

Prédation des loups sur les cerfs de Virginie avant, pendant et après un hiver historiquement doux dans le nord du Minnesota

Ecology and Evolution

WILEY

Ecology and Evolution
Open Access

RESEARCH ARTICLE OPEN ACCESS

Wolf Predation on White-tailed Deer Before, During, and After a Historically Mild Winter in Northern Minnesota

Thomas D. Gable  | Austin T. Homkes | Joseph K. Bump

Department of Fisheries, Wildlife, and Conservation Biology, University of Minnesota, St. Paul, Minnesota, USA

Correspondence: Thomas D. Gable (thomasd.gable@gmail.com)

Received: 25 September 2024 | Revised: 22 October 2024 | Accepted: 29 October 2024

Funding: This work was supported by National Wolfwatcher Coalition, International Wolf Center, Voyageurs Conservancy, 8708 Individual Donors, University of Minnesota, Van Sloun Foundation, Manitou Foundation, Arc'teryx, Vectronic-Aerospace, Minnesota Environment and Natural Resources Trust Fund, NatureSpy.

Résumé

Dans de nombreux écosystèmes boréaux du sud de l'Amérique du Nord, les loups sont les principaux prédateurs du cerf de Virginie, et ce dernier est la principale proie des loups. **De plus**, les interactions entre loups et cerfs sont de plus en plus courantes et continueront de se généraliser à mesure que l'aire de répartition du cerf de Virginie continue de s'étendre vers le nord en Amérique du Nord. **Malgré cela, on dispose de peu d'informations sur les taux de prédation des loups sur les cerfs (c'est-à-dire le nombre de cerfs tués par loup et par unité de temps)** – un indicateur fondamental de la prédation des loups sur les cerfs – et sur la manière dont ces taux varient en fonction de la densité des cerfs, de la densité des loups et des conditions environnementales. Nous avons estimé les taux de prédation des cerfs dus aux loups avant, pendant et après un hiver historiquement doux dans le Grand Écosystème des Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis). Les taux de prédation des cerfs dus aux loups étaient faibles (0,009 à 0,018 cerf/loup/jour) à l'automne, ont atteint un pic en février (0,050 cerf/loup/jour), puis ont rapidement chuté à 0 cerf/loup/jour en avril. Les taux de prédation des loups sur les cerfs que nous avons observés en hiver figuraient parmi les plus bas jamais documentés. Les loups de l'écosystème du Greater Voyageurs semblaient incapables d'attraper et de tuer un nombre suffisant de cerfs pour satisfaire leurs besoins énergétiques quotidiens durant l'hiver 2023-2024 ; **par conséquent**, la plupart des loups ont probablement perdu du poids pendant l'hiver, une période où ils sont généralement au sommet de leur forme physique. **Les taux de prédation par les loups que nous avons observés semblaient bien inférieurs à ceux nécessaires pour réduire la densité de la population de cerfs dans le GVE.** **Ainsi**, nos travaux, combinés à de nombreuses autres études, indiquent que les conditions hivernales sont le principal facteur déterminant de l'évolution des populations de cerfs dans les climats nordiques.

Mots-clés : mortalité des cerfs, taux d'abattage, taux de prédation, prédation hivernale, rigueur de l'hiver, loups

1. INTRODUCTION

Dans de nombreux écosystèmes boréaux du sud de l'Amérique du Nord, le loup est le principal prédateur du cerf de Virginie, et ce dernier est la principale proie du loup (Potvin, Jolicoeur et Huot, 1988 ; Benson et al., 2017 ; Gable, Windels et Bruggink, 2017). Au cours des 100 à 150 dernières années, les systèmes loup-cerf se sont développés à mesure que le cerf de Virginie s'est étendu vers le nord et a supplanté, voire dans certains cas, remplacé, des ongulés auparavant dominants tels que l'orignal et le caribou (Latham et al. 2011). Une grande partie du nord du Minnesota, par exemple, était un écosystème dominé par les loups, les orignaux et les caribous, qui s'est transformé en un écosystème principalement composé de loups et de cerfs en raison de l'exploitation forestière à grande échelle par coupe à blanc au début des années 1900 (Cole 1987). Une évolution similaire de la dynamique loup-proie se poursuit au Canada, où l'expansion vers le nord du cerf de Virginie est favorisée par la combinaison de la modification de l'habitat et du réchauffement climatique (Dawe et Boutin 2016 ; Laurent et al. 2021) — des facteurs qui réduisent simultanément les aires de répartition et/ou les populations d'orignaux et de caribous dans les mêmes zones envahies par les cerfs (Latham et al. 2011 ; Weiskopf, Ledee et Thompson 2019 ; Lamb et al. 2024). Il apparaît donc clairement que les systèmes loup-cerf continueront de s'étendre en Amérique du Nord au cours des années et des décennies à venir (Kennedy-Slaney et al. 2018 ; Dickie et al. 2024). Bien que la relation entre les loups et les cerfs fasse l'objet d'études depuis des décennies (Mech et Barber-Meyer 2015), une grande partie de notre compréhension de la dynamique loup-cerf provient d'études sur la mortalité des cerfs par cause spécifique. Ces travaux ont sans aucun doute été précieux, car ils ont permis aux chercheurs d'estimer les taux de prédation des loups sur les cerfs (c'est-à-dire le pourcentage de la population de cerfs tuée par les loups chaque année ; DelGiudice 1990 ; Kautz et al. 2019 ; Norton, Storm et Van Deelen 2021), de comprendre les schémas de sélection des proies par les loups (Fuller 1990 ; DelGiudice et al. 2006) et de saisir comment les taux de mortalité des cerfs dus à la prédation par les loups varient en fonction des conditions environnementales (Nelson et Mech 1986a ; Kautz et al. 2020). Malgré cela, on dispose de peu d'informations sur les taux de prédation des cerfs par les loups (c'est-à-dire le nombre de cerfs tués par loup et par unité de temps) — un indicateur fondamental de la prédation des loups sur les cerfs (Vucetich et al. 2012) — et sur la manière dont ces taux varient en fonction de la densité des cerfs, de la densité des loups et des conditions environnementales (Gable et Gable 2019 ; Tableau 1). Par exemple, nous n'avons connaissance que de deux études (Vucetich et al. 2012 ; Benson et al. 2017) qui ont rigoureusement estimé les taux de prédation des cerfs causés par les loups à l'aide de méthodes au sol et en étudiant plusieurs meutes (Tableau 1).

Et seule l'une de ces études a analysé les regroupements de positions GPS des loups équipés de colliers pour estimer les taux de prédation (Benson et al. 2017), ce qui constitue la meilleure méthode disponible pour estimer les taux de prédation des grands prédateurs discrets tels que les loups (Metz et al. 2012 ; Elbroch, Lowry et Wittmer 2018 ; Gable et Windels 2018). Les autres estimations des taux de prédation se sont appuyées sur de petits échantillons (souvent une seule meute) et sur des observations aériennes de loups équipés de colliers à très haute fréquence (VHF), ces dernières sous-estimant presque certainement les taux de prédation des loups sur les cerfs (Vucetich et al. 2012).

TABLEAU 1. Toutes les estimations, à notre connaissance, des taux de prédation des cerfs à queue blanche causés par les loups en hiver, d'après une analyse documentaire. Nous avons également inclus l'estimation issue de notre étude. Nous avons utilisé les termes de recherche suivants (et leurs combinaisons) pour identifier la littérature pertinente : « taux de mortalité causés par les loups », « loups et cerfs », « prédation par les loups », « prédation sur les cerfs à queue blanche », « loups et cerfs », « prédation des cerfs par les loups », « taux de mortalité hivernaux causés par les loups » et « cerfs à queue blanche »

Study	Location	Method	Period	Packs studied	Pack kill rate (kills/pack/day)	Individual kill rate (kills/wolf/day)	Biomass acquisition rate (kg/wolf/day)
Benson et al. (2017) ^a	Algonquin Provincial Park, Ontario	GPS clusters	December–March	22	0.12	0.015–0.040	~3.5
Fritts and Mech (1981)	Beltrami State Forest, Minnesota	VHF + aerial observation	December–March	20	0.12	0.03	2.9
Fuller (1989)	North-Central Minnesota	VHF + aerial observation	January–February	5	0.22	0.047	2
Kolenosky (1972)	East-Central Ontario	VHF + aerial observation	January–March	1	0.45	0.056	3.67
Mech and Frenzel (1971) ^b	Superior National Forest, Minnesota	VHF + aerial observation	Winter	1	NA	NA	0.6 ^b
Mech and Karns (1977) ^b	Superior National Forest, Minnesota	VHF + aerial observation	Winter	NA	NA	NA	2.6 ^b
Mech (1977) ^b	Superior National Forest, Minnesota	VHF + aerial observation	Winter	4 ^b	NA	NA	1.6–3.6 ^b
Stenlund (1955) ^c	Superior National Forest, Minnesota	Anecdotes	Winter	UNK	0.25 ^c	NA	4.5
This study	Greater Voyageurs Ecosystem, Minnesota	GPS clusters	February–March	2	0.21	0.033	1.7
Vucetich et al. (2012)	Western Upper Peninsula, Michigan	VHF + ground tracking	December–April	5	0.68	0.141	6.7

^aBenson et al. (2017) ont examiné la prédation des canidés, notamment les loups de l'Est (*Canis lycaon*), les coyotes (*Canis latrans*) et les hybrides de ces deux espèces. Les statistiques présentées ici concernent les canidés dont l'ascendance était principalement celle du loup de l'Est.

^bCes estimations semblent toutes provenir de la même étude. Nous n'avons pas pu accéder à Mech et Frenzel (1971) ni à Mech (1977), le premier étant un rapport et le second les actes d'un colloque. Cependant, Schmidt et Mech (1997) fournissent des statistiques récapitulatives issues de ces études. Nous recommandons de considérer ces estimations avec scepticisme, car nous n'avons trouvé que peu d'éléments indiquant qu'il s'agit d'estimations rigoureuses, et les références à ces estimations du taux de prélèvement par Mech et ses coauteurs dans d'autres articles donnent l'impression qu'il s'agit d'estimations très approximatives (voir, par exemple, la manière dont Mech et Karns (1977) discutent de l'estimation de Mech et Frenzel (1971)). De plus, Schmidt et Mech (1997) indiquent que quatre meutes ont été étudiées dans les actes de la conférence de Mech (1977), mais le titre de cet article était « Évolution de la population et consommation hivernale de cerfs dans une meute de loups du Minnesota », ce qui suggère qu'une seule meute a été étudiée.

