Régime alimentaire hebdomadaire estival des loups gris (*Canis lupus*) dans le nord-est du Minnesota

Am. Midl. Nat. (2018) 179:15–27

Weekly Summer Diet of Gray Wolves (Canis lupus) in Northeastern Minnesota

THOMAS D. GABLE
Department of Biology, Northern Michigan University, 1401 Presque Isle Avenue, Marquette 49855

STEVE K. WINDELS
Voyageurs National Park, 360 Highway 11 E, International Falls, Minnesota 56649

JOHN G. BRUGGINK
Department of Biology, Northern Michigan University, 1401 Presque Isle Avenue, Marquette 49855

AND

SHANNON M. BARBER-MEYER
US Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711–37th Street SE, Jamestown, North Dakota 58401

Résumé

Les loups (*Canis lupus*) sont des prédateurs opportunistes qui tirent parti des sources alimentaires abondantes à leur disposition. **Cependant**, le régime alimentaire des loups a principalement été étudié à l'échelle mensuelle, saisonnière ou annuelle, ce qui peut masquer les réactions à court terme face à la disponibilité alimentaire. Nous avons étudié le régime alimentaire hebdomadaire des loups de fin juin à début octobre en collectant les excréments d'une seule meute dans le nord-est du Minnesota. Au cours de notre étude de 15 semaines, les proies **non** ongulées ont représenté 58% de la biomasse alimentaire. Les faons de cerf (*Odocoileus virginianus*) ont constitué une part importante du régime alimentaire jusqu'à la mi-juillet, après quoi les baies (principalement des espèces *Vaccinium* et *Rubs*) ont représenté entre 56 et 83% de la biomasse alimentaire hebdomadaire jusqu'à la mi-août. Après la mi-août, les lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) et les cerfs adultes sont devenus les proies principales. La diversité alimentaire hebdomadaire a pratiquement doublé de juin à octobre, les loups ayant commencé à consommer plusieurs types d'aliments dans des proportions similaires à mesure que l'été laissait place à l'automne. La chasse récréative à l'ours noir (*Ursus americanus*) a contribué au régime alimentaire hebdomadaire des loups à l'automne, ces derniers se nourrissant des appâts destinés aux ours ainsi que des entrailles et des carcasses d'ours abattus ou mortellement blessés. À notre connaissance, nous sommes les premiers à avoir étudié le régime alimentaire des loups par l'analyse hebdomadaire de leurs excréments, ce qui nous a permis de fournir une description détaillée de la plasticité alimentaire de cette meute, ainsi que de la rapidité avec laquelle les loups peuvent s'adapter à de nouvelles sources de nourriture disponibles.

INTRODUCTION

La manière dont les prédateurs réagissent aux variations de la disponibilité alimentaire peut avoir un impact sur la dynamique prédateur-proie et le fonctionnement des écosystèmes (Pace et al., 1999). La **plasticité** alimentaire et le comportement de **changement** de proie chez les prédateurs peuvent leur permettre de tirer parti de la disponibilité de proies **alternatives** ou de survivre pendant les périodes où leur proie principale n'est pas abondante ou indisponible. Par exemple, les prédateurs **généralistes**, tels que le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le coyote (*Canis latrans*), font généralement preuve d'une grande flexibilité alimentaire et se nourrissent d'une variété d'aliments de substitution lorsque leur proie principale n'est pas disponible (Andelt et Andelt, 1984 ; Dell'Arte et al., 2007). **À l'inverse**, les prédateurs plus **spécialisés**, tels que le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et le couguar (*Puma concolor*), peuvent continuer à chasser leur proie principale pendant les périodes de faible abondance au lieu de se tourner vers d'autres sources de nourriture (Villepique et al., 2011 ; Peers et al., 2012 ; Burstahler et al., 2016).

Les loups (*Canis lupus*) sont de « véritables carnivores » qui se nourrissent principalement d'ongulés (Peterson et Ciucci, 2003 ; Bosch et al., 2014). **Cependant**, les loups sont également opportunistes et ont recours à d'autres sources alimentaires de manière saisonnière lorsque celles-ci sont abondantes ou vulnérables (Tremblay et al., 2001 ; Wiebe et al., 2009). Par exemple, sur les côtes de la Colombie-Britannique et de l'Alaska, le saumon (*Oncorhynchus* spp.) peut représenter jusqu'à 90% du régime alimentaire saisonnier des loups, ceux-ci réagissant à l'abondance des saumons en période de frai (Darimont et Reimchen, 2002 ; Stanek et al., 2017 ; Watts et Newsome, 2017). **De même**, les rongeurs de taille moyenne à grande, tels que les rats musqués (*Ondatra zibethicus* ; Chavez et Gese, 2005), les marmottes (*Marmota monax*, Messier et Crete, 1985) et les castors (*Castor* spp. ; Gable et al., 2016 ; Sidorovich et al., 2017 ; Gable et al., 2017c) peuvent constituer une part importante du régime alimentaire saisonnier des loups lorsqu'ils sont abondants et disponibles.

Le régime alimentaire des loups a principalement été étudié par l'analyse des excréments à des échelles temporelles mensuelles, saisonnières et annuelles, ce qui peut masquer les réponses à court terme aux variations de la disponibilité alimentaire. La manière dont les loups réagissent aux variations de la disponibilité alimentaire fournit des informations sur leurs stratégies de recherche de nourriture et les caractéristiques de leur cycle de vie, et peut avoir des implications sur la dynamique entre les loups et les ongulés. Par exemple, dans le nord-est de l'Alberta, la mortalité accidentelle estivale de caribous adultes (*Rangifer tarandus*) a résulté du fait que les loups choisissaient les habitats des castors en été, ce qui a accru le chevauchement spatial entre les loups et les caribous (Latham et al., 2013).

Du début au milieu de l'été, les loups partent en **rayons** depuis leurs tanières ou leurs lieux de rassemblement pour se nourrir, généralement seuls ou en petits groupes, afin de subvenir à leurs besoins et à ceux de leurs louveteaux (Barber-Meyer et Mech, 2015). Au cours de cette période, les loups se nourrissent principalement de petites proies telles que les nouveau-nés d'ongulés, les castors et les lièvres (*Lepus* spp.) (Nelson et Mech, 1981 ; Mech et al., 2015). La fin de l'été et le début de l'automne peuvent constituer une période éprouvante sur le plan énergétique pour les loups, car les besoins énergétiques des louveteaux, qui ont presque atteint la taille adulte, sont élevés, tandis que les ongulés atteignent leur pic de condition

nutritionnelle et que les nouveau-nés ont presque la taille d'un adulte — deux facteurs qui réduisent le nombre de proies ongulées **vulnérables** (Mech, 1970 ; Fuller et al., 2003). La **vulnérabilité** réduite des ongulés peut contraindre les loups à exploiter d'autres sources alimentaires disponibles pour satisfaire leurs besoins énergétiques (Van Ballenberghe et al., 1975). Notre objectif était d'étudier le régime alimentaire des loups à intervalles hebdomadaires, de fin juin à début octobre, afin de fournir une description détaillée des stratégies de recherche de nourriture d'une meute de loups dans un écosystème boréal méridional pendant l'été. Nous avons émis l'hypothèse que la diversité hebdomadaire du régime alimentaire des loups augmenterait au cours de notre étude, car ceux-ci devraient exploiter d'autres sources de nourriture à mesure que les faons nouveau-nés, particulièrement vulnérables, deviendraient des juvéniles moins vulnérables au fil de l'été.

