

La mortalité des orignaux et des cerfs de Virginie atteint son pic à l'automne et à la fin de l'hiver

Received: 21 November 2023

Revised: 19 February 2024

Accepted: 26 February 2024

DOI: 10.1002/jwmg.22580

SPECIAL SECTION

THE JOURNAL OF
**WILDLIFE
MANAGEMENT**



THE
WILDLIFE
SOCIETY

Moose and white-tailed deer mortality peaks in fall and late winter

Nathaniel H. Wehr¹  | Seth A. Moore²  | Edmund J. Isaac² |
Kenneth F. Kellner¹ | Joshua J. Millsbaugh³ | Jerrold L. Belant¹

Résumé

La bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur gère la chasse de subsistance durable de l'orignal (mooz : *Alces alces*) et du cerf de Virginie (waawaashkeshi ; *Odocoileus virginianus*). Les populations d'orignaux du nord du Minnesota, aux États-Unis, sont en **déclin**, ce qui pourrait nécessiter des adaptations des pratiques de subsistance autochtones. Les orignaux et les cerfs présentent des comportements saisonniers, tels que des modifications de l'utilisation de l'espace et des stratégies de déplacement, auxquels les loups gris (ma'ingan ; *Canis lupus*) et les humains peuvent s'adapter, entraînant des schémas de mortalité saisonniers. Il est important d'identifier les périodes de **vulnérabilité** accrue des orignaux et des cerfs pour atteindre les objectifs de conservation de la tribu. Nous avons évalué la mortalité saisonnière par cause spécifique chez les orignaux adultes (2010-2021) et les cerfs (2016-2022) équipés de colliers GPS sur et à proximité de la Réserve Indienne de Grand Portage (Gichi Onigaming ; GPIR) dans le Minnesota, **et avons émis l'hypothèse que le risque de mortalité serait influencé par les schémas d'occupation de l'espace propres à chaque espèce et par les conditions météorologiques**. Nous avons estimé les taux de survie et le risque de mortalité à l'aide de modèles de temps jusqu'à l'événement. Nous avons enregistré 42 cas de mortalité chez les orignaux (17 problèmes de santé, 8 prédateurs, 4 prélèvements de subsistance, 13 causes inconnues) et 49 cas de mortalité chez les cerfs (26 prédateurs, 13 prélèvements, 4 autres causes, 6 causes inconnues). Le taux de survie annuel moyen des orignaux était de 83,2%, et le risque de mortalité atteignait son pic à la fin de l'hiver (vers le 25 avril) et à l'automne (vers le 8 octobre). Le taux de survie annuel moyen des cerfs était de 48,0%, et le risque de mortalité atteignait son pic à la fin de l'hiver (vers le 25 mars) et pendant leur période de migration automnale (vers le 11 novembre). Le moment de la mortalité coïncidait avec les transitions entre les états d'occupation de l'espace (c'est-à-dire les périodes de stabilité spatiale), ce qui suggère que les ongulés sont davantage exposés au risque pendant ces **périodes de transition**, bien que la stratégie de déplacement (c'est-à-dire sédentaire ou migratrice) n'ait pas influencé le risque de mortalité. **De plus**, une sévérité accrue de l'hiver correspondait à une mortalité accrue chez les cerfs. Nous avons observé des pics temporels similaires du risque de mortalité lorsque les mortalités dues à la chasse étaient exclues des données, ce qui suggère que les pics saisonniers de mortalité que nous avons observés se produisent naturellement, **bien que la chasse soit responsable de la majeure partie**

de la mortalité automnale des cerfs. Nos résultats peuvent éclairer les modèles de population et la réglementation de la chasse en identifiant les périodes de risque de mortalité sur le GPIR, conformément aux principes Anishinaabe de planification de la conservation à sept générations.

MOTS-CLÉS : cause spécifique, chasse, chasseurs, Autochtones, migration, prédateur-proie, survie, télémétrie

INTRODUCTION

Située sur les terres ancestrales et actuelles du peuple Anishinaabe, la Réserve Indienne de Grand Portage (Gichi Onigaming ; GPIR), dans le Minnesota, abrite aujourd'hui la bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur, une nation souveraine reconnue par le gouvernement fédéral Américain. En 1854, les Chippewas du lac Supérieur ont signé un traité cédant aux États-Unis des terres situées dans le nord-est du Minnesota. En vertu du traité de 1854, les membres des bandes de Grand Portage, Fond du Lac et Bois Forte des Chippewas du lac Supérieur peuvent exercer leurs droits d'usufruit pour chasser, pêcher et cueillir sur l'ensemble du territoire cédé en 1854 (Thompson 2020), qui s'étend dans le nord-est du Minnesota, de Grand Portage à Moose Lake en passant par Crane Lake (1854 Treaty Authority 2023). Ces pratiques ne peuvent être réglementées par la législation de l'État du Minnesota, mais peuvent être régies par la législation fédérale des États-Unis, telle que la loi de 1973 sur les espèces menacées d'extinction. Au sein de la GPIR, l'exploitation des ressources (par exemple, les poissons et le gibier sauvages, le bois d'œuvre et le riz sauvage [manoomin ; *Zizania palustris*]) est gérée par le Conseil tribal élu de la bande de Grand Portage.

L'orignal (mooz ; *Alces alces*) et le cerf de Virginie (waawaashkeshi ; *Odocoileus virginianus*) sont deux espèces culturellement importantes dans le cadre de l'approche de planification de la gestion environnementale à sept générations des Anishinaabe. Les populations d'originaux du nord-est du Minnesota sont en déclin (Severud et al. 2022), et ce déclin est préoccupant car l'orignal reste une espèce de subsistance essentielle pour le peuple Anishinaabe. Le cerf constitue également une espèce de subsistance importante pour le peuple Anishinaabe. Les populations de cerfs sont en augmentation dans le nord-est du Minnesota, mais une présence accrue de cerfs pourrait avoir un impact négatif sur les populations d'originaux par le biais de la transmission de parasites et de la concurrence apparente (Barber-Meyer et Mech 2016, Oliveira-Santos et al. 2021, Severud et al. 2023). La mortalité des originaux et des cerfs coïncide avec les risques saisonniers liés aux maladies et à la prédation (Musante et al. 2010, Vucetich et al. 2012), ce qui justifie une meilleure compréhension de la mortalité saisonnière par cause spécifique chez ces espèces présentant un intérêt pour la conservation des populations autochtones.

La mortalité saisonnière peut être influencée par l'utilisation saisonnière de l'espace et les stratégies de déplacement propres à chaque espèce, qui évoluent souvent en réponse aux changements des conditions environnementales (Basille et al. 2013). Les interactions prédateur-proie peuvent également varier selon les saisons en fonction de l'utilisation de l'espace propre à chaque espèce au sein des communautés locales, par le biais de mécanismes tels que le couplage migratoire (Fury et al. 2018). À titre d'exemple de ces changements, les ongulés modifient souvent leur utilisation de l'espace et des ressources au fil des saisons afin de maximiser leur gain énergétique (Avgar et al. 2014). Le gnou (*Connochaetes taurinus* ;

Hopcraft et al. 2014) et le caribou (*Rangifer tarandus* ; Couriot et al. 2023) présentent des changements à grande échelle dans leur utilisation de l'espace par le biais de la migration, tandis que le chevreuil (*Capreolus capreolus*) manifeste ce schéma à des échelles spatiales plus réduites en modifiant ses domaines de vie fonctionnels (Couriot et al. 2018). La sélection des ressources par les populations sédentaires de cerfs sika (*Cervus nippon* ; Latham et al. 2015) et de chevaux sauvages (*Equus caballus* ; Schoenecker et al. 2023) montre également des variations saisonnières en fonction de la disponibilité du fourrage. **Le changement d'utilisation de l'espace comporte souvent des risques (Agar et al. 2014, Forrester et al. 2015) et, au sein des populations partiellement migratrices, les individus migrateurs sont généralement exposés à un risque de mortalité plus élevé** (Hebblewhite et Merrill 2007, Robinson et al. 2010).

La chasse légale constitue la principale source de mortalité anthropique chez les grands mammifères et se concentre généralement pendant les saisons de chasse automnales fixées par les autorités réglementaires (Collins et Kays 2011, Dellinger et al. 2018, Hill et al. 2019). La mortalité des sangliers (*Sus scrofa* ; Lagos et al. 2012), des wapitis (*Cervus canadensis* ; Unsworth et al. 1993) et des cerfs muets (*Odocoileus hemionus* ; Dellinger et al. 2018) était la plus élevée pendant les saisons de chasse automnales légales. La pression cynégétique peut également influencer la mortalité naturelle ; le lynx Eurasien (*Lynx lynx*) a intensifié sa prédation sur les chevreuils pendant la saison de chasse d'automne, les chevreuils ayant davantage recours aux forêts pour échapper aux humains (Gehr et al. 2018). **En comparaison, la mortalité naturelle des ongulés adultes est plus fréquente en hiver** (Dellinger et al. 2018), comme le montre la mortalité hivernale plus élevée chez le cerf élaphe (*C. elaphus*), le chevreuil et le sanglier (Jedrzejewski et al. 1991, Warchalowski et al. 2015).

Les orignaux et les cerfs de Virginie modifient leur utilisation de l'espace et des ressources au fil des saisons (Basille et al. 2013, Severud et al. 2019, Darlington et al. 2022). Les orignaux présentent des changements comportementaux au printemps, liés à la mise-bas et à la disponibilité du fourrage (Basille et al. 2013, Francis et al. 2021), ainsi qu'en hiver, en réduisant leur rythme de déplacement et en choisissant des profondeurs de neige et des habitats qui optimisent leurs besoins énergétiques et diminuent le risque de prédation (Dussault et al. 2005, Cunningham et al. 2022). Les cerfs modifient leur comportement à la fin de l'hiver en passant d'une faible fréquence de déplacement sur les versants exposés au sud à une fréquence plus élevée dans les forêts de feuillus, en fonction de la disponibilité du fourrage et de l'épaisseur de la neige (Massé et Côté 2013, Darlington et al. 2022). La mortalité des orignaux et des cerfs **varie dans le temps**, avec une mortalité naturelle plus élevée en hiver qu'en été, ce qui correspond à des carences nutritionnelles et à une épaisseur de neige accrue (Modafferi et Becker 1997, Musante et al. 2010, Vucetich et al. 2012, Dellinger et al. 2018).

