

Densités des prédateurs et taux de survie des faons de cerf de Virginie

The Journal of Wildlife Management 83(5):1261–1270; 2019; DOI: 10.1002/jwmg.21681



Note

Predator Densities and White-Tailed Deer Fawn Survival

TODD M. KAUTZ,¹ *Camp Fire Program in Wildlife Conservation, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, 1 Forestry Drive, Syracuse, NY 13210, USA*

JERROLD L. BELANT, *Camp Fire Program in Wildlife Conservation, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, 1 Forestry Drive, Syracuse, NY 13210, USA*

DEAN E. BEYER JR., *Wildlife Division, Michigan Department of Natural Resources, 1990 US Highway 41S, Marquette, MI 49855, USA*

BRONSON K. STRICKLAND, *Forest and Wildlife Research Center, Mississippi State University, Box 9680, Mississippi State, MS 39762, USA*

TYLER R. PETROELJE, *Camp Fire Program in Wildlife Conservation, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, 1 Forestry Drive, Syracuse, NY 13210, USA*

RAHEL SOLLMANN, *Department of Wildlife, Fish, and Conservation Biology, University of California–Davis, Davis, CA 95616, USA*

Résumé

La prédation est la principale cause de mortalité chez les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) âgés de moins de 6 mois dans toute l'Amérique du Nord. Pourtant, peu d'études sur la survie des faons de cerf de Virginie ont été menées dans des zones abritant quatre espèces de prédateurs ou ont pris en compte les densités simultanées des cerfs et des espèces de prédateurs. Nous avons suivi la survie et la mortalité par cause spécifique, de la naissance à l'âge de 6 mois, de 100 faons nouveau-nés entre 2013 et 2015 dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, tout en estimant simultanément les densités de population des cerfs, des ours noirs d'Amérique (*Ursus americanus*), des coyotes (*Canis latrans*), des lynx roux (*Lynx rufus*) et des loups gris (*Canis lupus*). Nous avons estimé le risque de prédation des faons en fonction du sexe, du poids à la naissance et de la date de naissance. **Le taux de survie des faons à six mois, toutes années confondues, était de 36%, et le risque de mortalité des faons n'était pas lié au poids à la naissance, à la date de naissance ni au sexe.** Les densités annuelles moyennes estimées des cerfs et des prédateurs étaient de 334 faons/100 km², 25,9 ours noirs/100 km², 23,8 coyotes/100 km², 3,8 lynx roux/100 km² et 2,8 loups/100 km². Malgré des taux de mortalité par individu estimés plus faibles, les coyotes et les ours noirs constituaient les principales causes de mortalité des faons en raison de leurs densités plus élevées par rapport à celles des lynx roux et des loups. **Nos résultats indiquent que la présence d'un plus grand nombre d'espèces de prédateurs dans un écosystème n'a pas un effet entièrement additif sur la survie des faons.** © 2019 The Wildlife Society.

MOTS-CLÉS : ours noir d'Amérique, lynx roux, coyote, survie des faons, estimations de population, prédation, cerf de Virginie, loup.

INTRODUCTION

Au sein des populations d'ongulés, la survie des juvéniles a généralement une plus grande influence sur la croissance démographique que celle des adultes (Gaillard et al. 2000), la prédation constituant généralement la principale cause de mortalité chez les ongulés nouveau-nés lorsque des prédateurs sont présents (Linnell et al. 1995). Étant donné que des

taux élevés de **prédation néonatale** peuvent entraîner un déclin des populations d'ongulés (Kilgo et al. 2012), il est important, pour la gestion des populations d'ongulés sauvages, de comprendre comment les assemblages d'espèces de prédateurs influencent la survie des ongulés nouveau-nés. Chez le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), la prédation est la principale cause de mortalité des faons âgés de moins de 6 mois dans toute l'Amérique du Nord (Gingery et al. 2018), bien que d'autres causes naturelles ou anthropiques puissent parfois constituer une cause majeure de mortalité dans les zones où des prédateurs sont présents (Burroughs et al. 2006, Warbington et al. 2017).

La plupart des recherches sur la survie néonatale chez le cerf de Virginie ont été menées dans des écosystèmes comptant ≤ 3 espèces de prédateurs, généralement l'ours noir d'Amérique (*Ursus americanus*), le coyote (*Canis latrans*) ou le lynx roux (*Lynx rufus* ; Gingery et al. 2018). **Pourtant**, certaines zones de l'aire de répartition du cerf de Virginie comptent plus de trois espèces de prédateurs. Il est possible que la présence d'un plus grand nombre d'espèces de prédateurs affecte la survie des faons ; par exemple, Griffin et al. (2011) ont rapporté que la survie des jeunes wapitis d'Amérique (*Cervus canadensis*) était réduite dans les zones abritant quatre ou cinq espèces de prédateurs, par opposition à celles n'en comptant que trois. **De plus**, les estimations de densité pour toutes les espèces de prédateurs sont rarement rapportées dans les études sur la survie des faons de cerfs de Virginie où ≥ 3 espèces de prédateurs sont présentes (Vreeland et al. 2004, Warbington et al. 2017). Les estimations de la mortalité par cause spécifique attribuée aux prédateurs sont plus pertinentes lorsqu'elles sont combinées avec des estimations de la densité des prédateurs, car cela permet de mieux comprendre les taux de mortalité (Gervasi et al. 2012).

Parmi les principaux prédateurs des faons de cerf de Virginie, quatre espèces sont présentes dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis : l'ours noir d'Amérique, le coyote, le lynx roux et le loup gris (*Canis lupus*). La prédation de l'ours noir sur les faons de cerf de Virginie et d'autres ongulés est principalement opportuniste et se produit généralement au cours des premières semaines suivant la naissance (Zager et Beecham 2006). Les coyotes sont des prédateurs généralistes capables d'exploiter de nombreuses sources alimentaires pour satisfaire leurs besoins alimentaires (MacCracken et Hansen 1987), et les ongulés nouveau-nés constituent des proies idéales pour eux, en particulier lorsque la mobilité des faons est limitée (Sacks et Neale 2002). **En effet**, dans les écosystèmes à **prédateurs multiples** à travers l'Amérique du Nord, la prédation par les coyotes tend à être la principale cause de mortalité des cerfs de Virginie au cours des six premiers mois suivant la naissance (Gingery et al. 2018). Les lynx roux sont des carnivores obligatoires qui peuvent se spécialiser sur certains types de proies selon les régions (Newbury 2013), mais qui exploitent généralement un large éventail d'espèces, y compris les faons de cerfs de Virginie (VanGilder 2008). La prédation par le lynx roux peut constituer une source prédominante de mortalité des faons de cerf de Virginie dans certaines régions (Roberts 2007, Kilburn 2018), mais, en général, la prédation par le coyote dépasse celle du lynx roux dans les zones où les deux espèces sont présentes (Gingery et al. 2018). Les loups se nourrissent principalement d'ongulés, mais peuvent également tirer une part importante de leur alimentation des rongeurs, des lagomorphes, du bétail domestique et d'autres sources (Newsome et al. 2016). Bien que la **taille optimale** typique des proies des loups (par exemple, le cerf élaphe [*Cervus elaphus*] ; Jedrzejewski et al. 2002) est supérieure à celle d'un faon de cerf de Virginie nouveau-né, les loups peuvent modifier leurs stratégies de chasse pendant l'été, passant de la capture d'un

nombre réduit de grosses proies à celle d'un plus grand nombre de petites proies, y compris des ongulés nouveau-nés (Metz et al. 2012). **Ainsi**, compte tenu de leurs habitudes alimentaires, il est probable que chacune de ces espèces de prédateurs consomme des faons nouveau-nés lorsqu'ils sont disponibles. **Cependant**, il est difficile d'estimer l'importance relative de chaque espèce en tant que prédateur de faons au sein d'un même écosystème en raison des différences de densité des prédateurs, ainsi que des taux de mortalité potentiellement variables des faons selon les espèces. **Par conséquent**, les gestionnaires qui prennent des décisions sans tenir compte de l'abondance et du taux de mortalité des faons attribué à chaque espèce de prédateur risquent de tirer des conclusions erronées quant à l'espèce de prédateur ayant le plus grand impact sur le recrutement des faons. Outre l'influence possible des assemblages et des densités d'espèces de prédateurs sur la survie des faons nouveau-nés, des facteurs intrinsèques au sein des populations d'ongulés peuvent également affecter leur vulnérabilité à la mortalité due à la prédation ou à d'autres causes. Par exemple, les ongulés nouveau-nés tardifs peuvent présenter un risque accru de mortalité par prédation ou par famine (Clutton-Brock et al. 1987, Testa 2002, Kilgo et al. 2012). **Dans certains cas, les faons présentant une masse corporelle plus faible à la naissance peuvent être plus vulnérables à la prédation, à la famine ou à l'abandon maternel** (Verme 1977, Kunkel et Mech 1994). **Enfin**, des chercheurs ont rapporté des différences de mortalité juvénile liées au sexe chez de nombreux vertébrés, y compris les ongulés (Clutton-Brock et al. 1985).