ZONE D'ÉTUDE

Notre zone d'étude se situait dans le centre-nord de la forêt domaniale de Kabetogama, dans le Minnesota (48°33' N, 92°90' O), juste au sud du parc national des Voyageurs (Fig. 1). La forêt domaniale de Kabetogama se trouve à la lisière sud de la forêt boréale et fait partie de la province forestière mixte laurentienne (Bailey, 1980). La zone fait l'objet d'une gestion active pour l'exploitation forestière, ce qui se traduit par une mosaïque de coupes à blanc, de jeunes peuplements de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), de peuplements matures mixtes de feuillus et de conifères, ainsi que de zones humides. Un réseau de routes forestières et de pistes pour véhicules tout-terrain permet d'accéder à la majeure partie de la zone. Le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le castor d'Amérique (*Castor canadensis*) et d'autres animaux à fourrure font l'objet d'une chasse légale dans la forêt. La chasse récréative à l'ours noir (*Ursus americanus*) est une activité très prisée qui implique l'utilisation de tas d'appâts, lesquels étaient déjà en place deux semaines avant le début de la saison de chasse à l'ours de 2015 (du 1er septembre au 18 octobre). La densité estivale de loups dans la région est de 4 à 6 loups/100 km², avec des domaines vitaux estivaux moyens de 115,8 km² (Gable, 2016). Le cerf de Virginie est commun dans toute notre zone d'étude, avec une densité de cerfs avant la mise bas probablement comprise entre 2 et 3 individus/km² (Gable et al., 2017). L'orignal (*Alces americanus*) est rare, avec une densité probablement inférieure à 0,05 orignal/km² (Windels, 2014). La zone abrite également une population dense de castors (Johnston et Windels, 2015).

METHODES

Capture, mise en collier et délimitation du domaine vital des loups

En août 2014, nous avons capturé une louve de la meute de Sheep Ranch à l'aide d'un piège à mâchoires. La louve a été équipée d'un collier GPS Vertex Survey (Vectronic Aerospace, Berlin, Allemagne) avec un intervalle de localisation de 12 heures. Nous avons recapturé cette louve en août 2015 et l'avons rééquipée d'un collier GPS Lotek Iridium Track ID (Lotek Wireless, Inc, Newmarket, Ontario, Canada) avec un intervalle de localisation de 20 minutes. Les procédures de capture et de manipulation des loups ont été approuvées par le Comité de protection et d'utilisation des animaux du Service des parcs nationaux (numéro d'agrément du protocole : MW_VOYA_Windels_Wolf_2015A.3) et étaient conformes aux directives de l'American Society of Mammalogists relatives aux soins et à la manipulation des mammifères vivants (Sikes, 2016). Nous avons estimé le domaine vital estival (mai-octobre 2015) de la meute de Sheep Ranch à l'aide de la méthode du domaine vital adaptatif à noyau à 95% et de

l'extension Home Range Tools 2.0 pour ArcGIS (Mills et al., 2006). La taille minimale de la meute en été a été estimée à partir d'un seul relevé de traces effectué sur des routes sablonneuses du territoire de la meute de Sheep Ranch, au lendemain d'une forte pluie en août 2015. Nous ne disposions pas d'estimations de la taille de la meute pour l'hiver 2014-2015. La présence de louveteaux a été déterminée à partir de la présence d'excréments de louveteaux (<2,5 cm de diamètre ; Stenglein et al., 2010) sur les sites de rendez-vous (identifiés à partir des positions GPS du loup équipé d'un collier) de juin à août.

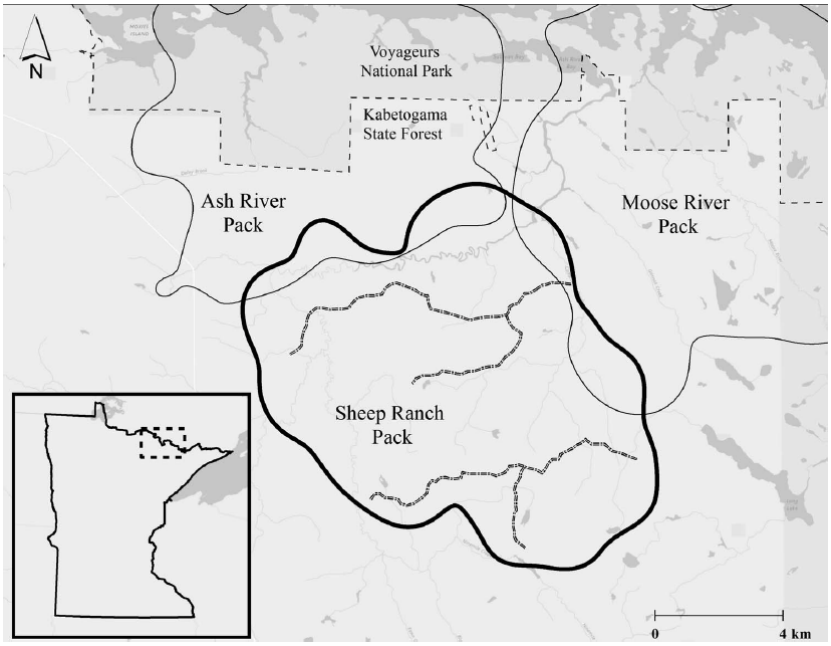


FIG. 1. Aire de répartition adaptative (noyau) à 95% de la meute de loups de Sheep Ranch dans la forêt domaniale de Kabetogama, dans le Minnesota, à l'été 2015. Les itinéraires de collecte des excréments ainsi que les aires de répartition connues des meutes voisines dans le parc national des Voyageurs, situé à proximité, sont également indiqués

Détermination hebdomadaire du régime alimentaire

Nous avons collecté des excréments sur les routes forestières et les sentiers situés dans le domaine vital de la meute de Sheep Ranch du 30 juin 2015 au 6 octobre 2015. Les excréments ont été retirés des routes et des sentiers le 24 juin, une semaine avant la première collecte, puis, au cours des semaines suivantes, ils ont été ramassés chaque semaine le long du même parcours de 29 km afin de garantir que les échantillons provenaient bien de la semaine précédente (Fig. 1). Nous n'avons collecté que les excréments de plus de 2,5 cm de diamètre afin d'éviter de prélever ceux des louveteaux et des canidés sympatriques de plus petite taille (Weaver et Fritts, 1979 ; Stenglein et al., 2010). Nous avons préparé les excréments en vue de leur analyse, identifié les types d'aliments qu'ils contenaient et estimé les régimes alimentaires hebdomadaires à l'aide des méthodes de Gable et al. 2017c. En bref, nous avons utilisé la méthode du cadre ponctuel pour sélectionner au hasard 12 poils dans chaque excrément. Chacun de ces 12 poils a ensuite été identifié jusqu'à l'espèce et, dans la mesure du possible, jusqu'à la classe d'âge, sur la base de ses caractéristiques micro- et macroscopiques (Chenaux-Ibrahim, 2015).