Les études sur la mortalité utilisent généralement des saisons prédéfinies ou descriptives, et rares sont celles qui examinent la mortalité en relation avec l'utilisation saisonnière de l'espace ou les saisons écologiques (Basille et al. 2013, Bastille-Rousseau et al. 2016). La mortalité des chevreuils, par exemple, a été évaluée à l'aide de trois saisons définies par les solstices : l'été, l'automne et l'hiver (Steiner et al. 2021). **En comparaison**, les états d'occupation de l'espace sont des périodes délimitées dans le temps, définies par une occupation de l'espace saisonnière relativement stable au niveau de la population (c'est-à-dire les déplacements et la

sélection des ressources), résultant de réponses spécifiques à l'espèce face à l'évolution des conditions biotiques et abiotiques (par exemple, la disponibilité du fourrage, les activités reproductives, les chutes de neige ; Wehr 2023).

Nous avons examiné la mortalité saisonnière de l'orignal et du cerf de Virginie dans un système de chasse essentiellement de subsistance, dans le contexte des états d'occupation de **l'espace saisonniers**, des stratégies de déplacement et des efforts de conservation menés par les populations autochtones. Les originaux de notre zone d'étude présentent quatre états d'occupation de l'espace (été, hiver, printemps et période pré-partum) et trois stratégies de déplacement (sédentaire, migratoire ou nomade ; Wehr 2023). Les cerfs présentent deux états d'occupation de l'espace (été et hiver) et deux stratégies de déplacement (sédentaire ou migratoire ; Wehr 2023). Nous avons émis l'hypothèse que le risque de mortalité des originaux et des cerfs serait influencé par les stratégies de déplacement, les états d'occupation de l'espace et les conditions météorologiques. **Nous avons prédit que le risque de mortalité des originaux et des cerfs serait :** 1) similaire entre les différents états d'occupation de l'espace saisonniers, car la mortalité hivernale naturelle et la chasse de subsistance automnale contribueraient chacune à leurs états d'occupation de l'espace respectifs, 2) plus élevé chez les individus migrants en raison d'une vulnérabilité accrue pendant la migration, 3) plus élevé pendant les hivers et les étés suivants caractérisés par une rigueur hivernale accrue, associée à une malnutrition cumulative, et 4) plus faible pendant les étés et les hivers suivants présentant davantage de degrés-jours de croissance (DJC), associés à une plus grande disponibilité en fourrage. **De plus**, nous avons prédit 5) que la suppression des mortalités dues à la chasse de nos modèles ferait de l'hiver le seul état d'occupation de l'espace saisonnier présentant un risque de mortalité plus élevé, correspondant à un pic unique de mortalité saisonnière naturelle.

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons mené notre étude entre 2010 et 2022 sur une superficie d'environ 1 200 km², comprenant le GPIR (47,9614° N, 89,7594° O) et une zone tampon de 30 km englobant l'aire de migration des populations étudiées (Wehr 2023). Cette zone comprend des parties du territoire cédé en 1854 dans le Minnesota, à l'ouest du GPIR, et en Ontario (Canada), au nord du GPIR, et est bordée par le lac Supérieur au sud-est (Figure 1). La topographie se caractérise par de larges vallées entre des crêtes escarpées, avec des altitudes comprises entre 183 et 674 m au-dessus du niveau de la mer (U.S. Geological Survey 2020). La zone comprend 17% de forêts de feuillus, 11% de forêts de conifères, 44% de forêts mixtes, 9% de zones arbustives, 7% de zones humides et moins de 5% pour chacune des autres couvertures végétales (Centre Canadien de télédétection et al. 2020) ; elle est principalement gérée à des fins de sylviculture, de chasse et de loisirs. Les températures quotidiennes moyennes entre 2009 et 2019 variaient de $23,3 \pm 1,7^{\circ}\text{C}$ (moyenne $\pm$ écart-type) en juillet à $-17,8 \pm 3,5^{\circ}\text{C}$ en janvier (Administration nationale océanique et atmosphérique [NOAA] 2022). Les précipitations annuelles moyennes s'élevaient à $83,8 \pm 11,7$ cm, et les chutes de neige annuelles moyennes à $150,2 \pm 80,8$ cm (NOAA 2022).

L'orignal et le cerf de Virginie sont les seuls ongulés sauvages présents dans notre zone d'étude (Wehr et al. 2023), et les loups gris (ma'lingan ; *Canis lupus*) constituent leur principal prédateur à l'âge adulte. L'orignal peut être chassé dans le Minnesota par les membres des

bandes tribales (1854 Treaty Authority 2023) et en Ontario par les résidents de cette province (Ministère des Ressources naturelles et des Forêts de l'Ontario [OMNRF] 2023). Au Minnesota, les chasses tribales concernent principalement des orignaux à bois (Bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur, données non publiées), tandis qu'en Ontario, les prises d'orignaux à bois et sans bois sont réparties de manière plus équilibrée (Gouvernement de l'Ontario 2023a). Le grand public peut obtenir des permis de chasse au cerf dans le Minnesota et en Ontario (Département des ressources naturelles du Minnesota [MNDNR] 2023b, OMNRF 2023), les prises de cerfs à bois étant plus nombreuses que celles de cerfs sans bois (Gouvernement de l'Ontario 2023b, MNDNR 2023a). Les saisons annuelles de chasse à l'orignal et au cerf se déroulent de septembre à décembre (Autorité du Traité de 1854 2023, MNDNR 2023b, OMNRF 2023).

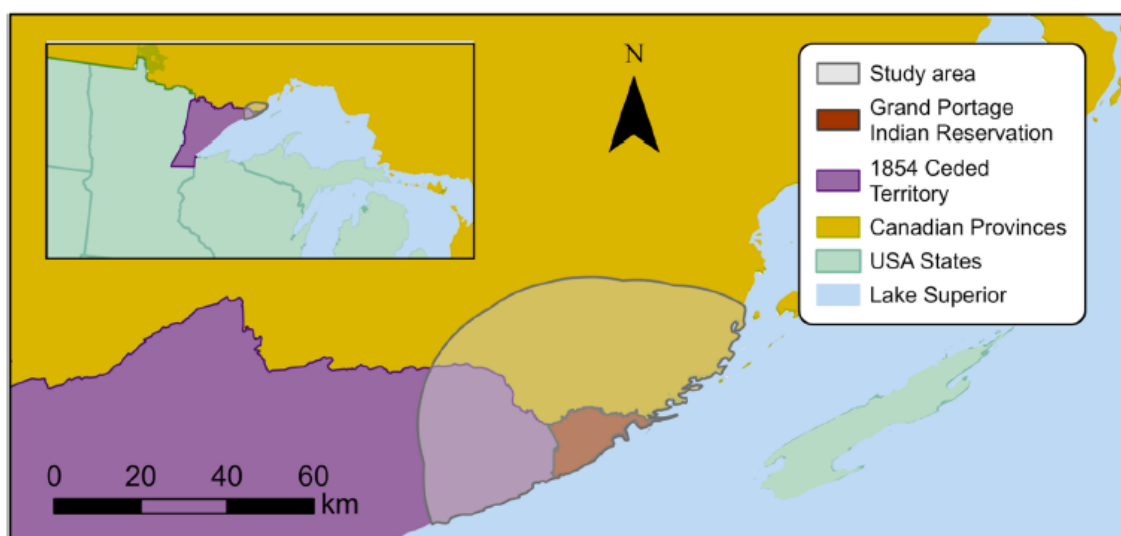


FIGURE 1. Zone d'étude située sur la Réserve Indienne de Grand Portage (GPIR) et à proximité de celle-ci, dans le Minnesota (États-Unis). Notre zone d'étude comprenait des zones continentales situées près des rives du lac Supérieur sur la GPIR, dans le territoire cédé en 1854 au sein du Minnesota, ainsi qu'en Ontario (Canada)

MÉTHODES

Collecte des données

Nous avons utilisé les données recueillies par le Département de biologie et d'environnement de la bande de Grand Portage des Chippewas du lac Supérieur. Nous avons inclus les données relatives aux orignaux munis d'un collier, capturés par tir de fléchettes depuis les airs entre février 2010 et mars 2020, ainsi qu'aux cerfs de Virginie munis d'un collier, capturés à l'aide de pièges Clover entre mars 2016 et avril 2021 (VerCauteren et al. 1999, Barros et al. 2018, Oliveira-Santos et al. 2021). Nous avons suivi les orignaux et les cerfs respectivement jusqu'au 28 février 2021 et jusqu'au 28 février 2022. Nous avons déterminé le sexe et l'état de gestation au moment de la capture à l'aide de caractéristiques physiques et de dosages sanguins de progestérone (Struck et al. 2023).

Nous avons programmé les colliers pour qu'ils envoient des alertes de mortalité après 6 heures d'inactivité. Nous avons évalué les cas de mortalité dès que possible, généralement dans un délai ≤ 4 jours à compter de la réception de l'alerte de mortalité. Nous avons déterminé les dates et les causes de mortalité à l'aide des données des colliers, des restes de carcasses et d'autres indices recueillis sur les lieux de mortalité (Kautz et al. 2019, 2020). Les

indices de prédation comprenaient les traces et les excréments des prédateurs, les blessures par perforation causées par les canines, les hémorragies des tissus perforés et la mise en cache des proies (Petrolje et al. 2020). Si nous déterminions qu'un cas de mortalité était dû à une prédation, nous l'attribuions à un prédateur spécifique ou, à défaut, le considérons comme une prédation non identifiée (Kautz et al. 2019, 2020). Les indices de mortalité d'origine anthropique comprenaient la proximité des routes, les hémorragies de tissus intacts et les blessures par balle ; de nombreux cas de mortalité d'origine anthropique ont été signalés directement par des chasseurs et des conducteurs de véhicules. Tous les cas de mortalité liés à la chasse à l'orignal provenaient de chasseurs de subsistance, mais ce n'était pas le cas de certaines chasses au cerf de Virginie ; par souci de clarté, nous les désignons respectivement par « chasses de subsistance à l'orignal » et « chasses de subsistance au cerf ». Les indices de mortalité liée à des problèmes de santé comprenaient une diminution de la vitesse de déplacement avant la mort, une perte de poils et des tissus infectés (Wünschmann et al. 2015). Lorsque cela était possible, nous avons envoyé des échantillons d'organes au laboratoire de diagnostic vétérinaire de l'université du Minnesota, à St. Paul, dans le Minnesota, pour une analyse des agents pathogènes (Carstensen et al. 2018). Nous avons exclu les cas de mortalité survenus dans les 7 jours suivant la capture, car le comportement des animaux et le risque de mortalité peuvent être altérés pendant cette période (Northrup et al. 2014).