^cIl ne s'agit pas d'une estimation fiable et nous ne l'avons incluse ici que parce qu'elle figure dans Schmidt et Mech (1997). Cependant, Stenlund (1955) a fait la remarque suivante à propos de cette estimation : « Bien qu'aucune meute n'ait été suivie pour déterminer exactement combien de cerfs étaient tués, il ressort de notes de terrain éparses sur les déplacements et sur les meutes restant à proximité des proies tuées qu'une meute de trois loups tue un cerf tous les quatre jours pendant l'hiver. »

Compte tenu des changements actuels et prévus des conditions hivernales, il est particulièrement intéressant d'examiner comment les taux de prédation des loups sur les cerfs en hiver varient en fonction de ces conditions, telles que la hauteur de neige, l'état de la neige et la durée de l'enneigement. La plupart des études sur la mortalité des cerfs liées à des causes spécifiques ont mis en évidence une tendance similaire : les taux de prédation des loups sur les cerfs sont généralement faibles lors d'hivers doux et courts, et relativement plus élevés lors d'hivers rigoureux et prolongés (DelGiudice 1990 ; DelGiudice et al. 2006 ; Kautz et al. 2020).

Bien que ces tendances suggèrent que les taux de mortalité hivernale des cerfs dus aux loups dépendent en grande partie des conditions hivernales, les taux de prédation des loups sont souvent faiblement corrélés à leurs taux de mortalité, car les taux de prédation dépendent de la densité des proies, de la densité des loups et des taux de mortalité de ces derniers (Vucetich

et al. 2012). **Pourtant**, certaines données indiquent que les taux de prédation dépendent en grande partie des conditions hivernales. Par exemple, dans une zone à forte neige de la péninsule supérieure du Michigan, les taux de prédation des cerfs causés par les loups ont presque triplé entre le début de l'hiver (0,32 cerf/loup/jour) et la fin de l'hiver (0,95 cerf/loup/jour), principalement en raison de l'augmentation de l'épaisseur de la neige tout au long de l'hiver (Vucetich et al. 2012).

Si les taux de prédation des loups sur les cerfs sont largement modulés par les conditions hivernales, il semble alors probable que les taux d'acquisition de biomasse des loups pendant l'hiver, dans les systèmes loup-cerf, soient également déterminés par ces mêmes conditions.

Cependant, on comprend mal si les différences dans les taux d'acquisition de biomasse des loups, influencés par l'hiver, pourraient avoir une incidence significative sur la dynamique des populations de loups. Nelson et Mech (1986a) ont suggéré « qu'il est concevable que la taille des portées et la survie des louveteaux puissent être affectées par les aléas de la météo hivernale ». Cette notion implique que les conditions hivernales influencent la condition physique (réserves de graisse) des loups par le biais de variations des taux d'acquisition de biomasse au cours des mois précédant la mise-bas : lors d'hivers doux, les loups seraient en moins bonne condition physique et auraient donc moins de louveteaux (c'est-à-dire une taille de portée réduite) et/ou un taux de survie des louveteaux diminué, et inversement. **La taille de la portée peut dépendre, dans une certaine mesure, de la masse corporelle des femelles reproductrices, ce qui indique que la condition physique de certains individus peut influencer le succès reproductif chez les loups** (Stahler et al. 2013). **Cependant**, il est également plausible que les loups soient capables de trouver et de tuer suffisamment de cerfs vulnérables, même lors d'hivers doux, pour constituer des réserves de graisse suffisantes, de sorte que les conditions hivernales n'influencent pas de manière significative le succès reproductif ou la dynamique des populations. Par exemple, les loups de la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, ont consommé en moyenne 7,7 kg par loup et par jour pendant l'hiver, ce qui est bien supérieur à ce qui leur était nécessaire pour couvrir leurs besoins énergétiques quotidiens (estimés entre 3 et 3,25 kg par loup et par jour pour les loups de ce système ; Vucetich et al. 2012). **En d'autres termes**, il faudrait que les taux de prédation et d'acquisition de biomasse pendant l'hiver dans ce système diminuent considérablement avant que les loups ne rencontrent des difficultés à se procurer suffisamment de nourriture. Ces possibilités illustrent pourquoi une connaissance détaillée des taux de prédation des loups sur les cerfs est nécessaire pour une compréhension globale du fonctionnement des systèmes loup-cerf.

Nous présentons les taux de prédation des cerfs par les loups dans le Grand Écosystème des Voyageurs (GVE), dans le Minnesota, avant, pendant et après l'hiver 2023-2024, **l'hiver le plus doux** jamais enregistré dans le GVE et dans une grande partie du nord du Minnesota (Midwest Regional Climate Center 2024). Cet hiver s'est particulièrement distingué par son manque de neige. Les chutes de neige totales au cours de l'hiver ont atteint 110 cm, avec des épaisseurs mensuelles moyennes de neige entre décembre et mars variant de 0,8 à 14 cm, de décembre 2023 à mars 2024 (National Weather Service 2024). L'épaisseur de neige n'a jamais dépassé 30 cm au cours de l'hiver 2023-2024, ce qui contraste fortement avec l'année précédente, où l'épaisseur de neige avait dépassé 30 cm pendant 117 jours (moyenne à long terme = 71 jours par hiver). Ce manque de neige s'est accompagné de températures anormalement élevées pour la saison (la température moyenne entre décembre 2023 et mars

2024 était supérieure de 6 °C aux températures moyennes enregistrées au cours de la même période entre 1990 et 2023 [Service météorologique national, 2024]). **Ainsi**, les données que nous présentons fournissent un aperçu détaillé de la manière dont des conditions hivernales clémentes influencent la capacité des loups à tuer des chevreuils et à acquérir une biomasse suffisante, et constituent une bonne base de référence pour de futures recherches visant à examiner comment les conditions hivernales influencent la prédation des loups sur les chevreuils.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

Le Grand Écosystème des Voyageurs (GVE) est un écosystème **boréal méridional** de 2 338 km² qui comprend le Parc national des Voyageurs (882 km²) ainsi qu'une superficie équivalente de terres appartenant à l'État fédéral, à l'État du Wisconsin, au comté, à des entreprises forestières et à des particuliers, situées au sud du Parc national des Voyageurs. Le paysage est caractéristique des forêts boréales du sud, avec des forêts denses (de feuillus, de conifères et mixtes) entrecoupées d'une abondance de tourbières, de zones humides et de lacs. Les hivers dans le GVE sont généralement froids (les températures mensuelles moyennes en janvier et février sont respectivement de -16°C et -14°C), enneigés (chutes de neige moyennes : 185 cm) et longs (manteau neigeux persistant généralement de novembre à fin mars, voire début mai) (Service météorologique national 2024). La population de loups dans la région du GVE est restée élevée et stable depuis des décennies, avec une densité moyenne de 60 loups/1 000 km² au cours de la dernière décennie (Gable, Homkes et Bump 2024). Les principales proies des loups dans la GVE sont les cerfs de Virginie, les castors constituant une proie secondaire importante pendant la saison sans glace (environ d'avril à octobre) (Gable, Windels et Bruggink 2017 ; Gable et al. 2023). Les densités de cerfs dans la GVE ont largement fluctué entre environ 2 et 5 cerfs/km² au cours de la dernière décennie (Gable, Windels et Olson 2017 ; Gable et al. 2023). **Cependant**, les densités de cerfs ont diminué au cours des cinq dernières années et s'élevaient à environ 1,7 cerf/km² pendant les saisons 2022-2023 et 2023-2024. Les loups de la GVE étaient une espèce menacée au sens de la loi Américaine sur les espèces en voie de disparition (Endangered Species Act) pendant la durée de notre étude, bien que la chasse et le piégeage du loup aient eu lieu en Ontario, juste au nord et à proximité immédiate de la GVE.

2.2. Regroupements hivernaux, taux de mise à mort et acquisition de biomasse

Nous avons capturé deux loups à l'aide de pièges à mâchoires rembourrés de caoutchouc durant l'été 2023 et leur avons posé des colliers GPS dans le cadre d'un projet de recherche plus vaste mené par le Voyageurs Wolf Project. Nous avons programmé les colliers GPS des deux loups pour qu'ils enregistrent des positions toutes les heures du 1^{er} février au 31 mars 2024 (ci-après dénommée « période d'étude hivernale »). Toutes les opérations de capture et de manipulation des loups ont été approuvées par le Comité institutionnel de protection et d'utilisation des animaux de l'Université du Minnesota (protocole : UMN 1905-37051A). L'un des loups, le loup B9T, était une femelle âgée d'un an appartenant à la meute Stub-Tail, et l'autre, le loup O3S, était un loup subordonné, également âgé d'un an, appartenant à la meute Windsong au moment où il a été équipé d'un collier en mai 2023. Moins d'un mois après avoir été équipé d'un collier, O3S s'est éloigné de la meute et a ensuite rejoint une meute existante (la meute Thuja) en septembre 2023. Bien qu'il ait d'abord occupé une

position subordonnée au sein de la meute Thuja, O3S est devenu le mâle reproducteur de la meute au début de l'hiver et a conservé ce rôle pendant toute la durée de la saison hivernale.