Nous avons ensuite quantifié le pourcentage volumique (à 5% près) de chaque type de nourriture dans les excréments par examen visuel, ce qui nous a permis d'estimer le pourcentage volumique des proies non mammifères (par exemple, les baies) ainsi que le

pourcentage volumique des restes de proies mammifères autres que les poils (par exemple, os, sabots, griffes, etc.). Nous avons ensuite converti les estimations du pourcentage volumique du régime alimentaire en pourcentage de biomasse à l'aide de l'équation de régression de Weaver (1993) et des poids des proies indiqués par Gable et al. (2017c ; Tableau 1). Sauf indication contraire, toutes les estimations du régime alimentaire sont présentées en pourcentage de biomasse alimentaire.

TABLEAU 1. — Régime alimentaire hebdomadaire de la meute de Sheep Ranch, dans le nord-est du Minnesota, de fin juin à début octobre 2015, tel que déterminé par l'analyse des excréments. Le pourcentage volumique de chaque type d'aliment a été estimé pour chaque excrément, puis converti en pourcentage de biomasse à l'aide de l'équation de régression de Weaver (1993) et des poids des proies[1] indiqués par Gable et al. (2017c). L'indice de diversité de Shannon (1948) a été utilisé pour estimer la diversité du régime alimentaire

			Fawn[3]		Deer[3]		Berries[4]		Hare		Beaver		Small mammal		Bear		Other[5]	
Week	Dates	*n*	Vol.	Bio.	Vol.	Bio.	Vol.	Bio.	Vol.	Bio.	Vol.	Bio.	Vol.	Bio.	Vol.	Bio.	Vol.	Diversity
Week 1	06/24–06/30	17	82	81	0	0	0	0	0	0	11	13	7	6	0	0	0	0.61
Week 2	07/01–07/08	21	68	72	0	0	0	0	8	7	13	14	9	8	0	0	2	0.89
Week 3	07/09–07/15	10	63	72	0	0	10	10	8	8	9	10	1	0	0	0	10	0.93
Week 4	07/16–07/23	3	35	37	3	7	62	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.87
Week 5	07/23–07/29	8	13	14	0	1	68	64	0	0	13	15	6	5	0	0	0	1.03
Week 6	07/30–08/05	17	1	1	3	7	87	83	6	5	3	4	0	0	0	0	0	0.67
Week 7	08/06–08/12	30	4	4	5	11	74	69	9	8	4	5	4	3	0	0	0	1.09
Week 8	08/13–08/19	16	16	21	4	9	68	68	0	0	0	0	2	1	0	0	10	0.89
Week 9	08/20–08/26	17	25	39	6	17	6	6	33	38	0	0	0	0	0	0	30	1.22
Week 10	08/27–09/02	10	21	21	40	66	0	0	18	13	0	0	0	0	0	0	22	0.87
Week 11	09/03–09/09	10	2	3	4	8	0	0	50	46	30	34	10	9	0	0	5	1.19
Week 12	09/10–09/16	12	8	11	18	26	0	0	46	33	23	21	2	1	3	7	0	1.31
Week 13	09/17–09/23	17	12	14	28	34	0	0	29	17	0	0	5	3	20	32	6	1.12
Week 14[2]	09/24–10/06	7	7	9	16	22	0	0	57	47	0	0	0	0	13	22	7	1.08
Weekly Mean:			25	27	12	15	25	24	21	18	7	8	3	3	3	6	7	0.99

[1] Faon en juin, 4 kg ; faon en juillet-août, 14 kg ; cerf adulte en juin-août, 75 kg ; cerf en septembre, 61 kg ; cerf en octobre, 63 kg ; castor, 16,7 kg ; ours noir, 100 kg ; lièvre d'Amérique, 1,5 kg ; petits mammifères, 0,25 kg,

[2] La semaine 14 inclut également les excréments de la semaine 15 en raison de la faible taille des échantillons,

[3] Après la semaine 10, les poils des cerfs adultes et des faons étaient impossibles à distinguer. Nous avons estimé le pourcentage en volume et en biomasse des faons et des adultes pour les semaines 11 à 14 en utilisant un rapport de sept adultes pour trois faons, sur la base des lieux de chasse situés dans et autour de la zone d'étude,

[4] Nous avons converti le pourcentage en volume en pourcentage de biomasse de baies en utilisant la valeur de 0,468 kg par excrément (Gable et al., 2017),

[5] Comprend les appâts pour ours, la végétation, les restes d'oiseaux et les déchets ; la catégorie « Autres » pour les semaines 8 à 14 était presque entièrement constituée d'appâts pour ours.

Exigences en matière de taille de l'échantillon et simulation

La détermination du nombre de crottes à collecter pour estimer avec précision le régime alimentaire hebdomadaire des loups dépend du nombre de types d'aliments présents et de la proportion relative de chaque élément (Prugh et al., 2008). Trites et Joy (2005) ont suggéré de collecter au moins 60 excréments par population afin de mettre en évidence les différences entre les populations. **Plus récemment**, des courbes de raréfaction examinant la relation entre la diversité alimentaire mensuelle d'une meute de loups et le nombre d'excréments collectés dans le nord-est du Minnesota suggèrent que 10 à 20 excréments suffisent pour déterminer le régime alimentaire mensuel d'une meute de loups (Gable et al., 2017c). Bien qu'un nombre ≥10 excréments par semaine aurait probablement suffi (Gable et al., 2017c),

nous avons retenu un objectif d'échantillon prudent de 20 excréments par semaine pour déterminer le régime alimentaire hebdomadaire de la meute.

