. – *Ecol. Lett.* 25: 177–188.
- Brice, E. M., Price Tack, J., McGraw, A. M. and Blossey, B. 2025. Do wolves protect forests? Investigating the link between wolf density, deer browse and plant recovery. – *Ecol. Evol.* 15: e72266.
- Brice, E. M., Waller, D. M., Price Tack, J. L., Storm, D. J., Rogers, D. A., Johnson, S. E. and Blossey, B. 2026. Data from: When wolves aren't enough: Revisiting trophic cascades in northern Wisconsin. – Dryad Digital Repository, <https://doi.org/10.5061/dryad.bvq83bkmk>.
- Callan, R., Nibbelink, N. P., Rooney, T. P., Wiedenhoeft, J. E. and Wydeven, A. P. 2013. Recolonizing wolves trigger a trophic cascade in Wisconsin (USA). – *J. Ecol.* 101: 837–845.
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. and Chiu, C. H. 2016. SpadeR: species-richness prediction and diversity estimation with R. – R package ver. 0.1.1, <https://cran.r-project.org/web/packages/SpadeR/SpadeR.pdf>.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. and D  az, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. – *Nature* 405: 234–242.
- Chapron, G. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. – *Science* 346: 1517–1519.
- Christensen, E. M. 1959. A historical view of the ranges of the white-tailed deer in northern Wisconsin forests. – *Am. Midl. Nat.* 61: 230–238.

- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C. and Waller, D. M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113–147.
- Cottam, G. and Curtis, J. T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. – *Ecology* 37: 451–460.
- Curtis, J. T. 1959. The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities. – Univ. of Wisconsin Press.
- David, P. 2009. Ma'iingan and the Ojibwe. – In: Wydeven, A. P., Van Deelen, T. R. and Heske, E. J. (eds), *Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States: an endangered species success story*. Springer, pp. 267–277.
- DelGiudice, G. D., McCaffery, K. R., Beyer, D. E. and Nelson, M. E. 2009. Prey of wolves in the Great Lakes region. – In: Wydeven, A. P., Van Deelen, T. R. and Heske, E. J. (eds), *Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States*. Springer, pp. 155–173.
- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R. S. and Boutin, S. 2017. Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. – *J. Appl. Ecol.* 54: 253–263.
- Engeman, R. M., Allen, L. R. and Allen, B. L. 2017. Study design concepts for inferring functional roles of mammalian top predators. – *Food Webs* 12: 56–63.
- Estes, J. A. et al. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. – *Science* 333: 301–306.
- Fischer, S., Johnson, R., Stauffer, G., McNamara, S., McDonnell, A., Price-Tack, J., Koele, B., Harrenstein, B., Anhalt-Depies, C., Wojcik, B. and Stenglein, J. 2022. Wisconsin gray wolf monitoring report 15 April 2021 through 14 April 2022. – Bureau of Wildlife Management, Wisconsin Department of Natural Resources, p. 29. https://widnr.widen.net/s/nrl7tzw5/wisconsin_gray_wolf_report_2022.
- Ford, A. T. and Goheen, J. R. 2015. Trophic cascades by large carnivores: a case for strong inference and mechanism. – *Trends Ecol. Evol.* 30: 725–735.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2019. An R companion to applied regression, 3rd ver. [Computer software]. – Sage, <https://socialscienc.es.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- Frerker, K., Sabo, A. and Waller, D. 2014. Long-term regional shifts in plant community composition are largely explained by local deer impact experiments. – *PLoS One* 9: e115843.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 105: 3–41.
- Gilliam, F. S. 2014. The herbaceous layer in forests of eastern North America, 2nd edn. – Oxford Univ. Press.
- Hartig, F. 2021. Dharma: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. – R package ver. 0.4.1, <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>.
- Haswell, P. M., Kusak, J. and Hayward, M. W. 2017. Large carnivore impacts are context-dependent. – *Food Webs* 12: 3–13.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. – *Ecology* 54: 427–432.