Les états saisonniers d'occupation de l'espace et les stratégies de déplacement avaient déjà été déterminés pour l'orignal et le cerf de Virginie sur le GPIR et à proximité, à l'aide respectivement d'analyses par grappes (Basille et al. 2013) et de modèles de déplacement par ponts browniens (Merkle et al. 2022) (Wehr 2023). Les états d'occupation de l'espace chez l'orignal étaient le printemps (11 mars-13 avril), la période pré-parturition (14 avril-6 mai), l'été (7 mai-17 octobre) et l'hiver (18 octobre-10 mars ; Wehr 2023). Les états d'occupation de l'espace chez le cerf étaient l'été (24 avril-18 novembre) et l'hiver (19 novembre-23 avril ; Wehr 2023). Bien qu'elles n'aient pas été identifiées auparavant comme des phases distinctes d'occupation de l'espace, nous avons également considéré la **migration printanière** des cerfs (du 4 avril au 2 mai) et la **migration automnale** (du 10 octobre au 28 novembre) comme des périodes distinctes, car elles caractérisent les déplacements saisonniers de 67% de la population (Wehr 2023). En nous appuyant sur ces déplacements saisonniers, nous avons classé les individus en quatre catégories : **résidents** (un seul domaine vital tout au long de l'année), **migrateurs** (changeant de domaine vital de manière saisonnière entre 2 et 3 domaines), **nomades** (changeant entre ≥ 4 domaines) ou **inconnus** (stratégie de déplacement impossible à évaluer, généralement en raison d'une mortalité ou d'une défaillance du collier peu après la capture ; Wehr 2023).

Nous avons utilisé l'outil « Climate Data Online » de la NOAA pour extraire la profondeur moyenne quotidienne de la neige et la température moyenne quotidienne à partir des stations météorologiques situées dans notre zone d'étude (comté de Cook, Minnesota) entre 2010 et 2022 (NOAA 2022). Nous avons calculé un indice cumulatif de rigueur hivernale (CWSI) en additionnant 1 point pour chaque jour où la hauteur de neige était supérieure à 38 cm et 1 point pour chaque jour où la température ambiante moyenne était inférieure à $-17,7^{\circ}\text{C}$ (DelGiudice et al. 2002, Kautz et al. 2020). Nous avons additionné les scores de manière continue à partir du 19 novembre afin de coïncider avec le début de la phase d'utilisation de l'espace hivernale chez le cerf de Virginie (Wehr 2023) et avec la médiane du premier jour

d'accumulation du CWSI entre 2010 et 2022. Nous avons calculé les GDD à partir des températures quotidiennes moyennes en appliquant une correction latitudinale (van Wijk et al. 2012). Nous avons calculé les DD de manière cumulative à partir du 24 avril, afin de coïncider avec le début de la phase d'occupation estivale de l'espace chez le cerf (Wehr 2023) et la fin de l'accumulation du CWSI. Nous avons utilisé les mêmes valeurs de CWSI et de GDD pour l'orignal et le cerf.

Analyse des données

Afin de tester notre hypothèse selon laquelle l'état d'occupation de l'espace, la stratégie de déplacement et les conditions météorologiques influençaient le risque de mortalité saisonnière, nous avons modélisé la survie hebdomadaire séparément pour les orignaux et les cerfs de Virginie à l'aide de modèles de Cox à risques proportionnels étendus à entrée échelonnée dans R (version 4.2.1 ; Thereau et Grambsch 2000, R Core Team 2023). Les modèles de Cox à risques proportionnels ajustent une fonction de risque de base à l'aide du délai jusqu'à l'événement et d'une matrice de covariables (Lin et Wei 1989). Pour préparer nos données de délai jusqu'à l'événement, nous avons regroupé les données de suivi en « années-individus » allant du 1^{er} mars (date moyenne approximative de capture des orignaux et des cerfs) au 28 février de l'année suivante, et attribué des identifiants uniques « année-individu » aux individus suivis pendant plusieurs années. Nous avons reformaté les données de suivi en passant d'un intervalle quotidien à un intervalle hebdomadaire et avons censuré à droite les semaines au cours desquelles un animal n'avait enregistré aucune localisation. Nous avons mis fin au suivi si l'animal mourait ou était censuré (individu vivant au 28 février, collier défaillant ou collier retiré intentionnellement). Lorsqu'un animal mourait, nous enregistrions un événement de mortalité et mettions fin au suivi (Kautz et al. 2020, Therneau et al. 2023). Nous avons inclus des covariables pour chacune de nos quatre premières prédictions dans notre matrice de covariables. Nous avons inclus les états d'utilisation de l'espace des orignaux (hiver, printemps, pré-parturition et été) et des cerfs de Virginie (hiver, été, migration printanière et migration automnale), les stratégies de déplacement des orignaux (sédentaire, nomade, migratoire ou inconnue) et des cerfs (sédentaire, migratoire ou inconnue), le CSI hebdomadaire moyen et le DD hebdomadaire moyen. Nous avons en outre inclus des covariables de nuisance concernant le sexe et le statut de gestation des orignaux (mâle ou femelle : positif, négatif ou inconnu) ainsi que le sexe des cerfs (femelle ou mâle), en raison de leur influence potentielle sur la survie au sein des populations chassées (Nelson et Mech 1986, Ballard et al. 1991). Afin d'évaluer notre prédiction finale, nous avons développé des modèles incluant et excluant les mortalités dues à la chasse.

Nous avons élaboré 2 modèles pour les orignaux et 4 pour les cerfs (**Tableau 1**). Nous avons produit les 2 modèles supplémentaires pour les cerfs afin de tenir compte d'éventuels pics de mortalité saisonnière spécifiques à la migration (Wehr 2023). Nous avons ajusté tous les modèles à l'aide de la fonction `coxph` du package R « survival » (Andersen et Gill 1982, Therneau 2022, Thereau et al. 2023). Nous avons rapporté les rapports de risque pour chaque covariable et considéré les covariables comme statistiquement significatives si la valeur *p* était inférieure à 0,05 et si l'intervalle de confiance (IC) à 95% du rapport de risque ne chevauchait pas 1,00. Nous avons présenté les résultats à l'aide des estimations de Kaplan-Meier du package R « survminer » (Rich et al. 2010, Kassambra et al. 2021). Pour les cerfs, nous avons comparé les modèles incluant uniquement les états d'occupation de l'espace en été et en hiver

à ceux incluant les quatre saisons à l'aide du critère d'information d'Akaike pour les petits échantillons (AIC ; Hurvich et Tsai 1989, Mazerolle 2023).

TABLEAU 1. Covariables incluses dans chaque modèle candidat de Cox à risques proportionnels portant sur la mortalité des orignaux et des cerfs de Virginie sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), entre 2010 et 2022. Les états d'occupation de l'espace, les stratégies de déplacement et le sexe étaient des variables catégorielles dont les catégories disponibles ont été incluses. L'indice cumulatif de rigueur hivernale (CWSI) et les degrés-jours de croissance (GDD) étaient des covariables continues. Les mortalités dues à la chasse ont été soit incluses, soit exclues des modèles respectifs

Species	Space use states	Movement strategies	Sex	Continuous covariates	Harvest
Moose	Winter, spring, pre-parturition, summer	Resident, nomadic, migratory, unknown	Male, female positive, female negative, unknown	CWSI, GDD	Included
Moose	Winter, spring, pre-parturition, summer	Resident, nomadic, migratory, unknown	Male, female positive, female negative, unknown	CWSI, GDD	Excluded
Deer	Winter, summer	Resident, migratory, unknown	Male, female	CWSI, GDD	Included
Deer	Winter, spring migration, summer, fall migration	Resident, migratory, unknown	Male, female	CWSI, GDD	Included
Deer	Winter, summer	Resident, migratory, unknown	Male, female	CWSI, GDD	Excluded
Deer	Winter, spring migration, summer, fall migration	Resident, migratory, unknown	Male, female	CWSI, GDD	Excluded

Nous avons utilisé des fonctions de risque périodiques paramétriques flexibles et multimodales dans le package R cyclomort pour estimer le nombre de pics de mortalité ainsi que les dates et durées de ces pics, avec des intervalles de confiance à 95% (Gurarie et al. 2020). L'intérêt de ces modèles réside dans l'estimation temporelle de la fonction de risque, qui décrit les périodes de risque de mortalité accru (Gurarie et al. 2020). Nous avons utilisé les mêmes délimitations par année et par individu que celles de nos modèles de risques proportionnels de Cox dans ces modèles multimodaux et avons, de la même manière, inclus et exclu les mortalités liées à la chasse.

Nous avons saisi les données de mortalité par année et par individu pour les deux espèces dans chacune des six fonctions de risque périodiques, avec 0 à 5 pics de mortalité possibles représentant le nombre de transitions possibles entre les états d'utilisation de l'espace. Nous avons évalué l'adéquation du modèle à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC ; Gurarie et al. 2020, Ewing et al. 2023).

RESULTATS

Orignaux

Nous avons suivi 109 orignaux adultes pendant 11 ans, ce qui représente 283 « années-orignal » (10 972 « semaines-orignal »), et nous avons recensé 42 cas de mortalité. En années-orignal, notre échantillon comprenait 51 mâles (18,0%), 88 femelles gestantes (31,1%), 22 femelles non gestantes (7,8%) et 122 femelles dont le statut de gestation était inconnu (43,1%). Notre échantillon représentait 149 années-orignaux nomades (52,7%), 89 résidentes

(31,4%), 24 migratrices (8,5%) et 21 dont la stratégie de déplacement était inconnue (7,4%). Les causes immédiates de mortalité des orignaux comprenaient 17 problèmes de santé (40,5% ; 5 cas de ver cérébral [*Parelaphostrongylus tenuis*], 5 cas de tique d'hiver [*Dermacentor albipictus*], 7 problèmes de santé non spécifiques), 8 prédateurs par le loup gris (19,0%), 4 prises par des chasseurs de subsistance (9,5%) et 13 causes inconnues (31,0%).