Si un échantillon de taille suffisante (n ≥20) était collecté au cours d'une semaine donnée, nous avons utilisé une méthode de bootstrap par centiles pour déterminer les intervalles de confiance à 95% des estimations du régime alimentaire, en effectuant 1 000 simulations de bootstrap puis en sélectionnant les 25e (c'est-à-dire le 25e sur 1 000) et 975e (c'est-à-dire le 975e/1 000) pour chaque élément alimentaire (Andheria et al., 2007). Nous n'avons pas pu collecter ≥20 excréments au cours de 12 des 14 périodes d'échantillonnage. **Par conséquent**, l'ensemble des excréments collectés au cours d'une semaine donnée peut ne pas contenir toutes les proies consommées par la meute durant cette semaine, et/ou la proportion de chaque élément alimentaire dans le régime alimentaire hebdomadaire peut être erronée. **Par conséquent**, afin de délimiter l'incertitude entourant nos estimations ponctuelles basées sur les excréments collectés au cours de la semaine, et de déterminer des intervalles de confiance à 95%, nous avons utilisé une méthode de bootstrapping qui nous a permis de prendre en compte ces deux possibilités. Cela a consisté à sélectionner aléatoirement 20-n excréments (où n = le nombre d'excréments collectés au cours de la semaine$_t$) parmi un ensemble d'excréments provenant des semaines $_{t-1}$, $_t$ et $_{t+1}$. Autrement dit, nous avons supposé que l'ensemble des excréments de ces trois semaines contenaient les excréments que nous n'avions pas pu collecter au cours de la semaine$_t$. Les excréments sélectionnés aléatoirement ont été ajoutés à ceux collectés au cours de la semaine$_t$, afin d'estimer le régime alimentaire hebdomadaire et sa diversité. Nous avons répété cette procédure 1 000 fois et avons calculé des intervalles de confiance à 95% en sélectionnant la 25e valeur la plus faible et la 975e valeur la plus élevée en pourcentage de biomasse simulées pour chaque élément alimentaire. Pour la semaine$_1$, nous avons sélectionné des excréments parmi un ensemble provenant des semaines 1 à 3, et pour la semaine$_{14}$, nous avons utilisé les semaines 12 à 14. Nous avons regroupé les excréments des deux dernières semaines (semaines 14 et 15) dans la semaine, car la taille des échantillons pour chaque semaine était <6.

Nous avons estimé la diversité alimentaire hebdomadaire à l'aide de l'indice de diversité de Shannon (H' ; Shannon, 1948 ; Prugh et al., 2008). Nous avons utilisé une régression linéaire simple pour vérifier si la diversité alimentaire et le nombre de types d'aliments consommés par semaine augmentaient au fil du temps. Nous avons utilisé un niveau de signification α = 0,05 pour nos tests d'hypothèse. Les simulations et les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team ; 2015).

RESULTATS

Nous avons collecté un total de 195 excréments de la meute de Sheep Ranch, soit une moyenne de 13 excréments par semaine (intervalle : 3 à 30 excréments ; Tableau 1). Nous avons collecté au moins 10 excréments au cours de 78% (11/14) des semaines de notre étude. La meute de Sheep Ranch comptait au moins six loups adultes pendant la période de collecte. Nous avons déterminé que la meute de Sheep Ranch comptait au moins un louveteau en nous basant sur la présence d'excréments de la taille d'un louveteau (<2,5 cm ; Stenglein et al., 2010) sur les sites de rassemblement explorés pendant notre période de collecte. Le domaine vital estival (noyau à 95%) a été estimé à 101 km² (Fig. 1), avec un chevauchement minimal avec deux meutes adjacentes situées au nord.

Les faons (27%) et les baies (24%) constituaient les principales sources de nourriture de la meute de Sheep Ranch au cours de notre étude (Tableau 1). Le lièvre d'Amérique et les cerfs adultes représentaient respectivement 18% et 15% du régime alimentaire de la meute, les castors, les ours noirs et les petits mammifères constituant les 16% restants. Nous n'avons détecté aucun élan.

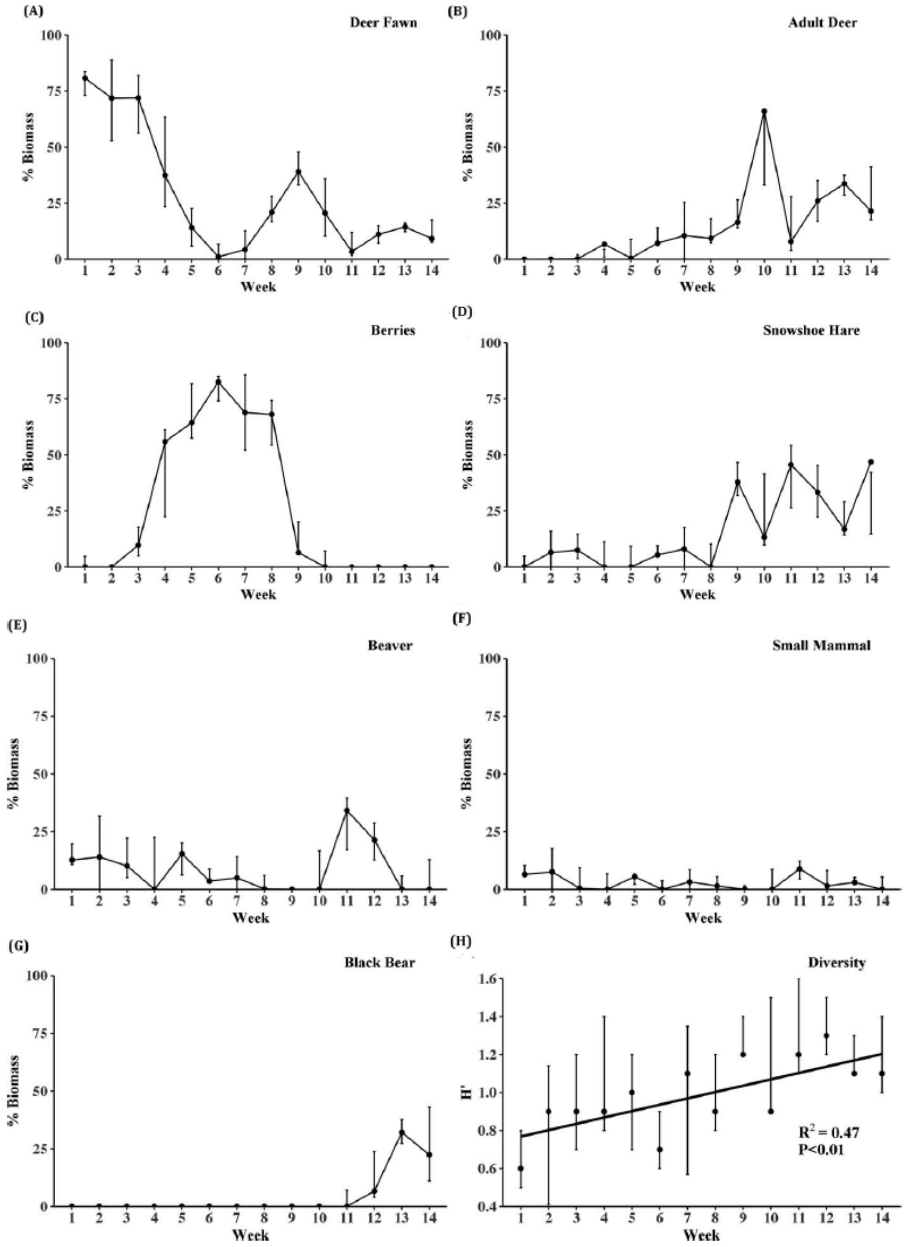


FIG. 2. Pourcentage de la biomasse hebdomadaire du régime alimentaire des loups composé (A) de faons, (B) de cerfs adultes, (C) de baies, (D) de lièvres d'Amérique, (E) de castors, (F) de petits mammifères et (G) d'ours noirs, ainsi que la diversité alimentaire hebdomadaire (H) dans le nord-est du Minnesota, d'après les excréments collectés du 24 juin au 6 octobre 2015. La diversité alimentaire hebdomadaire a pratiquement doublé (P < 0,05) entre juin et octobre. À partir de la semaine 10, il n'était plus possible de distinguer les poils de cerfs adultes de ceux des faons. Nous avons donc estimé le pourcentage en volume et en biomasse des faons et des adultes pour les semaines 11 à 14 en utilisant un rapport de sept adultes pour trois faons, sur la base des lieux de chasse situés dans et autour de la zone d'étude. La semaine 14 inclut les excréments de la semaine 15 en raison de la petite taille des échantillons