Nous avons analysé tous les groupes de positions GPS des deux loups au cours de notre période d'étude hivernale afin d'identifier les proies tuées et les événements de charognage. Nous avons identifié les groupes de positions GPS à l'aide du package GPSeqClus dans R (Clapp, Holbrook et Thompson 2021). Nous avons considéré qu'un groupe de positions constituait un regroupement hivernal lorsque ≥ 2 positions se trouvaient à moins de 200 m l'une de l'autre sur une période de 2 jours (Benson et al. 2017 ; Irvine, Cherry et Patterson 2022 ; Cluff et Mech 2023). Nous nous sommes ensuite rapidement rendus sur le terrain à tous les emplacements des groupes pour déterminer si un événement de chasse ou de charognage s'était produit. Nous avons distingué les événements de chasse de ceux de charognage en évaluant le degré de fraîcheur des restes de proie par rapport au moment où les loups s'étaient présentés pour la première fois près de la carcasse, en vérifiant la présence de sang frais dans la neige ou sur le sol, en recherchant des traces de lutte ou de poursuite, et en fonction de la manière dont la carcasse avait été consommée (Wikenros et al. 2023). En moyenne, nous avons inspecté les zones de regroupement 2,6 jours après le départ des loups, et nous nous sommes rendus sur les lieux des mises à mort 2,7 jours après que celles-ci se sont produites (fourchette : 0,4 à 8 jours). Lorsque nous localisions une mise à mort, nous enregistrions le sexe et l'âge de la proie lorsque cela était possible, évaluions le degré de consommation de la carcasse et prélevions de la moelle osseuse sur les os longs, le cas échéant.

Lorsque nous localisions un événement de charognage, nous enregistrions les espèces dont les loups se nourrissaient, estimions le degré de fraîcheur apparent de la carcasse (par exemple, mort au cours des derniers jours, des dernières semaines ou il y a plusieurs mois) et tentions d'estimer la quantité de nourriture que les loups avaient probablement obtenue lors de cet événement de charognage (Metz et al. 2012).

Notre objectif était d'évaluer dans quelle mesure le charognage influençait les taux d'acquisition de biomasse des loups pendant l'hiver. Inévitablement, nous avons dû formuler des hypothèses pour y parvenir, et chaque estimation variait en fonction du type de carcasse, de son âge et du comportement des loups face à celle-ci. Nous avons fourni, à l'Annexe A, une justification détaillée de notre estimation de la quantité de nourriture que les loups ont probablement obtenue de chaque carcasse de charognage que nous avons identifiée pendant l'hiver.

Nous avons estimé les taux de mise à mort des cerfs pour chaque meute en divisant le nombre de proies tuées par chaque meute par la durée de la période d'étude hivernale. Nous avons également estimé les taux mensuels de prédation de cerf en février et mars pour chaque meute en utilisant la même approche. Afin de tenir compte du nombre de loups dans chaque meute, qui peut influencer les tendances des taux de prédation des meutes (Schmidt et Mech 1997 ; Metz et al. 2011 ; Vucetich et al. 2012), nous avons estimé les taux de prédation individuels en divisant le taux de prédation de chaque meute par le nombre de loups composant la meute. Nous avons déterminé la taille des meutes en déployant 13 à 16 caméras de surveillance dans des couloirs de déplacement connus au sein du territoire de chaque

meute, entre le 1^{er} décembre et le 1^{er} avril (voir Gable, Homes et Bump 2023 ; Gable et al. 2024 pour plus de détails sur les méthodes de suivi annuel des meutes).

Nous avons ensuite utilisé les taux de prédation des meutes et la taille de celles-ci pour estimer les taux d'acquisition de biomasse des loups (kg/loup/jour) pendant la période d'étude hivernale. L'estimation des taux d'acquisition nécessite une estimation du poids vif des proies tuées par les loups et de la quantité de carcasse de proie qui est digestible (Metz et al. 2011). Comme il est difficile d'estimer le poids vif d'un cerf typiquement tué par un loup, nous avons utilisé une fourchette de valeurs plausible (57 à 70 kg ; Fuller 1989 ; DelGiudice, Mech et Kunkel 1992 ; Vucetich et al. 2012) afin de tenir compte de l'incertitude à cet égard, puis nous avons supposé que 76% du poids vif était digestible par les loups (Fuller 1989). Ainsi, chaque cerf tué par un loup représentait 43 à 53 kg de biomasse digestible. Nous avons ensuite multiplié les taux de prédation par meute par la biomasse digestible du cerf tué par un loup en moyenne, puis divisé le résultat par la taille de la meute (Metz et al. 2012 ; Vucetich et al. 2012), ce qui a permis d'obtenir les taux d'acquisition de biomasse provenant des cerfs (kg de cerf acquis par loup et par jour pendant la période d'étude hivernale). Nous avons ensuite intégré la biomasse que nous avons estimée comme ayant été acquise par les loups grâce à la charogne pendant la période d'étude hivernale (Annexe A). Pour ce faire, nous avons divisé la biomasse totale acquise par la récupération des charognes pour chaque meute par le nombre de jours de la période d'étude, puis par la taille de la meute, ce qui a permis d'estimer le nombre de kilogrammes de biomasse récupérée par loup et par jour. Afin de déterminer les taux globaux d'acquisition de biomasse des loups de chaque meute pendant la période d'étude hivernale, nous avons simplement additionné le taux d'acquisition de biomasse issu des proies tuées et celui issu de la récupération des charognes. Nous avons également utilisé cette même approche pour estimer les taux d'acquisition de biomasse pour chaque mois de la période d'étude. Notamment, nous avons supposé, sur la base du poids corporel moyen des loups dans la GVE (28 kg, Gable et Windels 2018), que les loups devaient acquérir 2,3 kg par loup et par jour pour satisfaire leurs besoins énergétiques minimaux.

2.3. Taux de prédation des cerfs à l'automne et au printemps

Nous avons comparé les taux de prédation des cerfs en hiver à ceux de l'automne précédent (septembre-octobre 2023) et du printemps suivant (avril-mai 2024). À l'automne 2023 et au printemps 2024, nous avons programmé les colliers GPS pour qu'ils enregistrent une position toutes les 20 minutes. Nous avons ensuite analysé chaque groupe de positions GPS des loups équipés de colliers pendant ces périodes afin d'identifier les proies tuées et d'estimer les taux de prédation. Il convient de noter que, comme les loups chassent fréquemment de petites proies (par exemple, des castors) du printemps à l'automne dans la GVE, nous avons défini les groupes différemment pendant l'été, car les loups passent beaucoup moins de temps à s'occuper de ces petites proies (Gable et al. 2023). Nous avons considéré qu'un groupe, au cours de l'automne 2023 et du printemps 2024, correspondait à au moins deux positions consécutives espacées de plus de 20 minutes et situées dans un rayon de 200 m l'une de l'autre.

Pour estimer les taux de prédation à l'automne 2023, nous avons pris le nombre total de cerfs tués par mois par 6 meutes comptant au moins un membre équipé d'un collier GPS, puis nous l'avons divisé par le nombre total de loups dans ces 6 meutes, que nous avons

déterminé à l'aide de caméras de surveillance (Gable et al. 2024), avant de diviser ce chiffre par le nombre de jours pendant lesquels nous avons étudié les loups au cours d'un mois donné. À l'automne 2023, nous avons recherché les groupes de tous les loups pendant tout le mois de septembre (30 jours), puis pendant la quasi-totalité du mois d'octobre (29 jours).

En avril, nous avons recherché les groupes et estimé les taux de proies tuées pour la seconde moitié du mois (du 15 au 31 avril) et avons supposé que ces estimations étaient représentatives de l'ensemble du mois. Nous n'avons pas recherché les groupes du 1^{er} au 15 avril, car nous ne voulions pas nous rendre par inadvertance près des tanières juste avant, pendant ou juste après la mise-bas des louves. **En mai**, nous avons recherché les groupes de trois louves appartenant à trois meutes différentes pendant toute la durée du mois. Nous avons estimé les taux de prédation de deux autres louves en recherchant leurs groupes pendant 18 et 26 jours en mai.

Lors de l'estimation des taux de prédation pour l'automne 2023, nous avons supposé que les loups se déplaçaient principalement en groupes sociaux cohésifs. Ainsi, les proies repérées grâce à l'étude d'un membre de la meute muni d'un collier GPS correspondaient à celles chassées par la meute. **En revanche**, nous avons supposé que tous les loups chassaient et tuaient leurs proies seuls au printemps 2024, car les données des colliers GPS (Demma, Barber-Meyer et Mech 2007 ; Demma et Mech, 2009) et les données de prédation (Gable et al., 2023 ; Gable et al., 2024) dans le nord du Minnesota indiquent que les loups se déplacent et tuent principalement leurs proies seuls au printemps et en été dans cette région. Nous avons donc supposé que les proies tuées par les loups équipés d'un collier, ne reflétaient que le comportement prédateur de ces individus. Il convient de noter que, comme aucun des loups équipés d'un collier, étudiés, n'a tué de cerf adulte au printemps 2024, cette hypothèse n'a aucune incidence sur nos estimations. Nous n'avons pas examiné les taux de prédation des faons par les loups au printemps 2024 (la date moyenne de mise-bas des faons est d'environ le 26 mai, Carstensen et al. 2009), car notre objectif était d'estimer les taux de prédation des cerfs adultes pendant cette période.

3. RESULTATS

3.1. Prédation et recherche de nourriture en hiver

D'après les observations réalisées à l'aide de caméras de surveillance, la meute de Stub-Tail comptait sept loups (un couple reproducteur, une femelle d'un an et quatre louveteaux), et la meute de Thuja en comptait cinq (un couple reproducteur et trois louveteaux) pendant la période étudiée (du 1^{er} février au 31 mars). Nous avons équipé d'un collier un loup d'un an de la meute Stub-Tail et un mâle reproducteur de la meute Thuja. Nous avons analysé l'ensemble des groupes de données GPS ($n = 335$) enregistrés entre le 1^{er} février et le 31 mars 2024 (60 jours) par ces deux loups afin de comprendre le comportement de prédation de leurs meutes respectives. Ce faisant, nous avons identifié 25 cerfs tués par des loups : 11 par la meute « Thuja » et 14 par la meute « Stub-Tail ». Nous n'avons identifié aucune proie d'une autre espèce. Les loups ont entièrement consommé les carcasses des cerfs qu'ils ont tués au cours de cette période, avec un taux moyen d'utilisation des carcasses de 99%. Tous les indices que nous avons observés indiquaient que les proies étaient presque entièrement consommées par les loups et d'autres charognards dans un délai de 7 à 24 heures (Figure 1).