Notre **objectif** était de mesurer la survie des faons en mettant l'accent sur le risque de prédation au sein d'une population de cerfs de Virginie partiellement migratrice, sympatrique avec l'ours noir d'Amérique, le coyote, le lynx roux et le loup dans la péninsule supérieure du Michigan. Nous avons également examiné l'importance des **facteurs intrinsèques** à la population de cerfs que sont le sexe, la masse à la naissance et la période de naissance. **Enfin**, nous avons estimé les densités des cerfs et des espèces de prédateurs afin de fournir un contexte permettant d'évaluer la contribution relative des prédateurs à la mortalité des faons. Nous avons émis **l'hypothèse** que la prédation serait la principale cause de mortalité des faons en raison du nombre d'espèces de prédateurs présentes. Nous avons également émis **l'hypothèse** que les espèces de prédateurs présentant des densités plus élevées consommeraient davantage de faons au niveau de la population, en raison d'une augmentation des rencontres opportunistes ou d'une recherche active de proies. Nous avons émis **l'hypothèse** que la masse à la naissance des faons serait négativement corrélée au risque de mortalité.

Enfin, nous avons **prédit** que les faons nés plus tard dans la saison présenteraient un risque de mortalité accru, car les prédateurs auraient affiné leurs critères de recherche pour localiser les faons, tandis que les faons nés plus tôt et encore en vie disposeraient d'une plus grande mobilité pour échapper aux prédateurs.

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude couvrait une superficie de 1 000 km² dans la péninsule supérieure du Michigan entre 2013 et 2015 (46°14'00"N 88°13'00"O ; Fig. 1). L'altitude variait entre 417 m et 582 m au-dessus du niveau de la mer. Les précipitations annuelles moyennes s'élevaient à 52 cm de pluie et 179 cm de neige (moyennes de 1951 à 1980, Bureau de climatologie du

Michigan, 2013). Les températures moyennes en janvier et en juillet étaient respectivement de 13°C et 18°C (modèle PRISM [Parameter-elevation Regressions on Independent Slopes Model], groupe climatique 2016). La couverture végétale était principalement constituée de forêts de feuillus (38% ; par exemple, l'érable à sucre [*Acer saccharum*], le peuplier faux-tremble [*Populus tremuloides*], le hêtre américain [*Fagus grandifolia*]), de zones humides boisées (29% ; par exemple, le thuya occidental [*Thuja occidentalis*], l'érable rouge [*A. rubrum*], le mélèze laricin [*Larix laricina*]), et de forêts mixtes (13% ; par exemple, l'érable à sucre, le peuplier tremble, la pruche [*Tsuga canadensis*], le pin blanc [*Pinus strobus*] ; Fry et al. 2011). Les prédateurs des cerfs comprenaient l'ours noir, le coyote, le lynx roux et le loup. Étant donné que l'orignal (*Alces americanus*) est présent en faible densité (~2/100 km² ; D. E. Beyer, Département des ressources naturelles du Michigan, données non publiées) et que son aire de répartition est limitée, le cerf est la principale espèce de proie ongulée disponible dans la péninsule supérieure du Michigan (DelGiudice et al. 2009).

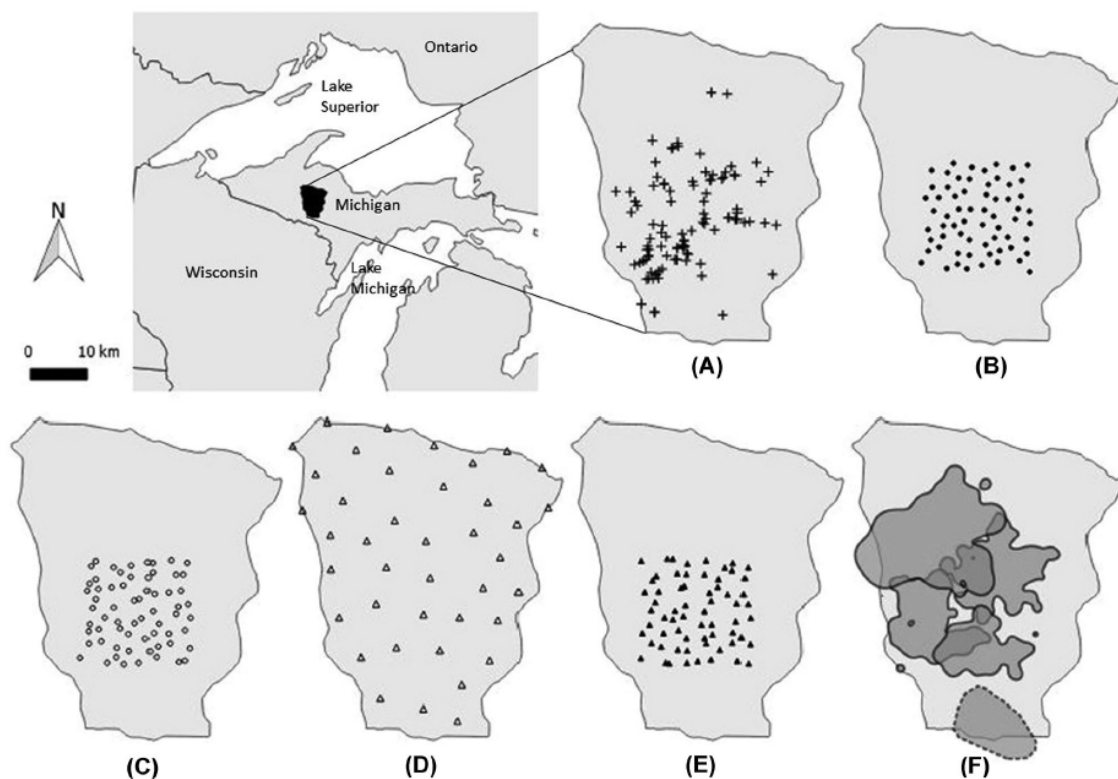


Figure 1. Emplacements des sites de capture de faons de cerfs à queue blanche (A), des sites de surveillance par caméra de cerfs (B), des sites de piégeage de poils d'ours noirs (C), des sites de recensement des hurlements de coyotes (D), des sites de piégeage de poils de lynx roux (E), et les domaines de vie à noyau fixe représentant la distribution d'utilisation à 95% de 4 loups (contours pleins), ainsi que le domaine de télémétrie historique à très haute fréquence d'une meute (contour pointillé) représentative des meutes utilisées pour les relevés de traces (F), péninsule supérieure du Michigan, États-Unis, 2013-2015

METHODES

Estimations de la densité de population

Nous avons estimé la densité des cerfs entre le 12 août et le 3 septembre de chaque année à l'aide d'une méthode de modélisation de l'occupation, basée sur l'observation de cerfs non marqués à 64 sites équipés de caméras appâtées, répartis sur une grille de 8 × 8 dont les cellules mesuraient 6,25 km². Les sites équipés de caméras étaient espacés de plus de 2,0 km du site voisin le plus proche afin de minimiser le risque de détecter le même cerf sur plusieurs

sites. Au sein de chaque cellule de la grille, nous avons sélectionné un site équipé d'une caméra située à proximité (< 200 m) d'une route ou d'un sentier pour faciliter l'appâtage ; le choix des sites visait également à maintenir une zone tampon de 2 km par rapport aux sites voisins. Nous avons appâté les sites avec 5,5 kg de maïs en grains entiers à intervalles de 3 jours pendant une période de pré-appâtage de 10 jours, suivie d'une campagne d'observation de 10 jours. Les caméras enregistraient une image lorsqu'elles se déclenchaient toutes les 5 minutes, et nous avons classé les cerfs apparaissant sur les images en trois catégories : femelles adultes, faons ou mâles adultes. Nous avons estimé l'abondance des femelles adultes sur chaque site de caméra à partir de la présence quotidienne d'individus non marqués, en utilisant le modèle de Royle-Nichols (Royle et Nichols 2003) ajusté à une distribution de Poisson dans la fonction OccuRN du package unmarked (Fiske et Chandler 2011) pour le logiciel R (version 3.4.1, www.r-project.org, consulté le 15 mars 2018 ; Duquette et al. 2014a). Nous avons extrapolé les estimations d'abondance aux emplacements des caméras pour obtenir une **densité**, en supposant un rayon de détection équivalent au domaine vital moyen des femelles adultes pendant la période d'étude (Keever et al. 2017), que nous avons estimée à 1,02 km² en calculant le domaine vital à noyau fixe à 95% de 26 biches adultes équipées d'un collier à très haute fréquence (VHF) et de 5 biches adultes équipées d'un collier GPS dans la zone d'étude entre le 10 et le 31 août 2015 (J. L. Belant, Université d'État de New York, données non publiées).