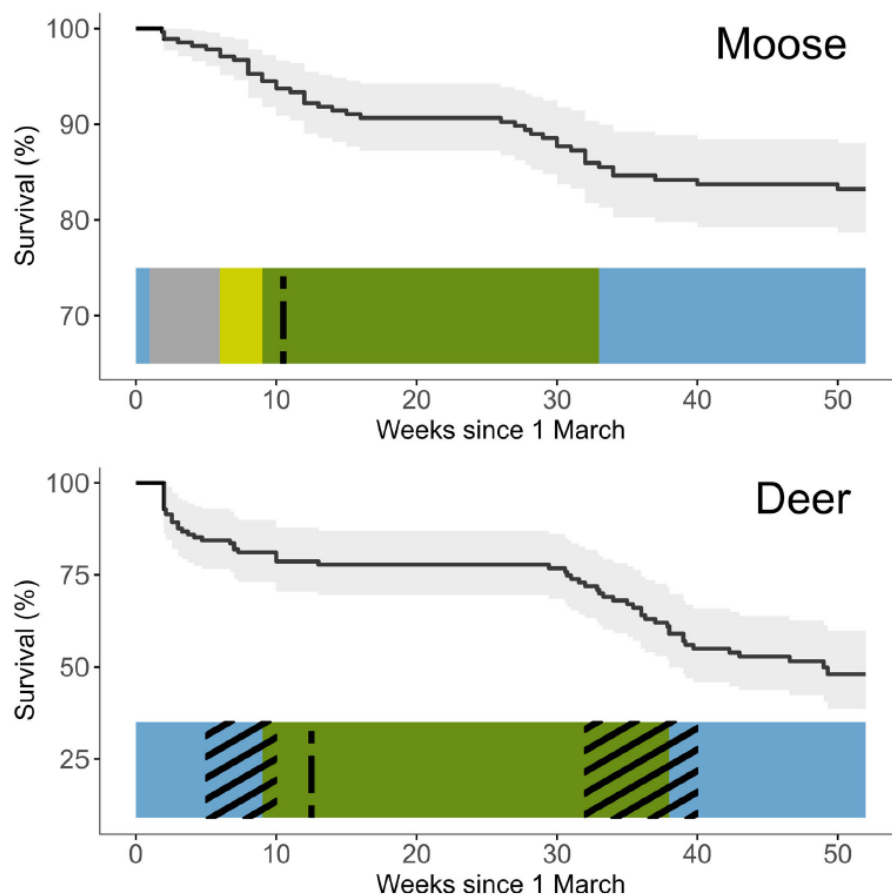


FIGURE 2. Taux de survie des orignaux (2010-2021) et des cerfs à queue blanche (2016-2022) sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis). Les lignes noires continues indiquent le pourcentage moyen de survie de la population, tandis que les zones grisées représentent les intervalles de confiance à 95% des estimations de Kaplan-Meier. Les couleurs représentent les phases d'occupation de l'espace : le gris correspond au printemps, le jaune à la période précédant la mise-bas, le vert à l'été et le bleu à l'hiver. Les lignes noires en pointillés indiquent les dates médianes annuelles de mise bas, et les lignes noires diagonales représentent les périodes de migration printanière et automnale. Les modèles tiennent compte de la mortalité due à la chasse

Le **taux de survie annuel moyen** des orignaux était de 83,2% (IC à 95% = 78,7, 88,0 ; **Figure 2**). Nos modèles de risques proportionnels de Cox ont indiqué que les états d'utilisation de l'espace au printemps (catégorie de référence) et avant la mise bas (IC à 95% = 0,01, 1,10 ; $P = 0,06$) présentaient les rapports de risque les plus élevés, suivis des états d'occupation de l'espace « été » (IC à 95% = <0,01, 0,04 ; $P < 0,01$) et « hiver » (IC à 95% = <0,01, <0,01 ; $P < 0,01$) (**Tableau 2** ; Tableau S1, disponible dans les informations complémentaires). Le modèle cyclomort multimodal a corroboré ce résultat, indiquant la présence de deux pics de mortalité (Tableau S2, disponible dans les informations complémentaires) : l'un centré sur le 25 avril (IC à 95% = 9 avril, 12 mai) pendant 54 jours (IC à 95% = 29, 90) au cours des états d'occupation de l'espace printanier et pré-partum, et un autre pendant la transition entre les états d'occupation de l'espace estival et hivernal,

centré sur le 8 octobre (IC à 95% = 17 septembre, 19 octobre) pendant 25 jours (IC à 95% = 11, 55). Les causes de mortalité au printemps et avant la mise bas ($n = 17$) étaient principalement liées à des problèmes de santé (52,9%), à des prédateurs par le loup gris (17,6%) ou à des causes inconnues (29,4%), tandis que les causes de mortalité lors de la transition entre l'été et l'hiver provenaient de 5 sources différentes (Figure S1, disponible dans les informations complémentaires).

TABLEAU 2. Rapports de risque issus de modèles de Cox à risques proportionnels étendus avec entrée échelonnée, portant sur la mortalité des orignaux sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), 2010-2021. Les rapports de risque >1,00 indiquent une mortalité accrue, tandis que les rapports de risque <1,00 représentent une mortalité réduite

Covariate ^a	Including hunter harvest			Excluding hunter harvest		
	Hazard ratio	Lower CI	Upper CI	Hazard ratio	Lower CI	Upper CI
Pregnant: no	1.27	0.48	3.36	1.80	0.64	5.10
Pregnant: yes	0.34	0.14	0.81	0.49	0.47	3.44
Pregnant: unknown	0.77	0.33	1.84	1.28	0.19	1.26
Movement: nomadic	0.46	0.16	1.30	0.31	0.10	0.94
Movement: resident	0.69	0.23	2.11	0.53	0.17	1.67
Movement: unknown	19.69	6.27	61.80	17.91	5.63	56.98
Space use state: pre-parturition	0.12	0.01	1.10	0.12	0.01	1.14
Space use state: summer	<0.01	<0.01	0.04	<0.01	<0.01	0.04
Space use state: winter	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
GDD	0.73	0.46	1.15	0.73	0.46	1.15
CWSI	0.85	0.44	1.64	0.69	0.33	1.45

^aLa catégorie de référence pour le sexe était les mâles (par rapport aux femelles, en fonction de leur état de gestation), la catégorie de référence pour le statut de déplacement était « migratoire » et la catégorie de référence pour l'état d'occupation de l'espace était « printemps ». Les degrés-jours de croissance (DJC) et l'indice cumulatif de rigueur hivernale (ICRH) étaient des covariables continues

Les **rapports de risque** pour les orignaux sédentaires (IC à 95% = 0,23 ; 2,11 ; $P = 0,52$), nomades (IC à 95% = 0,16 ; 1,30 ; $P = 0,14$) et migratoires (catégorie de référence) étaient similaires, mais les orignaux dont la stratégie de déplacement était inconnue présentaient une mortalité plus élevée (IC à 95% = 6,27, 61,80 ; $P < 0,01$). **Aucune covariable météorologique n'était associée à la mortalité** (Tableau 2 ; Figure S1 ; Tableau S1). Les orignaux femelles gestantes présentaient des rapports de risque inférieurs à ceux des mâles (IC à 95% = 0,14 ; 0,81 ; $P = 0,02$), mais les femelles non gestantes (IC à 95% = 0,48 ; 3,36 ; $P = 0,63$) et ceux dont le statut de gestation était inconnu (IC à 95% = 0,33 ; 1,84 ; $P = 0,56$) présentaient une mortalité similaire à celle des mâles (Tableau S3 ; Figure S2, disponible dans les informations complémentaires). **Lorsque les orignaux abattus étaient censurés, les estimations des modèles restaient similaires pour les modèles de risques proportionnels de Cox (Tableau 2 ; Tableau S1) et les modèles cyclomort multimodaux (Figure 3).** **En revanche**, les orignaux nomades présentaient des rapports de risque plus faibles (IC à 95% = 0,10 ; 0,94 ; $P = 0,04$) que les orignaux migrants, et les orignaux en gestation ne présentaient plus de rapports de risque plus faibles (IC à 95% = 0,47 ; 3,44 ; $P = 0,63$) que les mâles (Tableau 2 ; Tableau S1).

Cerf de Virginie

Nous avons suivi 75 cerfs de Virginie adultes (dont 2 se sont dispersés hors de la zone d'étude et ont été exclus de nos analyses) pendant 6 ans, ce qui a représenté 124 années-cerfs (3 745 semaines-cerfs) et 49 décès. En années-cerfs, notre échantillon comprenait 34 mâles (27,4%)

et 90 femelles (72,6%). Notre échantillon comprenait 69 années-cerfs de type migratoire (55,6%), 30 de type sédentaire (24,2%) et 25 dont la stratégie de déplacement était inconnue (20,2%). Les mortalités de cerfs comprenaient 25 prédatons par des loups gris (51,0%), 13 prises par des chasseurs (26,5%), 3 collisions avec des véhicules (6,1%), 1 prédation par un ours noir (*Ursus americanus*) (2,0%), 1 accident (2,0% ; chute d'une falaise) et 6 causes inconnues (12,2%).