FIGURE 1. Au cours de l'hiver 2023-2024, les loups ont presque entièrement dévoré les cerfs qu'ils avaient tués en très peu de temps, ne laissant que de maigres restes. Chaque image représente une proie différente documentée au cours de l'hiver 2023-2024 et le texte dans le coin supérieur droit indique le temps écoulé entre le moment de la mise à mort et celui de la prise de vue. Toutes les proies, à l'exception de celle représentée en bas à droite, ont été tuées par la meute Thuja, composée de cinq loups. Celle en bas à droite correspond à une proie tuée par une meute de six loups sur la glace du lac, dans l'écosystème du Grand Voyageurs. La photographie au milieu à droite montre une mare de sang provenant d'un cerf tué par un loup, dans une petite dépression. Les seuls autres restes présents sur les lieux de cette chasse lors de notre visite étaient des fragments d'os, des poils et le contenu du rumen

Les loups se sont nourris de carcasses d'animaux sur 18 sites, ce qui correspond à environ 194 heures de charognage. **Cependant**, 96% (187/194 h) du temps consacré au charognage s'est déroulé en mars. La meute Thuja s'est nourrie de carcasses sur huit sites, dont cinq où la meute a consommé les restes relativement maigres de carcasses de cerfs, puis trois sites où se trouvait la carcasse d'un jeune orignal récemment mort, vraisemblablement de causes naturelles (les loups ont fait des allers-retours vers la carcasse de l'orignal pendant une période de 10 jours début mars). **Au total, la meute « Thuja » a passé environ 80 h à se nourrir de charognes, une part importante de ce temps (54% ; 43 h) ayant été consacrée à la carcasse du jeune élan.** La meute Stub-Tail s'est nourrie de charognes à dix endroits différents, dont un près des restes squelettiques plus anciens d'un élan mâle, un près d'une carcasse de castor mise à nu par la fonte des glaces, deux près d'un ancien dépôt de carcasses de cerfs (os de cerfs probablement tués et dépecés pendant la saison de chasse de novembre) et six près de la carcasse fraîche d'un cheval adulte qui avait été abandonnée. **Au total, la meute « Stub-Tail » a passé environ 114 h à se nourrir de charognes, bien que la majeure partie de ce temps (75 % ; 85 h) ait été consacrée à la carcasse du cheval.**

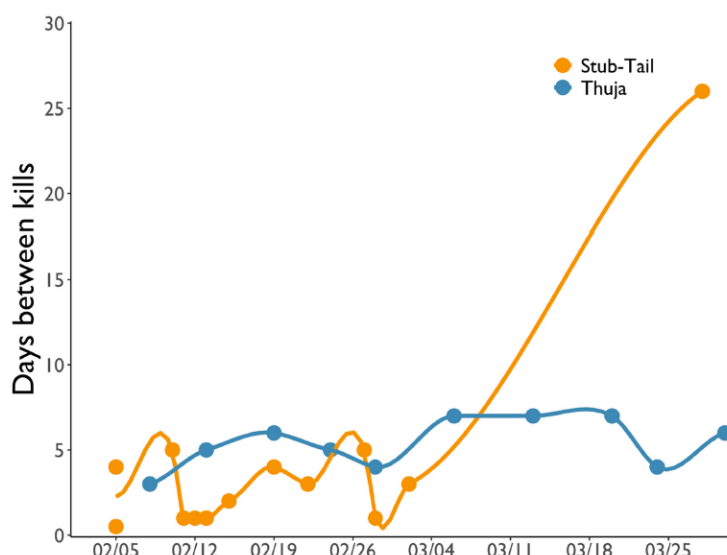


FIGURE 2. Évolution des fréquences de chasse des loups sur les cerfs, exprimées en nombre de jours entre deux prises, du 1^{er} février au 31 mars 2024, dans l'écosystème du Grand Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis)

En février et mars, les meutes « Thuja » et « Stub-Tail » ont tué des cerfs à un rythme de 0,18 cerf/meute/jour (0,037 cerf/loup/jour) et de 0,23 cerf/meute/jour (0,033 cerf/loup/jour), respectivement. Le taux de prédation de la meute Thuja a légèrement diminué, passant de 0,21 cerf/jour (0,041 cerf/loup/jour) en février à 0,17 cerf/jour (0,032 cerf/loup/jour) en mars, tandis que celui de la meute Stub-Tail a chuté de manière spectaculaire, passant de 0,41 cerf/jour (0,059 cerf/loup/jour) en février à 0,07 cerf/jour (0,009 cerf/loup/jour) en mars – une tendance s'expliquant par le fait que la meute Stub-Tail est restée 26 jours sans tuer de cerf en mars (Figure 2). Ces tendances des taux de prédation se sont reflétées dans la variation, ou l'absence de variation, du nombre de jours entre deux chasses, du 1^{er} février au 31 mars 2024. Les loups de la meute Thuja ont acquis environ 1,9 à 2,2 kg de biomasse par loup et par jour, et ceux de la meute Stub-Tail environ 2,0 à 2,3 kg de biomasse par loup et par jour, dont respectivement 0,3 et 0,6 kg par loup et par jour provenaient de la consommation de charognes (Figure 3). En d'autres termes, 14% à 17% et 25% à 29% de toute la biomasse acquise en février et mars par les meutes Thuja et Stub-Tail, respectivement, provenaient de la consommation de charognes. Il est intéressant de noter que, bien que le taux de mise à mort de chevreuils par la meute Thuja ait diminué de 14% entre février et mars, les taux d'acquisition de biomasse des loups de cette meute sont passés d'une estimation de 1,8 à 2,2 kg par loup et par jour en février à une estimation de 2,5 à 2,8 kg par loup et par jour en mars, grâce à la consommation de charognes (Figure 3). À l'inverse, les loups de la meute Stub-Tail présentaient des taux d'acquisition de biomasse nettement plus élevés en février (2,5 à 3,1 kg/loup/jour), lorsque les taux de prédation étaient les plus élevés, qu'en mars, où ces taux ont diminué d'environ 60% pour s'établir entre 1,0 et 1,1 kg/loup/jour.

Ces estimations de l'acquisition de biomasse partent du principe que les loups ont acquis toute la biomasse disponible issue de leurs proies. **Cependant**, nous savons que les charognards – principalement les aigles et les corbeaux – ont prélevé une proportion inconnue, mais très certainement considérable, de la biomasse disponible (Vucetich et al. 2012). Si les charognards avaient consommé 10% de la biomasse disponible issue des proies

tuées, les loups des meutes Thuja et Stub-Tail auraient acquis respectivement 1,7 à 2,0 et 1,9 à 2,2 kg/loup/jour pendant l'hiver. Si les charognards avaient consommé 20% de la biomasse disponible issue des proies tuées, les loups des meutes Thuja et Stub-Tail auraient obtenu respectivement 1,5 à 1,8 et 1,7 à 2,0 kg par loup et par jour.

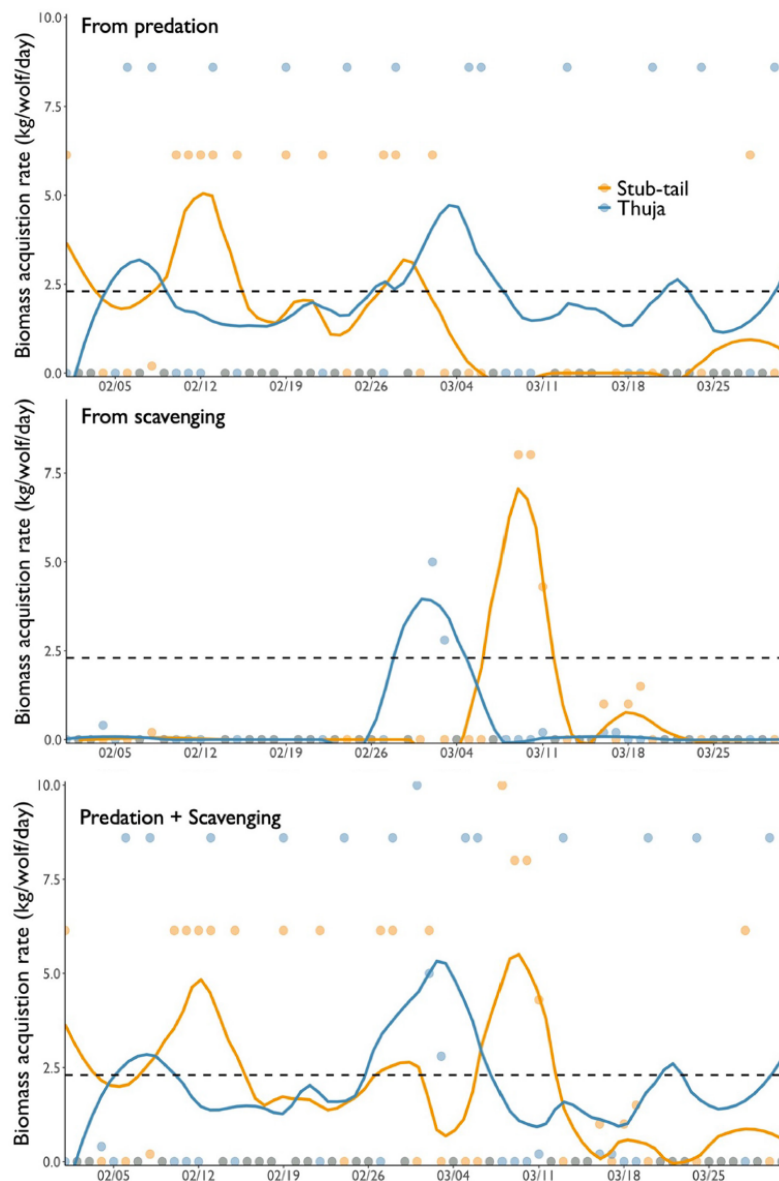


FIGURE 3. Taux d'acquisition de biomasse des loups (kg/loup/jour) dans deux meutes du Greater Voyageurs Ecosystem (GVE), dans le Minnesota (États-Unis), du 1^{er} février au 31 mars. Chaque point représente la biomasse acquise un jour donné par la prédation (panneau du haut), la consommation de charognes (panneau du milieu) et à la fois la prédation et la consommation de charognes (panneau du bas). Nous avons utilisé un lissage LOESS pour illustrer les tendances d'acquisition de biomasse au cours de cette période. La ligne noire en pointillés représente les besoins énergétiques quotidiens des loups (2,3 kg/loup/jour) dans le GVE. Les pics d'acquisition de biomasse observés pour les deux meutes début mars s'expliquent par le fait que la meute Thuja s'est nourrie d'un élan nouveau-né récemment décédé et que la meute Stub-Tail s'est nourrie d'un cheval qui avait été abandonné. Il convient de noter que, dans les panneaux A et C, nous avons supposé que les loups consommaient toute la biomasse disponible issue des proies tuées (c'est-à-dire que les charognards n'en retiraient aucune). Bien que nous sachions que les charognards ont probablement prélevé une part non négligeable de la biomasse sur les proies tuées (> 10 %–20% ; Vucetich et al. 2012), nous avons utilisé ces estimations pour montrer que, même si les loups avaient consommé toute la biomasse issue de leurs proies, le loup moyen avait tout de même du mal à acquérir suffisamment de biomasse pour satisfaire ses besoins énergétiques quotidiens pendant la majeure partie de cette période