Nous avons estimé le nombre de faons nés chaque année à partir des estimations de densité des biches adultes issues du relevé par caméra d'août-septembre et avons supposé une fécondité moyenne de 1,41 faon par biche âgée d'au moins 1 an, calculée comme suit. Nous avons estimé la proportion de biches âgées de 1, 2 et ≥ 3 ans au sein de la population et calculé une fécondité moyenne pondérée à partir des taux de fécondité publiés pour chaque classe d'âge dans la péninsule supérieure du Michigan (Verme 1969, Ozoga 1987). Nous avons estimé que les biches âgées de 1 et 2 ans représentaient respectivement 13% et 11% de la population de femelles adultes, sur la base des estimations d'âge par les anneaux de ciment issues de 133 captures hivernales de biches adultes dans la zone d'étude entre 2013 et 2015 (O. L. Belant, données non publiées). Nous avons supposé des taux de natalité moyens de 1,13 fœtus par femelle parturiente pour les cerfs âgés de 2 ans et de 1,69 faons par femelle parturiente pour les cerfs âgés de 3 ans ou plus, sur la base des fourchettes de fécondité du cerf de Virginie observées dans la péninsule supérieure du Michigan, qui vont de 1,58 à 1,80 faons par femelle parturiente pour les cerfs âgés de 3 ans ou plus en juin, et de 0,62 à 1,63 pour les femelles âgées de 2 ans en juin (Verme 1969). Bien que les cerfs se reproduisent couramment dès le stade de faon dans certaines régions du Midwest (par exemple, le sud du Michigan ; Verme 1989), la fertilité des faons femelles dans la péninsule supérieure est $< 1\%$, même avec un apport nutritionnel maximal (Ozoga 1987) ; nous avons donc considéré que les cerfs âgés d'un an n'étaient pas reproducteurs dans notre zone d'étude.

Nous étions convaincus que les densités de femelles adultes observées lors du relevé par caméra reflétaient celles de la période de mise bas de mai à juillet, car le taux de survie apparent de 118 femelles adultes (âgées d'au moins 2 ans) équipées d'un collier émetteur dans la zone d'étude s'élevait à 99,1% entre le 20 mai et le 6 septembre au cours des années 2013 à 2015 (L. Belant, données non publiées).

Nous avons estimé la densité des **ours noirs** à l'aide d'un échantillonnage génétique non invasif combiné à une modélisation spatiale de capture-recapture (SCR) (Efford 2004, Royle et al. 2014). Pour les ours, nous avons prélevé des échantillons de poils sur 64 sites de pièges à collet situés dans les mêmes cellules de 6,25 km de la grille que celles utilisées pour le relevé photographique des cerfs, mais à des emplacements différents (Fig. 1). Nous avons installé les sites de prélèvement de poils d'ours dans des forêts de feuillus, généralement à proximité de routes forestières désaffectées. Nous avons inspecté chaque site à cinq reprises, à intervalles de 10 jours, entre mai et juillet 2013-2015. Chaque site était constitué d'un seul fil de fer barbelé à quatre pointes, placé autour de 3 à 4 arbres à 50 cm au-dessus du sol afin de créer un enclos. Nous avons appâté les pièges à poils en déposant 0,5 L d'huile de poisson sur un tas de bois mort au centre de chaque enclos et en vaporisant de l'huile d'anis ou de framboise sur chacun des arbres à 2 m au-dessus du sol. Les procédures de prélèvement et de manipulation des échantillons pour les pièges à poils destinés aux ours noirs ont suivi celles décrites par Belant et al. (2005).

Nous avons échantillonné les **lynx roux** à l'aide de 64 sites équipés de pièges à poils à rupture, également situés dans les mêmes cellules de grille de 6,25 km² que celles utilisées pour les estimations des populations de cerfs et d'ours, mais à des emplacements différents au sein de ces cellules (Fig. 1). Nous avons implanté les sites d'échantillonnage des lynx roux dans des zones riveraines ou dans des forêts de conifères de plaine afin d'augmenter les chances de rencontre, en nous basant sur la sélection de l'habitat hivernal de cette espèce (Lovallo et Anderson 1996). Nous avons contrôlé les sites d'échantillonnage à huit reprises, à intervalles de sept jours, entre le 5 janvier et le 8 mars, de 2013 à 2015. Chaque site consistait en un enclos constitué de broussailles comportant quatre ouvertures, au niveau desquelles nous avons installé des pièges à poils (Stricker et al. 2012). Nous avons appâté les sites à l'aide de carcasses partielles de cerfs de Virginie provenant d'ateliers de transformation du gibier locaux, ou de carcasses entières et écorchées de castors (*Castor canadensis*). Nous avons remplacé les appâts tous les 7 jours, selon les besoins. Nous avons placé un leurre commercial sur chaque site, sur un arbre à 2 m au-dessus du sol. Les procédures de collecte et de manipulation des échantillons prélevés dans les pièges à poils pour lynx roux ont suivi celles décrites par Stricker et al. (2012).

Wildlife Genetics International (Nelson, Colombie-Britannique, Canada) a réalisé le génotypage des échantillons de poils d'ours noir et de lynx roux à l'aide de 7 loci pour identifier les ours individuels (G1D, G10L, G10X, MU50, MU59, G10P et ZEX/ZFY comme marqueur sexuel) et de 8 loci pour identifier les lynx roux individuels (HDZ064, HDZ610, HDZ056, Fca082, Fca035, Fca008, Fca090 et ZEX/ZFY comme marqueur sexuel). L'hétérozygotie observée (H) de ces loci dans notre échantillon final d'ours (H moyen = 0,85, H minimal = 0,79) et de lynx roux (H moyen = 0,75, H minimal = 0,66) était suffisante pour permettre une identification précise des individus à l'aide de 5 loci ou plus dans des ensembles de données contenant moins de 100 lynx roux et moins de 400 ours (Paetkau 2003). À partir des individus identifiés génétiquement, nous avons estimé la densité annuelle des ours noirs et des lynx roux à l'aide d'un modèle SCR de population ouverte (Gardner et al. 2010, Whittington et Sawaya 2015).

Ces modèles utilisent des données de détection au niveau des individus et des pièges pour estimer la densité, tout en tenant compte de la détection imparfaite (c'est-à-dire la probabilité

que des individus de la population ne soient pas détectés lors de l'échantillonnage) et de la variation de la probabilité de détection des individus résultant de leur exposition différentielle à l'effort d'échantillonnage. Les modèles SCR de **population ouverte** peuvent être utilisés pour analyser les données SCR issues de plusieurs campagnes d'étude, ce qui permet de prendre en compte les variations de la population (c'est-à-dire la mortalité et le recrutement des animaux) entre les campagnes. Outre les estimations de densité spécifiques à chaque campagne, ces modèles estiment la probabilité de survie et le taux de recrutement. Les modèles de capture-recapture spatiaux décrivent la probabilité de détection des individus au niveau des détecteurs en fonction de la localisation des centres d'activité individuels (conceptuellement, la localisation moyenne d'un individu au cours d'une campagne) ; les modèles SCR à population ouverte doivent donc également décrire comment les centres d'activité évoluent au fil du temps.

Nous avons opté pour un modèle dans lequel les centres d'activité restent fixes pour les trois relevés, car ce modèle est parcimonieux et donne de bons résultats pour les séries chronologiques courtes. Pour les deux espèces, nous avons défini une zone tampon de 8 km autour du réseau de pièges à poils afin de délimiter l'espace d'états du modèle SCR. Nous avons mis en œuvre les modèles dans un cadre bayésien, à l'aide du logiciel JAGS (Plummer 2003), accessible via R version 3.4.1 (R Core Team 2018 ; R version 3.2.5, www.r-project.org, consulté en avril 2017) à l'aide du package rjags (version 4.6, <https://CRAN.R-project.org/package=rjags>, consulté en avril 2017).

Nous avons estimé la densité des **coyotes** entre juillet et octobre 2013 et 2014 à l'aide d'une modélisation de l'occupation dérivée des réponses aux **hurlements** sur 40 sites répartis aléatoirement le long des routes, lors de 8 campagnes d'étude menées à 10 jours d'intervalle (Fig. 1). Nous avons supposé un rayon de détection de 2 km et défini une zone tampon autour des sites d'un rayon de 3 km sans chevauchement (distance minimale de 6 km entre les sites) afin d'éviter la détection d'un même individu sur plusieurs sites au cours d'une même campagne d'étude ; nous avons également choisi la période de juillet à octobre pour bénéficier du taux de réponse le plus élevé des coyotes en été et en automne (Petrolje et al. 2013a). Nous n'avons pas mené de relevés lorsque la vitesse du vent dépassait 12,8 km/h en rafales ; nous avons préféré attendre que le vent se calme ou effectuer le relevé lors de la prochaine nuit propice. En raison de la zone tampon de 6 km entre les sites d'hurlerment, nous avons utilisé une zone d'échantillonnage plus vaste pour les coyotes (502,7 km² ; 40 sites avec chacun une zone de détection de 12,57 km²) que pour les autres espèces. À chaque session de relevé, nous avons diffusé un hurlement collectif de coyotes préenregistré et avons défini une détection comme une réponse d'au moins un coyote. À partir de données binaires de détection/non-détection, nous avons ajusté un modèle de mélange d'abondance (Royle et Nichols 2003) à l'aide du package unmarked (Fiske et Chandler 2011) pour le logiciel R. Les méthodes d'échantillonnage et d'analyse statistique ont suivi celles décrites par Petroelje et al. (2013b).