Régime alimentaire hebdomadaire

Les faons de cerf constituaient la principale source de nourriture (72 à 81%) entre le 24 juin et le 15 juillet (Fig. 2A). La part en biomasse des faons de cerf dans le régime alimentaire a chuté brutalement après le 15 juillet et, entre le 30 juillet et le 12 août, ne représentait plus que 3% du régime alimentaire de la meute. La part des faons de cerf dans le régime alimentaire a ensuite augmenté de la mi-août au début septembre, représentant 27% du régime alimentaire hebdomadaire entre le 13 août et le 2 septembre (Fig. 2A). Après le 2 septembre, les faons de cerf ne représentaient plus que 10% (fourchette : 3 à 14%) du régime alimentaire hebdomadaire. Les cerfs **adultes** ont représenté 4% du régime alimentaire du 24 juin au 19 août. **Cependant**, à la fin du mois d'août et pendant le reste de l'automne, les cerfs adultes ont constitué une part importante du régime alimentaire hebdomadaire, représentant 28% (fourchette : 8 à 66%) du régime alimentaire de la meute entre le 20 août et le 6 octobre. À mesure que la part des faons de cerf diminuait dans le régime alimentaire, les baies (principalement *Vaccinum* spp. et *Rubus* spp.) sont devenues la principale source de nourriture et ont représenté 68% (fourchette : 56 à 83%) du régime alimentaire hebdomadaire entre le 16 juillet et le 19 août (Fig. 2C-F). Les baies n'ont été détectées qu'entre le 9 juillet et le 26 août. Le lièvre d'Amérique représentait un faible pourcentage du régime alimentaire entre le 24 juin et le 19 août, mais constituait un élément alimentaire important entre le 20 août et le 6 octobre, représentant 34% (fourchette : 13 à 47%) du régime alimentaire hebdomadaire des loups, ce qui en faisait la principale source de nourriture pendant cette période. Les castors ne représentaient qu'un faible pourcentage (< 13%) du régime alimentaire, sauf entre le 3 et le 16 septembre (28% du régime hebdomadaire). Les petits mammifères constituaient 3% du régime alimentaire des loups (Fig. 2F).

Les restes d'ours noirs (c'est-à-dire la viande, la peau et les os) représentaient 26% de la biomasse alimentaire entre le 17 septembre et le 6 octobre. Les appâts destinés à la chasse à l'ours (principalement des amandes, des cacahuètes, des graines de potiron et de tournesol, ainsi que des bonbons) sont apparus fréquemment dans les excréments de loups entre le 13 août et le 6 octobre et constituaient 12% du volume du régime alimentaire des loups durant cette période (Tableau 1). Nous n'avons pas pu déterminer le pourcentage de biomasse correspondant aux appâts pour ours.

L'indice moyen hebdomadaire de diversité alimentaire était de 0,99 (intervalle : 0,61-1,31). La diversité alimentaire a augmenté de juin à octobre ($\hat{Y}$ = 0,737 + 0,033*X, R^2 = 0,47, P < 0,01, Fig. 2H). Le nombre moyen de **types** d'aliments consommés par semaine était de 4,4 (intervalle : 3-6) et n'a pas augmenté de juin à octobre (P = 0,38). Toutes les valeurs hebdomadaires de biomasse des types d'aliments se situaient dans les intervalles de confiance (IC) à 95% générés par simulation (Fig. 2), à l'exception de l'estimation ponctuelle du 24 septembre au 6 octobre pour le lièvre d'Amérique, qui dépassait de 4,7% la limite supérieure de l'IC à 95%, ce qui suggère que notre estimation ponctuelle était peut-être légèrement surévaluée ou reflétait simplement la forte variabilité du régime alimentaire du loup sur de courtes périodes.

DISCUSSION

Les ongulés constituent généralement la majeure partie du régime alimentaire des loups, le reste étant composé de proies alternatives telles que les castors et les lièvres (Peterson et Ciucci, 2003). **Cependant**, au cours de notre étude de 15 semaines, les proies non ongulées représentaient 58% du régime alimentaire de la meute de Sheep Ranch. Il existe peu d'exemples où la majeure partie du régime alimentaire des loups est constituée de proies non ongulées (Peterson et Ciucci, 2003 ; Bosch et al., 2014), et dans le nord du Minnesota, les proies ongulées représentent généralement 70 à 90% du régime alimentaire estival des loups (Van Ballenberge et al., 1975 ; Fritts et Mech, 1981 ; Fuller, 1989 ; Chenaux-Ibrahim, 2015). Lorsque les proies non ongulées représentent une part importante du régime alimentaire estival des loups, cela s'explique généralement par une faible densité d'ongulés ou par une forte densité de proies de substitution (Chavez et Gese, 2005).

Plus surprenant encore, du milieu à la fin de l'été, cette meute s'est nourrie principalement de myrtilles. **En effet**, les baies constituaient le deuxième élément alimentaire le plus courant (24% de la biomasse) au cours de notre étude de 15 semaines, bien qu'elles n'aient été disponibles que pendant 7 semaines, de début juillet à mi-août. Les baies peuvent être abondantes à cette période de l'année dans les écosystèmes boréaux (jusqu'à 1,51 kg/m^2 ; Usui et al., 1994), mais il existe peu d'exemples en Amérique du Nord de loups utilisant les baies ou d'autres fruits comme source alimentaire significative. Dans le sud du Québec et le nord du Minnesota, les baies étaient présentes dans 7 à 30% des excréments estivaux (du 1er juin au 15 septembre) (Tremblay et al., 2001) et dans 20 à 30% des excréments recueillis sur les sites de rassemblement entre juillet et septembre, respectivement (Van Ballenberghe et al., 1975 ; Fuller, 1989). La consommation de fruits a été observée plus fréquemment en Europe, où les fruits sont considérés comme un élément alimentaire important pour les loups dans certaines régions (Papageorgiou et al., 1994 ; Peterson et Ciucci, 2003). Dans le nord et l'ouest de l'Italie, les fruits représentaient respectivement 26% du volume alimentaire annuel et étaient présents dans 60% des excréments (Meriggi et al., 1991, 1996).