3.2. Taux de prédation au cerf à l'automne et au printemps

Nous avons analysé 2 114 groupes de positions GPS provenant de sept loups répartis dans six meutes en septembre et octobre 2023. **Au total, ces six meutes ont tué six cerfs en septembre et 14 cerfs en octobre.** Les taux moyens de chasse au cerf par meute étaient de 0,009 cerf/loup/jour en septembre (intervalle : 0-0,03 cerf/loup/jour) et de 0,018 cerf/loup/jour en octobre (intervalle : 0-0,05 cerf/loup/jour). Le nombre total d'individus composant ces six meutes au cours de cette période s'élevait à 35 loups. Sur cette base, nous estimons les taux de prédation au cerf en septembre et octobre à 0,006 et 0,014 cerf/loup/jour, respectivement (Figure 4). En avril et mai 2024, nous avons analysé 897 groupes de positions GPS provenant de six loups répartis dans six meutes. Nous n'avons identifié aucun cerf tué par ces six loups au cours de cette période. **Par conséquent**, nous estimons que le taux de prédation au cerf par les loups était de 0 cerf/loup/jour tant en avril qu'en mai (Figure 4).

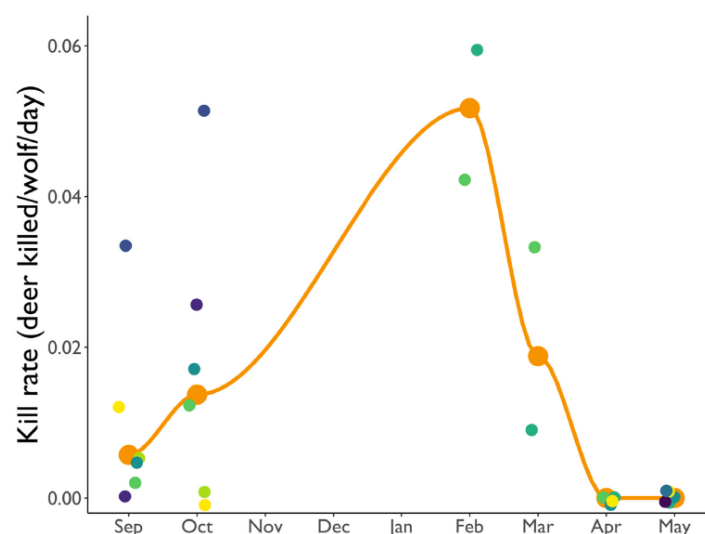


FIGURE 4. Taux de prédation des loups sur les cerfs dans l'écosystème du Greater Voyageurs, dans le Minnesota, de septembre 2023 à mai 2024. Les grands cercles orange représentent les taux de prédation moyens pour chaque mois. Les cercles plus petits représentent les estimations des taux de prédation des loups au sein de différentes meutes de septembre 2023 à mars 2024, ainsi que les estimations des taux de prédation de loups individuels en avril et mai 2024. Nous ne disposons pas de données sur les taux de prédation de novembre 2023 à janvier 2024

4. DISCUSSION

Nos estimations indiquent que les loups du Grand Écosystème des Voyageurs ont éprouvé des difficultés et n'ont finalement pas réussi à capturer et à tuer un nombre suffisant de cerfs pour satisfaire leurs besoins énergétiques quotidiens (2,3 kg/loup/jour ; Peterson et Ciucci 2003) au cours de l'hiver 2023-2024, historiquement doux, durant lequel le manteau neigeux a été absent pendant la majeure partie de la saison. **En effet, les taux de prédation des loups sur les cerfs que nous avons observés figuraient parmi les plus bas jamais enregistrés pour cette période hivernale** (Tableau 1). Ce résultat n'est pas surprenant, car de nombreuses études ont montré que l'ampleur de la prédation des loups sur les cerfs en hiver est principalement **modulée** par les conditions hivernales, en particulier l'épaisseur et la durée de la couverture neigeuse (DelGiudice 1990 ; Kautz et al. 2020). **Par exemple**, dans une zone à fortes chutes de neige de la péninsule supérieure du Michigan, où les chutes de neige annuelles moyennes sont comprises entre 3 et 4,5 m, les taux de prédation des cerfs par

meute entre février et mars étaient près de 400% plus élevés (0,81 cerf/meute/jour contre 0,21 cerf/meute/jour) que ceux que nous avons relevés (Vucetich et al. 2012). Les taux de chasse des loups dans la GVE au cours de cet hiver largement dépourvu de neige suggèrent que la plupart des cerfs, lors d'hivers doux, ne sont tout simplement pas vulnérables à la prédation par les loups. L'incapacité des loups à trouver et à tuer un nombre suffisant de cerfs vulnérables pour satisfaire leurs besoins énergétiques quotidiens indique que les loups, en moyenne, ont probablement perdu du poids tout au long de l'hiver et à l'approche de l'été (saison d'élevage des louveteaux) – **une période de disette durant laquelle les loups perdent souvent plus de 10% à 15% de leur poids corporel** (Seal et Mech 1983 ; Peterson, Woolington et Bailey 1984) – en mauvaise condition physique. Étant donné que de nombreux aspects de la reproduction des loups (par exemple, la taille des portées et la survie des louveteaux) dépendent de la condition physique des individus reproducteurs (Fuller, Mech et Cochrane 2003 ; Stahler et al. 2013), il semble plausible que les effets des hivers doux sur les populations de loups puissent se prolonger jusqu'à l'été suivant (Nelson et Mech 1986a ; Fuller, Mech et Cochrane 2003).

C'est généralement entre le milieu et la fin de l'hiver (février-avril) que les taux de prédation des loups sur les ongulés adultes atteignent leur pic, car ces proies se trouvent alors dans leur plus mauvaise condition physique de l'année en raison des conditions hivernales et du manque de fourrage de haute qualité (Mautz 1978 ; Moen 1978 ; DelGiudice, Mech et Kunkel 1992). **Par conséquent**, c'est généralement à la fin de l'hiver que les loups sont au sommet de leur forme physique. Bien que les taux de prédation au cerf de septembre à mai aient atteint leur pic en février (**Figure 4**), nous n'avons pas constaté d'augmentation des taux de prédation au cerf par les loups entre février et mars. **Au contraire, les taux de prédation au cerf sont restés similaires tout au long de l'hiver pour une meute et ont considérablement diminué pour une autre** (**Figure 2**). Nous pensons qu'il est probable que les taux de prédation de la plupart des meutes, lors d'hivers doux, restent faibles mais stables, car les conditions hivernales varient peu (par exemple, les taux de prédation de la meute Thuja, **Figure 2**) et, **par conséquent**, la vulnérabilité des cerfs tout au long de l'hiver reste stable, comme le montrent les tendances de la mortalité par cause spécifique chez les cerfs dans l'aire de répartition des loups lors d'hivers doux (par exemple, Kautz et al. 2020). Nous ne comprenons pas entièrement pourquoi nous avons observé une baisse aussi spectaculaire du taux de chasse de la meute Stub-Tail en mars. Bien que l'augmentation de la consommation de charognes puisse expliquer une légère réduction du taux de prédation, nous pensons qu'il est peu probable que cette pratique ait été le principal facteur à l'origine de la baisse du taux de prédation de la meute, car celle-ci était, pendant cette période, loin d'acquiescer suffisamment de nourriture pour rassasier ses membres et répondre à leurs besoins énergétiques. Peut-être que l'évolution du taux de prédation de cette meute est révélatrice d'un phénomène observé chez certaines meutes lors d'hivers doux. **Par exemple, à l'instar de nos observations, une meute de loups du parc national de Yellowstone est restée 20 jours sans tuer de proie en décembre 2023, alors qu'il n'y avait pas de neige profonde** (French 2024).

La **consommation de charognes** a clairement contribué à atténuer les effets négatifs d'un hiver qui, sans cela, aurait été difficile pour les loups. En moyenne, les loups n'ont acquis, en supposant aucune perte de biomasse due à des charognards tels que les aigles et les corbeaux, que 1,5 à 1,8 kg de biomasse par loup et par jour grâce à la chasse au cerf. **Cependant**,

comme les charognards ont probablement prélevé au moins 10 à 20% de la biomasse disponible sur les lieux de chasse (Vucetich et al. 2012), les loups n'ont probablement obtenu qu'environ 1,2 à 1,6 kg par loup et par jour en tuant des cerfs, soit 52% à 70% des 2,3 kg de biomasse par loup et par jour dont ils ont besoin pour maintenir leur poids corporel (Peterson et Ciucci 2003). **Cependant**, les loups ont pu obtenir 0,44 kg supplémentaire par loup et par jour grâce à la charogne, ce qui a très certainement minimisé la perte de poids moyenne subie par les loups pendant l'hiver. Il est intéressant de noter que la quasi-totalité de la biomasse supplémentaire acquise par les loups grâce à la charogne provenait de deux carcasses : celle d'un cheval abandonné sur le territoire de Stub-Tail et celle d'un jeune élan mort, probablement des suites d'une maladie, sur le territoire de Thuja. Ces observations montrent comment un seul événement stochastique, qu'il soit naturel ou d'origine anthropique, peut créer des **opportunités de charognage** susceptibles d'augmenter considérablement les taux d'acquisition de biomasse des loups, en particulier lorsque la disponibilité des proies et, par conséquent, les taux de mise à mort sont faibles.