Nous avons identifié les meutes de **loups résidant** dans une section de 1 000 km² de la zone d'étude à l'aide des déplacements des meutes, déterminés à partir des positions GPS des individus équipés d'un collier entre 2013 et 2015, ainsi que des données des colliers VHF issues du suivi à long terme de la population de loups (D. E. Beyer, données non publiées). Nous avons capturé des loups entre mai et juin de 2013 à 2015 à l'aide de pièges à mâchoires,

puis les avons immobilisés à l'aide de chlorhydrate de kétamine (Putney, Portland, ME, États-Unis) et de chlorhydrate de xylazine (Lloyd Laboratories, Shenandoah, IN, États-Unis), puis nous leur avons posé des colliers GPS (modèle Lotek 7000SU GPS, Lotek Wireless, Newmarket, Ontario, Canada). Les colliers des loups ont enregistré des positions toutes les 15 minutes, depuis leur capture jusqu'au mois d'octobre. Nous avons calculé les domaines de répartition des meutes de loups à partir des individus équipés d'un collier, à l'aide d'un estimateur à noyau fixe à 95% dans le package adehabitat (Calenge 2006) pour le logiciel R. Nous avons estimé la densité des loups chaque année entre janvier et mars à l'aide de relevés de traces répétés au sein de chaque domaine de répartition de meute dans la zone d'étude de 1 000 km² (Fig. 1 ; Beyer et al. 2009).

Capture et suivi des faons

Nous avons implanté des **émetteurs vaginaux** (VIT ; modèle M2510B, Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN) chez des biches adultes gestantes entre janvier et mars, de 2013 à 2015. Nous avons capturé les cerfs à l'aide de pièges Clover (Clover 1956) et les avons immobilisés par une injection intramusculaire d'un mélange de chlorhydrate de kétamine et de chlorhydrate de xylazine dans un rapport de 4:1 et à une concentration de 100 mg/mL, associé à du chlorhydrate de yohimbine (ZooPharm, Laramie, Wyoming, États-Unis) afin d'inverser les effets du chlorhydrate de xylazine avant leur remise en liberté (Duquette et al. 2013). Nous avons estimé l'âge des femelles au moment de la capture en prélevant une canine inférieure de forme incisive (Nelson 2002), que nous avons envoyée au laboratoire des maladies de la faune sauvage du Département des ressources naturelles du Michigan (Lansing, Michigan) pour analyse des anneaux de ciment.

Nous avons capturé des faons entre mai et juillet 2013-2015 en effectuant des recherches par quadrillage sur les sites de naissance déterminés à partir des femelles adultes équipées de VITs (Carstensen et al. 2003), ainsi que lors de rencontres fortuites survenant principalement le long des routes et des sentiers. Nous avons surveillé les VITs trois fois par jour pour les cerfs situés près de routes accessibles aux camions, et trois fois par semaine pour certains cerfs suffisamment éloignés pour nécessiter une surveillance aérienne. Les dates de naissance des faons capturés à l'aide des VITs étaient connues ; nous avons estimé celles des faons capturés de manière opportuniste en mesurant la croissance des sabots au moment de la capture et en calculant rétrospectivement la date de naissance à l'aide de l'équation décrite par Sams et al. (1996). Nous avons considéré que la masse corporelle à la naissance était identique à la masse à la capture pour les faons âgés de moins d'un jour. Pour les faons dont l'âge était connu ou estimé à plus d'un jour, nous avons estimé la masse à la naissance en soustrayant le taux moyen de prise de masse néonatale du cerf de Virginie, soit 0,2 kg/jour (Carstensen et al. 2009). Nous avons équipé chaque faon d'un collier VHF extensible doté d'un dispositif de mort après 8 heures (modèle 4210 ; Advanced Telemetry Systems), puis nous les avons relâchés sur le site de capture. Les procédures de capture des cerfs et des loups ont été approuvées par le Comité institutionnel de protection et d'utilisation des animaux de l'Université d'État du Mississippi, à Mississippi State, dans le Mississippi, aux États-Unis (protocole12-012).

Nous avons généralement suivi la survie des faons 1 à 3 fois par jour à l'aide d'une télémétrie au sol et aérienne, depuis leur capture jusqu'au 31 août, puis une fois par semaine du 1^{er} septembre au 31 décembre. La fréquence des contrôles dépendait de la facilité d'accès aux

faons : **ainsi**, certains n'étaient contrôlés qu'une fois par jour, tandis que d'autres l'étaient toutes les 8 heures entre juin et août. **De plus**, nous avons contrôlé 10 faons tous les 2 à 4 jours entre juin et août, car ils se trouvaient trop loin des routes et seule la télémétrie aérienne était envisageable.

Lorsque nous détectons un signal de mortalité émis par un collier, nous déterminons la cause du décès en nous basant sur les restes et les indices trouvés sur place. Nous avons considéré les décès comme dus à la prédation en cas de présence de blessures hémorragiques ; **cependant**, dans certains cas, les faons avaient été presque entièrement dévorés, ne laissant que quelques fragments d'os ou des morceaux de peau. **Par conséquent**, nous avons également classé les décès comme dus à la prédation si le délai estimé entre le décès et l'enquête était inférieur à 48 heures et si des traces de prédateur étaient présentes sur le site, mais que les restes de la carcasse étaient trop peu nombreux pour permettre de détecter les blessures mortelles. Pour les cas de prédation, nous avons déterminé l'espèce du prédateur à partir des traces présentes sur la carcasse ou à proximité. Nous avons considéré que les traces récentes de prédateurs constituaient un indicateur fiable permettant de distinguer l'ours, le coyote, le lynx roux et le loup. En l'absence de traces discernables, nous avons également considéré les excréments contenant une grande quantité de matière végétale, de consistance molle ou de largeur uniforme avec des extrémités brisées, et d'un diamètre supérieur à 35 mm comme un indicateur fiable de la présence de l'ours noir. Nous avons considéré les excréments de canidés d'un diamètre supérieur à 35 mm comme un indicateur fiable de la présence du loup, sur la base de mesures effectuées sur des excréments collectés sur des routes de la zone d'étude où des traces de prédateurs avaient été observées (T. R. Petroelje, Université d'État de New York, données non publiées). Nous avons identifié les poils de prédateurs sur le site de la carcasse à l'aide de caractéristiques macroscopiques et microscopiques (Adorjan et Kolenosky 1969) et avons considéré que les caractéristiques des poils de garde étaient suffisantes dans certains cas pour identifier l'ours noir et le lynx roux, mais pas pour différencier le coyote du loup. Lorsque des poils ou des excréments indiquaient la présence d'un canidé mais ne permettaient pas de distinguer le coyote du loup, nous avons considéré qu'une morsure isolée présentant un espacement entre les canines $> 3,5$ cm était indicative d'un loup, et un espacement $< 3,5$ cm, d'un coyote, sur la base de mesures de l'espacement entre les canines effectuées sur des coyotes et des loups capturés dans la péninsule supérieure du Michigan (J. L. Belant, données non publiées). Nous avons considéré les restes de carcasses mis en cache comme un indicateur de prédation, mais nous n'avons pas considéré la mise en cache en général comme indicative d'une espèce de prédateur, car ce comportement est observé chez les coyotes, les loups et les lynx roux (Labisky et Boulay 1998, Gadbois et al. 2015). **En revanche**, nous avons considéré l'utilisation de poils de faon arrachés pour recouvrir les restes de carcasses mis en cache comme un indicateur d'une activité probable du lynx roux (Labisky et Boulay 1998). Nous avons classé les mortalités comme des prédatons non identifiées dans les cas où nous avons déterminé que la prédation était la cause probable de la mortalité, mais où les preuves étaient insuffisantes pour identifier une seule espèce de prédateur, ou indiquaient que plusieurs espèces de prédateurs s'étaient nourries de la carcasse. Nous avons classé les faons comme ayant un sort inconnu lorsque nous avons retrouvé des colliers en l'absence de restes de carcasse et de traces de morsures ou de déchirures par des prédateurs (colliers apparemment glissés), lorsque le signal du collier avait été perdu et n'avait pas pu être récupéré par télémétrie aérienne, et lorsque nous avons

déecté des signes indiquant une fixation défailante du collier (par exemple, des écrous de blocage détachés).

Bien que l'identification des espèces de prédateurs responsables de la mortalité des faons sur le site de la carcasse comporte certaines incertitudes inhérentes, les évaluations sur le terrain des espèces de prédateurs (c'est-à-dire les coyotes, les lynx roux et les ours noirs), fondées sur les traces observées sur le site de la carcasse pour les faons de cerfs de Virginie équipés d'un collier émetteur, **présentent un haut degré de concordance avec l'ADN résiduel des prédateurs** (Kilgo et al. 2012, Shuman et al. 2017). **Par conséquent**, nous estimons que nos évaluations sur le terrain des espèces de prédateurs responsables de la mortalité des faons de cerfs de Virginie sont valables.