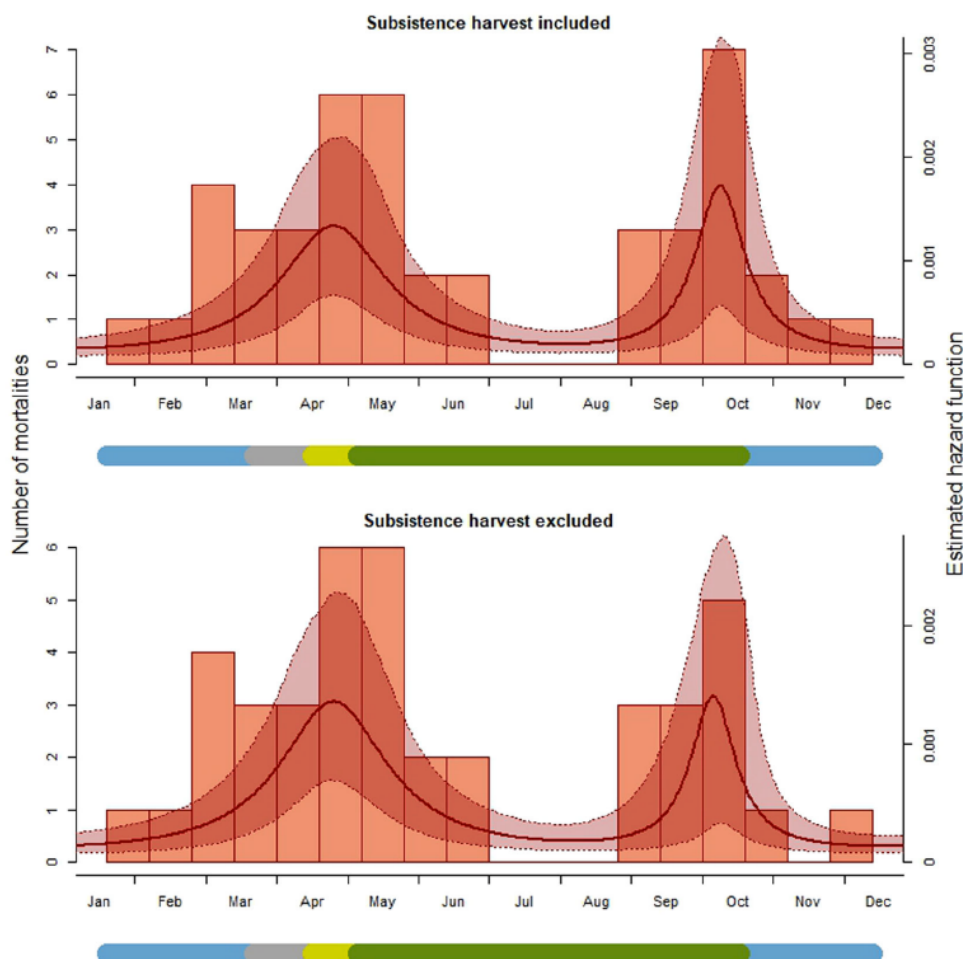


FIGURE 3. Fonction de risque périodique décrivant le risque de mortalité saisonnière des **orignaux** sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), 2010-2021. Le panneau supérieur représente le risque de mortalité en tenant compte de la chasse de subsistance, tandis que le panneau inférieur l'exclut. Les histogrammes indiquent le nombre de décès sur une période donnée ; les lignes pleines représentent la fonction de risque estimée, les zones ombrées indiquant les intervalles de confiance à 95%. Les barres colorées sous les mois correspondent aux phases d'utilisation de l'espace : le gris correspond au printemps, le jaune à la période précédant la mise bas, le vert à l'été et le bleu à l'hiver

Le **taux de survie annuel moyen** des cerfs de Virginie était de 48,0 % (IC à 95% = 38,6, 59,8 ; **Figure 2**). Nos modèles de Cox à risques proportionnels à 2 et 4 saisons, incluant les prises de chasseurs, ne présentaient pas de différence ($\Delta AIC_c = 0,25$, en faveur du modèle à 2 saisons), et les estimations des covariables n'ont pas donné lieu à des interprétations contradictoires (**Tableau 3** ; Tableau S4, disponible dans les informations complémentaires). Les rapports de risque associés aux états d'occupation de l'espace en été (catégorie de référence) et en hiver (IC à 95% = 0,06 ; 8,52 ; $P = 0,79$) indiquaient une mortalité similaire. **Notre modèle cyclomort multimodal a indiqué que la mortalité des cerfs était mieux décrite par deux pics** (Tableau S2). **Ces deux pics de mortalité se sont produits lors des transitions**

entre les états d'occupation de l'espace et les périodes de migration (c'est-à-dire l'hiver, la migration printanière, l'été et la migration automnale). Un pic de mortalité de fin d'hiver, **centré sur le 25 mars** (IC à 95% = 11 mars, 8 avril), a été observé pendant 41 jours (IC à 95% = 23, 69), tandis qu'un pic de mortalité d'automne, **centré sur le 11 novembre** (IC à 95% = 5 novembre, 17 novembre), a été observé pendant 19 jours (IC à 95% = 10, 35). **La prédation par le loup gris était responsable de la majeure partie de la mortalité de fin d'hiver** ($n = 13$, 76,5%) et les prélèvements de chasse représentaient la majeure partie de la mortalité d'automne ($n = 11$, 78,6% ; Figure S1).

TABLEAU 3. Rapports de risque issus de modèles de Cox à risques proportionnels étendus à entrée échelonnée, portant sur la mortalité du cerf de Virginie sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), entre 2010 et 2021. Les modèles incluent ou excluent les prises de chasse et excluent les migrations printanières et automnales en tant qu'états d'occupation de l'espace (2 saisons) ou les incluent (4 saisons). Les rapports de risque >1,00 indiquent une mortalité accrue, tandis que les rapports de risque <1,00 représentent une mortalité réduite. Nous indiquons entre parenthèses, à côté des noms des modèles, le critère d'information d'Akaike pour les petits échantillons (AICc)

Covariate ^a	Including hunter harvest: 2 seasons (392.48)			Including hunter harvest: 4 seasons (392.73)			Excluding hunter harvest: 2 seasons (286.19)			Excluding hunter harvest: 4 seasons (285.32)		
	Hazard ratio	Lower CI	Upper CI	Hazard ratio	Lower CI	Upper CI	Hazard ratio	Lower CI	Upper CI	Hazard ratio	Lower CI	Upper CI
Sex: male	1.56	0.83	2.92	1.51	0.81	2.81	1.22	0.54	2.72	1.19	0.53	2.66
Movement: resident	1.41	0.67	2.99	1.41	0.67	2.98	1.21	0.46	3.13	1.23	0.47	3.18
Movement: unknown	5.81	2.82	11.96	5.64	2.76	11.54	5.82	2.67	12.67	5.95	2.76	12.85
Space use state: spring migration				2.80	0.47	8.10				4.37	0.61	31.22
Space use state: fall migration				2.16	0.58	16.65				1.76	0.37	8.31
Space use state: winter	0.71	0.06	8.52	6.19	0.81	47.41	2.27	0.13	40.44	11.68	1.18	115.25
GDD	1.40	0.53	3.70	1.03	0.54	1.95	0.96	0.31	2.90	0.99	0.52	1.86
CWSI	2.30	1.20	4.38	2.95	1.53	5.69	2.14	0.99	4.66	2.72	1.22	6.07

^aLa catégorie de référence pour le sexe était « femelles », celle pour le statut de déplacement était « migratoire » et celle pour l'état d'occupation de l'espace était « été ». Les degrés-jours de croissance (DJC) et l'indice cumulatif de rigueur hivernale (CWSI) étaient des covariables continues

Les **rapports de risque** des cerfs de Virginie résidents (IC à 95% = 0,67 ; 2,99 ; $P = 0,37$) et migrateurs (catégorie de référence) étaient similaires dans notre modèle de risques proportionnels de Cox, mais les cerfs dont la stratégie de déplacement était inconnue présentaient des rapports de risque plus élevés (IC à 95% = 2,82 ; 11,96 ; $P < 0,01$), tout comme l'ensemble des cerfs lorsque le CWSI était plus élevé (IC à 95% = 1,20, 4,38 ; $P = 0,01$; **Tableau 3** ; Figure S1). **Les femelles (catégorie de référence) et les mâles (IC à 95% = 0,83 ; 2,92 ; $P = 0,16$) présentaient des rapports de risque similaires** (Figure S2), et les GDD (IC à 95% = 0,53 ; 3,70 ; $P = 0,50$) n'ont pas influencé la mortalité.

Lorsque les mortalités liées à la chasse ont été censurées, les modèles à 2 et 4 saisons ne présentaient pas de différence ($\Delta AIC_c = 0,87$, en faveur du modèle à 4 saisons) et ont produit des coefficients et des interprétations similaires (**Tableau 3** : Tableau S5, disponible dans les informations complémentaires). La seule exception concernait la mortalité, qui était plus élevée pendant la phase d'occupation hivernale dans le modèle à 4 saisons sans récolte (IC à 95% = 1,18–115,25 ; $P = 0,04$). Parallèlement à cette exception, la date (7 novembre [IC à 95% : 11 octobre – 3 décembre]) et la durée (47 jours [IC à 95% : 16 – 103]) du pic de mortalité automnal dans notre modèle cyclomort multimodal sans prélèvement différaient de celles du modèle à deux saisons (**Figure 4**).

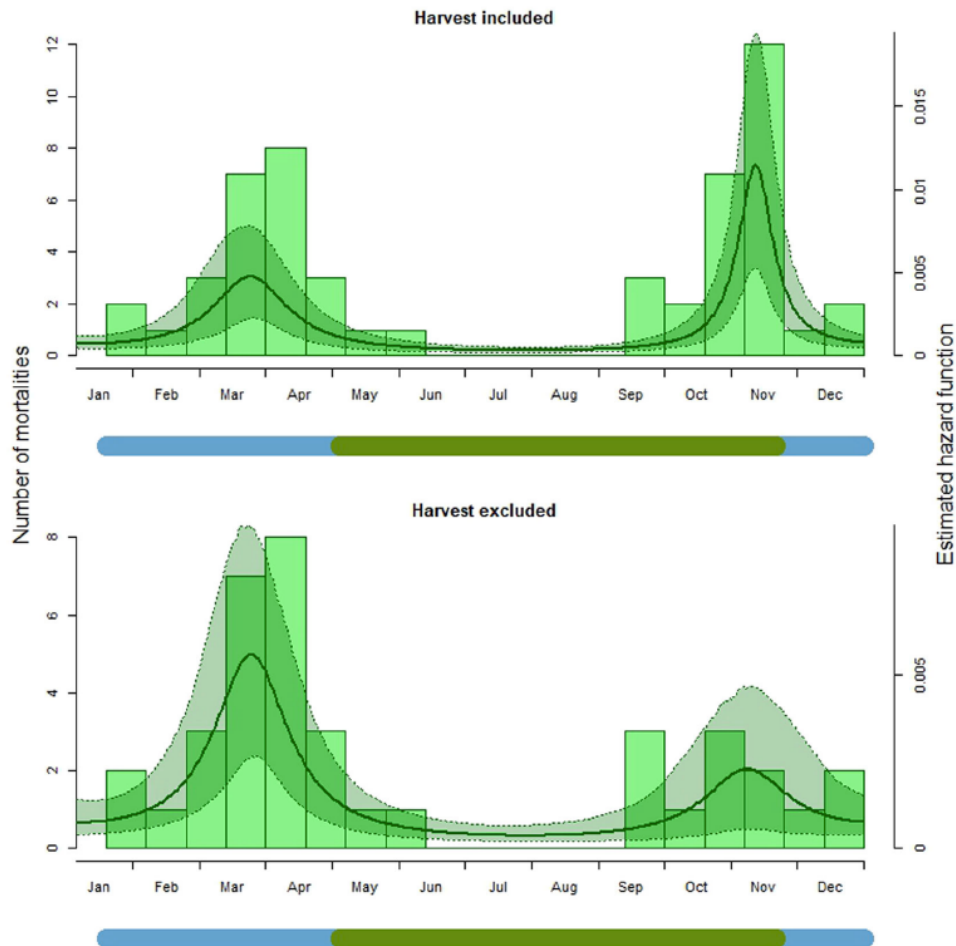


FIGURE 4. Fonction de risque périodique décrivant le risque de mortalité saisonnière des cerfs à queue blanche sur la Réserve Indienne de Grand Portage et à proximité, dans le Minnesota (États-Unis), 2016-2022. Le graphique du haut modélise le risque de mortalité en tenant compte des prélèvements, tandis que celui du bas ne les prend pas en compte. Les histogrammes représentent le nombre de décès sur une période donnée ; les lignes pleines représentent la fonction de risque estimée, les zones ombrées indiquant les intervalles de confiance à 95%. Les barres colorées sous les mois représentent les états d'occupation de l'espace, le vert correspondant à l'été et le bleu à l'hiver