- Hobbs, N. T., Johnston, D. B., Marshall, K. N., Wolf, E. C. and Cooper, D. J. 2024. Does restoring apex predators to food webs restore ecosystems? Large carnivores in Yellowstone as a model system. – *Ecol. Monogr.* 2024: e1598.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. – *Oikos* 113: 363–375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. – *Ecology* 88: 2427–2439.
- Kassambara, A. and Mundt, F. 2020. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. – R package ver. 1.0.7, <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- Leopold, A., Sows, L. K. and Spencer, D. L. 1947. A survey of over-populated deer ranges in the United States. – *J. Wildl. Manage.* 11: 162–177.
- MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Wyman, T., Ruprecht, J., Smith, L. M., Kohl, M. T. and Smith, D. W. 2020. Population dynamics of northern Yellowstone elk after wolf reintroduction. – In: Smith, D. W., Stahler, D. R. and MacNulty, D. R., (eds), *Yellowstone wolves: science and discovery in the world's first national park*. Univ. of Chicago Press, pp. 184–199.
- Mazalla, L. and Diekmann, M. 2022. Regression to the mean in vegetation science. – *J. Veg. Sci.* 33: e13117.
- McNamara, S., Johnson, R., Price-Tack, J., Stauffer, G., Schneider, A., Fischer, S., Koele, B., Wiedenhoef, J. E., Gross, M., Harrenstein, B., Anhalt-Depies, C., Wojcik, B. and Stenglein, J. 2021. Wisconsin gray wolf monitoring report 15 April 2020 through 14 April 2021. – Bureau of Wildlife Management, Wisconsin Department of Natural Resources.
- Mech, L. D. and Peterson, R. O. 2003. Wolf–prey relations. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 131–160.
- Miller, K. M., Perles, S. J., Schmit, J. P., Matthews, E. R., Weed, A. S., Comiskey, J. A., Marshall, M. R., Nelson, P. and Fischelli, N. A. 2023. Overabundant deer and invasive plants drive widespread regeneration debt in eastern United States national parks. – *Ecol. Appl.* 33: e2837.
- Norton, A. S., Storm, D. J. and Van Deelen, T. R. 2021. White-tailed deer, weather and predation: a new understanding of winter severity for predicting deer mortality. – *J. Wildl. Manage.* 85: 1232–1242.
- Olson, L. O., Van Deelen, T. R., Storm, D. J. and Crimmins, S. M. 2021. Understanding environmental patterns of canid predation on white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). – *Can. J. Zool.* 99: 912–920.
- Passoni, G., Coulson, T., Cagnacci, F., Hudson, P., Stahler, D. R., Smith, D. W. and Lachish, S. 2024. Investigating tritrophic interactions using bioenergetic demographic models. – *Ecology* 105: e4197.
- Patton, S. R., Russell, M. B., Windmuller-Campione, M. A. and Frelich, L. E. 2021. White-tailed deer herbivory impacts on tree seedling and sapling abundance in the Lake States Region of the USA. – *Ann. For. Sci.* 78: 91.
- Pimlott, D. H. 1967. Wolf predation and ungulate populations. – *Am. Zool.* 7: 267–278.
- QGIS Development Team. 2023. QGIS geographic information system, ver. 3.32.3 [Computer software]. – QGIS Association, <https://www.qgis.org>.
- Rhemtulla, J. M., Mladenoff, D. J. and Clayton, M. K. 2007. Regional land-cover conversion in the U.S. upper Midwest: magnitude of change and limited recovery (1850–1935–1993). – *Landsc. Ecol.* 22: 57–75.
- Ripple, W. J. and Beschta, R. L. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction. – *Biol. Conserv.* 145: 205–213.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D. and Wirsing, A. J. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. – *Science* 343: 1241484.
- Rogers, L. L., Mooty, J. J. and Dawson, D. 1981. Foods of white-tailed deer in the upper Great Lakes region: a review (General Technical Report NC-65). – US Department of Agriculture,

- Forest Service, North Central Forest Experiment Station, pp. 1–24.
- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A. and Waller, D. M. 2004. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. – *Conserv. Biol.* 18: 787–798.
- Ruth, T., Buotte, P. and Hornocker, M. 2019. Yellowstone cougars: ecology before and during wolf restoration. – Univ. Press of Colorado.
- Rutherford, A. C. and Schmitz, O. J. 2010. Regional-scale assessment of deer impacts on vegetation within western Connecticut, USA. – *J. Wildl. Manage.* 74: 1257–1263.
- Smith, D. W., Stahler, D. R. and MacNulty, D. R. (eds) 2020. Yellowstone wolves: science and discovery in the world's first national park. – Univ. of Chicago Press.
- Svenning, J.-C., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W. and Vera, F. W. M. 2016. Science for a wilder Anthropocene: synthesis and future directions for trophic rewilding research. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 113: 898–906.
- Tanentzap, A. J. and Smith, B. R. 2018. Unintentional rewilding: lessons for trophic rewilding from other forms of species introductions. – *Philos. Trans. R. Soc. B* 373: 20170445.
- Terborgh, J. and Estes, J. A. 2010. Trophic cascades: predators, prey and the changing dynamics of nature. – Island Press.
- Thornton, M. M., Shrestha, R., Wei, Y., Thornton, P. E., Kao, S. and Wilson, B. E. 2020. Daymet: daily surface weather data on a 1-km grid for North America ver. 4 [Computer software]. – ORNL DAAC.
- US Fish and Wildlife Service 2023. Statement on the gray wolf in the lower-48 United States. – US Fish and Wildlife Service.
- van den Bosch, M., Kellner, K. F., Gantchoff, M. G., Patterson, B. R., Barber-Meyer, S. M., Beyer, D. E., Erb, J. D., Isaac, E. J., MacFarland, D. M., Moore, S. A., Norton, D. C., Petroelje, T. R., Price Tack, J. L., Roell, B. J., Schrage, M. and Belant, J. L. 2023. Habitat selection of resident and non-resident gray wolves: implications for habitat connectivity. – *Sci. Rep.* 13: 20415.
- VerCauteren, K. C., Anderson, C. W., van Deelen, T. R., Drake, D., Walter, W. D., Vantassel, S. M. and Hygnstrom, S. E. 2011. Regulated commercial harvest to manage overabundant white-tailed deer: an idea to consider? – *Wildl. Soc. Bull.* 35: 185–194.
- Waller, D., Amatangelo, K., Johnson, S. and Rogers, D. 2012. Wisconsin vegetation database – plant community survey and resurvey data from the Wisconsin plant ecology laboratory. – *Biodivers. Ecol.* 4: 255–264.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Callaway, R. M. and Van der Putten, W. H. 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. – *Science* 332: 1273–1277.
- WIDNR. 2020. Wisconsin 2020 statewide forest action plan. – Wisconsin Department of Natural Resources. https://dnr.wisconsin.gov/sites/default/files/topic/ForestPlanning/WDNR_SFAP_EcosystemsResources.pdf.
- WIDNR. 2024. Wisconsin elk management plan 2024–2034. – Wisconsin Department of Natural Resources. <https://widnr.widen.net/s/7q6scfhndq/draft-2024-2034-elk-management-plan>.
- Wiegmann, S. M. and Waller, D. M. 2006. Fifty years of change in northern upland forest understories: identity and traits of “winner” and “loser” plant species. – *Biol. Conserv.* 129: 109–123.
- Wojcik, B., Lee, S., Freeman, G. and Storm, D. J. 2021. White-tailed deer population status. – Wisconsin Department of Natural Resources. https://widnr.widen.net/s/khgf8qbn8v/white_tailed_deer_population_status_2020.
- Wydeven, A. P., Van Deelen, T. R. and Heske, E. J. (eds) 2009. Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States: an endangered species success story. – Springer.