Malgré l'abondance des baies en été, la consommation de baies plutôt que de proies mammifères représente un compromis énergétique pour les loups (Gable et al., 2017b). Les baies peuvent contenir plus de 3,75 fois **moins** d'énergie (K]/g de poids sec) que les proies mammifères (Usui et al., 1994 ; Peterson et Ciucci, 2003). La digestibilité des baies et autres fruits est inconnue, mais elle est probablement faible, car les loups possèdent un tube digestif simple, adapté à la digestion des protéines animales (Mech, 1970 ; Andelt et Andelt, 1984). **En conséquence**, les loups perdent probablement du poids lorsqu'ils consomment de grandes quantités de baies (Larivière et al., 2001). **Cependant**, pendant les périodes où la disponibilité des proies vulnérables est réduite, la consommation de baies pourrait constituer un moyen de minimiser la perte de poids.

Les faons représentaient une part importante du régime alimentaire hebdomadaire de fin juin à mi-juillet, mais leur proportion a ensuite chuté brusquement fin juillet et, dès la première semaine d'août, ils ne représentaient plus que 1% du régime alimentaire hebdomadaire. Cette forte baisse s'est produite lorsque les faons avaient environ 7 à 8 semaines (date moyenne de mise bas fixée au 26 mai dans le Minnesota ; Carstensen et al., 2009), c'est-à-dire au moment où ils deviennent capables d'échapper aux prédateurs canidés (Nelson et Woolf, 1987). La

baisse spectaculaire de la part des faons de cerf dans le régime alimentaire a coïncidé avec une augmentation similaire de la part des baies dans le régime hebdomadaire de la meute. Une fois que les myrtilles ont cessé d'être disponibles ou abondantes dans notre zone d'étude, on a observé une augmentation de la part des faons de cerf dans le régime hebdomadaire pendant quelques semaines (du 13 août au 2 septembre).

Toutefois, il ne s'agissait pas d'une réponse fonctionnelle, car le nombre de faons vulnérables n'a probablement pas augmenté pendant cette période. Cela reflète plutôt la nature stochastique du succès de chasse des loups. Les événements de prédation se produisent à des intervalles irréguliers, car une multitude de facteurs influencent la capacité des loups à localiser puis à tuer des individus vulnérables (Mech et Peterson, 2003). Nos résultats mettent en évidence la variabilité du succès de chasse des loups, tant lorsqu'ils chassent des faons que des cerfs adultes (par exemple, l'augmentation soudaine de la proportion de cerfs adultes dans le régime alimentaire entre le 27 août et le 2 septembre).

Nelson et Mech (1981) ont rapporté que la pression de prédation sur les cerfs adultes dans d'autres régions du nord du Minnesota était **faible** pendant les mois **d'été**. Dans notre étude, la prédation sur les cerfs adultes était faible (<4% du régime alimentaire) jusqu'à la fin de l'été (après la mi-août), moment où les cerfs adultes sont devenus prédominants dans le régime alimentaire hebdomadaire (28% de la biomasse). Il convient toutefois de noter qu'en septembre, les poils de faons et de cerfs adultes présents dans les excréments de loups sont impossibles à distinguer. Bien que nous ayons estimé la proportion de faons et de cerfs adultes après septembre à l'aide d'un rapport fixe (sept adultes pour trois faons) basé sur les lieux de mise à mort que nous avons étudiés dans la zone d'étude et à proximité, cela pourrait ne pas être représentatif des proportions réelles de chaque catégorie consommée au cours d'une semaine donnée, car les proportions de faons et de cerfs adultes dans le régime alimentaire hebdomadaire ont probablement fluctué en fonction du succès de la meute dans la chasse aux faons et/ou aux adultes au cours d'une semaine donnée.

Les lièvres d'Amérique constituaient la principale source de nourriture de la mi-août au début octobre. Les lièvres d'Amérique représentent généralement une proie **secondaire** pour les loups, ne constituant qu'un faible pourcentage (<10%) de leur régime alimentaire (Theberge et al., 1978 ; Fritts et Mech, 1981 ; Messier et Crête, 1985 ; Fuller, 1989 ; Forbes et Theberge, 1996). Bien que nous ne disposions pas de données sur la densité des lièvres d'Amérique, il est possible que ceux-ci aient été abondants dans le territoire du Sheep Ranch. Les loups peuvent certainement tirer parti d'une forte densité de lièvres (Mech, 1970), ce qui pourrait expliquer pourquoi les lièvres d'Amérique représentaient 34% du régime alimentaire hebdomadaire moyen après le 19 août.

La faible consommation globale de castors est surprenante, car ceux-ci étaient relativement abondants dans le territoire de la meute de Sheep Ranch en 2015 (T. Gable, obs. pers.). Vers la fin de l'été (du 3 au 16 septembre), la consommation de castors par les loups a atteint les valeurs de biomasse de castors les plus élevées observées (respectivement 21% et 34% de biomasse entre le 3 et le 6 septembre et entre le 10 et le 16 septembre). Les castors sont généralement plus vulnérables en septembre-octobre qu'en juin-août, car ils passent davantage de temps à terre pour se procurer de la végétation ligneuse destinée soit à agrandir leur hutte, soit à approvisionner leur cache de nourriture (Shelton, 1966 ; Hall, 1971 ; Gable

et al., 2016). Nous nous serions donc attendus à ce que la consommation se poursuive jusqu'à fin septembre et début octobre, période durant laquelle les castors consacrent de plus en plus de temps à la construction de leurs réserves alimentaires et sont particulièrement vulnérables à la prédation (Buech, 1995). **Cependant**, la présence abondante de nourriture disponible issue de la chasse récréative à l'ours noir pourrait expliquer la faible consommation de castors durant cette période.

La meute de Sheep Ranch a rapidement réagi à la présence de tas d'appâts pour ours, ceux-ci représentant 21% du volume du régime alimentaire des loups entre le 20 août et le 2 septembre. De nombreux excréments composés d'appâts pour ours présentaient une consistance pâteuse due aux noix et graines mâchées, parmi lesquelles figuraient également des noix et des graines entières. Les appâts pour ours peuvent se composer d'une grande variété d'aliments, dont beaucoup sont probablement plus digestes que les noix et les graines (par exemple, des restes de table, des carcasses de poissons et de la viande en décomposition). **Par conséquent**, les appâts pour ours auraient pu constituer une source alimentaire abondante et riche en énergie pendant cette période, et le loup du Sheep Ranch, muni d'un collier émetteur, s'est localisé à proximité de ces tas d'appâts fin août et début septembre (Gable, observation personnelle). Palacios et Mech (2010) ont rapporté une réaction similaire dans un cas où un loup muni d'un collier émetteur a passé 161 heures près d'un tas d'appâts pour ours apparemment constitué de viande en décomposition.