Modèles de survie des faons et estimations du taux de mortalité

Nous avons estimé le taux global de mortalité des faons à l'aide d'un estimateur de Kaplan-Meier dans le package survival (version 2.42-4, <https://CRAN.R-project.org/package=survival>, consulté le 8 février 2019) pour le langage R. Nous avons estimé les taux de mortalité des faons attribuables à chaque espèce de prédateur et aux prédateurs non identifiés à l'aide de l'estimateur d'Aalen-Johansen de la fonction d'incidence cumulative. Par rapport aux captures de ongulés nouveau-nés à l'aide de pièges à visée (VI), l'utilisation de faons capturés de manière opportuniste peut biaiser les estimations en faveur d'une survie plus élevée, car elle ne tient pas compte de la mortalité survenant au cours des premiers jours de vie, avant que de nombreux individus ne soient capturés (Gilbert et al. 2014). Afin d'atténuer le biais lié à l'utilisation de méthodes de capture mixtes, nous avons estimé la survie des faons en utilisant un intervalle quotidien à compter de la naissance, avec une entrée différée de sorte que nous n'ayons pas pris en compte, dans l'échantillon de survie, les faons capturés à plus d'un jour avant d'atteindre l'âge de capture.

Nous avons évalué les facteurs susceptibles d'influencer le risque de mortalité des faons à des intervalles quotidiens, de la naissance à **26 semaines**, à l'aide de modèles de régression de Cox à risques proportionnels à effets mixtes du package come (version 2.2-10, <https://CRAN.R-project.org/package=coxme>, consulté le 8 février 2019) pour le langage R. Nous avons inclus des covariables individuelles telles que la date de naissance (formatée en jour ordinal au sein de chaque année), la masse à la naissance, le sexe et la méthode de capture (opportuniste ou VITs). Nous avons également inclus un **effet aléatoire** pour l'année de naissance afin de tenir compte de divers facteurs environnementaux (par exemple, les conditions météorologiques, la phénologie végétale) qui n'étaient pas représentés dans notre modèle mais qui ont probablement eu des effets sur la survie des cohortes annuelles. Nous avons fixé le seuil de signification statistique à $< 0,05$. Nous avons calculé les tailles d'effet des covariables afin d'évaluer leur importance dans l'explication du risque de prédation des faons.

Nous avons estimé le taux de mortalité au niveau de la population pour chaque espèce de prédateur en extrapolant les taux de mortalité par prédation spécifiques à chaque espèce, issus de l'échantillon de faons équipés d'un collier, à la densité estimée des faons nés. Nous avons ensuite estimé le taux de prédation par individu pour chaque espèce de prédateur en divisant le taux de mortalité au niveau de la population par la densité estimée de l'espèce de prédateur (Swenson et al. 2007). Les échantillons de mortalité des faons étant de petite taille

au cours de chaque année, nous avons calculé les taux de mortalité en utilisant les densités moyennes des prédateurs sur la période 2013-2015 et en regroupant les données de mortalité des faons sur l'ensemble de cette période. **Par conséquent**, le taux de mortalité estimé pour chaque espèce de prédateur correspond à la moyenne de la période 2013-2015. Nous avons estimé des intervalles de confiance à 95% pour les taux de mortalité par prédation en simulant des valeurs aléatoires à partir des distributions d'erreur de la densité des faons, de la densité des prédateurs et des taux de prédation sur les faons équipés d'un collier, sur 10 000 itérations. L'estimation de la densité des loups n'ayant pas donné lieu à une distribution d'erreur, les intervalles de confiance du taux de prédation des loups ne reflètent que l'incertitude liée aux estimations de la densité des faons et au taux de prédation des loups sur les faons.

RESULTATS

Estimations de la densité de population

Nous avons obtenu 8 192 images de biches adultes et avons détecté la présence de biches adultes respectivement sur 68%, 56% et 52% des jours d'étude sur les sites équipés de caméras appâtées en 2013, 2014 et 2015. Les estimations annuelles de la densité des femelles adultes variaient entre 211/100 km² et 261/100 km², mais n'ont pas évolué au cours de la période d'étude ($P = 0,16$; **Tableau 1**). Les estimations correspondantes de la densité des faons variaient entre 298/100 km² et 368/100 km² (**Tableau 1**).

Tableau 1. Estimations de la densité (individus/100 km²) et intervalles de confiance (IC) à 95% pour le cerf de Virginie et les espèces de prédateurs, péninsule supérieure du Michigan, États-Unis, 2013-2015

Population	Year							
	2013	95% CI	2014	95% CI	2015	95% CI	$\bar{x}$	95% CI
White-tailed deer adult female	261	194–384	238	172–334	211	158–320	237	200–305
White-tailed deer fawn	368	273–541	336	243–471	298	223–451	334	282–431
Coyote	23.1	10.4–51.9	24.4	11.5–51.9			23.8	12.0–40.5
Bobcat	2.30	0.81–3.91	3.91	1.89–5.93	5.15	2.84–7.46	3.8	2.6–4.9
American black bear	25.4	21.5–29.3	23.4	19.9–26.8	28.9	24.8–33.1	25.9	23.7–28.1
Wolf	2.8		2.8		2.8		2.8	

Entre 2013 et 2015, nous avons collecté 269 échantillons de poils identifiés comme provenant de **lynx roux** grâce à des analyses génétiques, mais seuls 62 échantillons étaient d'une qualité suffisante pour permettre l'identification des individus. Nous avons détecté 29 lynx roux distincts (14 femelles et 15 mâles). Nous avons détecté 22 individus au cours d'une seule année, et 7 individus sur deux années ou plus. Le nombre de détections par individu au cours d'une même année variait de 1 à 5. La densité estimée des lynx roux a augmenté au cours de l'étude, passant de 2,30/100 km² en 2013 à 5,15/100 km² en 2015 (**Tableau 1**).

Entre 2013 et 2015, nous avons collecté 1 296 échantillons de poils identifiés comme provenant de **d'ours noirs** grâce à des analyses génétiques, dont 939 étaient d'une qualité suffisante pour permettre l'identification individuelle. Nous avons identifié 239 ours distincts (117 femelles et 122 mâles). Nous avons détecté 172 individus au cours d'une seule année, 44 sur deux ans et 24 sur trois ans. Le nombre de détections par ours au cours d'une même année variait de 1 à 13. La densité estimée des ours était similaire d'une année à l'autre, avec des estimations absolues allant de 23,4/100 km² en 2014 à 28,9/100 km² en 2015 (**Tableau 1**).

Nous avons détecté des réponses de **coyotes** dans 25,0% et 31,5% des cas d'hurllements et avons détecté des coyotes au moins une fois sur 83% et 85% des sites d'étude en 2013 et 2014, respectivement. Le taux de détection estimé (10,0% en 2013 et 2014) n'était pas influencé par la date de l'observation. L'abondance estimée des coyotes était similaire, à 23,1/100 km² en 2013 et 24,4/100 km² en 2014 (**Tableau 1**).

Nous avons identifié **5 meutes de loups** chaque année de l'étude. Nous avons capturé 4 loups en 2013, 5 loups en 2015 et 4 loups en 2015, de sorte que 4 des meutes présentes comptaient au moins un individu muni d'un collier GPS de juin à septembre pendant au moins une année de l'étude. Nous avons utilisé la télémétrie VHF pour définir le domaine vital d'une meute de loups qui ne comptait aucun individu équipé d'un collier GPS. Nous avons estimé une moyenne de $5,6 \pm 1,8$ individus par meute (écart-type). La densité annuelle moyenne estimée des loups était de 2,80 individus/100 km² et n'a pas varié entre 2013 et 2015 (**Tableau 1**).

Capture et suivi des faons

Nous avons capturé et équipé d'un collier émetteur 100 faons (42 femelles et 58 mâles) : 43 faons en 2013, 25 en 2014 et 32 en 2015. Parmi ceux-ci, 36 faons ont été capturés à l'aide de pièges VITs et 64 de manière opportuniste. Vingt-six des 36 faons (72%) dont l'âge était connu et qui ont été capturés à l'aide de pièges VITs avaient moins d'un jour ($\bar{x} = 1,5$ jour), tandis que 20 des 64 faons (31%) capturés de manière opportuniste ont été estimés avoir moins d'un jour d'après les mesures de la croissance des sabots ($\bar{x} = 3,5$ jours). Nous avons capturé 7 paires de faons présumés jumeaux (14 faons au total) ensemble ou à proximité du même lieu de naissance, les 86 faons restants ayant été capturés seuls. Le poids moyen estimé à la naissance des faons était de 3,1 (IC à 95% = 2,8-3,4) kg en 2013, de 3,5 (IC à 95% = 2,9-4,1) kg en 2014 et de 3,9 (IC à 95% = 3,5-4,4) kg en 2015. La **date moyenne** de naissance des faons, toutes années confondues, était le 7 juin.