4.1. Impact des loups sur les populations de cerfs

La prédation des loups sur les cerfs adultes a principalement lieu entre octobre et avril, avec un pic généralement observé entre février et avril (Fuller 1990 ; Vucetich et al. 2012 ; Wehr et al. 2024). Il convient de noter que la prédation sur les cerfs adultes de mai à août est rare (Nelson et Mech 1986b ; Fuller 1990 ; Wehr et al. 2024). Au cours de la période 2023-2024, nous estimons que les taux de prédation sur les cerfs en septembre et octobre 2023 dans la GVE étaient respectivement inférieurs de 74% et 50% à ceux observés en février-mars 2024. **De plus**, aucun des loups que nous avons étudiés n'a tué de cerf adulte en avril-mai 2024, ce qui indique que les taux de prédation étaient égaux ou très proches de 0 cerf/loup/jour au printemps.

En nous basant sur nos estimations des taux de prédation de l'automne, de l'hiver et du printemps, et en supposant que les taux de prédation de novembre 2023 à janvier 2024 étaient similaires aux taux moyens d'hiver (0,0355 cerf/loup/jour), **nous estimons que chaque loup du GVE a tué 6,2 cerfs adultes (c'est-à-dire âgés de plus de 3 mois) entre septembre 2023 et mai 2024**. La prédation sur les cerfs adultes de juin à août étant exceptionnellement rare (Nelson et Mech 1986b ; Fuller 1990 ; Wehr et al. 2024), nous pouvons raisonnablement conclure que notre estimation de 6,2 cerfs par loup représente probablement le nombre moyen de cerfs tués par chaque loup au cours de cette année. **Toutefois**, si les taux de prédation de novembre à janvier étaient similaires à ceux d'octobre, nous estimons que chaque loup a tué 4,7 cerfs adultes au cours de l'année, et si les taux de prédation augmentaient de manière linéaire d'octobre à février, nous estimons que chaque loup a tué 5,5 cerfs adultes au cours de l'année. **Compte tenu de tous ces scénarios plausibles, nous estimons que chaque loup a tué, en moyenne, entre 4,7 et 6,2 cerfs au cours de l'année.**

Sur la base de ces estimations, nous estimerions, en utilisant les estimations les plus récentes concernant la densité des loups (55,7 loups/1 000 km²) et celle des cerfs (densités avant la mise-bas : 1,7 cerf/km²) pour la GVE (Gable, Homkes, et Bump 2024), **que les loups de la GVE ont tué environ 15% à 20% de la population de cerfs** (4,7 à 6,2 cerfs × 55,7 loups pour 1 000 km² / 1 700 cerfs pour 1 000 km²) entre l'automne 2023 et mai 2024. **Il convient de noter que nos estimations partent du principe que les loups solitaires, qui représentent 19%**

à 21% de la population de loups de la GVE (Gable, Homkes et Bump 2024), étaient aussi efficaces pour tuer des cerfs adultes que les loups vivant en meute.

On sait peu de choses sur le comportement prédateur des loups solitaires (par exemple, leurs taux de prédation), si ce n'est qu'ils peuvent parfois tuer de grandes proies (Thurber et Peterson 1993 ; Mech et Boitani 2003) et peuvent également passer de longues périodes sans tuer de proie (Stahler, Smith et Guernsey 2006). Nous soupçonnons que la plupart des loups solitaires sont des prédateurs de cerfs moins efficaces que les loups vivant en meute, en grande partie parce que la plupart des loups solitaires sont de jeunes individus (< 2,5 ans ; Gese et Mech 1991) qui sont généralement moins habiles à tuer leurs proies (MacNulty et al. 2009). Si tel est le cas, nos estimations d'environ 4,7 à 6,2 cerfs par loup et d'environ 15% à 20% de la population de cerfs tuée **surement** probablement, dans une mesure que nous ne connaissons pas, l'ampleur de la prédation par les loups.

Quoi qu'il en soit, des taux de prédation de cette ampleur (environ 15% à 20%) seraient probablement insuffisants pour faire diminuer les populations de cerfs, car celles-ci sont généralement capables de compenser de telles pertes. **En effet**, nos estimations préliminaires des populations de cerfs indiquent que la densité de population de cerfs dans la GVE est restée relativement stable entre 2022-2023 et 2023-2024. **Pour stabiliser les populations de cerfs ou amorcer un déclin démographique, il faut généralement que plus de 25% à 40% des femelles adultes soient tuées** (Merrill, Cooch et Curtis 2003 ; McDonald Jr., Clark et Woytek 2007 ; Blossey, Hare et Waller 2024). L'abattage des mâles adultes a généralement peu d'effet sur l'évolution de la population, sauf s'il est pratiqué à un rythme élevé, car les cerfs sont polygames et la plupart des populations de cerfs où la chasse est pratiquée, comme dans la GVE, présentent un rapport des sexes favorable aux femelles (Uno, Kaji et Saitoh 2010). Bien que toutes les données dont nous disposons indiquent que la prédation des loups durant l'hiver 2023-2024 n'aurait pas été suffisante pour provoquer un déclin des populations de cerfs, il est possible que cette prédation influence la rapidité avec laquelle les populations de cerfs à faible densité peuvent croître et se reconstituer après des hivers rigoureux. **Par exemple**, nous soupçonnons que la densité de la population de loups reste stable au cours des mois suivant les hivers rigoureux, car la plupart des loups sont en excellente condition physique grâce à l'abondance de cerfs vulnérables pendant l'hiver. **Ainsi**, les populations de loups ne semblent pas présenter de réaction numérique immédiate aux variations des populations de cerfs, mais accusent plutôt un certain décalage par rapport à celles-ci pendant un certain temps. **En conséquence, il est concevable que les populations de loups puissent ralentir, même lors d'hivers doux, la vitesse à laquelle les populations de cerfs se rétablissent en raison d'un décalage de 1 à 2 ans dans la réaction numérique des loups.**

Au cours du siècle dernier, et probablement depuis bien plus longtemps encore, les effets des loups sur les populations de cerfs ont fait l'objet de discussions et de débats publics considérables (Olson 1938 ; Stenlund 1955) — un débat qui s'est intensifié au niveau régional au cours de l'année écoulée, alors que les populations de cerfs, et par conséquent les prises des chasseurs dans les zones de présence des loups du Minnesota, du Wisconsin et du Michigan, ont diminué après deux hivers consécutifs, longs et enneigés (2021-2022 et 2022-2023 ; Kraker 2023 ; Gorniak 2024). Certains estiment que les loups sont la cause principale du déclin des populations de cerfs (Norton, Storm et Van Deelen 2021) et que la chasse récréative au loup et le piégeage sont nécessaires pour atténuer les effets négatifs perçus des

loux sur les populations de cerfs. **Cependant**, nos travaux, combinés à de nombreuses autres études, soutiennent l'idée que les **conditions hivernales** sont le principal facteur déterminant de l'évolution des populations de cerfs dans les climats nordiques (Kennedy Slaney et al. 2018 ; Kautz et al. 2020 ; Sitar et Roell 2021 ; Dickie et al. 2024). **Si les loups étaient le principal facteur déterminant des populations de cerfs dans les écosystèmes loup-cerf, alors la prédation par les loups devrait se produire à des taux élevés et constants, même pendant les hivers doux.** Cela serait particulièrement vrai pour le Grand Écosystème des Voyageurs durant l'hiver 2023-2024, lorsque les loups étaient présents en forte densité et les cerfs en faible densité. Or, nous observons peu d'éléments indiquant que ce soit le cas. Bien sûr, il existe probablement certaines conditions (par exemple, des hivers rigoureux où les populations de loups sont temporairement plus importantes que ce que les populations de proies peuvent supporter) dans lesquelles les loups pourraient, pendant de courtes périodes, exercer un contrôle descendant sur les populations de cerfs (DelGiudice 1990 ; Fuller 1990). **Toutefois, de telles périodes seraient probablement de courte durée (quelques années), car les populations de loups s'adaptent rapidement aux variations de densité des proies** (Mech et Barber-Meyer 2015 ; Gable et al. 2023). **Par conséquent**, les loups n'étant pas le principal facteur déterminant des populations de cerfs ni du succès des chasseurs de cerfs, la chasse récréative et le piégeage des loups ne contribueront probablement guère à modifier la trajectoire des populations de cerfs ni le succès des chasseurs.

4.2. Hiver 2023-2024 : une anomalie dans la dynamique loup-cerf ?

Bien que l'hiver 2023-2024 ait été historiquement doux dans le nord du Minnesota, nous doutons que les schémas de prédation par les loups que nous avons observés aient été entièrement propres à cet hiver. **Les principaux facteurs qui augmentent la vulnérabilité des cerfs à la prédation par les loups pendant l'hiver sont l'épaisseur de la neige** (Nelson et Mech 1986a ; Olson et al. 2021) **et la durée de la couverture neigeuse** (DelGiudice 1990 ; Kautz et al. 2020). Le taux de survie des cerfs dans l'aire de répartition du loup est généralement élevé et les taux de mortalité dus à la prédation par le loup sont généralement faibles les années où la hauteur moyenne de neige est faible (< 30 à 40 cm) et où la neige ne persiste pas jusqu'à fin mars ou avril (DelGiudice et al. 2002 ; Kautz et al. 2020 ; Laurent et al. 2021). **De plus, rien n'indique que la prédation des loups sur les cerfs soit sensiblement différente lorsque l'épaisseur de neige varie entre 0 et 30 cm, probablement parce qu'une épaisseur de neige inférieure à 30 cm n'entrave pas de manière significative la mobilité des cerfs** (Fuller 1990 ; Norton, Storm et Van Deelen 2021 ; Olson et al. 2021). Par exemple, le taux de survie des biches dans le centre-nord du Minnesota au cours de trois hivers doux consécutifs, de 1997 à 2000, était de 0,94, avec un taux de mortalité dû à la prédation par les loups d'environ 0,03 pendant cette période (DelGiudice et al. 2006).