De la fin septembre au début octobre, les **ours noirs** constituaient une source de nourriture importante pour cette meute de loups, ce qui s'explique probablement par la présence d'ours blessés ou abattus par des chasseurs. Les loups tuent et consomment rarement des ours noirs, mais les ours blessés pourraient être plus exposés à la prédation par les loups (Rogers et Mech, 1981). Nous pensons qu'il est plus probable que les loups aient récupéré les entrailles d'ours abattus avec succès ainsi que les carcasses d'ours blessés, morts quelques jours ou semaines après avoir été touchés par balle. Des comportements similaires ont été signalés dans le nord-est du Minnesota et le centre de l'Ontario, où des loups auraient apparemment récupéré les carcasses d'ours nuisibles abattus près de zones résidentielles (Rogers et Mech, 1981). Au total, la nourriture issue de la chasse à l'ours noir a constitué une part substantielle du régime alimentaire de la meute de Sheep Ranch de la mi-août à octobre.

Le doublement de la diversité alimentaire au cours de notre étude de 15 semaines met en évidence la **plasticité** des stratégies de recherche de nourriture des loups. Le nombre de types d'aliments consommés au cours de notre étude a fluctué d'une semaine à l'autre, mais n'a pas augmenté avec le temps. La diversité alimentaire était la plus faible au milieu de l'été, lorsqu'un seul type de nourriture (par exemple, des baies ou des faons) constituait la majeure partie du régime. Comme prévu, la diversité alimentaire hebdomadaire était la plus élevée à la fin de l'été (Fig. 2), lorsque les faons nouveau-nés n'étaient plus disponibles mais que les besoins énergétiques des louveteaux restaient élevés (Fuller et al., 2003).

L'analyse mensuelle et saisonnière du régime alimentaire permet d'identifier des tendances à grande échelle dans l'alimentation des loups, mais peut passer à côté des changements temporels à petite échelle. **De plus**, l'examen du régime alimentaire à ces échelles de temps plus longues peut masquer la rapidité avec laquelle les loups peuvent s'adapter à l'évolution de l'abondance des types d'aliments qui ne sont disponibles que pendant de courtes périodes,

ainsi que le succès variable de la chasse des loups à cette période de l'année. En examinant le régime alimentaire hebdomadaire, nous avons constaté que les loups s'adaptaient à de nouvelles sources de nourriture disponibles en l'espace de quelques jours. La **plasticité** alimentaire est sans aucun doute un avantage, car elle permet aux loups de perdurer dans divers habitats où la disponibilité des proies fluctue, et a probablement contribué à la large répartition des loups en Amérique du Nord, en Europe et en Asie (Peterson et Ciucci, 2003).

Nos résultats illustrent les schémas de recherche de nourriture à petite échelle d'une meute de loups dans un paysage modifié par l'homme au cours d'une saison. Les recherches futures devraient se concentrer sur les régimes alimentaires à petite échelle d'autres meutes dans différents systèmes (modifiés et non modifiés) à différentes périodes de l'année, afin d'examiner si les loups réagissent de manière similaire aux variations de la disponibilité alimentaire ou s'ils recourent à d'autres stratégies de recherche de nourriture (par exemple, en se spécialisant dans des proies particulières). **En outre**, il serait intéressant de comprendre comment le comportement de recherche de nourriture et les déplacements évoluent pendant les périodes où les loups consomment principalement des proies non mammifères. Nous nous attendons à ce que les changements alimentaires en faveur de proies non mammifères se reflètent dans le comportement, les déplacements et l'utilisation de l'espace par les loups. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre la valeur calorique des types d'aliments non mammifères (par exemple, les baies), car le pourcentage de biomasse ou de volume ne reflète probablement pas les apports énergétiques réels de ces aliments dans le régime alimentaire des loups.

Literature Cited

Andelt, W. F. and S. H. Andelt. 1984. Diet bias in scat deposition-rate surveys of coyote density. *Wildl. Soc. Bull.*, **12**:74–77.

Andheria, A. P., K. U. Karanth, and N. S. Kumar. 2007. Diet and prey profiles of three sympatric large carnivores in Bandipur Tiger Reserve, India. *J. Zoo.*, **273**:169–175.

Barber-Meyer, S. and L. D. Mech. 2015. Gray wolf (*Canis lupus*) dyad monthly association rates by demographic group. *Can. Wildl. Bio. Manage.*, 4:163–168

Bailey, R. G. 1980. Description of the ecoregions of the United States. U.S. Department of Agriculture, Miscellaneous Publication No. 1391, 77 p.

Bosch, G., E. A. Hagen-Plantinga, and W. H. Hendriks. 2014. Dietary nutrient profiles of wild wolves: insights for optimal dog nutrition? *Brit. J. Nutr.*, **113**:S40–S54.

Buech, R. R. 1995. Sex differences in behavior of beavers living in near-boreal lake habitat. *Can. J. Zool.*, **73**:2133–2143.

Burstahler, C. M., J. D. Roth, R. J. Gau, and D. L. Murray. 2016. Demographic differences in diet breadth of Canada lynx during a fluctuation in prey availability. *Ecol. Evol.*, **6**:6366–6375.

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. *J. Wildl. Manage.*, **73**:175–183.

Chavez, A. S. and E. M. Gese. 2005. Food habits of wolves in relation to livestock depredations in Northwestern Minnesota. *Am. Mid. Nat.*, **154**:253–263.

Chenaux-Ibrahim, Y. 2015. Seasonal diet composition of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota determined by scat analysis. M.Sc. Thesis, University of Minnesota-Duluth, Duluth. 86 p.

Darimont, C. T. and T. E. Reimchen. 2002. Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. *Can. J. Zool.*, **80**:1638–1642.

Dell'Arte, G. L., T. Laaksonen, K. Norrdahl., and E. Korpimaki. 2007. Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecol.*, **31**:276–281.

Forbes, G. J. and J. B. Theberge. 1996. Response by wolves to prey variation in central Ontario. *Can. J. Zool.*, **74**:1511–1520.

Fritts, S. H. and L. D. Mech. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.*, **80**:3–79.

Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.*, **105**:3–41.

Fuller, T. K., L. D. Mech, and J. F. Cochrane. 2003. Wolf population dynamics, p. 161–191. *In:* L.D. Mech and L. Boitani (eds.). Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 448 p.

Gable, T. D. 2016. Wolf predation: where and how wolves hunt beavers, and confronting the biases in scat-based diet studies. M.Sc. Thesis, Northern Michigan University, Marquette. 71 p.

———, S. K. Windels, and B. T. Olson. 2017a. 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.

———, ———, and J. G. Bruggink. 2017b. Estimating biomass of berries consumed by gray wolves. *Wildl. Soc. Bull.*, **42**:528–531.

———, ———, and ———. 2017c. The problems with pooling poop: confronting sampling method biases in scat-based wolf (*Canis lupus*) diet studies. *Can. J. Zool.* **95**: 843–851.

———, ———, ———, and A. T. Homkes. 2016. Where and how wolves (*Canis lupus*) kill beavers (*Castor canadensis*). *PLoS One*, **11**:e0165537.