Nous avons recensé **56 cas de mortalité chez les faons équipés d'un collier émetteur**, dont 11 prédatons par des coyotes, 11 par des ours noirs, 6 par des lynx roux, 4 par des loups, 13 prédatons non identifiées, 3 cas de syndrome du faon affaibli, 1 cas d'abandon maternel sans rapport avec une capture, 1 cas d'œdème pulmonaire, 3 collisions avec des véhicules et 3 traumatismes non identifiés (**Tableau 2**). La plupart (76%) des prédatons se sont produites dans les 6 semaines suivant la naissance. Nous avons censuré à droite 22 faons dans les analyses de survie en raison d'une défaillance du système de fixation des colliers ayant entraîné leur chute ($n = 9$), d'un glissement apparent des colliers ($n = 10$) ou d'une perte du signal des colliers émetteurs ($n = 3$). L'âge moyen au moment de la censure était de $10,6 \pm 7,5$ semaines.

Estimations de la survie des faons et du taux de mortalité

Toutes années confondues, le taux de survie des faons à 6 mois était de 36% (IC à 95% = 27-48%). Par année, le taux de survie des faons à 6 mois était de 16% (IC à 95% = 4-29 %) en 2013, de 60% (IC à 95% = 33-76%) en 2014 et de 40% (IC à 95% = 20-56%) en 2015. D'après les estimations du modèle de risque proportionnel de Cox, aucune relation significative n'a été observée entre le risque de mortalité et la masse à la naissance ($\beta = -0,24$, IC à 95% = $-0,64$ à $0,05$), la date de naissance ($\beta = -0,03$, IC à 95% = $-0,28$ à $0,25$), le

sexe (β [sexe masculin] = $-0,11$, IC à 95% = $-0,68-0,47$), ni la méthode de capture (β = $-0,03$, IC à 95% = $-0,64-0,58$; **Tableau 3**).

Tableau 2. Sort connu de 100 faons de cerfs à queue blanche équipés d'un collier émetteur, de la naissance à l'âge de 26 semaines, dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, entre 2013 et 2015

Fate	Year			Pooled
	2013	2014	2015	
Black bear	2	4	5	11
Coyote	6	2	3	11
Bobcat	2	1	3	6
Wolf	3	1	0	4
Unidentified predator	7	1	5	13
Abandonment	1	0	0	1
Pulmonary edema	1	0	0	1
Unidentified trauma	2	1	0	3
Weak fawn syndrome	3	0	0	3
Vehicle collision	1	0	2	3
Censored	12	6	4	22
Survived period	3	9	10	22
Total	43	25	32	100

Nous avons estimé que les prédateurs tuaient 50% des faons entre la naissance et l'âge de 26 semaines (6 mois), avec des taux de mortalité attribués de 11% (IC à 95% = 4-17%) aux ours noir, 0,11% (IC à 95% = $-0,68$ à $-0,47$) aux coyotes, coyotes, 7% (IC à 95% = 1-13%) aux lynx roux, 5% (IC à 95% = 1-9%) aux loups : 16% (IC à 95% = 7-24%) à des prédateurs non identifiées. Nous avons estimé les taux de prédation individuels des faons, de la naissance à 26 semaines (6 mois), à 1,4 (IC à 95% = 0,6-2,4) faon par ours noir, 1,5 (IC à 95% = 0,6-3,7) faon par coyote, 6,6 (IC à 95% = 1,8-12,2) faons par lynx roux et 5,6 (IC à 95% = 1,2-11,5) faons par loup.

Tableau 3. Estimations du risque de mortalité chez les faons de cerf à queue blanche, d'après 100 faons équipés d'un émetteur radio, en fonction du poids à la naissance, du sexe, de la date de naissance et de la méthode de capture, dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, 2013-2015

Covariate	β	SE	P
Birth mass (kg)	-0.24	0.15	0.095
Sex male	-0.11	0.29	0.720
Date of birth	0.00	0.02	0.900
Capture method: VIT ^a	-0.03	0.31	0.930

^a Vaginal implant transmitters.

DISCUSSION

Conformément à nos prévisions, la prédation était la principale cause de mortalité des faons et représentait 80% de l'ensemble des décès. Ce résultat concorde largement avec les études menées sur le cerf de Virginie et d'autres espèces d'ongulés dans des zones où des prédateurs sont présents (Linnell et al. 1995, Gingery et al. 2018). En Louisiane, Shuman et al. (2017) ont rapporté que le taux de prédation des faons dans un système à trois prédateurs était similaire à celui observé dans les systèmes à deux prédateurs du sud des États-Unis, et ont suggéré qu'il pourrait exister une limite supérieure aux taux de prédation des faons de cerfs à queue blanche, au-delà de laquelle la présence d'espèces de prédateurs supplémentaires n'aurait que peu d'effet. Nos résultats viennent étayer leur hypothèse et, malgré la présence de quatre espèces de prédateurs dans notre zone d'étude, le taux de survie des faons observé de la naissance à l'âge de 6 mois (36% [IC à 95 % = 27-48%]) était légèrement inférieur, mais sans différence statistiquement significative, à la survie moyenne estimée des faons de cerfs

de Virginie de la naissance à 3-6 mois, qui est de 41,4% dans les paysages forestiers d'Amérique du Nord (Gingery et al. 2018). Bien que l'utilisation de faons issus d'une même portée dans la modélisation de la survie puisse poser des problèmes liés à la non-indépendance des destins, les jumeaux ne représentaient que 14% de nos captures et étaient peu susceptibles d'introduire un biais (Bishop et al. 2008).

Les schémas de prédation sur les faons de cerfs de Virginie varient d'une étude à l'autre, même lorsque l'assemblage de prédateurs est identique à celui de notre étude. Dans le nord du Wisconsin, la **plus grande** proportion des mises à mort de faons par des prédateurs identifiés a été attribuée à **l'ours noir**, suivi du lynx roux et du coyote, **aucune** mortalité de faons n'ayant été attribuée aux **loups** malgré la présence de nombreuses meutes de loups dans leur zone d'étude (Warbington et al. 2017). Dans le sud-ouest de la péninsule supérieure du Michigan, la majeure partie de la mortalité des faons a été attribuée aux coyotes, suivis des lynx roux, puis des ours noirs et des loups (Duquette et al. 2014b). Étant donné que notre étude et ces études antérieures (Duquette et al. 2014b, Warbington et al. 2017) portaient sur le même ensemble de quatre espèces de prédateurs et ont été menées à moins de 300 km l'une de l'autre, les différences observées dans la contribution des différentes espèces de prédateurs à la mortalité des faons méritent d'être approfondies. Les différences observées dans les schémas de prédation des faons au sein de plusieurs écosystèmes abritant les mêmes espèces de prédateurs sont probablement liées aux densités des prédateurs et des faons, aux taux de mortalité infligés par les prédateurs, ou aux deux (Gervasi et al. 2012, Melis et al. 2013, Kilgo et al. 2014).

Vingt-neuf pour cent des décès de faons dus à la prédation n'ont pas été pris en compte dans nos estimations des taux de mortalité, car nous n'avons pas pu identifier l'espèce de prédateur probablement impliquée. Par conséquent, les taux de mortalité des faons que nous rapportons pour chaque espèce de prédateur constituent des **estimations minimales**. L'ampleur de la sous-estimation des taux de mortalité peut varier d'une espèce de prédateur à l'autre en raison d'un biais dans l'identification des espèces de prédateurs à partir des traces laissées près de la carcasse. Par exemple, les lynx roux sont plus susceptibles d'être identifiés sur un lieu de mise à mort, car ils reviennent souvent plusieurs fois vers la carcasse pour se nourrir (Beale et Smith 1973) et ont pour habitude, dans de nombreux cas, de recouvrir les carcasses de poils arrachés et de débris raclés (Labisky et Boulay 1998). Nous avons observé que les lieux de chasse des ours noirs étaient souvent facilement identifiables grâce aux traces, car les ours sont de grande taille et laissent des empreintes reconnaissables sur la plupart des sols, et laissent souvent un ou plusieurs excréments sur les lieux de chasse. Les coyotes et les loups ont une charge au sol relativement faible (Telfer et Kelsall 1984), ce qui rend leurs empreintes difficilement détectables sur de nombreux sols. Sur les lieux de chasse où des empreintes étaient présentes, les coyotes et les loups de notre étude présentaient souvent des schémas de consommation similaires concernant les faons nouveau-nés, la majeure partie de la carcasse ayant été consommée ; bien que les mandibules, les os longs et les pattes arrière subsistaient généralement, aucune ne présentait de traces distinctives d'espacement des perforations causées par les canines. Par conséquent, il était souvent difficile de distinguer les proies tuées par les coyotes de celles tuées par les loups, et dans 4 des 13 cas de prédation non identifiés, nous avons déterminé que le prédateur était probablement un canidé d'après les poils ou les excréments, mais nous n'avons pas pu déterminer de quelle espèce il s'agissait.

Nous soupçonnons donc que la plupart des proies tuées par des prédateurs non identifiés l'ont été par des coyotes et des loups.