DISCUSSION

Le risque de mortalité chez l'orignal et le cerf de Virginie était le plus élevé pendant les périodes de transition entre les différents états d'occupation de l'espace, ce qui a **partiellement confirmé** notre première hypothèse. Le risque de mortalité chez l'orignal a atteint son **pic en avril**, lors des transitions entre les états d'occupation de l'espace « printemps-pré-parturition-été », et **en octobre**, lors de la transition entre les états « été-hiver ». Le risque de mortalité chez le cerf de **Virginie** a atteint son **pic en mars**, juste avant les mouvements migratoires printaniers, et **en novembre**, pendant la période de migration automnale. Ailleurs, la mortalité des orignaux et des cerfs était également la plus élevée à la fin de l'hiver et pendant les saisons de chasse d'automne (Lenarz et al. 2009, Musante et al. 2010, Dellinger et al. 2018, Kautz et al. 2020). Les orignaux et les cerfs de notre zone d'étude présentaient des saisons écologiques similaires (définies par les états d'occupation de l'espace dans cette étude) à celles des populations d'autres régions (Basille et al. 2013, Francis et al. 2021, Petroelje et al. 2021). La mortalité des caribous dans les Territoires du Nord-Ouest, au Canada, a atteint son pic fin avril et mi-juillet (Gurarie et al. 2020, Kelly 2020), ce qui correspond probablement à des périodes de transition entre les saisons écologiques (à savoir

la dispersion printanière, la période précédant la mise-bas, la mise bas et la fin de l'été), telles qu'identifiées chez les caribous du Québec, au Canada (Basille et al. 2013). Les évaluations de la fonction de risque liées aux pics de mortalité saisonniers sont rarement menées (Gurarie et al. 2020, Kelly 2020, Ewing et al. 2023), et nous avons approfondi cette approche en examinant la mortalité en relation directe avec les saisons écologiques.

Contrairement à notre deuxième hypothèse, la stratégie de déplacement n'a, dans l'ensemble, pas influencé la mortalité. Les originaux migrants, nomades et sédentaires présentaient une mortalité similaire, tout comme les cerfs de Virginie migrants et sédentaires. La migration est souvent risquée en raison d'une vigilance réduite et d'une moindre familiarité avec les nouveaux territoires (Hebblewhite et Merrill 2007, Hopcraft et al. 2014, Forrester et al. 2015, Gehr et al. 2020). Au sein des populations d'originaux partiellement migratoires, les individus migrants courent généralement un risque plus élevé que les résidents (Hebblewhite et Merrill 2009, Robinson et al. 2010), et les cerfs migrants de notre système d'étude présentent un chevauchement spatial plus important avec les loups (Wehr 2023). L'ampleur des mouvements migratoires dans notre système d'étude pourrait expliquer ces résultats contrastés. Les aires de répartition hivernales et estivales des originaux migrants sont distantes de 1 à 20 km, contre 3 à 33 km pour les cerfs (Wehr 2023).

En comparaison, les distances de migration des wapitis sont généralement plus importantes, et la pression de prédation peut varier davantage entre leurs aires de répartition saisonnières (Kauffman et al. 2020, Hebblewhite et al. 2021). Il se peut également que le chevauchement spatial ne soit pas synonyme de risque dans notre système d'étude (Hebblewhite et al. 2005, Wehr 2023) ou que les cerfs sédentaires soient exposés à des risques de mortalité non évalués dans cette étude, puisque 3 des 4 cas de mortalité automnale de cerfs de cause inconnue concernaient des individus sédentaires. Le fait que les cerfs migrants n'aient pas présenté une mortalité plus élevée que les résidents a des implications importantes pour la transmission des maladies dans le contexte du déclin des populations d'originaux du Minnesota (Oliveira-Santos et al. 2021, Severud et al. 2023). Les originaux et les cerfs dont les stratégies de déplacement étaient inconnues ont présenté une mortalité plus élevée dans nos analyses, mais cela était probablement dû au fait que ces animaux sont morts avant que leur stratégie de déplacement puisse être correctement évaluée (Wehr 2023).

Notre troisième hypothèse concernant la rigueur de l'hiver a reçu un soutien mitigé. Les originaux ont connu un pic de mortalité à la fin de l'hiver, principalement dû à la prédation par le loup gris et à des problèmes de santé. Les originaux sont probablement plus sensibles aux effets cumulatifs de la malnutrition saisonnière et des parasites (c'est-à-dire les tiques d'hiver ; Wolf et al. 2021) à la fin de l'hiver, ce qui les expose à un risque accru de prédation et de mortalité liée à la santé (Musante et al. 2010). Dans notre étude, une sévérité accrue de l'hiver n'a pas permis de prédire une augmentation du risque de mortalité chez les originaux ; cela s'explique peut-être par le fait que les originaux peuvent tirer parti d'une couche de neige plus épaisse pour réduire le risque de prédation par le loup gris (Fuller 1991, Dussault et al. 2005). **En comparaison**, les cerfs de Virginie étudiés dans notre étude ont connu un risque de mortalité plus élevé lors des hivers plus rigoureux et au cours des étés suivant ces hivers rigoureux. Ce résultat concorde avec des travaux antérieurs indiquant que la rigueur de l'hiver au cours de l'année en cours et de l'année précédente peut entraîner des goulots d'étranglement de survie à la fin de l'hiver et réduire la survie (Mech et al. 1987, Kautz et al.

2020). Ce résultat corrobore également les modèles indiquant que l'aire de répartition des cerfs vers le nord s'étendra à mesure que la rigueur hivernale diminuera avec le changement climatique (Kennedy-Slaney et al. 2018, Hinton et al. 2022), ce qui pourrait avoir des effets négatifs sur les populations d'orignaux (Barber-Meyer et Mech 2016, Carstensen et al. 2018, Oliveira-Santos et al. 2021). Nous reconnaissons toutefois que l'indicateur que nous avons utilisé pour évaluer la rigueur de l'hiver (CWSI ; DelGiudice et al. 2002) pourrait ne pas expliquer suffisamment la variabilité des conditions hivernales et son influence sur les orignaux et les cerfs. Le seuil de profondeur de neige pris en compte par le CWSI (38 cm) pourrait être trop bas pour avoir une incidence sur la mortalité des orignaux. **De plus**, le CWSI pondère de manière égale toutes les profondeurs de neige supérieures au seuil et ne tient pas compte de la qualité de la neige (c'est-à-dire sa densité ou la dureté de la couche supérieure), ce qui influence probablement la mobilité des orignaux, des cerfs et des loups gris.

Bien que notre **quatrième hypothèse**, selon laquelle une augmentation des DD réduirait le risque de mortalité, n'ait pas été confirmée, il est possible que le pic de mortalité des orignaux à la fin de l'été reflète une deuxième période de vulnérabilité de ces animaux face aux parasites (par exemple, le ver du cerveau), à la malnutrition saisonnière et à la prédation. **À l'appui de cette hypothèse**, d'autres chercheurs ont rapporté que les orignaux du Minnesota subissaient un **stress thermique** en été et privilégiaient les abris thermiques (Street et al. 2016, Carstensen et al. 2018). Une analyse plus approfondie de la mortalité des orignaux, utilisant le seuil métabolique thermique comme indicateur de stress thermique, a fait état d'une baisse de la survie dans des conditions plus chaudes (Lenarz et al. 2009). L'augmentation des degrés-jours (DD) n'a pas non plus entraîné de baisse de la mortalité du cerf de Virginie pendant l'été ni au cours de l'hiver suivant. Ce résultat **contraste** avec la survie du cerf mulot (Hobbs 1989) et les données indiquant que la masse corporelle du cerf de Virginie est améliorée par un verdissement précoce (McGraw et al. 2020). Bien que les GDD constituent un bon indicateur de la croissance forestière, d'autres variables climatiques non évaluées dans notre étude (par exemple, les précipitations) influencent la disponibilité du fourrage (Dox et al. 2022). Nous recommandons que les analyses futures prennent en compte des indicateurs améliorés du fourrage estival (par exemple, l'utilisation individuelle des ressources ou des inventaires annuels de la végétation) comme prédicteurs du risque de mortalité.

Nos modèles ont produit des résultats globalement similaires lorsque les mortalités liées à la chasse ont été exclues, ce qui **contredit notre cinquième prédiction** et suggère que les pics de mortalité automnaux pourraient correspondre à des périodes de mortalité naturelle plus élevée, à l'instar des pics de mortalité de la fin de l'hiver. Une différence entre les modèles multimodaux avec et sans chasse résidait dans l'élargissement du pic de mortalité automnal du cerf de Virginie lorsque la chasse était exclue. Une explication possible de cette différence réside dans le fait que les saisons de chasse se déroulent généralement à des périodes similaires chaque année. Le pic de mortalité automnal des cerfs que nous avons estimé en tenant compte de la chasse (11 novembre) coïncidait avec le milieu des saisons annuelles de chasse au cerf à la carabine en Ontario (par exemple, du 7 octobre au 15 décembre en 2023 ; OMNRF 2023) et dans le Minnesota (par exemple, du 4 au 18 novembre en 2023 ; MNDR 2023b), périodes durant lesquelles les membres de la bande de Grand Portage affichent également un pic d'effort de chasse et de prélèvements (Bande de Grand Portage des

Chippewas du lac Supérieur, données non publiées). Le fait que ce pic de mortalité automnale des cerfs soit resté présent lorsque les mortalités dues à la chasse ont été exclues, bien que la chasse soit la principale cause de mortalité durant cette période, était inattendu.