Hall, A. M. 1971. Ecology of beaver and selection of prey by wolves in central Ontario. M.Sc. Thesis, University of Toronto, Ontario. 124 p.

Johnston, C. A. and S. K. Windels. 2015. Using beaver works to estimate colony activity in boreal landscapes. *J. Wildl. Manage.*, **79**:1072–1080.

Larivière, S., M. Crête, J. Huot, R. Patenaude, C. Price, and D. W. Thomas. 2001. Influence of food shortage during the summer on body composition and reproductive hormones in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Can. J. Zool.*, **79**:471–477.

Latham, A. D. M., M. C. Latham, K. H. Knopff, M. Hebblewhite, and S. Boutin. 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography*, **36**:1276–1290.

Mech, L. D. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. Natural History Press, Garden City, New York. 384 p.

——— and R. O. Peterson. 2003. Wolf–prey relations, p.131–160. *In* L. D. Mech and L. Boitani (eds.). Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 448 p.

———, D. W. Smith, and D. R. MacNulty. 2015. Wolves on the hunt: the behavior of wolves hunting wild prey. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 187 p.

MERIGGI, A., A. BRANGI, C. MATTEUCCI, AND O. SACCHI. 1996. The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. *Ecography*, **19**:287–295.

———, P. ROSA, A. BRANGI, AND C. MATTEUCCI. 1991. Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriologica*, **36**:141–151.

MESSIER, F. AND M. CRÊTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia*, **65**:503–512.

MILLS, K. J., B. R. PATTERSON, AND D. L. MURRAY. 2006. Effects of variable sampling frequencies on GPS transmitter efficiency and estimated wolf home range size and movement distance. *Wildl. Soc. Bull.*, **34**:1463–1469.

NELSON, M. E. AND L. D. MECH. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildl. Monogr.*, **77**:3–53.

NELSON, T. A. AND A. WOOLF. 1987. Mortality of white-tailed deer fawns in southern Illinois. *J. Wildl. Manage.*, **51**:326–329.

PACE, M. L., J. J. COLE, S. R. CARPENTER, AND J. F. KITCHELL. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, **14**:483–488.

PALACIOS, V. AND L. D. MECH. 2010. Problems with studying wolf predation on small prey in summer via global positioning system collars. *Eur. J. Wildl. Res.*, **57**:149–156.

PAPAGEORGIOU, N., C. VLACHOS, A. SFOUGARIS, AND E. TSACHALDIS. 1994. Status and diet of wolves in Greece. *Acta Theriologica*, **39**:411–416.

PEERS, M. J. L., D. H. THORNTON, AND D. L. MURRAY. 2012. Reconsidering the specialist-generalist paradigm in niche breadth dynamics: resource gradient selection by Canada lynx and bobcat. *PLoS ONE*, **7**:e51488.

PETERSON, R. O. AND P. CIUCCI. 2003. The wolf as a carnivore, p.104–130. *In:* L. D. Mech and L. Boitani (eds.). Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 448 p.

PRUGH, L. R., S. M. ARTHUR, AND C. E. RITLAND. 2008. Use of faecal genotyping to determine individual diet. *Wildl. Bio.*, **14**:318–330.

R CORE TEAM. 2015. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

ROGERS, L. L. AND L. D. MECH. 1981. Interactions of wolves and black bears in northeastern Minnesota. *J. Mammal.*, **62**:434–436.

SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell Sys. Tech. Journ.*, **27**:379–423, 623–656.

SHELTON, P. C. 1966. Ecological studies of beavers, wolves, and moose in Isle Royale National Park, Michigan. Ph.D. Dissertation. Purdue University, Lafayette, Indiana. 307 p.

SIDOROVICH, V. E., A. SCHNITZLER, C. SCHNITZLER, I. ROTENKO, AND Y. HOLIKAVA. 2017. Responses of wolf feeding habits after adverse climatic events in central-western Belarus. *Mamm. Bio.*, **83**:44–50.

SIKES, R. S. and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal.*, **92**:235–253.

STANEK, A., N. WOLF, G. HILDERBRAND, B. MANGIPANE, D. CAUSEY, AND J. WELKER. 2017. Seasonal foraging strategies of Alaskan gray wolves (*Canis lupus*) in a salmon subsidized ecosystem. *Can. J. Zool.*, doi: 10.1139/cjz-2016-0203.

STENGLEIN, J. L., L. P. WAITS, D. E. AUSBAND, C. M. MACK, AND P. ZAGER. 2010. Efficient, noninvasive genetic sampling for monitoring reintroduced wolves. *J. Wildl. Manage.*, **74**:1050–1058.

THEBERGE, J. B., S. M. OOSENBRUG, AND D. H. PIMLOTT. 1978. Site and seasonal-variations in food of wolves, Algonquin Park, Ontario. *Can. Field. Nat.*, **92**:91–94.

TREMBLAY, J. P., H. JOLICOEUR, AND R. LEMIEUX. 2001. Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jacques-Cartier highlands, Québec. *Alces*, **37**:1–12.

TRITES, A. W. AND R. JOY. 2005. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? *J. Mammal.*, **86**:704–712.

USUI, M., P. G. KEVAN, AND Y. KAKUDA. 1994. Composition and energy values of wild fruits from the boreal forest of northern Ontario. *Can. J. Pla. Sci.*, **74**:281–287.

VAN BALLENBERGHE, V., A. W. ERICKSON, AND D. BYMAN. 1975. Ecology of the timber wolf in northeastern Minnesota. *Wildl. Monogr.*, **43**:3–43.

VILLEPIQUE, J. T., B. M. PIERCE, V. C. BLEICH, AND R. T. BOWYER. 2011. Diet of cougars (*Puma concolor*) following a decline in a population of mule deer (*Odocoileus hemionus*): lack of evidence for switching prey. *Southwest Nat.*, **56**:187–192.

WATTS, D. E. AND S. D. NEWSOME. 2017. Exploitation of marine resources by wolves in southwestern Alaska. *J. Mammal.*, **98**:66–76.

WEAVER, J. L. 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *J. Wildl. Manage.*, **57**:534–538.

——— AND S. H. FRITTS. 1979. Comparison of coyote and wolf scat diameters. *J. Wildl. Manage.*, **43**:786–788.

WIEBE, N., G. SAMELIUS, R. T. ALISAUSKAS, J. L. BANTLE, C. BERGMAN, R. DE CARLE, C. J. HENDRICKSON, A. LUSIGNAN, K. J. PHIPPS, AND J. PITT. 2009. Foraging behaviours and diets of wolves in the Queen Maud Gulf Bird Sanctuary, Nunavut, Canada. *Arctic*, **62**:399–404.

WINDELS, S. K. 2014. 2014 Voyageurs National Park moose population survey report. Natural Resource Data Series NPS/VOYA/NRDS—2014/645. National Park Service, Fort Collins, Colorado. 20 p.