Au cours des 18 dernières années, la région du GVE a connu cinq (28%) hivers doux (2006-2007, 2011-2012, 2015-2016, 2020-2021 et 2023-2024) au cours desquels l'épaisseur moyenne du manteau neigeux variait de 2 à 33 cm en février et de 5 à 14 cm en mars, et où le manteau neigeux persistant avait disparu au plus tard le 15 mars (Service météorologique national 2024 ; Centre climatique régional du Midwest 2024). Compte tenu de ce que l'on sait de la physiologie des cerfs, de leurs taux de survie et de leur vulnérabilité face à la prédation, nous supposons que les schémas de prédation par les loups que nous avons observés sont probablement caractéristiques de la pression de prédation exercée par les loups lors d'hivers doux comme ceux-ci.

Malheureusement, le manque relatif d'informations sur les taux de prédation des cerfs par les loups (**Tableau 1**) limite notre capacité à évaluer et à comprendre dans quelle mesure nos résultats sont représentatifs des hivers doux, ainsi que la sensibilité des schémas de prédation des loups aux changements des conditions hivernales. **Étonnamment**, parmi les estimations relativement rares qui existent concernant les taux de prédation, la plupart reposent sur de petits échantillons (**Tableau 1**) et sur des méthodes qui ont très certainement sous-estimé ces taux (par exemple, colliers VHF et observations aériennes ; Vucetich et al. 2012). **En réalité, l'essentiel de nos connaissances sur la prédation des loups sur les cerfs en hiver provient d'études sur la mortalité des cerfs par cause spécifique.** Si ces études sont utiles pour comprendre la dynamique loup-cerf en hiver et estimer le taux de prédation des loups sur les cerfs, elles sont intrinsèquement limitées dans leur capacité à comprendre, mesurer et quantifier les variations d'autres indicateurs de prédation (par exemple, les taux de prédation), car elles sont « centrées sur la proie ». Pour une compréhension plus complète et plus détaillée de cette dynamique, nous estimons qu'il est nécessaire de mener davantage de recherches « centrées sur le loup » qui détaillent les taux de prédation des cerfs en hiver et, ce faisant, établissent le **lien mécanistique** entre les schémas de survie des cerfs et les conditions hivernales, tout en permettant une meilleure compréhension des interactions entre loups et cerfs. **De plus**, à mesure que le climat continue de changer, les hivers plus doux deviendront plus fréquents (Laurent et al. 2021), les cerfs poursuivront leur expansion vers le nord en Amérique du Nord (Dawe et Boutin 2016 ; Kennedy-Slaney et al. 2018), et la zone de sympatrie entre les loups et les cerfs s'étendra. On ne comprend pas encore bien comment des hivers de plus en plus doux influenceront les réponses fonctionnelles et numériques des loups face aux cerfs — et aucune étude sur la mortalité des cerfs par cause spécifique ne sera éclairante à cet égard. Idéalement, les futures études devraient simultanément analyser et mesurer des indicateurs clés concernant les loups (par exemple, les taux de prédation sur les cerfs et la densité des loups) et les populations de cerfs (par exemple, la mortalité par cause spécifique et l'utilisation de l'habitat) pendant l'hiver, afin de mieux comprendre les causes et les conséquences de l'évolution des conditions hivernales sur l'écologie prédateur-proie.

References

Benson, J. F., K. M. Loveless, L. Y. Rutledge, and B. R. Patterson. 2017. "Ungulate Predation and Ecological Roles of Wolves and Coyotes in Eastern North America." *Ecological Applications* 27: 718–733.

- Blossey, B., D. Hare, and D. M. Waller. 2024. "Where Have All the Flowers Gone? A Call for Federal Leadership in Deer Management in the United States." *Frontiers in Conservation Science* 5: 1382132.
- Carstensen, M., G. D. DelGiudice, B. A. Sampson, and D. W. Kuehn. 2009. "Survival, Birth Characteristics, and Cause-Specific Mortality of White-Tailed Deer Neonates." *Journal of Wildlife Management* 73: 175–183.
- Clapp, J. G., J. D. Holbrook, and D. J. Thompson. 2021. "GPSeqClus: An R Package for Sequential Clustering of Animal Location Data for Model Building, Model Application and Field Site Investigations." *Methods in Ecology and Evolution* 12: 787–793.
- Cluff, H. D., and L. D. Mech. 2023. "A Field Test of R Package GPSeqClus: For Establishing Animal Location Clusters." *Ecological Solutions and Evidence* 4: e12204.
- Cole, G. F. 1987. "Changes in Interacting Species With Disturbance." *Environmental Management* 11: 257–264.
- Dawe, K. L., and S. Boutin. 2016. "Climate Change Is the Primary Driver of White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) Range Expansion at the Northern Extent of its Range: Land Use is Secondary." *Ecology and Evolution* 6: 6435–6451.
- DelGiudice, G. D. 1990. "Surplus Killing of White-Tailed Deer by Wolves in Northcentral Minnesota." *Journal of Mammalogy* 79: 227–235.
- DelGiudice, G. D., J. Fieberg, M. R. Riggs, M. C. Powell, and W. Pan. 2006. "A Long-Term Age-Specific Survival Analysis of Female White-Tailed Deer." *Journal of Wildlife Management* 70: 1556–1568.
- DelGiudice, G. D., L. D. Mech, and K. E. Kunkel. 1992. "Seasonal Patterns of Weight, Hematology, and Serum Characteristics of Free-Ranging Female White-Tailed Deer in Minnesota." *Journal of Zoology* 70: 974–983.
- 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.
- Demma, D. J., S. M. Barber-Meyer, and L. D. Mech. 2007. "Testing Global Positioning System Telemetry to Study Wolf Predation on Deer Fawns." *Journal of Wildlife Management* 71: 2767–2775.
- Demma, D. J., and L. D. Mech. 2009. "Wolf Use of Summer Territory in Northeastern Minnesota." *Journal of Wildlife Management* 73: 380–384.
- Dickie, M., R. Serrouya, M. Becker, et al. 2024. "Habitat Alteration or Climate: What Drives the Densities of an Invading Ungulate?" *Global Change Biology* 30: e17286.
- Elbroch, L. M., B. Lowrey, and H. U. Wittmer. 2018. "The Importance of Fieldwork Over Predictive Modeling in Quantifying Predation Events of Carnivores Marked With GPS Technology." *Journal of Mammalogy* 99: 223–232.
- French, B. 2024. "Lack of Snow Hampers Yellowstone Wolves' Winter Hunting Season." *Billings Gazette*. https://billingsgazette.com/outdoors/yellowstone-national-park-wolves-wolf-winter/article_6bd2db70-dbea-11ee-a2bc-0f367b91704c.html.
- Fritts, S. H., and L. D. Mech. 1981. "Dynamics, Movements, and Feeding Ecology of a Newly-Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota." *Wildlife Monographs* 80: 3–79.
- Fuller, T. K. 1989. "Population Dynamics of Wolves in North-Central Minnesota." *Wildlife Monographs* 105: 3–41.
- Fuller, T. 1990. "Dynamics of a Declining White-Tailed Deer Population in North-Central Minnesota." *Wildlife Monographs* 110: 3–37.
- Fuller, T. K., L. D. Mech, and J. F. Cochrane. 2003. "Wolf Population Dynamics." In *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, edited by L. D. Mech and L. Boltani, 161–191. Chicago IL: University of Chicago Press.
- Gable, T. D., and D. P. Gable. 2019. "Wolf (*Canis* sp.) Attacks Life-Like Deer Decoy: Insight Into How Wolves Hunt Deer? The." *Canadian Field-Naturalist* 133: 16–19.
- Gable, T. D., A. T. Homkes, and J. K. Bump. 2023. *2022–2023 Greater Voyageurs Ecosystem Wolf Population Report*. Minneapolis, Minnesota, USA: University of Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., A. T. Homkes, and J. K. Bump. 2024. *2023–2024 Greater Voyageurs Ecosystem Wolf Population Report*. Minneapolis, Minnesota, USA: University of Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., A. T. Homkes, S. K. Windels, and J. K. Bump. 2024. "Evidence That Wolves Use Cooperative Ambush Strategies to Hunt Beavers." *Ethology Ecology & Evolution* 36: 220–231.
- Gable, T. D., S. M. Johnson-Bice, A. T. Homkes, and J. K. Bump. 2023. "Differential Provisioning Roles, Prey Size, and Prey Abundance Shape the Dynamic Feeding Behavior of Gray Wolves." *Communications Biology* 6: 1–11.
- Gable, T. D., S. M. Johnson-Bice, A. T. Homkes, and J. K. Bump. 2024. "Single Visits to Active Wolf Dens Do Not Impact Wolf Pup Recruitment or Pack Size." *Wildlife Biology*: e01195.
- Gable, T. D., S. Johnson-Bice, A. T. Homkes, S. K. Windels, J. G. Bruggink, and J. K. Bump. 2023. "Wolf-Beaver Dynamics in the Greater Voyageurs Ecosystem, Minnesota." In *The Wolf Culture, Nature, Heritage*, edited by I. Convery, P. Davis, K. Lloyd, O. T. Nevin, and E. van Maanen, 259–272. Woodbridge, UK: Boydell & Brewer.
- Gable, T. D., and S. K. Windels. 2018. "Kill Rates and Predation Rates of Wolves on Beavers." *Journal of Wildlife Management* 82: 466–472.
- Gable, T. D., S. K. Windels, and J. G. Bruggink. 2017. "The Problems With Pooling Poop: Confronting Sampling Method Biases in Wolf (*Canis lupus*) Diet Studies." *Canadian Journal of Zoology* 95: 843–851.
- Gable, T. D., S. K. Windels, and B. T. Olson. 2017. "Estimates of White-Tailed Deer Density in Voyageurs National Park: 1989–2016." *Natural Resource Report NPS/VOYA/NRR—2017/1427*. National Park Service, Fort Collins, Colorado. Natural Resource Report NPSVOYANRR. National Park Service, Fort Collins, Colorado. 1–40.
- Gese, E. M., and L. D. Mech. 1991. "Dispersal of Wolves (*Canis lupus*) in Northeastern Minnesota, 1969–1989." *Canadian Journal of Zoology* 69: 2946–2955.
- Gorniak, G. 2024. "Commentary: An Out-of-Control Wolf Population and Michigan's Vanishing Upper Peninsula Deer Herd." *Outdoor News*. <https://www.outdoornews.com/2024/01/03/commentary-an-an-out-of-control-wolf-population-and-michigans-vanishing-upper-peninsula-deer-herd/>.
- Irvine, C. C., S. G. Cherry, and B. R. Patterson. 2022. "Discriminating Grey Wolf Kill Sites Using GPS Clusters." *Journal of Wildlife Management* 86: 1–16.
- 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.
- Kautz, T. M., J. L. Belant, D. E. Beyer, 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, no. 3: 1666–1677.
- Kennedy-Slaney, 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.
- Kolenosky, G. B. 1972. "Wolf Predation on Wintering Deer in East-Central Ontario." *Journal of Wildlife Management* 36: 357–369.
- Kraker, D. 2023. *Deer Hunters in Northern Minnesota Lash out Against Wolves*, DNR. St. Paul, Minnesota, USA: Minnesota Public Radio. <https://www.mprnews.org/story/2023/12/07/deer-hunters-in-northern-minnesota-lash-out-against-wolves-dnr>.
- Lamb, C. T., S. Williams, S. Boutin, et al. 2024. "Effectiveness of Population-Based Recovery Actions for Threatened Southern Mountain Caribou." *Ecological Applications* 34: e2965.