La présence d'un **deuxième pic** de mortalité naturelle pourrait corroborer l'hypothèse selon laquelle les cerfs migrateurs sont exposés à un risque accru de prédation par le loup gris pendant la période de migration automnale (Wehr 2023), à l'instar d'autres ongulés (Kojola et al. 2004, Hebblewhite et Merrill 2007), les six cas de mortalité de cerfs migrateurs non liés à la chasse et dont la cause est connue, survenus à l'automne, ayant été directement ou indirectement attribués aux loups gris.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Les orignaux et les cerfs de Virginie ont présenté des pics de mortalité naturelle à l'automne et à la fin de l'hiver. Les pics de mortalité hivernale résultent probablement de la rareté des ressources en hiver. Le pic naturel de mortalité automnale des orignaux était probablement dû au stress thermique induit par l'été, et la majeure partie de la mortalité naturelle automnale des cerfs a été attribuée à la prédation par les loups gris sur les individus en migration.

La variation du rapport de risque pour les **orignaux** pendant l'automne était négligeable lorsque les prélèvements des chasseurs de subsistance étaient pris en compte. Ce résultat indique que les prélèvements d'orignaux à des fins de subsistance effectués par les membres de la bande de Grand Portage sont probablement **compensatoires**, ce qui justifie leur utilisation durable et continue de cette ressource. **En comparaison**, les rapports de risque automnaux pour les **cerfs** ont considérablement varié lorsque les prélèvements des chasseurs ont été pris en compte, ce qui suggère que ces prélèvements sont **en partie additifs** et pourraient réduire la transmission de maladies des cerfs aux orignaux, tout en contribuant aux efforts de conservation des orignaux menés par la bande de Grand Portage.

REFERENCES

- 1854 Treaty Authority. 2023. Treaty harvest. <https://www.1854treatyauthority.org/treaty-harvest/treaty-harvest.html>. Accessed 11 Nov 2023.
- Andersen, P. K., and R. D. Gill. 1982. Cox's regression model for counting processes: a large sample study. *Annals of Statistics* 10:1100–1120.
- Avgar, T., G. Street, and J. M. Fryxell. 2014. On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology* 92:481–490.
- Ballard, W. B., J. S. Whitman, and D. J. Reed. 1991. Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife Monographs* 114:3–49.
- Barber-Meyer, S. M., and L. D. Mech. 2016. White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) subsidize gray wolves (*Canis lupus*) during a moose (*Alces americanus*) decline: a case of apparent competition? *Canadian Field Naturalist* 130:308–314.

- Barros, D. S., A. L. Evans, J. M. Arnemo, F. Stenbacka, and G. Ericsson. 2018. Effective thiafentanil immobilization and physiological responses of free-ranging moose (*Alces alces*) in northern Sweden. *Veterinary Anaesthesia and Analgesia* 45:502–509.
- Basille, M., D. Fortin, C. Dussault, J. P. Ouellet, and R. Courtois. 2013. Ecologically based definition of seasons clarifies predator–prey interactions. *Ecography* 36:220–229.
- Bastille-Rousseau, G., N. D. Rayl, E. H. Ellington, J. A. Schaefer, M. J. L. Peers, M. A. Mumma, S. P. Mahoney, and D. L. Murray. 2016. Temporal variation in habitat use, co-occurrence, and risk among generalist predators and a shared prey. *Canadian Journal of Zoology* 94:191–198.
- Canada Centre for Remote Sensing, Canada Centre for Mapping and Earth Observation, Natural Resources Canada, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional Forestal, Instituto Nacional de Estadística y Geografía, and United States Geological Survey. 2020. 2015 land cover of North America at 30 meters. Canada Centre for Remote Sensing, Ottawa, Ontario, Canada.
- Carstensen, M., E. C. Hildebrand, D. Plattner, M. Dexter, V. St-Louis, C. Jennelle, and R. G. Wright. 2018. Determining cause-specific mortality of adult moose in northeast Minnesota, February 2013–July 2017. Pages 236–247 in L. Cornicelli, M. Carstensen, M. A. Larson, N. Davros, and B. Davis, editors. *Summaries of wildlife research findings 2016*. Minnesota Department of Natural Resources, St. Paul, USA.
- Collins, C., and R. Kays. 2011. Causes of mortality in North American populations of large and medium-sized mammals. *Animal Conservation* 14:474–483.
- Couriot, O. H., M. D. Cameron, K. Joly, J. Adamczewski, M. W. Campbell, T. Davison, A. Gunn, A. P. Kelly, M. Leblond, J. Williams, et al. 2023. Continental synchrony and local responses: climatic effects on spatiotemporal patterns of calving in a social ungulate. *Ecosphere* 14:e4399.
- Couriot, O. H., A. J. M. Hewison, S. Saïd, F. Cagnacci, S. Chamaillé-Jammes, J. D. C. Linnell, A. Mysterud, W. Peters, F. Urbano, and M. Heurich. 2018. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore. *Oecologia* 187:47–60.
- Cunningham, C. X., G. E. Liston, A. K. Reinking, N. T. Boelman, T. J. Brinkman, K. Joly, M. Hebblewhite, S. Boutin, S. Czetwertynski, and L. E. Sielecki. 2022. Human and animal movements combine with snow to increase moose-vehicle collisions in winter. *Environmental Research Letters* 17:125007.
- Darlington, S., A. Ladle, A. C. Burton, J. P. Volpe, and J. T. Fisher. 2022. Cumulative effects of human footprint, natural features and predation risk best predict seasonal resource selection by white-tailed deer. *Scientific Reports* 12:1072.
- DelGiudice, G. D., M. R. Riggs, P. Joly, and W. Pan. 2002. Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 66:698–717.
- Dellinger, J., C. Shores, M. Marsh, M. Heithaus, W. Ripple, and A. Wirsing. 2018. Impacts of recolonizing gray wolves (*Canis lupus*) on survival and mortality in two sympatric ungulates. *Canadian Journal of Zoology* 96:760–768.
- Dox, I., B. Marien, P. Zuccarini, L. J. Marchand, P. Prislán, J. Gricar, O. Flores, F. Gehrmann, P. Fonti, H. Lange, et al. 2022. Wood growth phenology and its relationship with leaf phenology in deciduous forest trees of the temperate zone of Western Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 327:109229.
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton, and H. Jolicœur. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28:619–628.
- Ewing, S. R., C. E. Thomas, N. Butcher, B. Denman, D. J. T. Douglas, D. I. K. Anderson, G. Q. A. Anderson, J. Bray, S. Downing, and R. Dugan. 2023. Illegal killing associated with gamebird management accounts for up to three-quarters of annual mortality in hen harriers *Circus cyaneus*. *Biological Conservation* 283:110072.
- Forrester, T. D., D. S. Casady, and H. U. Wittmer. 2015. Home sweet home: fitness consequences of site familiarity in female black-tailed deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:603–612.
- Francis, A. L., C. Procter, G. Kuzyk, and J. T. Fisher. 2021. Female moose prioritize forage over mortality risk in harvested landscapes. *Journal of Wildlife Management* 85:156–168.
- Fuller, T. K. 1991. Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Canadian Journal of Zoology* 69:283–287.
- Furey, N. B., J. B. Armstrong, D. A. Beauchamp, and S. G. Hinch. 2018. Migratory coupling between predators and prey. *Nature Ecology & Evolution* 2:1846–1853.
- Gehr, B., N. C. Bonnot, M. Heurich, F. Cagnacci, S. Ciuti, A. M. Hewison, J. M. Gaillard, N. Ranc, J. Premier, and K. Vogt. 2020. Stay home, stay safe—site familiarity reduces predation risk in a large herbivore in two contrasting study sites. *Journal of Animal Ecology* 89:1329–1339.
- Gehr, B., E. J. Hofer, M. Pewsner, A. Ryser, E. Vimercati, K. Vogt, and L. F. Keller. 2018. Hunting-mediated predator facilitation and superadditive mortality in a European ungulate. *Ecology and Evolution* 8:109–119.
- Government of Ontario. 2023a. Moose hunting activity and harvests. <https://data.ontario.ca/dataset/moose-hunting-activity-and-harvests>. Accessed 25 Jan 2024.