En supposant que les 13 faons tués par des prédateurs non identifiés l'aient été par des coyotes et des loups proportionnellement à leur nombre connu de proies, cela donnerait 10 proies supplémentaires pour les coyotes et 3 pour les loups. La proportion estimée de la population totale de faons consommée respectivement par les coyotes et les loups s'élèverait alors à 23% et 8%, tandis que les taux de prédation individuels seraient de 3,2 faons par coyote et de 9,1 faons par loup. Il est donc important de tenir compte du fait qu'un biais dans la détection des prédateurs sur les sites de carcasses, s'il existait, pourrait modifier considérablement les estimations des taux de prédation, mais ne modifierait probablement pas notre conclusion selon laquelle les coyotes et les ours noirs étaient les prédateurs de faons les plus répandus, tandis que les lynx roux et les loups présentaient les taux de prédation par individu les plus élevés.

Les coyotes et les ours noirs présentaient des taux de mortalité estimés par individu faibles, mais leur densité était telle qu'ils contribuaient de manière importante à la mortalité des faons au niveau de la population. Les ours noirs et les coyotes sont tous deux des prédateurs généralistes dotés de niches alimentaires larges et omnivores (Litvaitis et Harrison 1989, Romain et al. 2013). En Amérique du Nord, la prédation des ongulés nouveau-nés par les ours noirs est probablement opportuniste et se produit généralement au cours des premières semaines de vie (Zager et Beecham 2006, Bastille-Rousseau et al. 2011). Néanmoins, les ours peuvent constituer une source importante de mortalité chez les ongulés nouveau-nés, qui peut s'ajouter à d'autres facteurs (Griffin et al. 2011).

Bien que l'on puisse s'attendre à ce que les coyotes privilégient les ongulés nouveau-nés par rapport à la plupart des autres proies lorsqu'ils sont disponibles (Sacks et Neale 2002), ils adaptent leur recherche de nourriture et ciblent des proies variées afin de maximiser leur rendement énergétique (MacCracken et Hansen 1987). Dans notre zone d'étude, les faons n'étaient peut-être pas suffisamment abondants pour inciter les coyotes à changer de proie, une situation potentiellement aggravée par la présence de trois autres espèces de prédateurs. Si les coyotes n'ont pas opté pour les faons comme proie dans notre zone d'étude, cela suggérerait que la prédation des coyotes sur les faons était principalement opportuniste. Le taux estimé de proies tuées par chaque lynx roux était plus de trois fois supérieur à celui des ours noirs ou des coyotes, ce qui suggère que la prédation des faons par les lynx roux n'était pas opportuniste. Ce résultat contredit des études antérieures selon lesquelles les lynx roux consommaient moins de proies ongulées que les coyotes sympatriques pendant l'été en Alabama (VanGilder 2008), en Californie (Neal et Sacks 2001) et dans le Maine, aux États-Unis (Litvaitis et Harrison 1989). Cependant, Svoboda et al. (2013) ont établi une moyenne de 5,3 faons tués par lynx roux par été (mai-août) à partir d'études de prédation menées à l'aide de colliers GPS sur 7 lynx roux entre 2009 et 2011 dans la péninsule supérieure du Michigan, ce qui suggère que les lynx roux de cette région se nourrissent régulièrement de faons. Dans notre étude, les loups présentaient également un taux de capture estimé par individu plus élevé que les ours noirs ou les coyotes, et peuvent se spécialiser dans la chasse aux ongulés nouveau-nés pendant l'été (Metz et al. 2012, Newsome et al. 2016). Lorsque les loups et les coyotes cohabitent, les loups ont tendance à tirer une plus grande partie de leur alimentation de proies ongulées (Arjo et al. 2002, Benson et al. 2017). Malgré des taux

individuels de mise à mort de faons plus élevés chez les lynx roux et les loups, leur contribution globale à la mortalité des faons était faible par rapport à celle des ours noirs et des coyotes, ce qui s'explique par des densités de lynx roux et de loups relativement plus faibles.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Bien que la prédation ait été responsable de la majeure partie de la mortalité des faons dans notre système d'étude, la présence de quatre espèces de prédateurs **ne semblait pas** entraîner une augmentation de la mortalité des faons de cerfs de Virginie par rapport aux systèmes comptant entre une et trois espèces de prédateurs. **Par conséquent**, le nombre d'espèces de prédateurs de faons dans un système est probablement moins important que les taux de mortalité des faons attribués à chaque espèce présente et que leurs abondances respectives. **Par conséquent**, les gestionnaires cherchant à identifier les impacts spécifiques à chaque espèce de prédateur sur la survie des faons devraient prendre en compte à la fois les facteurs au niveau individuel (taux de mortalité par individu) et au niveau de la population (densité des individus).

LITERATURE CITED

- Adorjan, A. S., and G. B. Kolenosky. 1969. A manual for the identification of hairs of selected Ontario mammals. Ontario Department of Lands and Forests Research Report (Wildlife) 90:1–64.
- Arjo, W. M., D. H. Pletscher, and R. R. Ream. 2002. Dietary overlap between wolves and coyotes in northwestern Montana. *Journal of Mammalogy* 83:754–766.
- Bastille-Rousseau, G., D. Fortin, C. Dussault, R. Coutois, and J. Ouellet. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* 34:588–596.
- Beale, D. M., and A. D. Smith. 1973. Mortality of pronghorn antelope fawns in western Utah. *Journal of Wildlife Management* 37:343–352.
- Belant, J. L., J. F. Van Stappen, and D. Paetkau. 2005. American black bear population size and genetic diversity at Apostle Islands National Lakeshore. *Ursus* 16:85–92.
- 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.
- Beyer, D. E., Jr., R. O. Peterson, J. A. Vucetich, and J. H. Hammill. 2009. Wolf population changes in Michigan. Pages 65–85 in A. P. Wydeven, T. R. Van Deelen, and E. J. Heske, editors. *Recovery of gray wolves in the Great Lakes Region of the United States*. Springer, New York, New York, USA.
- Bishop, C. J., G. C. White, and P. M. Lukacs. 2008. Evaluating dependence among mule deer siblings in fetal and neonatal survival analyses. *Journal of Wildlife Management* 72:1085–1093.
- Burroughs, J. P., H. Campa III, S. R. Winterstein, B. A. Rudolph, and W. E. Moritz. 2006. Cause-specific mortality and survival of white-tailed deer fawns in southwestern lower Michigan. *Journal of Wildlife Management* 70:743–751.
- Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516–519.
- Carstensen, M., G. D. DelGiudice, and B. A. Sampson. 2003. Using doe behavior and vaginal-implant transmitters to capture neonate white-tailed deer in north-central Minnesota. *Wildlife Society Bulletin* 31:641–643.
- 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.
- Clover, M. R. 1956. Single-gate deer trap. *California Fish and Game* 42:199–201.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313:131–133.
- Gadbois, S., O. Sievert, C. Reeve, F. H. Harrington, and J. C. Fentress. 2015. Revisiting the concept of behavior patterns in animal behavior with an example from food-caching sequences in wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and red foxes (*Vulpes vulpes*). *Behavioural Processes* 110:3–14.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecological Systems* 31:367–393.
- Gardner, B., J. A. Royle, M. T. Wegan, R. E. Rainbolt, and P. D. Curtis. 2010. Estimating black bear density using DNA data from hair snares. *Journal of Wildlife Management* 74:318–325.
- Gervasi, V., E. B. Nilsen, H. Sand, M. Panzacchi, G. R. Rauset, H. C. Pedersen, J. Kindberg, P. Wabakken, B. Zimmermann, J. Odden, O. Liberg, J. E. Swenson, and J. D. Linnell. 2012. Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore-ungulate systems in Scandinavia. *Journal of Animal Ecology* 81:443–454.
- Gilbert, S. L., M. S. Lindberg, K. J. Hundertmark, and D. K. Person. 2014. Dead before detection: addressing the effects of left truncation on survival estimation and ecological inference for neonates. *Methods in Ecology and Evolution* 5:992–1001.
- Gingery, T. M., D. R. Diefenbach, B. D. Wallingford, and C. S. Rosenberg. 2018. Landscape-level patterns in fawn survival across North America. *Journal of Wildlife Management* 82:1003–1013.
- Griffin, K. A., M. Hebblewhite, H. S. Robinson, P. Zager, S. M. Barber-Meyer, D. Christianson, S. Creel, N. C. Harris, M. A. Hurley, D. H. Jackson, B. K. Johnson, W. L. Myers, J. D. Raithel, M. Schlegel, B. L. Smith, C. White, and P. J. White. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. *Journal of Animal Ecology* 80:1246–1257.
- Jedrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jedrzejewska, N. Selva, K. Zub, and L. Symura. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83:1341–1356.
- Keever, A. C., C. P. McGowan, S. S. Ditchkoff, P. K. Acker, J. B. Grand, and C. H. Newbolt. 2017. Efficacy of N-mixture models for surveying and monitoring white-tailed deer populations. *Mammal Research* 62:413–422.
- Kilburn, J. E. 2018. Spatial variability in abundance, detectability and survival of white-tailed deer across a heterogeneous landscape of fear. Thesis, University of Connecticut, Storrs, USA.
- Kilgo, J. C., H. S. Ray, M. Vukovich, M. J. Goode, and C. Ruth. 2012. Predation by coyotes on white-tailed deer neonates in South Carolina.