- Latham, A. D. M., M. C. Latham, N. A. Mccutchen, and S. Boutin. 2011. "Invading White-Tailed Deer Change Wolf-Caribou Dynamics in Northeastern Alberta." *Journal of Wildlife Management* 75: 204–212.
- Laurent, M., M. Dickie, M. Becker, R. Serrouya, and S. Boutin. 2021. "Evaluating the Mechanisms of Landscape Change on White-Tailed Deer Populations." *Journal of Wildlife Management* 85: 340–353.
- MacNulty, D. R., D. W. Smith, J. A. Vucetich, L. D. Mech, D. R. Stahler, and C. Packer. 2009. "Predatory Senescence in Ageing Wolves." *Ecology Letters* 12: 1347–1356.
- Mautz, W. W. 1978. "Sledding on a Bushy Hillside: The Fat Cycle in Deer." *Wildlife Society Bulletin* 6: 88–90.
- McDonald, J. E., Jr., D. E. Clark, and W. A. Woytek. 2007. "Reduction and Maintenance of a White-Tailed Deer Herd in Central Massachusetts." *Journal of Wildlife Management* 71: 1585–1593.
- Mech, L. D. 1977. "Population Trend and Winter Deer Consumption in a Minnesota Wolf Pack." In *Proceedings of the 1975 Predator Symposium*, edited by R. L. Phillips and C. Jonkel. Missoula, MT: Montana Forest and Conservation Experiment Station, University of Montana.
- Mech, L. D., and S. Barber-Meyer. 2015. "Yellowstone Wolf (*Canis lupus*) Density Predicted by Elk (*Cervus elaphus*) Biomass." *Canadian Journal of Zoology* 93: 499–502.
- Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. "Wolf Social Ecology." In *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, edited by L. D. Mech and L. Boitani, 1–34. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Mech, L. D., and L. D. Frenzel. 1971. *Ecological Studies of the Timber Wolf in Northeastern Minnesota*. North Central Forest Experiment Station, USDA Forest Service Research Paper NC-52. Minnesota: St. Paul.
- Mech, L. D., and P. D. Karns. 1977. *Role of the Wolf in a Deer Decline in the Superior National Forest*. North Central Forest Experiment Station, USDA Forest Service Research Paper NC-148. Minnesota: St. Paul.
- Merrill, J. A., E. G. Cooch, and P. D. Curtis. 2003. "Time to Reduction: Factors Influencing Management Efficacy in Sterilizing Overabundant White-Tailed Deer." *Journal of Wildlife Management* 67: 267–279.
- Metz, M. C., D. W. Smith, J. A. Vucetich, D. R. Stahler, and R. O. Peterson. 2012. "Seasonal Patterns of Predation for Gray Wolves in the Multi-Prey System of Yellowstone National Park." *Journal of Animal Ecology* 81: 553–563.
- Metz, M. C., J. A. Vucetich, D. W. Smith, D. R. Stahler, and R. O. Peterson. 2011. "Effect of Sociality and Season on Gray Wolf (*Canis lupus*) Foraging Behavior: Implications for Estimating Summer Kill Rate." *PLOS One* 6: e17332.
- Midwest Regional Climate Center. 2024. "Accumulated Winter Season Severity Index." <https://mrcc.purdue.edu/research/awssl>.
- Moen, A. N. 1978. "Seasonal Changes in Heart Rates, Activity, Metabolism, and Forage Intake of White-Tailed Deer." *Journal of Wildlife Management* 42: 715–738.
- National Weather Service. 2024. "Climatological Data From the Orr 3E, MN Weather Station." Accessed April 28, 2024. <https://www.weather.gov/wrh/Climate?wfo=dlh>.
- Nelson, M. E., and L. D. Mech. 1986a. "Relationship Between Snow Depth and Gray Wolf Predation on White-Tailed Deer." *Journal of Wildlife Management* 50: 471–474.
- Nelson, M. E., and L. D. Mech. 1986b. "Mortality of White-Tailed Deer in Northeastern Minnesota." *Journal of Wildlife Management* 50: 691–698.
- Norton, A. S., D. J. Storm, and T. R. Van Deelen. 2021. "White-Tailed Deer, Weather and Predation: A New Understanding of Winter Severity for Predicting Deer Mortality." *Journal of Wildlife Management* 85: 1232–1242.
- Olson, S. F. 1938. "A Study in Predatory Relationship With Particular Reference to the Wolf." *Scientific Monthly* 46: 323–336.
- Olson, L. O., T. R. Van Deelen, D. J. Storm, and S. M. Crimmins. 2021. "Understanding Environmental Patterns of Canid Predation on White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*)." *Canadian Journal of Zoology* 99: 912–920.
- Peterson, R. O., and P. Clucci. 2003. "The Wolf as a Carnivore." In *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, edited by L. D. Mech and L. Boitani, 104–130. Illinois, USA: University of Chicago Press.
- Peterson, R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. 1984. "Wolves of the Kenai Peninsula." *Wildlife Monographs* 88: 3–52.
- Potvin, F., H. Jolicœur, and J. Huot. 1988. "Wolf Diet and Prey Selectivity During Two Periods for Deer in Quebec: Decline Versus Expansion." *Canadian Journal of Zoology* 66: 1274–1279.
- Schmidt, P. A., and L. D. Mech. 1997. "Wolf Pack Size and Food Acquisition." *American Naturalist* 150: 513–517.
- Seal, U. S., and L. D. Mech. 1983. "Blood Indicators of Seasonal Metabolic Patterns in Captive Adult Gray Wolves." *Journal of Wildlife Management* 47: 704–715.
- Sitar, K., and B. Roell. 2021. "Factors limiting Deer Abundance in the Upper Peninsula. Michigan Department of Natural Resources Report." https://www.michigan.gov/-/media/Project/Websites/dnr/Documents/WLD/Mgt/limiting_factors_deer_up.pdf?rev=21440ee4ea4a4349a3f564085bd8c783#:~:text=Wolf%20Abundance,%E2%80%A2&text=Wolves%20are%20the%20least%20abundant,deer%20in%20the%20Upper%20Peninsula.
- Stahler, D. R., D. R. MacNulty, R. K. Wayne, B. vonHoldt, and D. W. Smith. 2013. "The Adaptive Value of Morphological, Behavioural and Life-History Traits in Reproductive Female Wolves." *Journal of Animal Ecology* 82: 222–234.
- Stahler, D. R., D. W. Smith, and D. S. Guernsey. 2006. "Foraging and Feeding Ecology of the Gray Wolf (*Canis lupus*): Lessons From Yellowstone National Park, Wyoming, USA." *Journal of Nutrition* 136: 1923S–1926S.
- Stenlund, M. 1955. "A Field Study of the Timber Wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota." *Minnesota Department of Conservation Technical Bulletin*. 1–55.
- Thurber, J. M., and R. O. Peterson. 1993. "Effects of Population Density and Pack Size on the Foraging Ecology of Gray Wolves." *Journal of Mammalogy* 74: 879–889.
- Ueno, M., K. Kaji, and T. Saitoh. 2010. "Culling Versus Density Effects in Management of a Deer Population." *Journal of Wildlife Management* 74: 1472–1483.
- 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.
- Wehr, N. H., S. A. Moore, E. J. Isaac, K. F. Kellner, J. J. Millsbaugh, and J. L. Belant. 2024. "Moose and White-Tailed Deer Mortality Peaks in Fall and Late Winter." *Journal of Wildlife Management* 88: e22580.
- Welskopf, S. R., O. E. Ledee, and L. M. Thompson. 2019. "Climate Change Effects on Deer and Moose in the Midwest." *Journal of Wildlife Management* 83: 769–781.
- Wikenros, C., C. Di Bernardi, B. Zimmermann, et al. 2023. "Scavenging Patterns of an Inbred Wolf Population in a Landscape With a Pulse of Human-Provided Carrion." *Ecology and Evolution* 13: e10236.

Supporting Information

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section.