- Government of Ontario. 2023b. White-tailed deer hunting activity and harvest. <https://data.ontario.ca/dataset/white-tailed-deer-hunting-activity-and-harvest>. Accessed 25 Jan 2024.
- Gurarie, E., P. R. Thompson, A. P. Kelly, N. C. Larter, W. F. Fagan, and K. Joly. 2020. For everything there is a season: analysing periodic mortality patterns with the cyclomort R package. *Methods in Ecology and Evolution* 11:129–138.
- Hebblewhite, M., H. Martin, S. Williams, G. Coulombe, M. Hessami, B. Gano, E. Merrill, M. Trottier, J. Normandeau, M. Flowers, et al. 2021. Ya Ha Tinda elk project: long-term monitoring of the partially migratory Ya Ha Tinda elk population, predators, and foraging resources. University of Montana, Missoula, USA.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia* 152: 377–387.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2009. Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* 90:3445–3454.
- Hebblewhite, M., E. H. Merrill, and T. L. McDonald. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos* 111:101–111.
- Hill, J. E., T. L. DeVault, and J. L. Belant. 2019. Cause-specific mortality of the world's terrestrial vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 28:680–689.
- Hinton, J. W., J. E. Hurst, D. W. Kramer, J. H. Stickles, and J. L. Frair. 2022. A model-based estimate of winter distribution and abundance of white-tailed deer in the Adirondack Park. *PLoS One* 17:e0273707.
- Hobbs, N. T. 1989. Linking energy balance to survival in mule deer: development and test of a simulation model. *Wildlife Monographs* 101:3–39.
- Hopcraft, J. G. C., J. M. Morales, H. Beyer, M. Borner, E. Mwangomo, A. Sinclair, H. Olff, and D. T. Haydon. 2014. Competition, predation, and migration: individual choice patterns of Serengeti migrants captured by hierarchical models. *Ecological Monographs* 84:355–372.
- Hurvich, C. M., and C. L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76:297–307.
- Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewski, H. Okarma, and A. L. Ruprecht. 1991. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia* 90:27–36.
- Kassambara, A., M. Kosinski, and P. Biecek. 2021. survminer: drawing survival curves using 'ggplot2'. R package version 0.4.9. <https://cran.r-project.org/package=survminer>
- Kauffman, M. J., H. E. Copeland, E. Cole, M. Cuzzocreo, S. Dewey, J. Fattebert, J. Gagnon, E. Gelzer, T. A. Graves, K. Hersey, et al. 2020. Ungulate migrations of the western United States, volume 1. United States Geological Survey, Laramie, Wyoming, USA.
- Kautz, T. M., J. L. Belant, D. E. Beyer Jr., B. K. Strickland, and J. F. Duquette. 2020. Influence of body mass and environmental conditions on winter mortality risk of a northern ungulate: evidence for a late-winter survival bottleneck. *Ecology and Evolution* 10:1666–1677.
- Kautz, T. M., J. L. Belant, D. E. Beyer Jr., B. K. Strickland, T. R. Petroelje, and R. Sollmann. 2019. Predator densities and white-tailed deer fawn survival. *Journal of Wildlife Management* 83:1261–1270.
- Kelly, A. 2020. Seasonal patterns of mortality for boreal caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in an intact environment. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada.
- Kennedy-Slay, L., J. Bowman, A. A. Walpole, and B. A. Pond. 2018. Northward bound: the distribution of white-tailed deer in Ontario under a changing climate. *Wildlife Research* 45:220–228.
- Kojola, I., O. Huitu, K. Toppinen, K. Heikura, S. Heikkinen, and S. Ronkainen. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. *Journal of Zoology* 263:229–235.
- Lagos, L., J. Picos, and E. Valero. 2012. Temporal pattern of wild ungulate-related traffic accidents in northwest Spain. *European Journal of Wildlife Research* 58:661–668.
- Latham, A. D. M., D. Herries, and M. C. Latham. 2015. Seasonal patterns of resource selection by introduced sika deer (*Cervus nippon*) in Kaweka Forest Park Recreational Hunting Area, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 39: 291–302.
- Lenarz, M. S., M. E. Nelson, M. W. Schrage, and A. J. Edwards. 2009. Temperature mediated moose survival in northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 73:503–510.
- Lin, D. Y., and L. J. Wei. 1989. The robust inference for the Cox proportional hazards model. *Journal of the American Statistical Association* 84:1074–1078.
- Massé, A., and S. D. Côté. 2013. Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology* 91:252–263.
- Mazerolle, M. J. 2023. AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3.2. <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- McGraw, A. M., D. J. Storm, D. R. Bronson, and T. Pearson. 2020. Habitat and weather influence body condition in white-tailed deer, Wisconsin, USA. *Journal of Wildlife Management* 86:e22176.

- Mech, L. D., R. E. McRoberts, R. O. Peterson, and R. E. Page. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *Journal of Animal Ecology* 56:615–627.
- Merkle, J. A., J. Gage, H. Sawyer, B. Lowrey, and M. J. Kauffman. 2022. Migration Mapper: identifying movement corridors and seasonal ranges for large mammal conservation. *Methods in Ecology and Evolution* 13:2397–2403.
- Minnesota Department of Natural Resources [MNDNR]. 2023a. 2022 Minnesota deer harvest report. Minnesota Department of Natural Resources, St. Paul, USA.
- Minnesota Department of Natural Resources [MNDNR]. 2023b. Minnesota hunting & trapping regulations. Minnesota Department of Natural Resources, St. Paul, USA.
- Modafferi, R. D., and E. F. Becker. 1997. Survival of radiocollared adult moose in lower Susitna River Valley, southcentral Alaska. *Journal of Wildlife Management* 61:540–549.
- Musante, A. R., P. J. Pekins, and D. L. Scarpitti. 2010. Characteristics and dynamics of a regional moose *Alces alces* population in the northeastern United States. *Wildlife Biology* 16:185–204.
- National Oceanic and Atmospheric Administration [NOAA]. 2022. Climate Data Online (CDO). National Climatic Data Center, Asheville, North Carolina, USA.
- Nelson, M. E., and L. D. Mech. 1986. Mortality of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 50:691–698.
- Northrup, J. M., C. R. Anderson Jr., and G. Wittemyer. 2014. Effects of helicopter capture and handling on movement behavior of mule deer. *Journal of Wildlife Management* 78:731–738.
- Oliveira-Santos, L. G. R., S. A. Moore, W. J. Severud, J. D. Forester, E. J. Isaac, Y. Chenaux-Ibrahim, T. Garwood, L. E. Escobar, and T. M. Wolf. 2021. Spatial compartmentalization: a nonlethal predator mechanism to reduce parasite transmission between prey species. *Science Advances* 7:eabj5944.
- Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry [OMNRF]. 2023. 2023 hunting regulations summary. Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Peterborough, Canada.
- Petroelje, T. R., J. L. Belant, D. E. Beyer Jr., and N. J. Svoboda. 2020. Identification of carnivore kill sites is improved by verified accelerometer data. *Animal Biotelemetry* 8:18.
- Petroelje, T. R., T. M. Kautz, D. E. Beyer Jr., and J. L. Belant. 2021. Interference competition between wolves and coyotes during variable prey abundance. *Ecology and Evolution* 11:1413–1431.
- R Core Team. 2023. R: a language and environment for statistical computing. Version 4.2.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rich, J. T., J. G. Neely, R. C. Paniello, C. C. J. Voelker, B. Nussenbaum, and E. W. Wang. 2010. A practical guide to understanding Kaplan-Meier curves. *Otolaryngology-Head and Neck Surgery* 143:331–336.
- Robinson, B. G., M. Hebblewhite, and E. H. Merrill. 2010. Are migrant and resident elk (*Cervus elaphus*) exposed to similar forage and predation risk on their sympatric winter range? *Oecologia* 164:265–275.
- Schoenecker, K. A., S. Esmaili, and S. R. B. King. 2023. Seasonal resource selection and movement ecology of free-ranging horses in the western United States. *Journal of Wildlife Management* 87:e22341.
- Severud, W. J., S. S. Berg, C. A. Ernst, G. D. DelGiudice, S. A. Moore, S. K. Windels, R. A. Moen, E. J. Isaac, and T. M. Wolf. 2022. Statistical population reconstruction of moose (*Alces alces*) in northeastern Minnesota using integrated population models. *PLoS One* 17:e0270615.
- Severud, W. J., G. D. DelGiudice, and T. R. Obermoller. 2019. Association of moose parturition and post-parturition habitat with calf survival. *Journal of Wildlife Management* 83:175–183.
- Severud, W. J., T. M. Kautz, J. L. Belant, and S. A. Moore. 2023. Mineral licks as a potential nidus for parasite transmission. *Food Webs* 36:e00299.
- Steiner, W., E. M. Scholl, F. Leisch, and K. Hacklander. 2021. Temporal patterns of roe deer traffic accidents: effects of season, daytime and lunar phase. *PLoS One* 16:e0249082.
- Street, G. M., J. Fieberg, A. R. Rodgers, M. Carstensen, R. Moen, S. A. Moore, S. K. Windels, and J. D. Forester. 2016. Habitat functional response mitigates reduced foraging opportunity: implications for animal fitness and space use. *Landscape Ecology* 31:1939–1953.
- Struck, M., W. J. Severud, Y. M. Chenaux-Ibrahim, E. J. Isaac, J. L. Brown, S. A. Moore, and T. M. Wolf. 2023. Refining the moose serum progesterone threshold to diagnose pregnancy. *Conservation Physiology* 11:coad003.
- Therneau, T. M. 2022. Survival: survival analysis. R package version 3.3-1. <https://cran.r-project.org/package=survival>
- Therneau, T. M., C. Crowson, and E. Atkinson. 2023. Using time dependent covariates and time dependent coefficients in the Cox model. <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-patched/library/survival/doc/timedep.pdf>. Accessed 6 Jun 2023.
- Therneau, T. M., and P. M. Grambsch. 2000. Modeling survival data: extending the Cox model. Springer, New York, New York, USA.
- Thompson, D. P. 2020. The right to hunt and fish therein: understanding Chippewa treaty rights in Minnesota's 1854 Ceded Territory. 1854 Treaty Authority, Duluth, Minnesota, USA.

- Unsworth, J. W., L. Kuck, M. D. Scott, and E. O. Garton. 1993. Elk mortality in the Clearwater drainage of northcentral Idaho. *Journal of Wildlife Management* 57:495–502.
- U.S. Geological Survey. 2020. 1 arc-second digital elevation models (DEMs)—USGS National Map 3DEP downloadable data collection. United States Geological Survey, Reston, Virginia, USA.
- van Wijk, R. E., A. Kölzsch, H. Kruckenberg, B. S. Ebbinge, G. J. D. M. Müskens, and B. A. Nolet. 2012. Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration. *Oikos* 121:655–664.
- VerCauteren, K. C., J. Beringer, and S. E. Hygnstrom. 1999. Use of netted cage traps for capturing white-tailed deer. Pages 155–164 in G. Proulx, editor. *Mammal trapping*. U.S. Department of Agriculture Animal and Plant Health Inspection Service, Fort Collins, Colorado, USA.
- Vucetich, J. A., B. A. Huntzinger, R. O. Peterson, L. M. Vucetich, J. H. Hammill, and D. E. Beyer Jr. 2012. Intra-seasonal variation in wolf *Canis lupus* kill rates. *Wildlife Biology* 18:235–245.
- Warchalowski, M., P. Nowakowski, and A. Dancewicz. 2015. Effect of winter conditions on wild ungulates mortality in the Owl Mountains (Poland). *Folia Forestalia Polonica* 54:187–193.
- Wehr, N. H. 2023. Seasonal movement, space use, and mortality of gray wolves, moose, and white-tailed deer in northeastern Minnesota. Dissertation, Michigan State University, East Lansing, USA.
- Wehr, N. H., H. M. Boone, S. R. Wehr, and J. L. Belant. 2023. Island characteristics and species traits predict mammal diversity across islands of the Great Lakes of North America. *Biodiversity and Conservation* 32:3465–3480.
- Wolf, T. M., Y. M. Chenaux-Ibrahim, E. J. Isaac, A. Wünschmann, and S. A. Moore. 2021. Neonate health and calf mortality in a declining population of North American moose (*Alces alces americanus*). *Journal of Wildlife Diseases* 57:40–50.
- Wünschmann, A., A. G. Armien, E. Butler, M. Schrage, B. Stromberg, J. B. Bender, A. M. Firshman, and M. Carstensen. 2015. Necropsy findings in 62 opportunistically collected free-ranging moose (*Alces alces*) from Minnesota, USA (2003–13). *Journal of Wildlife Diseases* 51:157–165.