- Clutton-Brock, T. H., M. Major, S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *Journal of Animal Ecology* 56:53–67.
- DelGiudice, G. D., K. R. McCaffery, D. E. Beyer, and M. E. Nelson. 2009. Prey of wolves in the Great Lakes region. Pages 155–173 in A. E. Wydeven, T. R. Van Deelen, and E. Heske, editors. *Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States*. Springer, New York, New York, USA.
- Duquette, J. F., J. L. Belant, D. E. Beyer Jr., and N. J. Svoboda. 2013. Body condition and dosage effects on ketamine-xylazine immobilization of female white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 37:162–167.
- Duquette, J. F., J. L. Belant, N. J. Svoboda, D. E. Beyer Jr., and C. A. Albright. 2014a. Comparison of occupancy modeling and radiotelemetry to estimate ungulate population dynamics. *Population Ecology* 56:481–492.
- Duquette, J. F., J. L. Belant, N. J. Svoboda, D. E. Beyer Jr., and P. E. Lederle. 2014b. Effects of maternal nutrition, resource use and multi-predator risk on neonatal white-tailed deer survival. *PLoS ONE* 9: e100841.
- Efford, M. 2004. Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106:598–610.
- Fiske, I., and R. Chandler. 2011. unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43:1–23.
- Fry, J., G. Xian, S. Jin, J. Dewitz, C. Homer, L. Yang, C. Barnes, N. Herold, and J. Wickam. 2011. Completion of the 2006 National Land Cover Database for the conterminous United States. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 77:858–864.
- Michigan State Climatology Office. 2013. Climate normals and extremes by month. Crystal Falls station 1922. <http://climate.geo.msu.edu/Stations/2626/monthly.pdf>. Accessed 7 Nov 2013.
- Neal, J. C. C., and B. Sacks. 2001. Resource utilization and interspecific relations of sympatric bobcats and coyotes. *Oikos* 94:236–249.
- Nelson, M. E. 2002. The science, ethics, and philosophy of tooth extractions from live-captured white-tailed deer: a response to Festa-Bianchet et al. (2002). *Wildlife Society Bulletin* 30:284–288.
- Newbury, R. K. 2013. Behavioral ecology of the bobcat in a region with deep winter snows. Thesis, University of British Columbia, Okanagan, British Columbia, Canada.
- Newsome, T. M., L. Boitani, G. Chapron, P. Ciucci, C. R. Dickman, J. A. Dellinger, J. V. López-Bao, R. O. Peterson, C. R. Shores, A. J. Wirsing, and W. J. Ripple. 2016. Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review* 46:255–269.
- Ozoga, J. J. 1987. Maximum fecundity in supplementally-fed northern Michigan white-tailed deer. *Journal of Mammalogy* 68:878–879.
- Paetkau, D. 2003. An empirical exploration of data quality in DNA-based population inventories. *Molecular Ecology* 12:1375–1387.
- Petrolle, T. R., J. L. Belant, and D. E. Beyer Jr. 2013a. Factors affecting the elicitation of vocal responses from coyotes *Canis latrans*. *Wildlife Biology* 19:41–47.
- Petrolle, T. R., J. L. Belant, D. E. Beyer Jr., G. Wang, and B. D. Leopold. 2013b. Population-level response of coyotes to a pulsed resource event. *Population Ecology* 56:349–358.
- Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Pages 20–22 in K. Hornik, F. Leisch, and A. Zeileis, editors. *Proceedings of the Third International Workshop on Distributed Statistical Computing*. Technische Universität Wien, Vienna, Austria.
- PRISM Climate Group, Oregon State University. 2016. Daily minimum temperature datasets. <http://www.prismclimate.org>. Accessed 14 Feb 2016.
- R Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roberts, S. B. 2007. Ecology of white-tailed deer and bobcats on Kiawah Island, South Carolina: implications for suburban habitat preservation. Dissertation, University of Georgia, Athens, USA.
- Romain, D. A., M. E. Obbard, and J. L. Atkinson. 2013. Temporal variation in food habits of the American black bear (*Ursus americanus*) in the boreal forest of northern Ontario. *Canadian Field Naturalist* 127:118–130.
- Royle, J. A., R. B. Chandler, R. Sollmann, and B. Gardner. 2014. Spatial capture-recapture. Academic Press, Waltham, Maryland, USA.
- Royle, J. A., and J. D. Nichols. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84:777–790.
- Sacks, B. N., and J. C. Neale. 2002. Foraging strategy of a generalist predator toward a special prey: coyote predation on sheep. *Ecological Applications* 12:299–306.
- Journal of Wildlife Management 76:1420–1430.
- Kilgo, J. C., M. Vukovich, H. S. Ray, C. E. Shaw, and C. Ruth. 2014. Coyote removal, understory cover, and survival of white-tailed deer neonates. *Journal of Wildlife Management* 78:1261–1271.
- Kunkel, K. E., and L. D. Mech. 1994. Wolf and bear predation on white-tailed deer fawns in northeastern Minnesota. *Canadian Journal of Zoology* 72:1557–1565.
- Labisley, R. F., and M. C. Boulay. 1998. Behaviors of bobcats preying on white-tailed deer in the Everglades. *American Midland Naturalist* 139:275–281.
- Linnell, J. D. C., R. Aanes, and R. Anderson. 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology* 1:209–224.
- Litvaitis, J. A., and D. J. Harrison. 1989. Bobcat-coyote niche relationships during a period of coyote population increase. *Canadian Journal of Zoology* 76:1180–1188.
- Lovall, M. J., and E. M. Anderson. 1996. Bobcat (*Lynx rufus*) home range size and habitat use in northwest Wisconsin. *American Midland Naturalist* 135:241–252.
- MacCracken, J. G., and R. M. Hansen. 1987. Coyote feeding strategies in southeastern Idaho: optimal foraging by an opportunistic predator? *Journal of Wildlife Management* 51:278–285.
- Melis, C., E. B. Nilsen, M. Panzacchi, J. D. C. Linnell, and J. Odden. 2013. Roe deer face competing risks between predators along a gradient in abundance. *Ecosphere* 4:1–12.
- 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.
- Sams, M. G., R. L. Lochmiller, E. C. Heggren, W. D. Warde, and L. W. Varner. 1996. Morphometric predictors of neonatal age for white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 24:53–57.
- Shuman, R. M., M. J. Cherry, T. N. Simoneaux, E. A. Dutoit, J. C. Kilgo, M. J. Chamberlain, and K. V. Miller. 2017. Survival of white-tailed deer neonates in Louisiana. *Journal of Wildlife Management* 81:834–845.
- Stricker, H. K., J. L. Belant, D. E. Beyer, J. Kanefsky, K. T. Scribner, D. R. Etter, and J. Fierke. 2012. Use of modified snares to estimate bobcat abundance. *Wildlife Society Bulletin* 36:257–263.
- Svoboda, N. J., J. L. Belant, D. E. Beyer, J. F. Duquette, and J. A. Martin. 2013. Identifying bobcat *Lynx rufus* kill sites using a global positioning system. *Wildlife Biology* 19:78–86.
- Swenson, J. E., B. Dahle, H. Busk, O. L. E. Opseth, T. Johansen, A. Söderberg, K. Wallin, and G. Cederlund. 2007. Predation on moose calves by European brown bears. *Journal of Wildlife Management* 71:1993–1997.
- Telfer, E. S., and J. D. Kelsall. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. *Ecology* 65:1828–1834.
- Testa, J. W. 2002. Does predation on neonates inherently select for earlier births? *Journal of Mammalogy* 83:699–706.
- VanGilder, C. L. 2008. Coyote and bobcat food habits and the effects of an intensive predator removal on white-tailed deer recruitment in North-eastern Alabama. Thesis, University of Georgia, Athens, USA.
- Verme, L. J. 1969. Reproductive patterns of white-tailed deer related to nutritional plane. *Journal of Wildlife Management* 33:881–887.
- Verme, L. J. 1977. Assessment of natal mortality in upper Michigan deer. *Journal of Wildlife Management* 41:700–708.
- Verme, L. J. 1989. Decline in doe fawn fertility in southern Michigan deer. *Canadian Journal of Zoology* 69:25–28.
- Vreeland, J. K., D. R. Diefenbach, and B. D. Wallingford. 2004. Survival rates, mortality causes, and habitats of Pennsylvania white-tailed deer fawns. *Wildlife Society Bulletin* 32:542–553.
- Warbington, C. H., T. R. Van Deelen, A. S. Norton, J. L. Stenglein, D. J. Storm, and K. J. Martin. 2017. Cause-specific neonatal mortality of white-tailed deer in Wisconsin, USA. *Journal of Wildlife Management* 81:824–833.
- Whittington, J., and M. A. Sawaya. 2015. A comparison of grizzly bear demographic parameters estimated from non-spatial and spatial open population capture-recapture models. *PLoS ONE* 10(7): e0134446.
- Zager, P., and J. Beecham. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus* 17:95–108.

Associate Editor: Christopher Jacques.